VEREDICTO '

Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de la Facultad de Ciencias con fecha, 18 de Noviembre de 1983, para conocer y emitir veredicto sobre la Tesis presentada por DA-NIEL R. CABELLO VILCHEZ para optar al Título de Magister Scientia rum en Ecología Tropical y que se titula:

"ESTADISTICAS VITALES Y SIMULACION DEL CRECIMIENTO POBLACION NAL DE Rhodnius neivai EN CONDICIONES DE L'ABORATORIO"

Hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: Que hoy 26 de Marzo de 1985, a las 4:00 pm. nos consti tuimos como Jurado en el salón de Reuniones del Postgrado de Ecolo gía Tropical y designamos como Presidente del Jurado al Dr. SEGUNDO: A continuación procedimos a discutir el trabajo presentado a nuestra consideración con el fin de decidir si se pro cedía a su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada jurado, acordamos por unanimidad autorizar su pre sentación. TERCERO: A las 4:30 pm. de este mismo día, el Jurado se reunió en el salón del Postgrado de Ecología Tropical y se procedió al acto público de sustentación del trabajo de Tesis presentado, a requerimiento del Jurado. CUARTO: Una vez concluida la sus tentación correspondiente, el Jurado interrogó al aspirante sobre diversos aspectos a que el trabajo se refiere. QUINTO: Seguidamen te, el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formu lar preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. SEXTO: Una vez concluido el acto de presentación el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: SE APRUEBA LA TESIS DE MAESTRIA PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACION Y SE RECOMIENDA SU PUBLICACION.

En Mérida, a los veintiseis días del mes de marzo de mil novecientos ochenta y cinco.

JURADO

DR JUAN F STIVA

DR. MIGUEL ACEVEDO

DR. OSMAN ROSSELL



UNIVERSIDAD DE LOS ANDES

FACULTAD DE CIENCIAS

POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL

ESTADISTICAS VITALES Y SIMULACION DEL CRECIMIENTO

POBLACIONAL DE Rhodnius neivai LENT, 1953

(HEMIPTERA: REDUVIIDAE) EN CONDICIONES DE LABORATORIO.

Tesis presentada por Daniel R. Cabello Vilchez ante la Universidad de Los Andes como requisito parcial para optar al grado de MAGISTER SCIENTIAE EN ECOLOGIA TROPICAL.

Mérida, marzo de 1985

La presente investigación fue realizada en el Postgrado de Ecología Tropical con el apoyo financiero del CONICIT y del CDCH de la Universidad de Los Andes. Los experimentos fueron realizados en los laboratorios del Grupo de Investigaciones Parasitológicas "José Francisco Torrealba" de la Facultad de Ciencias.

ESTA TESIS FUE REALIZADA BAJO LA DIRECCION DE LOS DOCTORES JUAN FELIPE SILVA Y MIGUEL FELIPE ACEVEDO.

CONTENIDO

	AGRADEC	IMIENTOS	PAGINA
1.	INTRODUCC	ION	1
2.	MATERIALE	S Y METODOS	8
3.	RESULTADOS	S	13
	3.1.	Duración del ciclo de vida.	
		3.1.a. Efecto de la fuente alimentaria.	13
		3.1.b. Efecto de la temperatura.	17
	3.2.	Mortalidad.	
		3.2.a. Mortalidad edad-específica.	19
		3.2.b. Mortalidad por estadio.	25
	3.3.	Longevidad media y máxima.	32
	3.4.	Expectativa de vida.	32
	3.5.	Reproducción	35
		3.5.a. Fertilidad edad-específica	39
	3.6.	Tablas de vida y parámetros	
		poblacionales.	41

	3.7.	Cohortes	alimentadas con otras frecuencias.	
		3.7.a.	Mortalidad.	53
		3.7.b.	Longevidad.	55
		3.7.⊂.	Expectativa de vida.	56
		3.7.d.	Reproducción.	56
		3.7.e.	Parámetros poblacionales.	66
	3.8.	Animales ali	mentados una sola vez	
		como adultos	5 .	
		3.8.1. Mo	ortalidad edad-específica.	71
		3.8.2. A	gunas características	
		de	el ciclo vital.	74
4.	DISCUS	ION		81
	4.1.	Ciclo de vid	la.	
		4.1.a. Durad	ión del estadio huevo.	84
		4.1.b. Tiemp	o de desarrollo ninfal.	85
	4.2.	Mortalidad.		
		4.2.a. Porce	entaje de eclosión.	91
		4.2.b. Morta	alidad ninfal.	92
	4.3.	Longevidad y	v expectativa de vida de	
		los adultos.		94
	Δ. Δ	Caractoricti	ese respectively	05

	4.5. Tiempo generacional.	99
	4.6. Tasa neta de reproducción.	100
	4.7. Tasa intrinseca de crecimiento.	101
	4.8. Tasa finita de crecimiento.	102
	4.9. Valor reproductivo.	103
	4.10. Distribución estable de edades. (D.E.E.).	105
	4.11. Valor reproductivo al alcanzar la D.E.E.	106
	4.12. Habilidad colonizadora.	106
5.	MODELO DE SIMULACION	
	5.1. Motivación.	109
	5.2. Selección de modelos.	110
	5.3. Metodología.	113
	5.4. Resultados.	114
	5.5. Conclusiones.	134
6.	CONCLUSIONES	137
7.	RESUMEN	144

8.	BIBLIOGRAFIA	146
9.	APENDICE	154

AGRADECIMIENTOS

El autor desea expresar su agradecimiento a los Grupos de Investigaciones farasitológicas "José Francisco Torrealba" y de Ecología Vegetal por su apoyo institucional para realizar este trabajo.

Igualmente, quiero agradecer a las siguientes personas sin cuya cooperación no hubiera sido posible concluir esta investigación:

A Alberto Valderrama y Eliezer Lizano por ofrecerme su amistad, asistencia infraestructural y valiosas sugerencias que fueron de gran utilidad en el desarrollo de la parte experimental del trabajo.

A Michelle Ataroff y Pascual Soriano por su constante estímulo y por pertirme utilizar su microcomputadora para la elaboración de gráficas y textos.

A Miguel Acevedo por introducirme al mundo de los modelos de simulación y por sus importantes recomendaciones en el manejo de la información obtenida.

A Oscar Zabala por la elaboración de los programas utilizados para el cálculo de los parámetros poblacionales de las

tablas de vida.

A Nicanor Méndez, Ana Lugo de Yarbouth y Eliezer Lizano por facilitarme algunos de los animales empleados como huéspedes y a Jorge Arias y Rodolfo Rojas por su gran ayuda en el mantenimiento de los mismos en el bioterio.

A Juan Silva por pertirme utilizar las microcomputadoras del Grupo de Ecología Vegetal y por su colaboración para la obtención de algunos materiales usados en el experimento.

A Luis Hernández y Carlos Gottberg por pertirme utilizar sus programas estadísticos y sus microcomputadoras.

A Osmán Rossell por su ayuda en la redacción del manuscrito y por permitirme fotocopiar alguna de su bibliografía sobre el tema.

1. INTRODUCCION.

Rhodnius neivai es un hemiptero perteneciente a la subfamilia Triatominae, todos los miembros de esta subfamilia son hematófagos estrictos, y su aparato bucal esta adaptado para la succión de sangre, son hemimetábolos y su ciclo vital consta de huevos, 5 estadios ninfales (designados habitualmente por los numerales romanos I, II, III, IV y V) y adultos.

En su reciente monografía sobre el grupo, Lent & Wygodzinsky (1979), indicaron que la subfamilia Triatominae está constituída por 112 especies comprendidas en 14 géneros, los cuales a su vez pertenecen a cinco tribus, de la manera siguiente:

Tribu Triatomini: 6 géneros: Triatoma (64 spp.)

Panstrongylus (13 spp.) Linshcosteus (5 spp.) Eratyrus (2 spp.) Dipetalogaster (1 sp.) Paratriatoma (1sp.)

Tribu Rhodniini: 2 géneros: Rhodnius (12 spp.)

Psammolestes (Sspp.)

Tribu Cavernicolini: 1 género: Cavernicola (1 sp.)

Tribu Bolboderini: 4 géneros: Bolbodera (1 sp.)

Belminus (4 spp.)
Parabelminus (2 spp.)
Microtriatoma (2 spp.)

Tribu Alberproseniini: 1 género: Alberprosenia (1 sp.)

La mayoría de las especies son propias del continente americano (regiones neártica y neotropical) y algunos se distribuyen en las regiones oriental y australiana. En América existen 13 géneros y la mayoría de las especies son neotropicales. Las cinco especies del género Linshcosteus habitan sólo en la India y siete de las especies de Triatoma son exclusivas de la región oriental (Zeledón & Rabinovich, 1981; Zeledón, 1983).

La subfamilia de los triatominos presenta gran importancia epidemiológica, porque 56 de las 112 especies que la constituyen han sido encontradas infectadas con Trypanosoma (Schizotripanum) cruzi, agente etiológico de la Enfermedad de Chagas. (Zeledón, 1974). Puede considerarse además que las especies que no han sido encontradas naturalmente infectadas tienen al menos la capacidad de infectarse con el parásito y pueden por lo tanto convertirse en vectores de concurrir las circunstancias ecoloógicas necesarias.

En 1960, un comité de expertos de la Organización Mundial de la Salud (OMS) estimó que habían siete millones de personas infectadas de Mal de Chagas y 35 millones de expuestos a la infección. Nueve años más tarde, la misma organización (OMS, 1969), indicó que existían 30 millones de personas infectadas, de las cuales unas ocho millones presentaban lesiones cardíacas.

En Venezuela, el área de extensión de esta enfermedad (Grossi, 1975) abarca 750.000 km² del territorio nacional. Se calcula que 1.200.000 personas en nuestro medio rural padecen o han padecido infecciones chagásicas, y de ellas 300.000 presentan lesiones cardíacas. (Zeledón y Rabinovich, 1981).

El tratamiento de la enfermedad presenta problemas. No se conoce un método de diagnóstico clinico claro pues solamente un bajo porcentaje de los enfermos presentan sintomas definidos, además el diagnóstico es muy costoso y laborioso. Las drogas efectivas sobre el parásito son tóxicas y su elevado costo impide su utilización en grandes grupos humanos. Hasta el momento no existe ningún agente inmuno-profiláctico.

El estudio de la ecología poblacional de los triatominos vectores del Mal de Chagas es de fundamental importancia en cualquier estudio sobre la epidemiología de la enfermedad (Rabinovich, 1982). Las principales acciones contra esta dolencia y su transmisión se han dirigido hacia el control de poblaciones de estos insectos por métodos biológicos, químicos o sanitarios.

A pesar de la importancia epidemiológica del tamaño poblacional de los triatominos y de la gran cantidad de investigaciones sobre muchas especies de este grupo, no se conoce con claridad el papel desempeñado por las limitaciones del recurso alimentario sobre el crecimiento y la densidad de estos insectos, ni cual podría ser el efecto de la densidad,

predadores, factores físicos del ambiente o de alguna forma de dispersión sobre los mecanismos de regulación poblacional de estos animales. (Rabinovich, 1982).

Pessoa (1962), discutió la invasión del domicilio del hombre como un caso particular de un fenómeno que llamó domiciliación y que definió como la colonización de las viviendas humanas por otras especies animales, generalmente indeseables, contra la voluntad de sus moradores humanos.

Zeledón (1975), y Zeledón y Rabinovich (1981) destacaron el papel de la adaptabilidad a condiciones climáticas específicas y de la eurifagia como factores determinantes de la capacidad de domiciliación de los triatominos.

En Venezuela, la transmisión del *T. cruzi* depende fundamentalmente del *Rhodnius prolixus*, el cual es el triatomino dominante en las casas, y tiene la más amplia distribución y alcanza las mayores densidades intra-domésticas. (Ministerio de Sanidad y Asistencia Social, 1973).

La segunda especie en orden de abundancia y distribución es el Triatoma maculata considerado como vector secundario de la Enfermedad de Chagas; en general el T. maculata se encuentra en los alrededores del domicilio, donde se ubica en las cercas y con mayor frecuencia en los gallineros. Esta situación se estimó peligrosa hace algunos años, cuando pudo comprobarse que el T. maculata había logrado invadir viviendas desde el peridomicilio.

Se pensó que esta invasión se debía al desalojo del *R. prolixus* por el uso de insecticidas. Se consideró entonces que las viviendas que habían sido liberadas de *R. prolixus*, estaban amenazadas de ser recolonizadas por *T. maculata*. (Gamboa, 1962).

Rhodnius neivai fue descrito por Lent (1953), a partir de una hembra procedente del estado Lara. Su distribución geografica es bastante restringida, se ha encontrado en zonas áridas de la región centro occidental de Venezuela (Machado-Allison & Ramírez Pérez, 1967), casi siempre en habitación humana (Lent & Jurberg, 1969). Posteriormente, se encontraron dos hembras en Valledupar, Colombia. (Lent & Wygodzinsky, 1979).

Otero et al. (1975), seffalaron que los animales determinados en Falcón como R. brethesi correspondían en realidad a R. neivai. Carcavallo et al. (1976), lo encontraron por primera vez fuera del domicilio o peridomicilio humano, en un árbol seco no identificado y en la palma llanera Copernicia tectorum. Martius, en muestreos intensivos en los estados Lara y Falcón. De acuerdo con estos autores el habitat natural de esta especie comprende: "áreas secas o muy secas con formaciones fitogeográficas de bosque muy seco tropical y semidesértico de flora xerofítica o psammófila".

Esta especie no se ha encontrado naturalmente infectada con T. cruzi; aunque, se ha logrado la infección experimental con este protozoario, (Carcavallo, 1976). Por esta razón ha sido

considerada hasta ahora como una especie de poca importancia como vector de la Enfermedad de Chagas; sin embargo, la agresividad característica de este triatomino (Valderrama, com. personal) nos ha llevado a pensar en la necesidad de estudiar sus estadísticas vitales para aproximarnos a emitir un pronóstico de su capacidad de colonización. Fara esto nos basamos en los cambios de la estrategia reproductiva con la cual debería responder a variaciones de sus regímenes de alimentación y condiciones ambientales.

Cole (1964), basándose en los descubrimientos teóricos de Lotka (1907, 1925, citado por Lotka, 1956) en demografía humana, demostró que algunas características de las historias de vida de las poblaciones animales se pueden considerar como aspectos fenotípicos controlados por la acción de la selección natural.

Posteriormente se han desarrollado numerosas investigaciones sobre los aspectos adaptativos de las historias de vida, las cuales son generalmente estudios teóricos donde se predicen las variaciones del valor adaptativo de una población en función del número de veces que se reproducen los individuos durante su vida, o de la fecundidad, fertilidad y mortalidad edad-específica de los mismos. (Stearns, 1976; Rodríguez, 1977).

Aunque, en algunas ocasiones, se ha intentado poner a prueba las predicciones con datos simulados y experimentales, existe una gran desproporción entre la cantidad de investigaciones teóricas y las escasas búsquedas de datos que puedan comprobar o rechazar las predicciones teóricas efectuadas. (Stearns, 1976).

En el caso paticular de los triatominos, se ha postulado, en base al análisis de tablas de vida (Rabinovich, 1972a), que algunas especies poseen una estrategia reproductiva adaptada a ambientes predecibles y saturados, es decir, limitados por efectos denso-dependientes.

En este trabajo se cumplieron los siguientes objetivos:

1.- Obtuvimos información demográfica sobre R. neivai mantenido
en condiciones de laboratorio.

- 2.- Realizamos observaciones sobre el ciclo evolutivo y determinamos los parámetros poblacionales edad-específicos de esta especie ofreciéndole fuentes alimentarias diferentes: sangre de gallina o de conejo.
- 3.- Construimos distintas tablas de vida completas de esta especie sometida a diferentes huéspedes y a varias frecuencias de alimentación.
- 4.- Analizamos el efecto de diferentes condiciones de temperatura y humedad relativa sobre el ciclo de vida de esta especie.
- 5.- Empleamos un modelo de simulación del crecimiento poblacional de esta especie, basándonos en los datos obtenidos en el laboratorio.

2. MATERIALES Y METODOS.

Los ejemplares utilizados en este estudio se obtuvieron en el insectario del Grupo de Investigaciones Parasitológicas "José Francisco Torrealba", donde han sido mantenidos durante diez años procediendo originalmente de insectos recolectados en el campo.

El experimento principal se llevó a cabo en un cuarto climático obscuro con condiciones relativamente constantes de temperatura (27 \pm 1 6 C) y humedad relativa (60 \pm 10% HR).

Se siguieron seis cohortes constituídas por 100 huevos recién puestos, de 0 a 48 horas de edad, cada una, las cuales se mantuvieron hasta la muerte del último individuo adulto. Los huevos fueron recolectados en frascos de vidrio de 150 cc hasta su eclosión; las ninfas de I estadio se pasaron a frascos de boca ancha de 3,785 litros, cubiertos con tul y contenían cuatro papeles doblados verticalmente para permitir a los insectos subir a alimentarse y también les proporcionaron sitios adecuados para reposo y postura.

Los animales se alimentaron en un ambiente donde la temperatura osciló entre 20 y 22 °C y la humedad relativa varió entre 55 y 65%, en uno de dos huéspedes disponibles: gallina (G) o conejo (A). Se alimentaron tres cohortes en cada animal. La frecuencia de oferta de alimento fue de tres veces por semana, generalmente lunes, miércoles y viernes en la mafíana, durante

veinte minutos continuos. Fara la alimentación se utilizó un aparato diseñado especialmente para ello. (Gómez Núñez y Fernández, 1963).

Las cohortes se censaron diariamente durante los estadios ninfales y semanalmente en los adultos. Se anotó el número de individuos vivos y muertos por estadio y por sexo en el caso de los adultos. Se retiraron las exuvias y los ejemplares muertos.

Semanalmente, se colectaron los huevos puestos en cada cohorte (fecundidad edad-específica), los cuales se mantuvieron juntos en frascos colocados en el mismo cuarto climático obscuro donde se llevó a cabo el experimento principal, durante cinco semanas; después de este lapso, se contó el número de ninfas de I estadio presentes, de esta forma se pudo conocer la fertilidad edad-específica. Se consideraron los cinco estadios ninfales y el huevo como estadio cero.

Se construyó una tabla de vida horizontal completa (Deevey, 1947). Para los cálculos se siguió el método de Dublin *et al* (1949). Las definiciones de los componentes de las tablas de vida y sus fórmulas se dan en el apéndice.

Los datos de mortalidad y fecundidad edad-específica nos proporcionaron información necesaria para el cálculo de algunos importantes parámetros poblacionales, como: tasa intrínseca de crecimiento natural, tasas instantáneas de natalidad y

mortalidad, tasa finita de crecimiento poblacional, tasa reproductiva neta y la distribución estable de edades (Birch, 1948) y el valor reproductivo edad-específico (Fisher, 1930).

Además, se realizaron algunos ensayos colaterales:

1.- Se tomaron 150 hembras adultas virgenes y 150 machos jóvenes. Se establecteron sets lotes de 25 hembras y 25 machos cada uno: tres grupos se alimentaron en gallina y otros tres en conejo. Estos ejemplares fueron sometidos a tres frecuencias diferentes de alimentación en uno de los dos huéspedes mencionados. Estos triatominos se mantuvieron en las mismas condiciones de temperatura y humedad que las cohortes constituyentes del experimento principal.

Un grupo se alimentó semanalmente, otro grupo cada dos semanas y el tercer grupo una sóla vez, la cual fue tres semanas después de la última ecdisis; se esperó este tiempo con la finalidad de agotar las reservas de sangre ninfal que pudieran ocasionar el fenómeno de autogenia, el cual se explica más adelante.

Con los datos provenientes de estas cohortes se contruyeron otras seis tablas de vida horizontales completas. Para la obtención de los calendarios de mortalidad y la duración de los estadios ninfales, se tomó el promedio de las tres cohortes alimentadas tres veces por semana en cada huésped, el cual se

añadió a los datos reales provenientes de estos adultos alimentados a las diferentes frecuencias mencionadas. Para el cálculo de la fertilidad edad-específica se procedió de igual forma que en el experimento principal.

2.— Se siguieron cuatro cohortes adicionales que se manejaron y alimentaron de igual forma que las seis cohortes que integraron el experimento principal. Dos cohortes se mantuvieron en condiciones ambientales, es decir sin control de temperatura ni de humedad relativa, las cuales oscilaron entre 20 y 22 °C y 55 y 65% HR respectivamente.

Otras dos cohortes se mantuvieron en condiciones ambientales constantes: 32 °C y 60 % HR. En cada uno de estos regimenes de temperatura y humedad, una cohorte se almentó en gallina y la otra en conejo. El seguimiento de estas cuatro cohortes terminó cuando todas las ninfas sobrevivientes mudaron a adultos.

3.- Se siguieron individualmente dos cohortes constituídas por 40 huevos cada una. Estas se mantuvieron hasta cuando todas las ninfas de V estadio sobrevivientes mudaron a adultos. Una cohorte se alimentó en gallina y la otra en conejo. El régimen de alimentación y las condiciones de temperatura y humedad relativa fueron las mismas del experimento principal. Para el cálculo de la fertilidad edad-específica, se trató a los huevos de la forma sefalada anteriormente.

El objetivo de este estudio fue determinar con seguridad el tiempo de permanencia individual en cada estadio de desarrollo, dato necesario para alimentar el modelo de retardos distribuídos sugerido por Lewis (1977).

Para las comparaciones estadísticas se utilizó la prueba de la t de student, el análisis de varianza y la prueba de \mathbf{x}^2 .

3. RESULTADOS.

3.1. DURACION DEL CICLO DE VIDA.

3.1.a. Efecto de la fuente alimentaria:

En la mayoría de los tratamientos, los ejemplares emplearon un período de tiempo promedio similar para eclosionar y efectuar las primeras dos mudas, independientemente de la fuente alimentaria, (p>0.05). En las tres ecdisis restantes, los animales alimentados en conejo mudaron a una edad promedio significativamente mayor (p< 0.01) que los individuos alimentados en gallina. (Tabla 1).

En las cohortes seguidas en el experimento principal, esta diferencia en la edad media de aparición del siguiente estadio fue estadisticamente significativa sólo en la última muda (emergencia de los adultos). (0.01 < p < 0.05). (Tabla 1).

En las figuras 1 y 2 se resume la información obtenida a partir de las seis cohortes mantenidas a 27 \pm 1 0 C y 60 \pm 10%HR.

En éllas se presentan:

- 1. Número de individuos que sobrevive en cada estadio de desarrollo.
- Edad de cada individuo en alcanzar el siguiente estadio de desarrollo.
- 3. Longevidad individual por sexos en el caso de los adultos.

EDAD MEDIA A LA		,		T			IND	IVIDUALES
QUE APARECEN LAS	G22	A22	G32	A32	XG27	XA27	<u> </u>	A
N I (ECLOSION)	24.09±0.14	24.19+0.14 N	12.88±0.11	 13.65 <u>+</u> 0.12 N	19.87±0.04	19.41 <u>+</u> 0.04	15.31 <u>-</u> 0.09	19.24 <u>+</u> 0.10
N _. II	41.72 <u>+</u> 0.22	42.44+0.43	23.31 <u>+</u> 0.30	22.58 <u>+</u> 0.27	30.22 <u>+</u> 0.05	29.38 <u>+</u> 0.07	30.26 <u>+</u> 0.51	30.53 <u>+</u> 0.41
	ļ	Ň	!	N	1	N	N	
N III	59.51 <u>+</u> 0.28	60.80 <u>+</u> 0.54	32.00+0.49	31.95+0.28	40.19+1.25	39.92 <u>+</u> 0.14	43.15+0.28	43.56 <u>+</u> 0.34
	1	s	1	N	1	٧	N	
N IV	75.01 <u>+</u> 0.23	83.47 <u>+</u> 1.18	41.47 <u>+</u> 0.58	45.35 <u>+</u> 0.45	51.58 <u>+</u> 0.19	52.73 <u>+</u> 0.20	56.53±0.25	60.62 <u>+</u> 0.44
	1	Š	Α	.s			AS	B
N V	91.78+0.26	114.54 <u>+</u> 2.43	51.59 <u>+</u> 0.38	58.29 <u>+</u> 0.41	64.26+0.16	67.19 <u>+</u> 0.14	73.37 <u>+</u> 0.24	79.32+0.25
	Α.	S	· A	S		i	AS	
ADULTOS	118.01+0.30	143.44 <u>+</u> 5.84	68.89 <u>+</u> 0.43	75.71 <u>+</u> 0.45	86.66 <u>+</u> 0.18	93.60 <u>+</u> 0.14	94.21+0.38	103.84+0.41
	A.	S	A	S	5		A'S	;

TABLA 1. Edad media (días) de las cohortes al eclosionar o mudar al siguiente estadio de desarrollo. \vec{x} \pm error standard N = no singificativo P > 0.05

G = alimentados en gallina

A = alimentados en conejo

S = significative 0.01<P<0.05

Números: temperatura °C

AS = altamente significativo P<0.01

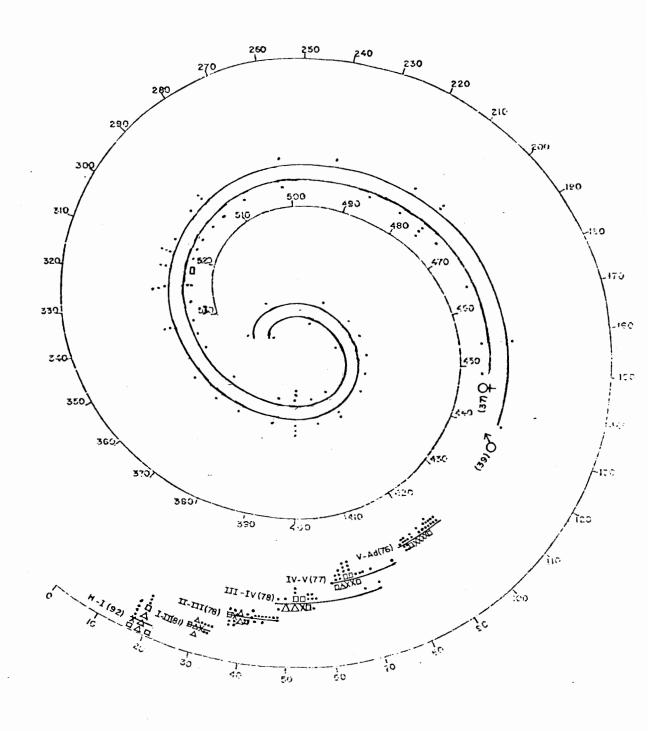


Figura 1. Edad al eclosionar o mudar los individuos pertenecientes a los diferentes estadios de desarrollo y longevidad individual por - sexos en los adultos R. neivai alimentados tres veces por semana en gallina.

H=huevos; I - V = ninfas de lº a 5º estadio.

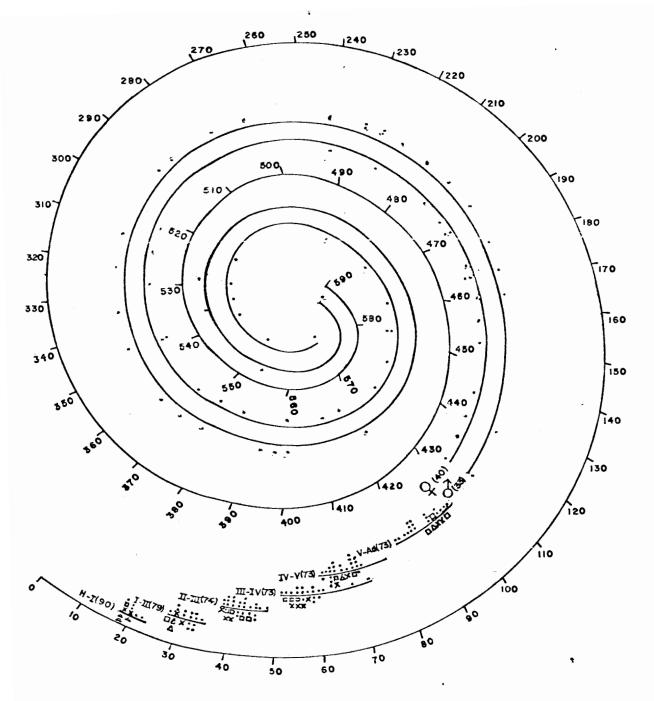
(n) = número de individuos.

15

 $\Delta = 20$

5

= 10



 $\triangle = 20$ $\Box = 5$ X = 10 $\vdots = 1$

Figura 2. Edad al eclosionar o mudar los individuos pertenecientes a los diferentes estadios de desarrollo y longevidad individual por - sexos en los adultos R. neivai alimentados tres veces por semana en conejo.

H=huevos; I - V = ninfas de lº a 5º estadio (n) = número de individuos.

3.1.b. Efecto de la temperatura ambiental.

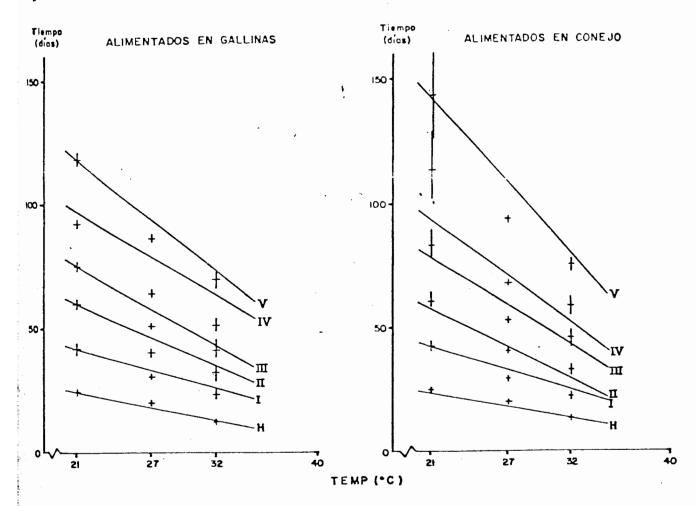
La duración total del ciclo de vida y de cada uno de los estadios incluyendo el período de incubación mostró una relación inversa con la temperatura ambiental. (Figura 3).

La eclosión de los huevos a la temperatura de $22\pm$ 1 $^{\circ}$ C se produjo a los 24.19 días; a 27 $^{\circ}$ C osciló entre los 12.88 y 13.65 días

La duración media del período de incubación, de los distintos estadios ninfales y del ciclo de vida en los animales mantenidos a 22 ± 1 °C fue aproximadamente la mitad del tiempo que emplearon los reduvideos mantenidos a 32 °C en completar el ciclo; mientras tanto en los animales mantenidos a 27 ± 1 °C, la duración media de cada estadio de desarrollo y del ciclo vital fue intermedia entre el tiempo empleado por los mantenidos a 21 y 32 °C. (Tabla 1). Se registró una fuerte correlación lineal estadisticamente significativa entre la temperatura media del ambiente y la edad promedio de aparición de los sucesivos estadios de desarrollo. (Figura 3).

3.2. MORTALIDAD.

La información sobre mortalidad es presentada de dos maneras diferentes: a. Como un calendario de mortalidad edad-específica y b. Como la mortalidad por estadio de desarrollo.



Igura 3. Rectas de regresión de la variación de la duración de las diferentes etapas de desarrollo en R. neivai en función de la temperatura ambiental. Las líneas horizontales representan las medias de la duración de las etapas de desarrollo observadas en el laboratorio y las verticales la desviación standard de la media. H = huevo; I-V = estadios ninfales 1°-5°.

I: Y=
$$44.46 - 0.97x$$
; r=-0.97
 Y= $43.84 - 0.96x$; r=-0.96

 I: Y= $74.21 - 1.54x$; r=-0.96
 Y= $75.80 - 1.58x$; r=-0.93

 I: Y= $105.87 - 2.17x$; r=-0.87
 Y= $108.54 - 2.48x$; r=-0.93

 I: Y= $133.63 - 2.83x$; r=-0.88
 Y= $147.18 - 3.26x$; r=-0.87

 I: Y= $161.48 - 3.08x$; r=-0.79
 Y= $173.48 - 3.80x$; r=-0.75

 Y= $173.48 - 3.80x$; r=-0.81

Alinentados en gallina

Alimentados en conejo

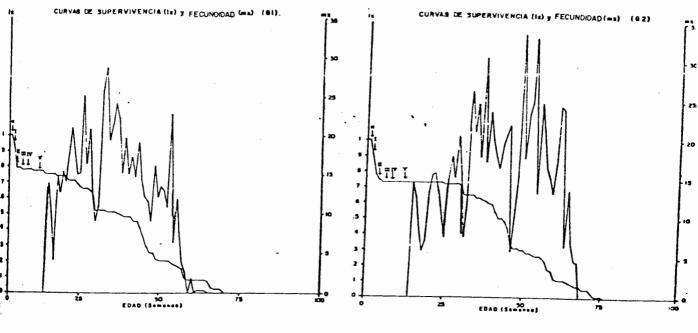
3.2.a. Mortalidad edad-específica.

3.2.a.1. Cohortes constituyentes del experimento principal.

En la figuras 4, 5 y 6 se representa la mortalidad y la fecundidad edad-específica como lx (supervivencia) y mx (fecundidad). La primera se interpreta como la probabilidad individual de alcanzar una cierta edad x, y la segunda indica el número de huevos puestos por hembra perteneciente a cada clase de edad.

Hay pocas diferencias entre las tres cohortes alimentadas en gallina (Figura 4), las cuales muestran un patrón general muy similar. La supervivencia de los huevos fue un poco mayor del 90%. En el primer estadio ninfal se registró un descenso de la sobrevivencia bastante fuerte; en los estadios ninfales II, III, IV y V el descenso fue mucho más lento. En las tres cohortes, la supervivencia inmediatamente después de hacerse adultos se mantuvo relativamente estable durante 15 a 20 semanas, haciéndonos pensar que con la última muda se superó un gran riesgo de mortalidad. Después de esas semanas de valores de supervivencia más o menos constantes, se observó un modelo edadespecífico de mortalidad con tendencia a la linealidad.

En las tres cohortes alimentadas en conejo (Figura 5), también se registró un patrón general similar al de los alimentados en gallina: altos valores de eclosión de los huevos, mortalidad relativamente elevada de las ninfas de I estadio y



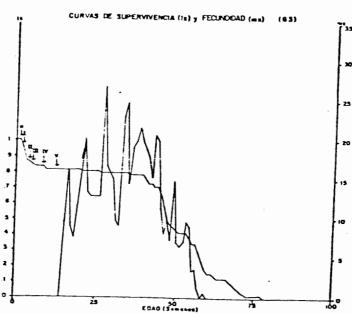
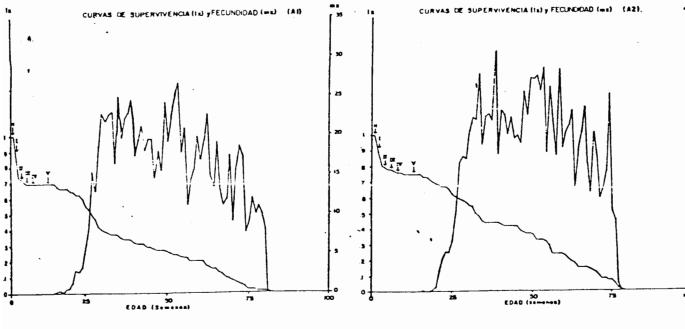


Figura 4. Curvas de sobrevivencia y fecundidad de las tres cohortes alimentadas en gallina. H=fin del estadio huevo; I - V = fin de los estadios ninfales lo - 50, respectivamente. Las definiciones de lx y mx se presentan en el apéndice.



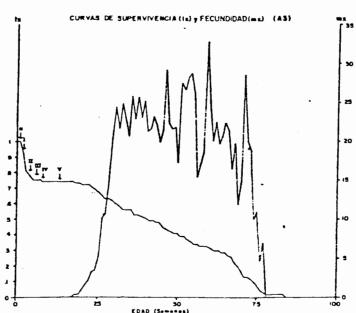


Figura 5. Curvas de sobrevivencia y fecundidad de las tres cohortes alimentadas en conejo. La explicación de los símbolos se presenta en la figura 4.

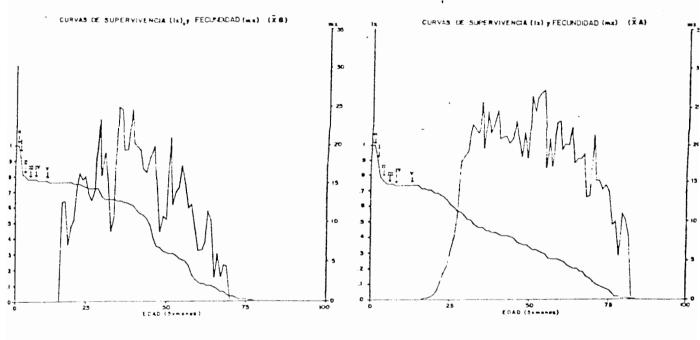


Figura 6. Curvas de sobrevivencia y fecundidad medias de las tres cohortes alimentadas en gallina $(\overline{X} \ G)$ y las tres alimentadas en conejo $(\overline{X} \ A)$. La explicación de los símbolos se presenta en la figura 4.

sobrevivencia más o menos constante en las etapas pre-adultas restantes.

Las diferencias básicas entre estos dos grupos consisten en:

a. una supervivencia general ligeramente menor en los animales

alimentados en conejo.

b. la supervivencia posterior a la emergencia de los adultos se mantuvo estable durante un período más corto en los ejemplares alimentados en este mismo huésped. (Figura 6).

3.2.a.2. Cohortes mantenidas en otras condiciones ambientales.

A la temperatura de 22 ⁰C, las dos cohortes seguidas mostraron un patrón de mortalidad por estadio completamente diferente (Figura 7). En los triatominos alimentados en gallina, se observó un fuerte descenso de la supervivencia en el estadio I, y luego se mantuvo casi invariable en los siguientes estadios ninfales. En cambio, en los ejemplares alimentados en conejo, se registró una gran disminución en la supervivencia del estadio ninfal I, que se mantuvo a lo largo de los restantes estadios pero con un descenso mucho menor.

A la temperatura de 32 °C, tanto los insectos alimentados en conejo como en gallina mostraron un patrón de mortalidad bastante semejante. En ambos huéspedes la mayor mortalidad ocurrió en los estadios I y II (Figura 7). En los estadios sucesivos la supervivencia se mantuvo en constante descenso pero a una tasa un poco menor.

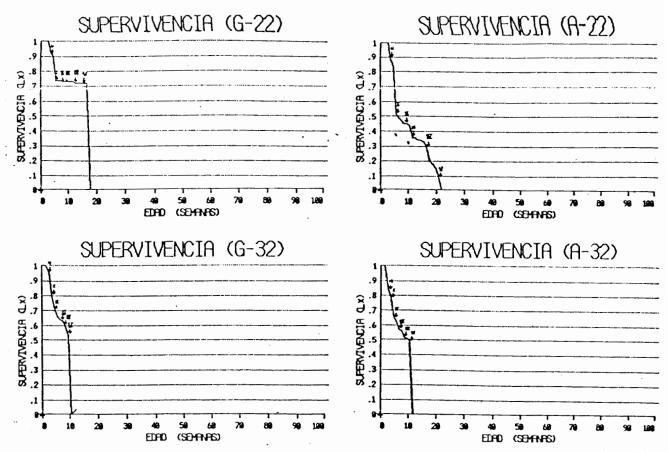


Figura 7. Curvas de sobrevivencia de las 4 cohortes mantenidas a 22 y 32°C. Las cohortes se siguieron sólo hasta el fin del estadio V. La explicación de los símbolos se presenta en la figura 4.

Debemos destacar que estas cuatro cohortes mantenidas a otras temperaturas, solo fueron seguidas hasta la muda a imago de todas la ninfas de V estadio.

3.2.b. Mortalidad por estadio.

En la tabla 2 se muestra el patrón de mortalidad en términos de estadios de desarrollo.

3.2.b.1. Cohortes constituyentes del experimento principal.

En los animales alimentados en gallina, la mortalidad del estadio huevo fue muy baja: menos del 8% de los huevos no eclosiono. Aproximadamente el 17% de las ninfas murieron antes de alcanzar el estadio adulto.

La mortalidad ninfal (pre-adultos) la expresamos para cada estadio de dos formas diferentes: mortalidad relativa y mortalidad absoluta (Tabla 3). En ambos casos se comportaron de manera semejante. Los valores máximos de mortalidad en los insectos alimentados en gallina se produjeron en el estadio ninfal I, seguidos en dos de las cohortes por el estadio ninfal II y en la otra cohorte por el estadio ninfal V. En los estadios ninfales III y IV se registró la menor mortalidad.

En los animales alimentados en conejo (tablas 2 y 3), la mortalidad del estadio huevo también fue muy baja: el 10% de los huevos no eclosionó. Aproximadamente el 19% de las ninfas

BSTADIO	5	C2	c3	χc	* U	A1	N2	A3	ΧA	* 4
HUEVO	190	100	100	001	07	ύὐΙ	100	100	100	07
N 1	63	68	95	92.33±1.76	39	63	68	92	90.00+1.00	38
k 11	62	78	8,	81,33±2.85	37	7.6	31	8.2	79.00-2.52	38
и ии	18	ני	7.8	78.33±3.18	37	07	78	27.	74.33±2.33	źı
к 1V	78	٤٢	83	78.00-2.89	37	69	77	75	73.67±2.40	33
a w	77	23	81	15.5400.77	37	69	70	72	73,00±2,08	33
APULTOS	31	6.7	81	76.3342.40	37	6.0	75	3.0	72.67±1.85	. 33
HEMBRAS	39	36	36	37.00-1.00	20	77	37	74	26.00-11.53	ίί
RACTOS	Эf	37	5 \$	39.33+2.85	17	28	38	35	32.67±2.91	14

TABLA 2. Mortelidad por estadio a 27 + 1°C en R. Helval.

X + error standard

G = alimentados en gullina A = alimentados en concjo

* = individual

Números - Sobrevivientes por estadio.

ESTADIO	G22	G32	A22	A32
HUEVO	100	100	100	100
NI	93	96	. 89	84
N II	74	80	52	79
N III	73	71	45	65
N IV	73	66	36	57
N V	72	63	29	52
ADULTOS	72	53	9	49
HEMBRAS	38	25	6	27
MACHOS	34	28	3	22

TABLA 2a. Mortalidad por estadio.

A 22+1°C y 32°C en R. neivai

G = alimentados en gallina

A = alimentados en conejo

Números = Sobrevivientes por estadio.

	G1	G2	G3	XG+ s √n	A1	A2	A3	XA+ s
7 DE ECLOSION	93	89	95	92.33 <u>+</u> 1.77	89	89	92	90.0 <u>+</u> 1.0
TOTAL DE MORTA- LIDAD NIMFAL	18	16	14	16.00 <u>+</u> 1.15	20	14	18	17.33 <u>+</u> 1.77
HORTALIDAD RELA TIVA N I	77.78	68.75	57.14	67.89 <u>+</u> 5.98	75	57.14	55.56	62.57 <u>+</u> 6.24
MORTALIDAD RELA TIVA N II	5.56	31.25	21.43	19.41+7.48	20	21.43	38.89	26.77 <u>+</u> 6.07
MORTALIDAD RELA TIVA N III	0	0	7.14	2.38 <u>+</u> 1.37	5	7.14	0	4.05 <u>+</u> 2.11
MORTALIDAD RELA TIVA N IV	5.56	0	14.29	6.62 <u>+</u> 3.82	n	7.14	5.56	4.22 <u>+</u> 2.17
MORTALIDAD RELA TIVA N V	11.10	0	0	6.41+3.70	0	7.14	0	2.38+2.38

MORTALIDAD ABSO ++	G1	G2	G3	Xc+ ₹n	A1	A2	A3	XA+ - 8
N I	15.05	12.36	8.42	12.66 <u>+</u> 2.54	16.85	8.99	10.87	12.24+2.37
N II	1.27	6.41	3.45	3.71 <u>+</u> 1.46	5.41	3.7	8.54	5.88 <u>+</u> 1.41
N III	0	0	1.19	0.40 <u>+</u> 0.40	1.43	1.28	0	0.90+0.46
N IV	1.28	0	2.41	1.23 <u>+</u> 0.70	0	1.30	1.33	0.88+0.44
N V	2.6	0	0	0.87 <u>+</u> 0.87	0	1.32	0	0.44 <u>+</u> 0.44

TABLA 3. Patrones de mortalidad a 27± 1°C en R. neivai.

⁺ Mortalidad relativa. expresa el número de ninfas que mueren en un estadio dado sobre el número de ninfas muertas en todos los estadios X 100.

⁺⁺ Hortalidad absoluta. expresa el número de ninfas que mueren en un estadio dado sobre el número de nifas que entraron a ese estadio X 100.

G = Alimentados en gallina A = Alimentados en conejo

	G22	A22	G32	A32	A indv.*	G indv.*
Z ECLOSION	93	89	96	84	95	97.5
TOTAL MORTALIDAD	21	80	43	35	5	2
MORTALIDAD RELA- TIVA N I	90.48	46.25	37.21	14.29	0	100.00
MORTALIDAD RELA- TIVA N II	4.76	8.75	20.93	40.00	20.00	0
MORTALIDAD RELA- TIVA N III	0	11.25	11.63	22.86	80.00	0
MORTALIDAD RELA- TIVA N IV	4.76	8.75	6.98	14.29	0	0
MORTALIDAD RELA- TIVA N V	0	25.00	23.26	8.57	0	0

MORTALIDAD ABSO- LUTA	G22	A22	G32	A32	A indv.*	G ind∀.≠
NI	20.43	41.57	16.67	5.95	0	5.13
N II	1.35	13.46	11.25	17.72	2.63	0
N III	0	20.00	7.04	12.31	10.81	0
N IV	1.37	19.44	4.55	8.77	0	0
NV	0	31.03	15.87	5.77	0	0
THEMBRAS ENTRAN- DO A ADULTOS	52.78	66.67	47.17	55.1	57.58	54.05

TABLA 3A. Patrones de mortalidad en R. neivai mantenido a

22 + 1°C y 32°C

G = alimentados en gallina

A = alimentados en conejo

Mortalidad relativa y absoluta: Ver tabla 3.

* Individual

murieron antes de alcanzar la edad adulta. Tanto la mortalidad absoluta como la relativa fueron mayores en las ninfas del estadio I, seguida por la mortalidad de las ninfas de II estadio. En los otros tres estadios ninfales la mortalidad fue muy baja.

No se registraron diferencias significativas en la mortalidad por estadio de los ejemplares sometidos a los dos huéspedes utilizados. El análisis de varianza produjo valores de p>0.05.

3.2.b.2. Cohortes mantenidas en otras condiciones ambientales.

En los animales alimentados en gallina, el patrón de mortalidad ninfal fue similar al de encontrado en los animales mantenidos a $27 \pm 1^{\circ}\text{C}$ y $60 \pm 10\%$ HR.(Tablas 2a y 3a).

A 22 °C, la mortalidad en el estadio huevo fue baja (7% no eclosionó), y la mortalidad ninfal fue del 21%. Esta mortalidad tanto en términos absolutos como relativos fue un atributo casi exclusivo de las ninfas de I estadio (el 90.48% de la mortalidad ninfal ocurrió en este estadio).

A 32 °C, la mortalidad de los huevos fue aún menor, sólo el 4% de éllos no eclosionó; en cambio, la mortalidad ninfal fue el doble que a 22 °C: 43%. Tanto en términos relativos como absolutos, la mayor mortalidad se registró en las ninfas de I estadio, seguida por las ninfas de V y II estadio. La menor mortalidad se observó en las ninfas de III y IV estadio.

En los animales alimentados en conejo, el patrón general de mortalidad fue también similar al de los animales mantenidos a 27 ± 1 $^{\circ}\text{C}$ y 60 ± 10 % HR.(Tablas 2a y 3a).

A 22 °C, la mortalidad en el estadio huevo fue baja (11% no eclosionó). La mortalidad ninfal fue del 80% correspondiendo casi la mitad (46.25%) a mortalidad en el estadio ninfal l, y la cuarta parte (25%) al estadio ninfal V.

A 32 °C, la mortalidad de los huevos fue un poco más alta (16%), y la mortalidad ninfal total fue sólo del 35%. La mayor mortalidad tanto en términos absolutos como relativos se registró en los estadios ninfales II y III. La mortalidad en el estadio ninfal I fue sólo el 14.3% constituyendo el menor valor de mortalidad para las ninfas de I estadio entre todas las cohortes estudiadas.

Independientemente de la fuente alimentaria, la menor mortalidad ninfal se observó en los insectos mantenidos a 27 ± 1 °C, al aumentar la temperatura hasta 32 °C, la mortalidad de los estadios inmaduros se elevó en un 30%. A temperaturas inferiores a 27 °C se registró también un aumento de la mortalidad ninfal; sin embargo, los resultados encontrados en las cohortes mantenidas a 22 ± 1 °C nos parecen un tanto irregulares: el aumento de la mortalidad parece ser muy bajo en los alimentados en gallina y excesivo en los alimentados en conejo. Creemos que la mortalidad a esta temperatura debería

corresponderse más o menos con el valor promedio de mortalidad de estas dos cohortes, lo cual se traduciría en un aumento de la mortalidad en un 45 - 50% con respecto a la registrada en las cohortes seguidas en el experimento principal.

3.3. LONGEVIDAD MEDIA Y MAXIMA.

La longevidad de los adultos se calculó a partir de la tabla de frecuencias del número de semanas vividas por cada individuo.

En los animales alimentados en gallina, los machos vivieron, en promedio, más tiempo que las hembras; en cambio, en las cohortes alimentadas en conejo, las hembras duraron, en promedio, un tiempo más largo que los machos. (Tabla 4).

En cuanto a la longevidad máxima, esta fue ligeramente mayor en los machos que en las hembras, tanto en los alimentados en gallina como en conejo. (Tabla 4).

3.4. EXPECTATIVA DE VIDA.

Se expresa como el número promedio de semanas que le faltan por vivir a un individuo después de alcanzar la edad x.

En la figura 8 se observa que independientemente de la fuente alimentaria se registró un aumento de la esperanza de vida desde el inicio de la generación hasta la edad media de la cohorte al finalizar el estadio ninfal I. Después de ese momento, se observó un descenso constante con una pendiente fija y acusada

	G1	G2	G3	XG± √n	Al	A 2	A3	XA+ Va
LONGEVIDAD MEDIA EN HEMBRAS ADULTAS	31.69	35.86	36.56	34.70+1.52	31.68	34.70	39.45	35.28+2.26
LONGEVIDAD MEDIA EN MACHOS ADULTOS	31.50	39.59	44.51	38.53+3.79	26 . 25	31.08	37.78	31.70 <u>+</u> 3.34
LONGEVIDAD MAXIMA HEMBRAS	58	67	58	61.00+3.00	69	65	64	66.00+1.53
LONGEVIDAD MAXIMA MACHOS	55	67	66	62.67 <u>+</u> 3.85	65	64	70	66.33+1.85
ESPERANZA DE VIDA AL INICIO DEL ES- TADIO HUEVO	33.16	36.39	43.13	37.56 <u>+</u> 2.94	30.41	35.49	39.49	35 .06 <u>+</u> 2 .57
ESPERANZA DE VIDA DE HEMBRAS AL INI- CIO DE EDAD ADULTA	30.17	34.27	35.02	33.15 <u>+</u> 1.51	31 . 34	34.00	38.81	34.72 <u>+</u> 2.19
ESPERANZA DE VIDA TOTAL AL INICIO DE LA EDAD ADULTA	30.10	35.97	39.48	35.18 <u>+</u> 2.74	28.96	32.37	38.11	33.15 <u>+</u> 2.67

TABLA 4. Algunas características del cíclo de vida de R. neivai

G = alimentados en gallinas

A = alimentados en conejo UNIDAD DE TIEMPO = semanas

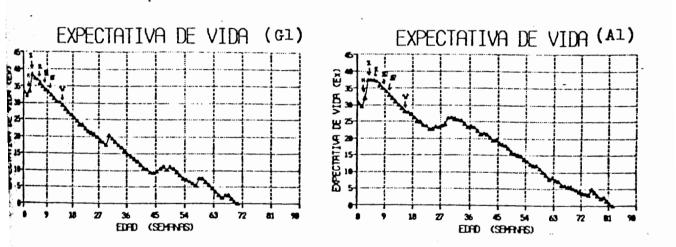


Figura 8. Expectativa de vida de dos cohortes: una alimentada en gallina (Gl) y la otra en conejo (Al). La explicación de los símbolos se presenta en la figura 4.

durante los restantes estadios ninfales y las primeras 10 - 15 semanas de la etapa adulta tanto en los alimentados en conejo como en gallina. Después de esas primeras semanas como adultos, la expectativa de vida disminuyó linealmente con algunos pequeños ascensos hasta hasta llegar a cero a las 70 y 82 semanas de edad en los alimentados en gallina y conejo respectivamente.

El incremento inicial en la esperanza de vida, lo interpretamos como el producto de haber superado los grandes riesgos de las primeras etapas del ciclo de vida, como son la eclosión y la primera muda. Al superar estos riesgos, las ninfas de II estadio mostraron los mayores valores de esperanza de vida.

3.5. REPRODUCCION.

En la tabla 5 se presenta un resumen de las características reproductivas de *R. neivai* sometidos a un régimen de alimentación de tres veces por semana.

En los animales alimentados en gallina la edad de la primera reproducción, un parámetro muy importante en dinámica de poblaciones, fue en promedio a las 15.17 semanas; mientras que los alimentados en conejo se reprodujeron por primera vez a las 17.17 semanas. Esta diferencia no fue estadisticamente significativa, (p = 0.05).

Después de mudar al estadio adulto, la primera reproducción de los animales alimentados en gallina fue a los 12.33 días y en

	G1	G2	G3	XG+ 5 -	A1	A2	A3	XA+ 7n
EDAD DE PRIMERA RE- PRODUCCION (SEM.)	14.5	15.5	15.5	. 15.17 <u>+</u> 0.33	16.5	16.5	18.5	17.17 <u>+</u> 0.66
PRIMERA REPRODUCCIÓN DESPUES DE ENTRAR AL ESTADO ADULTO (DIAS)	12	12	13	12.33+0.33	16	19	29	21.33+3.93
EDAD DE MAXIMA REPRO DUCCION (SEM.)	26.5	37.5	27.5	30.50±3.51	35.5	38.5	46.5	40.17 <u>+</u> 3.29
N° TOTAL DE SEMANAS REPRODUCTIVAS	51	53	45	49.67 <u>+</u> 2,40	65	62	61	62.67 <u>+</u> 1.20
N° X DE SEMANAS REPRODUCTIVAS/♀	28.94	33.52	34.85	32.44 <u>+</u> 1.79	30.75	32.24	39.45	34.15+2.68
TOTAL DE HUEVOS POR COHORTE	17852	19003	17565	18140 <u>+</u> 439	16479	19137	25810	2047533 <u>+</u> 277550
X DE HNEAO2\ &	691.56	873.66	605.69	723.64+79.00+	960.64	1074.64	1105.32	1046.89+44.02
X DE H/SEMANAS	350.04	358.55	390.33	366.31 <u>+</u> 12.26	253.52	308.66	423.11	328.43 <u>+</u> 49.95
X H/Q/SEMANA	13.56	16.48	13.46	14.50 <u>+</u> 0.99	14.78	17.33	18.12	16.74 <u>+</u> 1.01
% ECLOSION	87.34	89.93	82.66	86.64 <u>+</u> 2.12	76.96	82.72	90.54	83.41 <u>+</u> 3.94
EDAD ULTIMA REPRO- DUCCION (SEM.)	64.5	67.5	59.5	63.83+2.33++	80.5	77.5	78.5	78.83 <u>+</u> 0.88
PROPORCION SEXUAL	52	49.32	44.44	48.59 <u>+</u> 2.21	59.42	49.33	56.76	55.17 <u>+</u> 3.02
N° H/SEMANAS & A LA EDAD DE MAX. REPRODUC.	25.6	30.5	26.88	27 .66 <u>+</u> 1 .47	25.09	30 . 65	29.22	28.32 <u>+</u> 1.67

TABLA 5. Características reproductivos de R. neivai

G = alimentados en gallina

A = alimentados en conejo

+ = Estadisticamente significativo

++ = Altamente significative

los alimentados en conejo fue en promedio a los 21.33 días. Estos resultados están de acuerdo con lo señalado por Usinger (1944) y Hays (1965) quienes indicaron que las hembras de triatominos comienzan la postura entre 9 días y 4 semanas después de su emergencia como adultos.

Las hembras alimentadas en gallina pusieron una media de 14.5 huevos por semana durante unas 32 semanas después del inicio de la reproducción; el máximo esfuerzo reproductivo fue 27.66 huevos por hembra por semana a las 31 semanas de edad. Por otra parte, las hembras alimentadas en conejo pusieron una media de 16.74 huevos por semana durante unas 34 semanas después del inicio de la postura, con un máximo esfuerzo reproductivo de 28.32 huevos por hembra por semana a la edad de aproximadamente 40 semanas.

El número medio de huevos por cohorte en los reduvideos alimentados en gallina fue 18140, correspondiendo unos 724 huevos a cada hembra durante su vida, con una eclosión media del 86.64%. La edad de la última reproducción fue 63.83 semanas. Mientras tanto en los alimentados en conejo, el número medio de huevos por cohorte fue 20475, correspondiendo unos 1047 huevos a cada hembra durante toda su vida. La eclosión media fue 83.41%. La edad promedio de la última reproducción fue 78.83 semanas.

En general, los ejemplares alimentados en conejo fueron más tardíos en su edad al iniciar y finalizar la reproducción y en la

edad en la cual alcanzaron su máximo esfuerzo reproductivo. Estos mismos animales se mantuvieron reproductivamente activos un mayor número de semanas (la diferencia fue altamente significativa, p=0.0097) y mostraron cifras un poco mayores en el número de semanas reproductivas por hembra, en el número de huevos por número de huevos por hembra (diferencia en el estadisticamente significativa p=0.024), en el número de huevos por hembra por semana, y en el número de huevos por hembra por semana a la edad de máxima reproducción, y en la edad de la última reproducción (la diferencia fue altamente significativa, p=0.005). El número de huevos por semana fue ligeramente superior en los animales alimentados en callina.

En las figuras 4, 5 y 6 se presenta el calendario de reproducción edad-específico expresado como el número de huevos por hembra por semana o fecundidad edad-específica (mx).

En los animales alimentados en gallina se registró un patrón general unimodal con algunas irregularidades. Los picos reproductivos se presentaron entre las 30 y 40 semanas de edad, con la excepción de la cohorte "G2" cuyos picos reproductivos aparecieron poco después de las 50 semanas de edad. Desde el inicio de la reproducción los valores de fecundidad fueron elevados. En las tres cohortes, las hembras detuvieron la postura varias semanas antes de la muerte del último individuo adulto. (Figura 4).

En los insectos alimentados en conejo, el patrón general de reproducción fue también unimodal aunque el número de irregularidades es menor. Los picos reproductivos ocurrieron alrededor de la edad de 50 semanas. La ovoposición se inició con valores bajos por unas 10 semanas, luego alcanzó niveles relativamente altos durante el resto de la etapa adulta, y finalmente cayó abruptamente por la muerte de la gran mayoría de los animales. Las hembras detuvieron la postura 2-3 semanas antes de la muerte del último individuo. (Figura 5).

3.5.a. Fertilidad edad-específica (porcentaje de eclosión).

Después de haber sido conservados juntos durante cinco semanas a 27 ± 1 $^{\circ}\text{C}$ y $60 \pm 10\%$ HR, se determinó el porcentaje de huevos viables o fértiles, mediante la cuenta del número de ninfas de I estadio por cohorte por semana presentes en cada uno de los frascos (Tabla 6).

En los animales alimentados en gallina, la eclosión media fue del 86.64%, ésta se mantuvo muy alta durante las primeras 10 semanas de vida reproductiva (92.88%); luego se mantuvo entre el 88 y el 96% durante las siguientes 30 semanas, alcanzando su menor valor en las últimas 10 semanas reproductivas (63.13%). Se registró un descenso en la ovoposición durante las últimas semanas reproductivas el número total de huevos puestos por las tres cohortes fue aproximadamente 1400 en las últimas 10 semanas, contrastando con medias superiores a 10000 huevos cada 10 semanas

EDAD (SEMANAS)	G1 N° H. Z	•	G2	G	-	N° HUEVOS Z ECLOSIO	
(SB.MAS)	N° H. Z	E. Nº H.	7 E.	N° Н.	4 E.	N HUEVUS	Z ECLOSION
1 - 10	5450 94.	22 4203	92.57	4566	91.84	4740.33 <u>+</u> 370.15	92.88±0.70
11 - 20	5624 96.	85 5361	95.88	5785	94.77	5590.00 <u>+</u> 123.58	95.83 <u>+</u> 0.60
21 - 30	4711 94.	04 5888	93.70	5752	91.61	5450.33 <u>+</u> 371.74	93.12+0.76
31 - 40	1796 91.	37 2489	89.93	1387	83.47	1890.67+321.62	88.26+2.43
41 - 50	271 60.	21(11) 1062	77.56(13)	73	51.62(5)	468.67+302.12	66.13 <u>+</u> 7.63
TOTAL DE LA COHORTE	17852	19003		17565		18140.00 <u>+</u> 439.90	

EDAD				1		A2		.3	X A	
SEM	ANA	(s)	N° H.	Z E.	Nº H.	ZE.	N° H.	Z E.	Nº HUEVOS X A	Z ECLOSION
1	-	10	568	73.70	745	55.87	1334	88.27	882.33 <u>+</u> 231.54	72.61 <u>+</u> 9.37
11	-	20	44 36	95.41	4957	94.55	6804	95.89	5399.00 <u>+</u> 718.42	95.28 <u>+</u> 0.39
21	-	30	4532	94.58	5042	93.01	6490	94.78	5354.67+586.45	94.12 <u>+</u> 0.56
31	-	40	3761	93.31	4577	92.52	5689	93.44	4675.67 <u>+</u> 558.75	93.09+0.29
41	-	50	2331	90.90	2643	88.20	4484	91.49	3152.67 <u>+</u> 671.73	90.20+1.01
51	-	60	800	82.20	1173	72.15(12)	1009	79.35(11)	994.00 <u>+</u> 107.94	77.90 <u>+</u> 2.99
61	-	70	51	8.64(5)					17.00 <u>+</u> 29.44	8.64 <u>+</u> 2.88
ТОТ		DE LA TE	16479		19137		25810)	20475.33 <u>+</u> 2778.7	9

TABLA 6. Porcentaje de eclosión de los huevos de R. neivai

G = alimentados en gallina

A = alimnetados en conejo

Número entre paréntesis: cantidad de semanas.

H = Huevos

E = Eclosión

durante las primeras 40 semanas.

En los insectos alimentados en conejo, el período reproductivo se extendió unas 10 - 15 semanas más que el de los alimentados en gallina; sin embargo, la eclosión se mantuvo relativamente baja durante las primeras 10 semanas de postura (72.61%), luego osciló entre el 90 y 95% durante las siguientes 40 semanas, finalmente mostró un descenso en las últimas semanas de vida reproductiva, alcanzando valores del 77.9% en las siguientes 10 semanas y del 8.64% en las últimas 5 semanas.

Debe señalarse que en las últimas 15 semanas el número total de huevos puestos por estas tres cohortes fue de 3000 y en las primeras 10 semanas de 2700 huevos; valores estos que contrastan con los promedios superiores a 10000 huevos cada 10 semanas durante las 40 semanas intermedias de vida reproductiva. La eclosión media de estas cohortes fue del 83.41%. (Tabla 6).

3.6. TABLAS DE VIDA Y PARAMETROS POBLACIONALES.

Los calendarios de supervivencia (o mortalidad) y fertilidad edad-específica proporcionaron los datos necesarios para la construcción de tablas de vida. La información más importante incluída en una tabla de vida se concentra en las columnas lx (probabilidad de supervivencia) y ex (expectativa de vida). Como los resultados de lx se muestran graficamente (Figuras 4, 5, 6 y 7), presentamos tablas condensadas en las cuales sólo se anota la

expectativa de vida de las tres cohortes alimentadas en gallina (Tabla 7) y de las tres cohortes alimentadas en conejo (Tabla 8).

En la tabla 9 se resumen las estadisticas poblacionales de R. neivai. En los ejemplares alimentados en gallina, el tiempo generacional medio fue de 32.87 semanas (230 días). La tasa neta de reproducción (Ro) fue de 374.41. El primero indica el tiempo en el cual están espaciadas dos generaciones sucesivas y el segundo el cociente entre el total de nacimientos de hembras en dos generaciones sucesivas, indica que una población de R. neivai en las condiciones experimentales que utilizamos se multiplica 374 veces en una generación.

La tasa intrínseca promedio de crecimiento (r), llamada tasa de multiplicación (Rabinovich, 1980) representa la diferencia entre las tasas instantáneas de natalidad (b) y de mortalidad (d), fue igual a 0.247 y la tasa finita de crecimiento (λ), es decir, el número de veces que la población se incrementa en una semana fue en promedio 1.281.

En los ejemplares alimentados en conejo, el tiempo generacional medio fue de 35.94 semanas (251 días). La tasa neta de reproducción media (Ro) fue 374.55. La tasa intrinseca media de crecimiento (r) fue igual a 0.164 y la tasa finita de crecimiento (λ) fue en promedio 1.177.

Se encontraron diferencias altamente significativas en los

				32	G3		
EDAD "PIVOTE" (SEMANA)	TODOS -	HEMBRAS	Topos	- HEMBRAS	TODOS	- HEMBRAS	
0.5	33.16		30.39		43.13		
2.5	33.54		38.70		43.32		
4.5	37.40		43.78		45.80		
6.5	35.87		42.97		45.42		
8.5	33.87		40.97		43.42		
10.5	32.31		38.97		42.48		
12.5	30.31		36.97		40.48		
14.5	29.10	29.17	34.97	33.267	38.48	34.02	
16.5	27.10	27.17	32.97	31.27	36.48	32.02	
18.5	25.46	25.17	30.97	29.27	34.48	30.02	
20.5	23.46	23.17	28.97	27.27	32.98	28.74	
22.5	22.43	21.79	26.97	25.27	30.88	26.74	
24.5	21.03	20.36	24.97	23.27	28.88	24.74	
26.5	19.96	19.52	23.31	21.91	27.23	23.64	
28.5	18.24	18.07	21.31	19.91	25.23	21.64	
30.5	20.44	21.08	19.59	18.44	23.723	19.64	
32.5	18.44	19.08	19.35	18.15	21.23	17.64	
34.5	16.78	16.08	12.35	16.15	19.33	15.64	
36.5	14.78	15.08	15.88	14.15	17.47	14.05	
38.5	13.34	13.65	14.37	12.60	15.47	12.05	
40.4	11.60	11.65	12.82	11.01	14.03	11.13	
42.5	10.28	10.57	12.96	10.62	12.60	9.80	
44.5	9.13	9.00	11.44	8.62	10.94	7.80	
46.5	10.50	9.89	13.65	11.34	11.18	8.52	
48.5	10.10	9.28	12.92	10.95	11.65	8.97	
50.5	10.45	10.87	11.33	10.25	10.69	9.06	
52.5	8.45	8.87	10.11	10.20	8.94	7.06	
54.5	7.22	7.74	8.81	8.20	7.53	6.02	
56.5	6.00	6.57	7.10	6.20	6.35	4.85	
58.5	7.61	9.25	7.39	7.50	6.89	5.96	
60.5	6.50	7.25	8.42	11.83	8.10	7.07	
62.5	4.50	5.25	7.14	9.83	7.12	5.07	
64.5	2.50	3.25	5.70	7.83	5.67	4.90	
66.5	2.50	3.50	4.88	5.83	3.67	2.90	
68.5	1.50	1.50	3.50	3.83	3.00	0.90	
70.5	0.50	0.50	2.70	3.50	3.00	0	
72.5	0	0	1.50	3.50	3.00		
74.5			1.50	1.50	3.50		
76.5			0	0	1.50		
78.5					0		

TABLA 7. Esperanza de vida R. neivai alimentados en gallina.

	A1			A2	A3		
EDAD "PIVOTE" (SEMANA)	TODOS	- HEMBRAS	TODOS	- HEMBRAS	TODOS		
0.5	30.41		35,49		39.28		
2.5	31.97		37.59		40.57		
4.5	37.38		40.37		45.71		
6.5	36.96		38.89		45.51		
8.5	34.96		37.88		44.11		
10.5	32.96		36.37		42.11		
12.5	30,96		34 . 37		40.11		
14.5	28.96	31.36	32.37	34.00	38.11	30.81	
16.5	27.78	30.71	31.21	32.88	36.11	36.81	
18,5	26.28	29.66	30.05	32.20	34.58	34.91	
20.5	24.97	27.66	28.89	32.07	33.04	33.74	
22.5	23.73	27.91	27.72	32.04	31.04	31.74	
24.5	22.86	28.35	26.53	30.04	30.36	32.05	
26.5	23.35	27.99	26.67	30.01	30.16	33.68	
28.5	24.20	31.79	25.55	29.04	29.10	34.05	
30.5	26.30	32.19	24.88	28.05	28.50	33.30	
32.5	25.63	30.19	25.29	29.34	27.94	31.90	
34.5	24.31	28.19	25.92	28.52	26.43	29.90	
36.5	23.61	26.19	24.50	26.52	25.84	27.90	
38.5	22.29	24.19	25.50	24.52	24.31	26.93	
40.5	21.59	23.42	20.99	22.52	23.24	24.93	
42.5	20.27	21.42	19.48	20.52	21.70	22.93	
44.5	19.57	19.97	17.48	18.52	20.15	20.93	
46.5	18.21	17.97	16.71	18.10	19.91	20.63	
48.5	16.87	17.00	15.55	17.86	18.81	18.63	
50.5	15.46	15.97	13.94	15.86	17.26	16.63	
52.5	14.67	15.50	13.17	14.69	16.12	15.73	
54.5	13.29	13.50	11.53	12.69	15.39	14.45	
56.5	11.67	12.39	13.00	13.84	14.26	13.15	
58.5	10.90	11.39	11.00	11.84	12.68	11.47	
60.5	8.90	9.34	9.41	9.84	11.03	9.47	
62.5	8.21	8.41	9.18	7.84	9.70	8.44	
64.5	7.17	7.20	9.30	8.80	7.90	6.86	
66.5	6.04	5.50	7.30	6.80	6.46	4.86	
68.5	5.50	5.07	. 5.71	5.39	5.64	3.98	
70.5	4.63	5.88	4.50	4.64	4.97	3.63	
72.5	3.83	5.00	4.25	4.10	4.35	4.06	
74.5	3.25	4.13	2.64	2.75	3.30	2.06	
76.5	4.00	5.50	1.10	1.17	3.50	0.90	
78.5	2.00	3.50	0.50	0.50	5.50	0	
80.5	1.50	3.00			3.50		
82.5	0	0			1.50		

TABLA 8. Esperanza de vida de R. neivai alimentados en conejo.

	G1	G2	င့်ဒ	Xc <u>+</u> ₹	A1	A2	A 3	XA+ In
TIEMPO CENERACIONAL (T)	31.20	35.05	32.36	32.87 <u>+</u> 1.14	35.87	35.32	36.62	35.94+1.05
TASA NETA DE REPRODUCCION (Ro)	342.6	383.44	397.19	374.41+16.39	279.26	391.2	453.19	374.55 <u>+</u> 50.89
TASA INTRINSECA DE CRECI- MIESTO (A.)	0.256	0.239	0.247	0.247+0.005++	0.157	0.169	0.167	0.164±0.003
TASA INSTANTANEA DE NATA- LIDAD (b)	0.333	0.319	0.307	0.320+0.010++	0.219	U.225	0.219	6.222 <u>+</u> 0.002
TASA INSTANTANEA DE MORTA LIDAD (d)	0.077	0.08	0.060	0.072 <u>+</u> 0.010	0.062	0.056	0 051	0.056+0.003
TASA FINITA DE CRECIMIEN- TO (λ)	1.292	1.270	1.28	1.281+0.010	1.170	1.18	1.182	1 177+0.003
VALOR REPRODUCTIVO TOTAL (V)	2736.25	3599.94	2503.97	2°46.72 <u>+</u> 333.42 ++	5497.48	5879.57	6166.03	5847.69 <u>+</u> 193.65
TASA FINITA DE NATALIDAD (B)	0.38	0.36	0.35	0.360 <u>+</u> 0.001 ++	0.237	0.240	0.238	0.240 <u>+</u> 0.001

TABLA 9. Estadísticas poblacionales de R. ncivai

C = alimentados en gallina

A = alimnetados en conejo

++ = Altamente significative

valores de las tasas de crecimiento (r) y mortalidad (b), (p=0.0008 y 0.0009 respectivamente) y en la tasa finita de natalidad (λ), (p=0.0008); las cuales fueron mayores en las cohortes alimentadas en gallina. Igualmente, se registró una diferencia altamente significativa en el valor reproductivo total (V), (p=0.0028), el cual fue mayor en las cohortes alimentadas en conejo.

Se calculó la Distribución Estable de Edades (D.E.E.) , la cual consiste en una estructura etaria que se mantiene más o menos constante y que se obtiene en ambientes no limitados cuando no hay cambios en los calendarios de mortalidad y fecundidad. Así, las cohortes seguidas asumieron gradualmente una D.E.E. compuesta por 43.95% de huevos, 52.48% de ninfas y 3.57% de ladultos en las cohortes alimentadas en gallina y por 33.76% de huevos, 57.83% de ninfas y 8.41% de adultos en las cohortes alimentadas en conejo. (Tabla 10).

Las diferencias registradas en los valores porcentuales de huevos y ninfas de I estadio son altamente significativas (p=0.001 y 0.0006 respectivamente). Estos valores fueron mayores en las cohortes alimentadas en gallina. De igual manera, se econtraron diferencias significativas en los porcentajes de minfas de V estadio (p=0.017) y altamente significativas en los porcentajes de adultos (p=0.0008). Estos porcentajes fueron mayores en los triatominos alimentados en conejo.

ESTADIO	G1	G2	-G3	$\overline{X}G + \frac{B}{\sqrt{D}}$	A1	A2	A3	XA± 5/n
HUEVO	45.31	44.00	42.54	43.95+0.80++	34.19	33.56	33.54	33.76 <u>+</u> 0.21
I	13.36	13.04	13.25	13.22+0.09++	11.19	11.26	11.42	11.29 <u>+</u> 0.07
11	16.79	16.57	17.43	16.93 <u>+</u> 0.26	15.69	16.30	16.41	16.13 <u>+</u> 0.23
111	9.95	9.97	5.93	8.62 <u>+</u> 1.35	11.00	11.50	15.23	12.58 <u>+</u> 1.33
IV	5.94	6.20	10.81	7.65 <u>+</u> 1.58	8.00	7.91	6.66	7.52+0.43
v	5.63	6.22	6.27	6.04+0.21 +	11.81	11.52	8.33	10.55 <u>+</u> 1.11
ADULTOS	3.03	3.89	3.78	3.57 <u>+</u> 0.27++	8.80	7.99	8.43	8.41+0.24

TABLA 10. Distribución estable de edades (%) de R. neivai calculada a partir de las tablas de vida

G = alimentados en gallina

A = alimentados en conejo

^{+ -} Estadisticamente significative

^{++ =} Altamente significative

El valor reproductivo total (V) de cada cohorte fue calculado (Tabla 9). Este parámetro debe analizarse para las diferentes clases de edad (Figura 9). Independientemente de la fuente alimentaria utilizada, se observó un aumento exponencial del valor reproductivo edad-específico (Vx) a medida que se avanzó en las etapas de desarrollo ninfal. En ambos huéspedes, los valores mayores de Vx se registraron a las pocas semanas después de haber mudado a adultos, luego estos valores disminuyeron con una pendiente casi constante hasta el final de la generación. El máximo valor reproductivo y la duración del período reproductivo fueron mayores en los animales alimentados en conejo que en los alimentados en gallina.

En la tabla 11 se muestra para cada cohorte, el valor reproductivo agrupado por estadios de desarollo (Vj); éstos valores indican cual es el valor de un individuo en términos del número de descendientes con los cuales contribuirá a la población en la próxima generación (Fisher, 1930). Con la excepción del estadio ninfal I en todas las cohortes y en una cohorte del estadio ninfal III, los cuales tienen un Vj mayor que el estadio precedente pero menor que el siguiente, hay una clara tendencia a aumentar los Vj a medida que los individuos avanzan en su desarrollo. En general, el valor reproductivo de los huevos y ninfas alimentadas en gallina fue superior al de las alimentadas en conejo, (p=0.0036, 0.0037, 0.0123 y 0.0053 en las ninfas de I, II, IV y V estadio respectivamente). En los adultos el valor

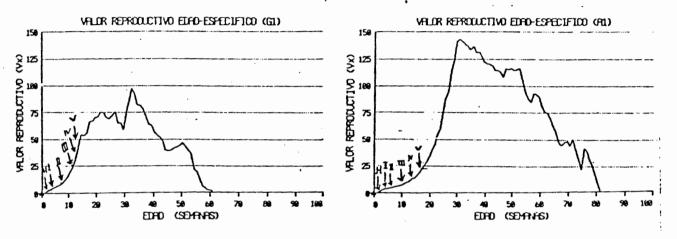


Figura 9. Valor reproductivo de dos cohortes: una alimentada en gallina (G1) y la otra en conejo (A1). La explicación de los símbolos se presenta en la figura 4.

ESTADIO	G1	G2	G3	XC+ Vn	Al	A2	A3	XA± \$ /n
HUEVO	0.10	0.07	0.10	0.09+0.01	0.04	0.04	0.04	0.04+0
I	0.07	0.06	0.08	6.67 <u>+</u> 6.61 *	↔ 0. <u>0</u> 3	0.03	0.03	0.03 <u>+</u> 0
11	0.26	0.19	0.25	0.23+0.02	↔ 0.09	0.08	0.08	0.080+0.003
111	0.44	0.32	0.18	0.32 <u>+</u> 0.08	0.13	0.12	0.19	0.15+0.02
IV	0.73	0.52	0.94	0.73+0.12 +	0.19	0.17	0.20	0.19 <u>+</u> 0.01
v	3.32	2.18	3.1	2.87 <u>+</u> 0.35 +	+ 0.82	0.81	0.66	0.76 <u>+</u> 0.05
ADULTOS	95.08	96.66	95.35	95.70 <u>+</u> 0.49	98.69	98.74	98.8	98.74+0.03

TABLA 11. Importancia de los estadios de desarrollo de R. neivai en términos de valor reproductivo, como un porcentaje del valor reproductivo to tal de las cohortes.

- G = alimentados en gallina
- A * alimentados en conejo
- + = Estadisticamente significative
- ++ Altamente significativo

reproductivo de los alimentados en conejo fue ligeramente mayor.

Los resultados presentados en la tabla 11 son una medida relativa de la importancia de cada etapa de desarrollo en términos de su valor reproductivo; sin embargo, el valor real de cada estadio depende de la estructura etaria de la población. La tabla 12 se construyó para proporcionar la misma información que la tabla 11 pero asumiendo que la población ha alcanzado una D.E.E.

Haciendo estas consideraciones se obtuvieron ciertas diferencias entre estas dos últimas tablas. En la tabla 12 hay aumento de los Vj del estadio huevo y de todos los estadios ninfales y una ligera disminución del valor reproductivo de los adultos; los aumentos son debidos a los elevados porcentajes de estas etapas inmaduras en una población con D.E.E.. Las disminuciones se deben a los reducidos porcentajes de adultos en estas mismas poblaciones.

En general, los valores porcentuales encontrados en huevos y ninfas fueron significativamente mayores en las cohortes elimentadas en gallina (p=0.0061, 0.0063, 0.02 y 0.008 en los nuevos, ninfas de II, IV y V estadio respectivamente). En cambio porcentaje de adultos fue significativamente mayor en los eduvideos alimentados en conejo (p=0.0069).

Estos cambios se observaron mejor en las cohortes limentadas en gallina, porque en las alimentadas en conejo el

TABLA 12. Importancia relativa (%) de los estadios de desarrollo en términos de valor reproductivo en una población de R. neivai que ha alcanzado una distribución estable de edades (D.E.E).

G = alimentados en gallina

A = alimnetados en conejo

^{+ =} Estadisticamente significative

^{++ =} Altamente significative

porcentaje de adultos cuando se logra la D.E.E. es relativamente

3.7. COHORTES ALIMENTADAS CON OTRAS FRECUENCIAS.

3.7.a. Mortalidad.

En los ejemplares alimentados con otras frecuencias, la mortalidad la presentamos solamente como un calendario edadespecífico.

En la figura 10 se representa la mortalidad edad-específica como lx (supervivencia), es decir, como la probabilidad individual de alcanzar una cierta edad x.

3.7.a.1. Cohortes alimentadas en gallina.

En las dos cohortes alimentadas en gallina con frecuencia semanal y quincenal, el patrón general es similar. Nuestro análisis se limitará a la supervivencia de los adultos ya que los datos utilizados para la elaboración de estas curvas de supervivencia provienen de los promedios registrados por las cohortes alimentadas tres veces por semana y mantenidas a 27 ± 1 °C.

La supervivencia de los animales pertenecientes a estas dos cohortes inmediatamenete después de hacerse adultos se mantuvo relativamente estable por un período de unas 8 - 10 semanas, el cual es menor que en los ejemplares alimentados tres veces por

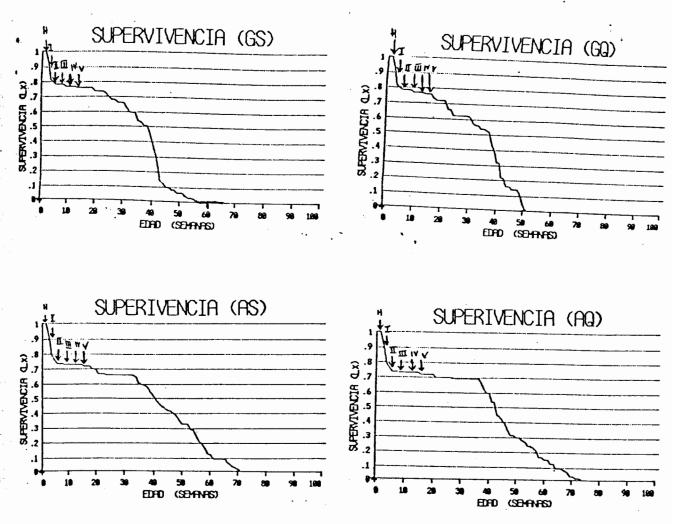


Figura 10. Curvas de sobrevivencia de 4 cohortes: 2 alimentadas semanal (GS-AS) y dos quincenalmente (GQ-AQ). La explicación de los símbolos se presenta en la figura 4.

semana. Después de este tiempo, se observó un modelo casi lineal de mortalidad edad-específica.

3.7.a.2. Cohortes alimentadas en conejo.

En las dos cohortes alimentadas en conejo con frecuencia semanal y quincenal también se observó un patrón similar de supervivencia edad-específica. Por las razones anteriormente expuestas, nos referiremos solo a los individuos adultos. En estos insectos, la supervivencia al alcanzar la edad adulta se mantuvo casi invariable por unas 20 - 25 semanas y luego descendió en forma lineal hasta aproximadamente las 72 semanas de edad.

3.7.b. Longevidad.

En los individuos alimentados en gallina se observó una disminución de la longevidad media a medida que se espaciaba la frecuencia de alimentación tanto en machos como en hembras. Por setra parte, en los triatominos alimentados en conejo la variación de la frecuencia de alimentación se tradujo en resultados irregulares en ambos sexos. En general, las hembras mostraron una longevidad media superior a la de los machos y los reduvideos alimentados en conejo duraron mas que los alimentados en gallina.

En relación a la longevidad máxima de los alimentados en gallina, se registró un cierto descenso a medida que la frecuencia alimentaria disminuyó tanto en hembras como en machos.

(Tabla 13). En cambio, en los ejemplares alimentados en conejo, la longevidad máxima de machos y hembras, fue mayor en los que se ofreció sangre quincenalmente.

3.7.c. Expectativa de vida.

For las razones señaladas en relación a los estadios de desarrollo ninfal, nos referimos sólo a la esperanza de vida de los adultos. Se observó un descenso de la esperanza de vida con una tendencia a la linealidad mostrando ligeras irregularidades hasta cuando se hizo igual a cero en una edad un poco mayor en los ejemplares alimentados en conejo que en los alimentados en gallina. (Figura 11).

3.7.d. Reproducción.

En los triatominos alimentados semanal y quincenalmente, no nos referiremos al período transcurrido antes de la primera reproducción después de entrar al estadio adulto, ya que se esperaron unas tres semanas antes de iniciar la alimentación con estas frecuencias diferentes, en virtud de evitar la aparición de autogenia, la cual consiste en un fenómeno por medio del cual, una hembra de insecto puede oviponer sin haber ingerido ninguna fuente alimentaria como adulta (Engelmann, 1970).

La autogenia en triatominos fue demostrada por Patterson (1979), quien alimentó 25 ninfas de *R. prolixus* hasta cuando estuvieron repletas de sangre y encontró que 10 de éllas pusieron

	GS	7A.S	CQ	AQ	G UNA VEZ	A UNA VEZ
LONGEVIDAD MEDIA ADULTOS (HEMBRAS)	27.66	31.49	24.29	36.54	11.44	12.36
LONGEVIDAD MEDIA ADULTOS (MACHOS)	23.87	34.97	23.50	33.53	10.76	11.44
LONGEVIDAD MAXI- MA (HEMBRAS)	54	37	37	63	18	18
LONGEVIDAD MAXI- MA (MACHOS)	41 _	36	37	67	16	15
ESPERANZA DE VIDA EN LAS HEMBRAS AL INICIO DE LA EDAD ADULTA	26.34	30.93	23.79	36.04	10.9	11.86
ESPERANZA DE VIDA EN TODOS AL INICIO DE LA EDAD ADULTA	24.86	32.61	23.79	34.55	10.26*	10.94*

TABLA 13. Algunas características del ciclo de vida de R. neivai alimentados

a 3 diferentes frecuencias

G = alimentados en gallina

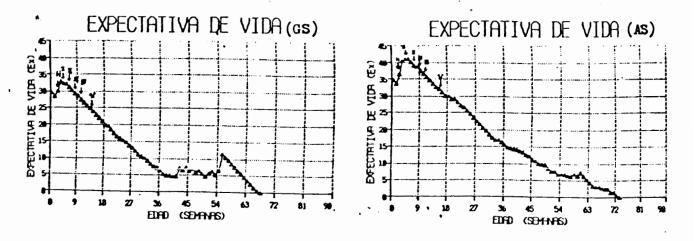
A = alimentados en conejo

* = esperanza de vida de machos

UNIDAD DE TIEMPO = semanas

GS-AS = alimentados semanalmente

GQ-AQ = alimentados quincenalmente



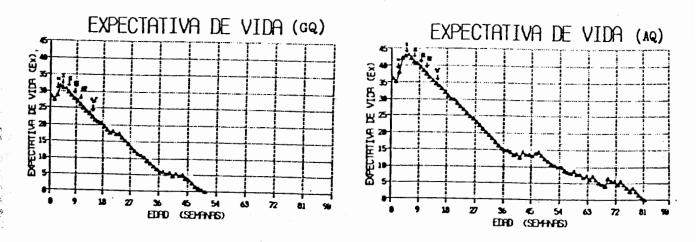


Figura 11. Expectativa de vida de 4 cohortes alimentadas: 2 semanal (GS-AS) y 2 quincenalmente (GQ-AQ). La explicación de los símbolos se presenta e la figura 4.

entre 2 y 28 huevos cada una antes de su primera alimentación como adultas.

3.7.d.a. Alimentados en gallina.

Las hembras alimentadas semanalmente pusieron una media de 10.05 huevos por semana durante unas 28 semanas después del inicio de la reproducción. El máximo esfuerzo reproductivo fue de 16.47 huevos por hembra por semana a las seis semanas después de la primera postura. El número total de huevos en la cohorte fue 10674, correspondiendo unos 523 huevos a cada hembra durante toda su vida con una eclosión media de 86.38%. La última reproducción se produjo a las 51 semanas después de la primera postura. (Tabla 14).

9.57 huevos por semana durante unas 24 semanas después del inicio de la postura. El máximo esfuerzo reproductivo fue 22.39 huevos por hembra por semana a las 13 semanas después de la primera reproducción. El número total de huevos en la cohorte fue 8316 correspondiendo unos 344 huevos a cada hembra durante toda su vida con una eclosión media de 91.89%. La última postura se realizó a las 35 semanas después de la primera reproducción. (Tabla 14).

3.7.d.b. Alimentados en conejo.

Las hembras alimentadas semanalmente pusieron una media de

12.87 huevos por semana durante 31 semanas después del inicio de la reproducción. El máximo esfuerzo reproductivo fue de 20 huevos por hembra por semana a las 12 semanas después de la primera postura. El número total de huevos en la cohorte fue 14558, correspondiendo unos 618 huevos a cada hembra durante toda su vida. La eclosión media fue 84.12%. La última reproducción se produjo a las 47 semanas después de haberse iniciado la postura. (Tabla 14).

Las hembras alimentadas quincenalmente pusieron una media de 8.99 huevos por hembra por semana durante unas 30 semanas. El máximo esfuerzo reproductivo fue 11.11 huevos por hembra por semana a las 14 semanas después de la primera postura. El número total de huevos en la cohorte fue 10510, correspondiendo unos 494 huevos a cada hembra durante toda su vida con una eclosión media del 90.81%. La última reproducción fue a las 54 semanas después de la primera postura. (Tabla 14).

3.7.d.c. Resumen de las características reproductivas.

Las características reproductivas más importantes de *R. neivai* alimentados semanal o quincenalmente se resumen en la tabla 14.

- a) La edad de la primera reprodución fue inferior en los animales alimentados en gallina.
 - b) La edad de máxima reproducción se presentó antes en los

	GS	сQ	. G UNA VEZ	AS	AQ	A UNA VEZ
EDAD DE LA PRIMERA REPRODUCCION (SEMA NAS)	14.5	14.5	16.5	16.5	15.5	17.5
EDAD DE MAXIMA RE- PRODUCCION	20 .5	27.5	19.5	28.5	29.5	20.5
N° TOTAL DE SEMANAS REPRODUCTIVAS	52	36	7	48	55	9
N° PROMEDIO DE SEMA NAS REPRODUCTIVAS/ HEMBRAS	28.08	24.29	6.8	31.43	29.89	7.9
N° TOTAL DE HUEVOS/ COHORTES	10674	8316	380	14558	10510	358
N° PROMEDIO DE HUE- VOS/HEMBRA	522.66	344.48	15.4	617.53	494.45	14.31
N° PROMEDIO DE HUE- VOS/SEMANA	205.27	231.00	54.29	303.29	191.09	39.78
N° PROMEDIO DE HUE- VOS/HEMBRA/SEMANA	10.05	9.57	2.2	12.87	8.99	1.59
Z ECLOSION	86.38	91.89	88.66	84.12	90.81	89.26
EDAD ULTIMA DE LA REPRODUCCION (SEMA- NAS)	65.5	49.5	7 +	63.5	69.5	9 +
N° DE HUEVOS/HEMBRA/ SEMANA A LA EDAD DE MAXIMA REPRODUCCION	16.47	22.39	5.04	20.0	11.11	3.92

TABLA 14. Características reproductivas de R. neivai alimentados a 3 diferentes frecuencias.

G = alimentados en gallina

A = alimentados en conejo

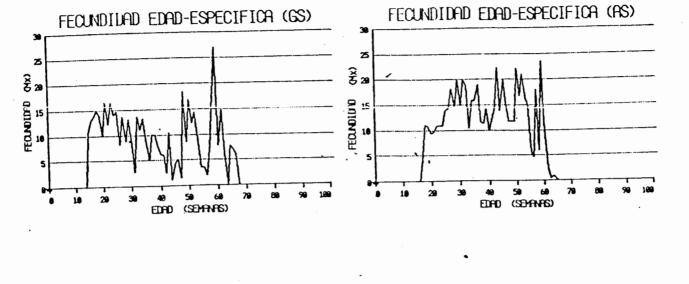
^{+ =} N° de semanas después de mudar a adulto

alimentados en gallina que en los alimentados en conejo.
Independientemente de la fuente de alimentación, los alimentados semanalmente alcanzaron la edad de máxima reproducción antes que los alimentados guincenalmente.

- c) En general, los alimentados en conejo se reprodujeron durante un mayor número de semanas.
- d) El número total de huevos puestos y el número medio de huevos por hembra fueron mayores en los almentados en conejo. Independientemente de la fuente alimentaria, se alcanzaron valores mayores en los alimentados semanalmente.
- e) El porcentaje de eclosión fue mayor en los alimentados en gallina y en los alimentados quincenalmente.
 - 3.7.d.d. Fecundidad edad-especifica (mx).

En la figura 12 se presenta el calendario edad-específico de reproducción expresado como el número de huevos por hembra por semana (mx).

En los triatominos alimentados en gallina se registró un patrón de postura muy irregular. Los picos reproductivos fueron mayores en los alimentados semanalmente aunque se presentaron un poco más tardios que en los alimentados quincenalmente. Sin embargo, en los alimentados semanalmente se alcanzaron valores elevados de mx antes que en los alimentados quincenalmente. En ambas cohortes el período reproductivo terminó unas 10 semanas



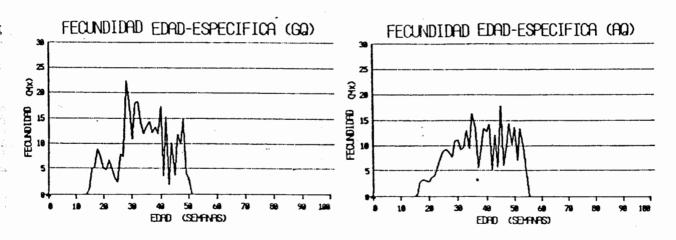


Figura 12. Curvas de fecundidad edad-específica de 4 cohortes: 2 alimentadas semanal (GS-AS) y dos quincenalmente (GQ-AQ).

antes de la muerte del último individuo adulto.

En los ejemplares alimentados en conejo se registró también un patrón de postura muy irregular. Se presentaron picos reproductivos a menor edad en los chipos alimentados semanalmente. Igualmente, la máxima reproducción se obervó en los ejemplares alimentados semanalmente. Las hembras detuvieron la postura 2 a 3 semanas antes de la muerte del último individuo adulto.

3.7.d.e. Fertilidad edad-específica (porcentaje de eclosión)

Los ejemplares alimentados quincenalmente presentaron un porcentaje promedio de eclosión mayor que los alimentados semanalmente: 91.89% vs. 86.38% en gallina y 90.81% vs. 84.12% en conejo; sin embargo, el número total de huevos puestos por cohorte fue mayor en los alimentados semanalmente. (Tabla 15).

La eclosión se mantuvo constante alrededor del 90% durante toda la vida reproductiva en los alimentados quincenalmente, tanto en gallina como en conejo. En cambio en los triatominos alimentados semanalmente, la eclosión mostró una cierta disminución en las últimas semanas reproductivas, comportándose de una manera similar a los animales alimentados tres veces por semana.

Independientemente de la frecuencia de alimentación, los ejemplares alimentados en gallina mostraron porcentajes de

EDAD SEMANAS	N° HUEV	OS Z ECLOSION		ZECLOSION SQ	N° HUEVOS G UNA	Z ECLOSION VEZ
1 - 10	4998	93.59	1857	90.36	380	88.66(7)
11 - 20	3482	94.04	3803	94.74		
21 - 30	1620	86.76	2207	91.01	W	
31 - 40	463	83.70	499	91.45(6))	
41 - 50	111	73.86(12)				
TOTAL	10674		8316	***************************************		

EDAD SEMANAS		7 ECLOSION AS		Z ECLOSION AQ		Z ECLOSION UNA VEZ
1 - 10	3543	93.20	1487	88.82	358	89.26(9)
11 - 20	5281	95.30	3165	91.83		
21 30	3423	92.33	2703	92.38		
31 - 40	1937	86.27	1900	92.39		
41 - 50	374	53.51(8)	1059	89.61		
51 - 60			196	89.80(5)		
TOTAL	14558		10510			

TABLA 15. Porcentaje de eclosión de los huevos de R. neivai alimentados a 3 diferentes frecuencias

G = alimentados en gallina

A = alimentados en conejo

Números entre paréntesis: cantidad de semanas

eclosión ligeramente superiores a los observados en los alimentados en conejo.

3.7.e. Parámetros poblacionales.

En la tabla 16 resumimos las estadísticas poblacionales de R. neivai. En los ejemplares alimentados en gallina semanalmente, el tiempo generacional fue igual a 20.87 semanas o 146 días. La tasa neta de reproducción media (Ro) fue 213.48. La tasa intrinseca de crecimiento (r) fue igual a 0.257 y la tasa finita de crecimiento (λ) fue en promedio 1.294. En los alimentados quincenalmente el tiempo generacional fue 24.58 semanas ó 172 días. La tasa neta de reprodución media (Ro) fue 166.11. La tasa intrinseca de crecimiento (r) fue 0.208 y la tasa finita de crecimiento (λ) fue en promedio 1.232.

En los alimentados en conejo semanalmente el tiempo generacional (T) fue 26.27 semanas o 184 días. La tasa neta de reproducción media (Ro) fue 291.16. La tasa intrínseca de crecimiento (r) fue 0.216 y la tasa finita de crecimiento (λ) fue en promedio 1.242. En los alimentados quincenalmente, el tiempo generacional (T) fue 20.87 semanas o 204 días. La tasa neta de reproducción media (Ro) fue 210.20. La tasa intrínseca de crecimiento (r) fue igual a 0.184 y la tasa finita de crecimiento (λ) fue en promedio 1.202.

En la figura 13 se observa el valor reproductivo de las cuatro cohortes alimentadas semanal o quincenalmente.

	GS	AS	GQ	AQ
TIEMPO GENERACIONAL (T)	20.87	26.27	24.58	29.07
TASA NETA DE REPRODUC- CION (Ro)	213,48	291,16	166.11	210.20
TASA INTRINSECA DE CRECI MIENTO (r)	0.257	0.216	0.208	0.184
TASA INSTANTANEA DE NATA LIDAD (b)	0.336	0.288	0.270	0.244
TASA INSTANTANEA DE MOR- TALIDAD (d)	0.079	0.072	0.062	0.060
TASA FINITA DE CRECIMIEN (λ). Το	1.294	1.242	1.232	1.202
VALOR REPRODUCTIVO TOTAL (V)	1960.84	2786.17 ·	1585.72	2469.55
TASA FINITA DE NATALIDAD (β)	0.383	0.322	0.300	0.268

TABLA 16. Estadísticas poblacionales de R. neivai alimentados a dos diferentes frecuencias.

G = alimentados en gallina

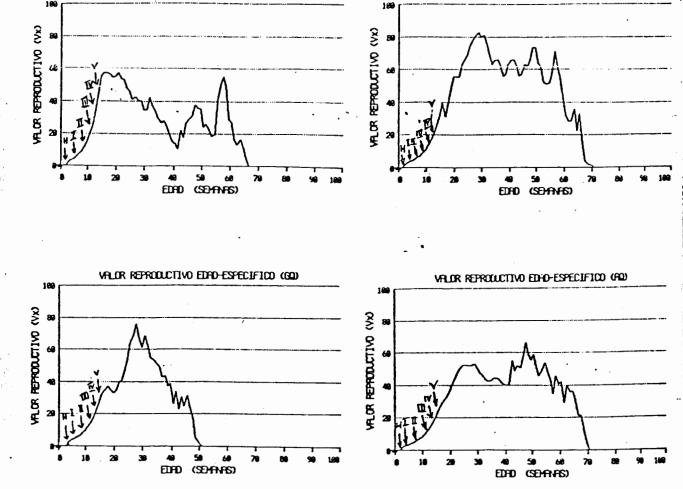
A = alimentados en conejo

Independientemente de la frecuencia de oferta del alimento se registró un aumento exponencial del valor reproductivo vinculado directamente con el desarrollo ninfal. En general el valor reproductivo mayor se registró poco después de la muda a adultos. El período reproductivo fue mayor en los alimentados en conejo y la magnitud de los valores reproductivos de los chipos alimentados en este huésped fue bastante elevada (>40) durante una gran parte del período reproductivo. En cambio, las cohortes alimentadas en gallina se mantuvieron poco tiempo con valores reproductivos superiores a 40.

En general, los valores reproductivos de los animales alimentados semanalmente fueron mayores que los alimentados quincenalmente tanto en gallina como en conejo.

En la tabla 17 presentamos el valor reproductivo expresado para cada estadio de desarrollo. (Vj). En las dos cohortes alimentadas en conejo, los valores reproductivos aumentan a medida que los individuos avanzan en su desarrollo. En las cohortes alimentadas en gallina, esta situación es similar con la excepción de las ninfas de I estadio las cuales mostraron valores reproductivos menores que los huevos.

La tabla 17 representa una medida relativa de la importancia de cada estadio de desarrollo en términos de valor reproductivo, pero el valor real de cada estadio está relacionado directamente con la estructura de edades de la población.



VALOR REPRODUCTIVO EIAO-ESPECIFICO (AS)

VALOR REPRODUCTIVO EDHO-ESPECIFICO (GS)

Figura 13. Curvas del valor reproductivo edad-específico de 4 cohortes: 2 alimentadas semanal (GS-AS) y dos quincenalmente (GQ-AQ). La explicación de los símbolos se presenta en la figura 4.

cs	Z	AS	Ž	CQ	Z	AQ	Z
2.61	0.13	2.49	0.09	2.68	0.17	2.42	0.10
2.07	0.11	4.61	0.17	1.55	0.10	4.17	0.17
7.02	0.36	7.92	0.28	4.87	0.31	6.72	0.27
12.11	0.62	12.35	0.44	9.0	0.57	9.81	0.40
20.26	1.03	19.30	U.69	13.66	0.86	14.36	0.58
91.79	4.68	75.61	2.71	52.81	3.33	50.65	2.05
1825.01	93.07	2663.89	95.61	1501.15	94.67	2381.42	96.43
	2.61 2.07 7.02 12.11 20.26 91.79	2.61 0.13 2.07 0.11 7.02 0.36 12.11 0.62 20.26 1.03 91.79 4.68	2.61 0.13 2.49 2.07 0.11 4.61 7.02 0.36 7.92 12.11 0.62 12.35 20.26 1.03 19.30 91.79 4.68 75.61	2.61 0.13 2.49 0.09 2.07 0.11 4.61 0.17 7.02 0.36 7.92 0.28 12.11 0.62 12.35 0.44 20.26 1.03 19.30 0.69 91.79 4.68 75.61 2.71	2.61 0.13 2.49 0.09 2.68 2.07 0.11 4.61 0.17 1.55 7.02 0.36 7.92 0.28 4.87 12.11 0.62 12.35 0.44 9.0 20.26 1.03 19.30 0.69 13.66 91.79 4.68 75.61 2.71 52.81	2.61 0.13 2.49 0.09 2.68 0.17 2.07 0.11 4.61 0.17 1.55 0.10 7.02 0.36 7.92 0.28 4.87 0.31 12.11 0.62 12.35 0.44 9.0 0.57 20.26 1.03 19.30 0.69 13.66 0.86 91.79 4.68 75.61 2.71 52.81 3.33	2.61 0.13 2.49 0.09 2.68 0.17 2.42 2.07 0.11 4.61 0.17 1.55 0.10 4.17 7.02 0.36 7.92 0.28 4.87 0.31 6.72 12.11 0.62 12.35 0.44 9.0 0.57 9.81

TABLA 17. Importancia de los estadios de desarrollo de R. neivai, alimentados a 2 diferentes frecuencias, en términos de valor reproductivo como el valor bruto por estadio y como un porcentaje del valor reproductivo total de los cohortes.

G = alimentados en gallina

A = alimentados en conejo

La tabla 19 proporciona la misma información que la tabla 17 pero con sus magnitudes reales pues se considera que la población ha alcanzado la D.E.E. (Tabla 18).

Las tablas 17 y 19 se diferencian en los valores mayores de los porcentajes de huevos y ninfas; y en los valores menores de los adultos cuando se ha alcanzado la D.E.E. Estas variaciones se deben al elevado porcentaje de huevos y ninfas y el bajo porcentaje de adultos cuando se logra este estado estacionario.

- 3. 8. ANIMALES ALIMENTADOS UNA SOLA VEZ COMO ADULTOS.
- 3.8.1. Mortalidad edad-especifica.

La mortalidad la presentamos como el calendario de supervivencia semanal por sexos de los ejemplares alimentados tanto en gallina como en conejo.

Durante las primeras 6-8 semanas después de la oferta de alimento, los triatominos mostraron poca o ninguna mortalidad, los cual nos sugiere la existencia de alimento suficientemente rico tanto en calidad como en cantidad de nutrientes durante ese período. Después de esa etapa, la mortalidad aumentó considerablemente; se presentó un patrón de mortalidad edadespecífica de pendiente muy acusada y con tendencia a la linealidad. (Figura 14).

	CS		cq .		A.S	AS		AQ	
	T. VIDA	VF	T. VIDA	VF	T. VIDA	VF	T. VIDA	VF	
HUE VO	45.19	53.25	39.06	45.90	41.08	48.26	36.44	42.22	
I	13.40	15.07	12.51	14.48	22.15	14.08	20.88	13.17	
11	16.85	9.12	16.98	9.40	13.15	10.27	13.33	10.23	
·III	9.95	7.01	10.92	7.80	8.45	8.54	9.14	9.09	
IA	6.13	5.54	7.20	6.73	5.43	6.62	6.27	7,65	
V	5.36	5.08	7.77	6.90	5.82	6.48	7.35	8.23	
ADULTOS	3.11	6.05	5.55	10.32	3.93	6.89	6.59	10.92	
TAMANO PO- BLACIONAL	1	.91(E+11)	1.	.88(E+09)	7.	07(E+09)	2.6	6(E+08)	

TABLA 18. Distribución estable de edades (%) de '.R. neival alimentados a dos diferentes frecuencias.

G = alimentados en gallina

A = alimentados en conejo

T vida = I obtenidos a partir de tablas de vida

VF = 7 obtenidos a partir del modelo de Von Foerster.

ESTADIO	GS	GQ	AS	AQ
HUEVO	1.17	1.15	0.89	0.53
I	0.42	0.21	0.89	0.53
II	1,77	0.91	0.91	0.55
III	1.8	1.07	0.91	0.55
IV	1.86	1.07	0.92	0.55
v	7.37	4.48	3.85	2.25
ADULTOS	85.02	91.11	91.62	95 .05

TABLA 19. Importancia relativa (%) de los estadios de desarrollo en términos de valor reproductivo en una población de R. neivai alimentada a dos frecuencias diferentes, despues de alcan zar la distribución estable de edades (D.E.E).

G = alimentados en gallina

A = alimentados en conejo

3.8.2. Algunas características del ciclo vital.

En las hembras, la longevidad media y máxima fueron ligeramente mayores que en los machos. (Tabla 13), tanto en los animales alimentados en gallina como en conejo. Rossell (1984), comparando la longevidad máxima y la esperanza de vida de *R. prolixus* y *R. robustus* registró valores mayores de longevidad máxima en los machos *R. prolixus* y en las hembras *R. robustus* y esperanza de vida mayor en las hembras *R. prolixus* y en los machos *R. robustus*.

Los valores de estas dos características del ciclo de vida siempre fueron 50-70% menores que en los reduvideos alimentados semanal o quincenalmente; estos resultados son consistentes con los registrados por Feliciangeli et al (1980) quienes encontraron una longevidad máxima dos veces mayor en R. prolixus alimentados que en los sometidos a ayuno.

En los insectos alimentados en conejo, el número de semanas reproductivas fue mayor que en los ejemplares alimentados en gallina: 9 vs. 7 semanas. (Tabla 14).

Todas las medidas de rendimiento reproductivo como: Número de huevos por hembra, número de huevos por semana, número de huevos por cohorte, etc. fueron ligeramente mayores en la cohorte alimentada en gallina, pero 80-90% inferior a los valores registrados en las cohortes alimentadas semanal o quincenalmente. Solamente, el porcentaje de

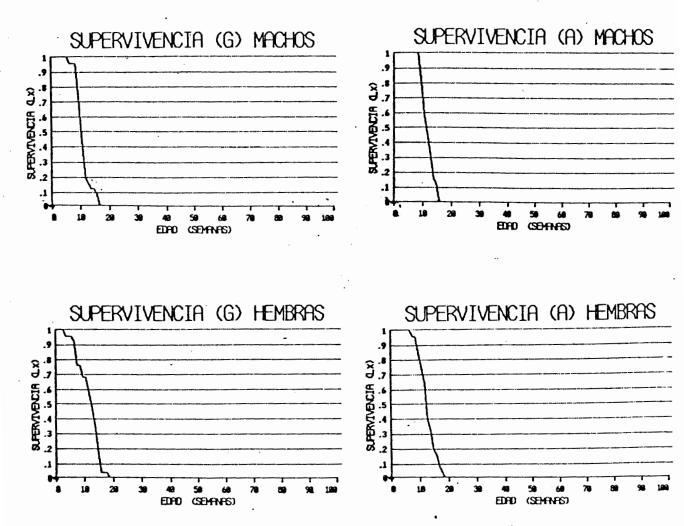


Figura 14. Curvas de sobrevivencia de imagos alimentados una sola vez como adultos.

eclosión de los huevos fue un poco mayor en los chipos alimentados en conejo. (Tabla 14).

La expectativa de vida fue ligeramente mayor en hembras que en machos: 10.90 vs. 10.26 en gallina y 11.86 vs. 10.94 en conejo. También fue mayor en los alimentados en conejo que en los alimentados en gallina: 11.86 vs. 10.90 en hembras y 10.94 vs. 10.26 en machos.(Tabla 13).

La expectativa de vida disminuyó casi linealmente con la edad. En los insectos alimentados en gallina se produjo un ligero e irregular aumento de la esperanza de vida cuando la misma bajó a 1-2 semanas. (Figura 15).

El número total de huevos puestos fue 380 en las hembras alimentadas en gallina y 358 en las alimentadas en conejo. (Tablas 15, 15a y 15b). En la primera semana después de la única eferta alimentaria, el número de huevos puestos por hembra fue bajo con ambas dietas ofrecidas: 0.36 en las alimentadas en conejo y 0.40 en las que lo hizieron en gallina. (Tablas 15a y 15b).

Durante las tres semanas siguientes, el número de huevos puestos por hembra en los animales alimentados en cualquiera de los huéspedes ofrecidos, experimentó un aumento y se alcanzaron los valores máximos de postura, los cuales variaron entre 3 y 5 huevos por hembra por semana. (Tablas 15a y 15b).

EXPECTATIVA DE VIDA (SEMANAS)

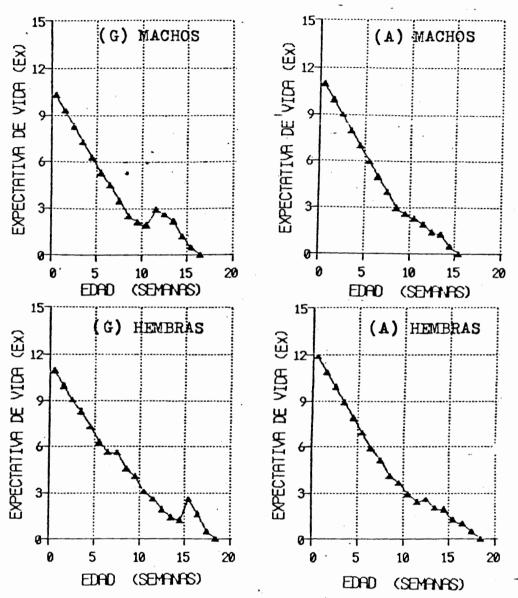


Figura 15. Expectativa de vida de imagos alimentados una sola vez como adultos.

€.

Después de ese lapso, la postura bajó a niveles inferiores a un huevo por hembra por semana. La ovoposición concluyó a las 7 semanas después de la oferta en los insectos que ingirieron sangre de gallina y a las 9 semanas en las alimentadas en conejo.

La fertilidad se mantuvo muy alta durante toda la época reproductiva; se obtuvieron valores de eclosión superiores al 80% durante la mayor parte de la vida reproductiva.

Feliciangelli et al (1980) reistraron disminución de la fecundidad pero no de la fertilidad cuando las hembras eran sometidas a ayuno y los machos se alimentaban semanalmente. En cambio, cuando los machos no eran alimentados y las hembras si, observaron disminución de la eclosión aunque no de la fecundidad. Estos resultados no son consistentes con los indicados por Wigglesworth (1960) quien no encontró ningún efecto de la alimentación en la fecundidad de machos R. prolixus. Cuando se sometió a ayuno a hembras y machos, bajó la postura y la eclosión fue irregular.

Estos autores consideran que en los machos no alimentados disminuye la producción de espermatozoides, aunque los mismos pueden conservarse viables en la espermateca de las hembras hasta por 45 semanas después de las cópula. Valores que contrastan con los señalados por Trejos et al (1966) quienes registraron espermatozoides conservados en la espermateca de las hembras y capaces de fecundar durante sólo 8 semanas después de la cópula.

EDAD (SEMANA) (X)	SUPERVIVENCIA (1x)	N°HUEVOS PUESTOS (TOTAL)	Z ECLOSION	N°HUEVOS PUESTOS POR HEM- BRA (mx)	ESPERANZA DE VIDA (ex)
0.5	1	10	100.0	0.40	10.90
1.5	1	120	80.0	4.80	9.90
2.5	1	126	88.9	5.04	8.90
3.5	.96	86	83.7	3.58	8.25
4.5	.96	25	88.0	1.04	7.25
5.5	.96	10	80.0	0.40	6.25
6.5	.92	3	100.0	0.13	5.50
7.5	.76	0			5.55
8.5	.76				4.55
9.5	. 68				4.03
10.5	.68				3.03
11.5	.56				2.57
12.5	.48				1.92
13.5	.36				1.39
14.5	.20				1.10
15.5	.04				2.50
16.5	.04				1.50
17.5	.04				0.50
18.5	0				0

TABLA 15 a. Algunas características de las tablas de vida y fertilidad de hembras R. neivai alimentadas en gallina una sola vez como adultas.

EDAD (SEMANA)	SUPERVIVENCIA (1x)	N°HUEVOS PUESTOS (TOTAL)	Z ECLOS1UN	N°HUEVOS PUESTOS POR HEM- BRA (mx)	ESPERANZA DE VIDA (ex)
0.5	1	9	66.7	0.36	11.86
1.5	1	82	90.2	3.28	10.86
2.5	1	98	94.9	3.92	9.86
3.5	1	88	85.2	3.52	8.86
4.5	1	53	83.0	2.12	7.86
5.5	1	16	100.0	0.64	6.86
6.5	1	5	100.0	0.20	5.86
7.5	.96	6	83.3	0.25	5.08
8.5	.96	1	100.0	0.04	4.08
9.5	. 84	0			3.60
10.5	. 76				2.92
11.5	. 64				2.38
12.5	.40				2.50
13.5	. 32				2.00
14.5	. 20				1.90
15.5	.16				1.25
16.5	.08				1.00
17.5	.04				0.50
18.5	0				0

TABLA 15 b. Algunas características de las tablas de vida y fertilidad de hembras R. neivai alimentadas - en conejo una sola vez como adultas.

4. DISCUSION.

Los triatominos son criados con facilidad en el laboratorio debido a la ubicuidad de su régimen alimentario hematófago. La eurifagia de estos insectos permite que cualquier animal homeotermo, lo mismo que animales de sangre fría, les sirvan de fuente de alimentación. (Diaz. 1938; Zeledón, 1983).

A pesar de que existen en la literatura datos sobre las estadísticas biológicas de muchas especies de este grupo, la comparación de los resultados de nuestro estudio con otros similares se dificulta debido a que la mayoría de las investigaciones se han llevado a cabo en condiciones de laboratorio muy variables.

La temperatura y la humedad relativa, el tamaño de los frascos, la frecuencia y duración de la oferta alimentaria, la densidad de insectos por frasco, la especie de huésped ofrecida, la frecuencia de observación y otros factores externos pocas veces son iguales en las diferentes investigaciones.

Además, se han efectuado pocos estudios basados en cohortes seguidas secuencialmente desde huevos hasta adultos, lo cual dificulta aún más las observaciones sobre el tiempo de desarrollo de estos insectos. Entre las especies que han sido seguidas en cohortes se evidencia un amplio rango de variación intraespecífica. Estas especies son: Rhodnius prolixus (Buxton, sectos)

1930; Rabinovich, 1972b); R. robustus (Jurberg et al, 1970; Tonn et al, 1976); Triatoma proctata (Nvirady, 1973); T. infestans (Perlowagora-Szumlewicz, 1953, 1969; Juárez, 1970; Rabinovich, 1972a); T. brasilensis (Lucena, 1960); Psammolestes arthuri (Carcavallo et al, 1975); R. pictipes (Otero et al, 1976); R. neivai (Carcavallo et al, 1976) y T. barberi (Zárate, 1983).

- Al evaluar nuestros resultados hicimos las siguientes consideraciones:
- 1.- Se desconoce la historia individual de los insectos.
 Cada cohorte fue seguida como un grupo, así que se ignoran las interacciones potenciales entre individuos:
- a) Las ninfas más desarrolladas pueden haber disminuido la probabilidad de contacto con el huésped de las ninfas pertenecientes al I estadio, lo cual pudo haber modificado la redad al realizar la primera comida y/o la duración de la misma, con el consiguiente efecto sobre el proceso de muda y la producción y fertilidad de los huevos (Rabinovich, 1972a). Perlowagora-Szumlewicz et al (1973), estudiando seis especies de triatominos señaló un marcado efecto de la edad al inicio de la alimentación en las ninfas de I estadio sobre el tiempo generacional, observando que este tiempo se acorta cuando las ninfas de I estadio se alimentan a menor edad.
- b) La ingestión de sangre por las ninfas más desarrolladas estimula una respuesta termo-trópica de las ninfas más jóvenes no alimentadas, esto puede conducir a una forma de canibalismo

llamado kleptohemodeipnonismo por Rýckman (1952). Este tipo de reacción podría haber afectado nuestros experimentos.

- c) Otra desventaja de tratar a la cohorte como un grupo es la imposibilidad de conocer el rendimiento reproductivo individual.
- 2.- El número de individuos en cada frasco (densidad) varía con el tiempo. A medida que la cohorte envejece y los individuos mueren, la densidad disminuye. Perlowagora-Szumlewicz (1969) demostró un efecto aparentemente denso-dependiente sobre la longevidad y fecundidad de algunas especies de triatominos. No obstante, Rodríguez y Rabinovich, (1980) no registraron efectos de la densidad sobre los parámetros poblacionales instantáneos en R. prolixus.
- 3.— Las edades cronológicas y fisiológicas son diferentes. En virtud de las interacciones grupales y de la variabilidad individual normal, los ejemplares de R. neivai no mudaron sincronizadamente aunque éllos provenían de huevos puestos simultáneamente. Por esta razón se podían encontrar ninfas del mismo estadio con una diferencia de edades cronológicas de varios días.

Con todas estas consideraciones en mente, efectuamos a continuación una discusión de algunos aspectos particulares del estudio de estas cohortes.

- 4.1. CICLO DE VIDA.
- 4.1.a. Duración del estadio huevo.

El período medio de incubación a las diferentes temperaturas osciló entre 12.88 ± 0.11 días y 24.19 ± 0.14 días. Se registró una correlación lineal negativa estadisticamente significativa (r=-0.96; p<0.01) entre la temperatura media ambiental y la duración del estadio huevo. (Tabla 1 y Figuras 1, 2 y 3). Este efecto de la temperatura coincide con lo anotado por Pessoa (1959) quien refirió una disminución en el tiempo de incubación en *T. infestans* cuando la temperatura aumentó hasta 33 °C.

Otras investigaciones sobre el ciclo de vida de *R. neivai* en condiciones de laboratorio produjeron períodos medios de incubación similares a los encontrados por nosotros. Así Carcavallo et al (1976) encontraron un rango de variación en el tiempo de eclosión de 14 a 25 días (x = 17.00 ± 0.32 días) en un experimento realizado en su laboratorio de Acarigua, Edo. Portuguesa, sin control de temperatura (25 - 33 °C), ni de humedad. Lent y Valderrama (1977) indicaron que 23.72 ± 0.20 días era la duración media del período de incubación a 24 - 26 °C y con 60 - 70 % de humedad relativa. Gómez Núnez y Fernández (1963) señalaron un aumento de la duración media del estadio huevo (24 días) en *R. prolixus* cuando la temperatua bajó a 22 °C, mientras que a 28 °C, los huevos eclosionaron en un promedio de 14 días.

En nuestro experimento, en condiciones constantes de humedad relativa (60%), no se logró eclosión de los huevos a temperaturas

superiores a 32 °C.

4.1.b. Tiempo de desarrollo ninfal.

La duración total de los estadios ninfales osciló entre 56 y 119 días a 22 y 32 °C respectivamente. (Tabla 1). Dentro de cada temperatura hubo poca variación individual en el tiempo de muda.

Se ha señalado que para varias especies del genero Rhodnius, el rango del tiempo de muda es generalmente mucho más corto y menos variable que para especies de Triatoma, y la mayoría de los individuos en todos los estadios mudan muy cerca de la media (Jurberg et al, 1970; Nvirady, 1973; Otero et al, 1976; Carcavallo et al, 1976 y Tonn et al, 1976).

Carcavallo et al (1976), encontraron variaciones entre 111 y 135 días (X = 118 días) en la duración total de los estadios ninfales en R. neivai alimentados cada 10 - 14 días en gallinas. Lent y Valderrama (1977) registraron una duración media de los estadios ninfales de 157 días en R. neivai mantenidos individualmente y alimentados en gallina cada 20 días.

Nuestros resultados muestran la menor duración del ciclo de vida entre los trabajos realizados en *R. neivai*, lo cual podría ser consecuencia de la mayor frecuencia de oferta de alimento a la cual fueron sometidos nuestros animales.

En todas las investigaciones se advirtió que la duración de cualquiera de los estadios ninfales I, II, III y IV es similar,

aunque se notó una ligera tendencia a aumentar el tiempo medio de permanencia en cada estadio a medida que se avanza en el desarrollo. La duración media de estos cuatro estadios en nuestro experimento fue la mitad del tiempo acotado por Carcavallo et al y 1.5 veces inferiores a los indicados por Lent y Valderrama.

El estadio ninfal V duró un tiempo mayor que cualquiera de los cuatro estadios precedentes en las tres investigaciones conocidas que han determinado la duración del ciclo de vida en R. neivai. Los valores registrados en este trabajo coinciden con los indicados por Lent y Valderrama (1977) y muestran que este V estadio ninfal dura casi el doble que cualquiera de los estadios precedentes. Carcavallo et al (1976) encontraron una duración ligeramente mayor en el estadio V que en los primeros cuatro estadios.

4.1.b.1. EFECTO DE LOS DIFERENTES HUESPEDES.

En todas las temperaturas utilizadas, a medida que se avanza en el desarrollo ninfal, los triatominos alimentados en conejo tardaron más tiempo en completar el ciclo que los alimentados en gallina. Estos resultados coinciden plenamente con los registrados por Correa (1962), quien encontró una duración total del ciclo vital en *T. infestans* más corta en insectos alimentados en gallina que en *Didelphis sp.* ó en perro.

En los ejemplares mantenidos a 22 ± 1 y 32 $^{\circ}$ C, las diferencias en el tiempo de desarrollo ninfal de los ejemplares alimentados en gallina o en conejo se hicieron estadisticamente

significativas a partir del III estadio ninfal, (p<0.01). En los reduvideos mantenidos a 27 ± 1 °C, las diferencias en la duración del ciclo de vida atribuibles a la alimentación en dos huéspedes distintos sólo se hicieron estadisticamente significativas en el V estadio ninfal, (0.01<p<0.05). (Tabla 1).

4.1.b.2. ANIMALES MANTENIDOS EN FRASCOS INDIVIDUALES.

Los ejemplares mantenidos en frascos individuales y sometidos a iguales condiciones ambientales y de alimentación que las seis cohortes constituyentes del experimento principal, tardaron un tiempo significativamente mayor (p<0.01) en el proceso de efectuar las últimas tres mudas que los triatominos mantenidos juntos durante todo el ciclo vital. Esta situación podría deberse al efecto de las interacciones grupales mencionadas al inicio de la discusión o a algunas fallas metodológicas que hayan podido limitar el acceso al huésped en algunos animales.

4.1.6.3. EFECTO DE LA TEMPERATURA.

Se encontró una correlación lineal estadisticamente significativa (r < -0.75 en todos los estadios; p <0.01) entre la temperatura media ambiental y la duración media de los estadios ninfales (Figura 3); esta situación se ha evidenciado en otras ocasiones con otras especies de triatominos. Juárez (1970) demostró que conforme aumenta la temperatura, el ciclo de vida de 7. infestans se acorta notablemente. Una posible explicación al

efecto de la temperatura (Zeledon, 1983) es una disminución de la ingestión sanguinea para satisfacer las necesidades de los triatominos conforme la temperatura aumenta.

Ryckman, (1952) alimentando varias especies de triatominos determinó que el rango de temperaturas óptimas para máxima reproducción y salud general de las colonias es 29 – 30 °C. A 35 °C, encontró disminución del número de individuos en sus colonias, por aumento de la mortalidad y disminución de la reproducción. A menos de 22 °C, en algunas especies, hubo alta mortalidad y muchos ejemplares no pudieron mudar de ninfas de V estadio a adultos.

El rango de temperatura ambiental más adecuado para el desarrollo de *R. prolixus* oscila entre 26 y 28 °C (Gómez Núñez y Fernández, 1963). Lent y Wygodzinsky (1979) dedujeron que la temperatura óptima para reproducción y mantenimiento de los triatominos era 27 - 28 °C. Rossell (1984) indicó que temperaturas menores de 16 °C y mayores de 34 °C retardan el desarrollo ninfal.

Buxton (1930), señaló una variación de 73 días a 30 °C a 99 días a 24 °C en la duración total del ciclo de vida de R. prolixus alimentados en conejo. Gómez Núñez y Fernández (1963) alimentando R. prolixus en gallina cada dos semanas a 28 °C y 70% de humedad relativa encontraron una duración total de los estadios ninfales de 82 días. Zeledón et al, (1970a) observaron una reducción de la duración del ciclo de vida de T. dimidiata de

11 meses a 23° C a 8 meses a $26.5 \pm 0.5^{\circ}$ C. Por otra parte, Buxton (1931), refirió que alrededor de los 42 $^{\circ}$ C se encontraba el límite superior térmico en el género Rhodnius.

La temperatura también parece influir en el tiempo mínimo necesario para efectuar la primera comida después de la eclosión. Buxton (1930) encontró que las ninfas de I estadio de R. prolixus se alimentaron por primera vez a los tres días después de eclosionar a 30 °C, pero sólo a los 5 - 8 días después de la eclosión a 24 °C. Los cambios en la edad al efectuar las ninfas de I estadio su primera ingestión sanguinea afectan la duración total del ciclo de vida.

El tiempo de duración de la oferta alimentaria influye sobre la duración del ciclo vital; así, una comida completa es suficiente para producir que las ninfas muden al siguiente estadio (Perlowagora-Szumlewicz et al, 1973). Esto podría ocasionar disminución en la duración del ciclo de vida en el laboratorio, pues en condiciones naturales los individuos tendrían menos posibilidades de completar una comida por efecto del mismo huésped o de algún enemigo natural. También se ha demostrado, en condiciones experimentales, una mayor ingestión de sangre que la necesaria para la muda (Friend et al, 1965; Rabinovich et al, 1979).

4.1.6.4. EFECTO DE LA HUMEDAD RELATIVA.

Se hacen pocas consideraciones sobre el efecto de la humedad

relativa sobre el ciclo de vida en *R. neivai*, ya que la misma fue mantenida dentro del rango óptimo (60 – 80%) para el desarrollo de los triatominos, (Gómez Núñez y Fernández, 1963). Ryckman (1952) no obtuvo cambios significativos en la reproducción y mortalidad en *T. infestans* en el laboratorio manteniendo constante la temperatura a 30 °C y variando la humedad relativa entre 32 y 96%.

Valores bajos de humedad relativa son marcadamente dañinos para la eclosión de los huevos de *R. prolixus* (Clark, 1935) y producen gran cantidad de mudas defectuosas (Constantinou, 1979). Los adultos de *R. prolixus* mueren en cortos períodos cuando la humedad relativa es inferior al 30%. (Buxton, 1932).

Wood (1964) indicó que la humedad relativa alta favorece la emergencia de adultos de *Triatoma sp.*. Rossell (1984) señaló que no hay efectos negativos de alta humedad relativa sobre la duración del ciclo vital e indicó que un rango de humedad entre 50 - 80% es adecuado para la supervivencia de *R. prolixus* y *R. robustus*. El mismo autor observó un aumento del tiempo de resistencia al ayuno en ninfas de I estadio de las mismas dos especies cuando la humedad relativa se lleva a 100%.

Los efectos de la humedad están intimamente relacionados a los de la temperatura ambiental, ya que cualquier cambio en la misma es acompañado por un cambio en la humedad relativa. Aunque es difícil precisar los efectos de la humedad en la maduración de los huevos en artrópodos hematófagos, porque estas especies

obtienen el agua necesaria con el alimento. Como la sangre es esencial para la maduración de los huevos, la falta de agua o los efectos de un cambio en la humedad relativa no se pueden observar. (Engelmann, 1970)

Aunque se desconocen las preferencias hídricas de R. neivai se supone que deben ser similares a las atribuídas a R. prolixus.

- 4.2. MORTALIDAD.
- 4.2.a. Porcentaje de eclosión (Fertilidad).

Representa la supervivencia del estadio huevo. En las cohortes alimentadas tres veces por semana, el promedio de eclosión fue superior al 90% durante la mayor parte de su vida reproductiva. Se registraron algunos descensos del porcentaje de eclosión en las primeras y últimas semanas reproductivas, especialmente en los ejemplares alimentados en conejo. (Tabla 6).

Estos descensos en el porcentaje de eclosión, nos llevan a pensar que la edad de la madre podría ocasionar cierto deterioro de la supervivencia durante el desarrollo embrionario. La disminución de la supervivencia puede ser debida a menor consumo sanguineo por la hembras de mayor edad o a una inferior utilización de los nutrientes contenidos en la sangre.

La eclosión de los huevos mantenidos en frascos individuales fue del 96%, estos resultados son consistentes con los anotados por Lent y Valderrama (1977) quienes encontraron un 96% de eclosión; y con los de Carcavallo et al (1976) cuyos registros de

eclosión son del 90%. En ninguna de estas investigaciones se señalan las variaciones de la supervivencia de los huevos en función de la edad de la madre.

4.2.b. MORTALIDAD NINFAL.

En los animales mantenidos a 27 \pm 1 $^{\circ}$ C, la mortalidad ninfal media de las cohortes varió entre el 16 y 17%. No se encontraron diferencias significativas entre los insectos alimentados en gallina y en conejo. (Tablas 2 y 3).

En los reduvideos mantenidos en frascos individuales, la mortalidad ninfal fue del 5% en los alimentados en gallina y del 13% en los alimentados en conejo. (Tabla 2).

En las otras temperaturas utilizadas, la mortalidad ninfal mostró un considerable aumento.

- 4.2.b.1. A 22 \pm 1 $^{\circ}$ C: La mortalidad ninfal varió irregularmente. Se encontró un 21 y 80% de mortalidad en las ninfas alimentadas en gallina y conejo respectivamente (Tablas 2a y 3a).
- 4.2.b.2. A 32 ⁰C: La mortalidad fue del 43% en los insectos alimentados en gallina y 35% en los alimentados en conejo.

Sin embargo, algunos resultados señalados en la literatura sobre la relación entre temperatura ambiental y el porcentaje de mortalidad ninfal son contradictorios: Rabinovich (1972a), utilizando datos provenientes de Joerg (1962) determinó una

correlación lineal negativa estadisticamente significativa entre temperatura y porcentaje de mortalidad ninfal. Schofield (1982), encontró una relación directamente proporcional entre temperatura y porcentaje de mortalidad ninfal por semana en T. infestans, oscilando entre 3.4% de mortalidad semanal a 15 °C y 35.97% a 35 °C.

Registramos una menor mortalidad ninfal que la señalada por Carcavallo et al (1976): 24%; y muy similar a la anotada por Lent y Valderrama (1977): 11% de las ninfas seguidas individualmente.

Las diferencias con la investigación de Carcavallo *et al* (1976) se pueden atribuir a los distintos calendarios de **a**limentación y a diferentes condiciones ambientales.

La menor mortalidad en las ninfas mantenidas individualmente podría ser reflejo de la ausencia de interacciones negativas dentro de la cohorte, como el efecto de excreciones de algunos individuos, las cuales pueden caer sobre otros ejemplares impidiéndoles la movilidad y por lo tanto ocasionándoles la muerte por inanición.

En todas las temperaturas a las cuales se siguieron cohortes, la mayor mortalidad se produjo en las ninfas de I estadio. (Tablas 3 y 3a).

- 4.3. LONGEVIDAD MEDIA Y MAXIMA Y EXPECTATIVA DE VIDA DE LOS ADULTOS.
 - 4.3.a. Según el huésped.

No se encontraron diferencias con significado estadístico en relación a la longevidad media (p=0.84 en hembras y p=0.25 en machos) y máxima (p=0.211 en hembras y p=0.55 en machos) y esperanza de vida de los adultos (p= 0.59) y huevos (p=0.56) entre los animales alimentados en gallina y conejo tres veces por semana. (Tabla 4).

En los insectos alimentados a frecuencias menores, se registraron cifras mayores de longevidad media y esperanza de vida de los adultos en los alimentados en conejo sobre todo en los que comían quincenalmente.

La longevidad máxima de los alimentados semanalmente fue mayor en los que recibieron oferta de sangre de gallina tanto en hembras como en machos.

4.3.b. Frecuencia de alimentación.

En relación a la frecuencia de alimentación, se encontró una relación directa entre la frecuencia de oferta de sangre y la longevidad media y máxima y esperanza de vida de los adultos (Tablas 4 y 13) en los ejemplares que comían en gallina.

En cambio en los animales a los cuales se ofreció sangre de conejo, los valores de longevidad media, longevidad máxima y esperanza de vida de los adultos fueron similares en los alimentados tres veces por semana y quincenalmente y algo menores en los que comían semanalmente.

4.3.c. Diferencias sexuales.

No hubo diferencias sexuales significativas (p>0.05 en todos los casos) en estas tres características del ciclo de vida en ninguna de las diferentes frecuencias de oferta de alimento. Sin embargo, en las cohortes alimentadas semanal y quincenalmente, los valores registrados en las hembras fueron ligeramente mayores.

4.4. CARACTERISTICAS REPRODUCTIVAS.

Los reduvideos alimentados en gallina, se reprodujeron antes que los alimentados en conejo. Igualmente, el máximo esfuerzo reproductivo se produjo a una menor edad en los alimentados en gallina.

El número total de semanas reproductivas y la edad al finalizar la reproducción fue ligeramente mayor en los alimentados en conejo.

El rendimiento reproductivo, expresado en cualquiera de sus medidas: número de huevos por hembra, número de huevos por cohorte, número de huevos por hembra por semana, número de huevos por hembra por semana a la edad de máximo esfuerzo reproductivo y número de semanas reproductivas por hembra, fue mayor en los insectos alimentados en conejo.

La eclosión media de los huevos puestos por la cohorte fue ligeramente mayor en los animales alimentados en gallina.

En general, el rendimiento reproductivo varió en una forma directamente proporcional con la frecuencia de oferta de alimento mientras que el porcentaje de eclosión mostró una cierta variación inversamente proporcional a esta frecuencia de oferta.

A pesar de la dificultad existente para explicar las observaciones seffaladas, consideramos que unas hipótesis preliminares podrían ser las siguientes.

Los animales alimentados en gallina pueden iniciar su reproducción antes que los alimentados en conejo en virtud de que la sangre de aves puede ser más rápida y eficientemente digerida por estos insectos, lo cual determina un aumento de la tasa y cantidad de nutrientes disponibles para la producción de huevos (Nayar & Sauerman, 1977) mediante aceleración en la maduración de los occitos ya iniciados en las hembras jóvenes.

Se ha señalado que la producción total de huevos en insectos hematófagos puede ser profundamente afectada por el alimento disponible. (Wigglesworth, 1974). Así, se ha indicado (Ready,

1979) que en *Lutzomia longipalpis*, la producción total de huevos está probablemente correlacionada con la cantidad de proteina ingerida.

Greemberg (1951), refiere que las proteinas plasmáticas son más eficientes que los glóbulos rojos en la produción de huevos en Aedes aegypti. De igual forma Ready (1979) señaló que la maduración de los oocitos en Lutzomyia longipalpis es concomitante con la digestión de alimentos ricos en proteinas o aminoácidos; y encontró diferencias en la habilidad de la sangre de mamíferos para promover maduración de oocitos, en el caso de sangre de hamster vs. sangre humana, lo que atribuyó a diferencias en el contenido de glóbulos rojos entre estas dos especies.

Se observan ciertas diferencias en las opiniones de estos investigadores sobre cual o cuales de los constituyentes de la sangre: glóbulos rojos, proteinas plasmáticas, hemoglobina o aminoácidos, están relacionados más directamente con el tamaño de la postura y el esfuerzo reproductivo en general.

Al comparar la composición de la sangre de gallinas y conejos, se encuentran valores mayores de todos estos elementos en la sangre de conejo (Sturkie, 1965; Swenson, 1975).

Sin embargo, se registraron porcentajes de eclosión (fertilidad) ligeramente mayores en los insectos alimentados en

gallina. Downe & Archer (1975) señalaron que los glóbulos rojos con núcleo, como los de las aves, eran más nutritivos, lo cual podría explicar esa mayor fertilidad.

En relación a la frecuencia de oferta de alimento, nuestros resultados coinciden con lo indicado por Zeledón et al (1970b), quienes observaron disminución notable de la supervivencia y fecundidad de hembras T. dimidiata cuando la frecuencia de alimentación varió de una vez cada 15 días a una vez al mes. Igualmente, Dale & Maquera (1978), encontraron que al intensificar el ritmo alimentario, la fecundidad se incrementó notablemente.

Al considerar que la frecuencia de alimentación está vinculada a la cantidad de alimento ingerido y como se ha señalado una relación directa entre la cantidad de sangre ingerida y el número de huevos puestos en varias especies de insectos hematófagos. (Buxton, 1930; Goodchild, 1955; Woke et al, 1956; Friend et al, 1965; Engelman, 1970; Ready, 1979 y Valderrama, 1981), se podría aclarar un poco la variación del rendimiento reproductivo en función de la frecuencia de alimentación.

La relación entre la cantidad de alimento ingerido y la ovoposición ha sido explicada por Engelmann (1970), quien se refirió a la relación entre el número de huevos por postura y el número de oocitos presentes en el ovario y concluyó que en animales alimentados con cantidades subóptimas de sangre sólo se

produce la maduración de una fracción de los occitos primarios.

4.5. Tiempo generacional (T).

Es el período medio comprendido entre el nacimiento de los padres y el de la descendencia (Krebs, 1978).

El tiempo generacional representa la longitud media real de una generación y se interpreta como aquella edad en la cual la tasa neta de reproducción o tasa de reemplazo es la misma si todo el esfuerzo reproductor se concentra en élla o si el mismo se reparte entre varias edades (Rabinovich, 1980).

Este tiempo varió entre 33 y 36 semanas en los insectos alimentados tres veces por semana en gallina y conejo respectivamente, no se encontraron diferencias significativas entre estos dos grupos de animales (p=0.0629) (Tabla 9). Sin embargo, este tiempo generacional fue mayor que el registrado en los animales alimentados a intervalos mayores.

El tiempo medio entre generaciones fue mayor en los insectos alimentados en conejo tanto en los que comieron semanal como quincenalmente (26 vs. 21 y 29 vs. 25 semanas respectivamente); y también fue mayor en los alimentados quincenalmente tanto en mamífero como en ave (29 vs. 26 y 25 vs. 21 semanas respectivamente). (Figura 16).

Si se considera que mientras menor sea el tiempo

generacional mayor debería ser el crecimiento poblacional, la frecuencia semanal de alimentación podría ser la más adecuada para esta especie en las condiciones experimentales que empleamos.

Los valores que registramos son comparables con los señalados por Rabinovich (1972 a) en *T. infestans*: 30.87 semanas y Feliciangeli (1974) en *T. maculata*: 36.41 semanas y Rabinovich, (1972b en *R. prolixus*: 28.24 semanas.

4.6. La tasa neta de reproducción (de reemplazo). (R_p).

Dismunuyó su valor en relación directa con la frecuencia de oferta de alimento y en todos los casos fue superior en los alimentados en conejo (374 vs. 374; 291 vs. 213 y 210 vs. 166 en los alimentados tres veces por semana, semanal y quincenalmente, respectivamente). (Tablas 9 y 16), aunque estas diferencias no fueron estadisticamente significativas. Sin embargo, los valores que encontramos son un orden de magnitud mayores que los indicados por Rabinovich (1972a) en T. infestans: 25.04 y Rabinovich (1972b) en R. prolixus: 49.03 y 2 a 3 veces mayores que los señalados por Feliciangeli (1974) en T. maculata: 86.21.

Es necesario aclarar que los valores de fecundidad edadspecífica utilizados en este estudio no fueron corregidos según
a proporción sexual y corresponden a toda la descendencia
machos y hembras), ya que es imposible conocer cuales huevos se
onvertirán en hembras al llegar a adultos, así que asumimos una
roporción sexual 1:1.

4.7. Tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r).

Mientras que la tasa neta de reproducción se define como la capacidad de multiplicación de una población en una generación. La tasa intrínseca de crecimiento representa una tasa de crecimiento de tipo instantáneo (Rabinovich, 1980) y constituye la llamada r_s y se calculó a partir de los calendarios de supervivencia y fecundidad obtenidos en las tablas de vida (Caughley y Birch, 1971), que en este caso particular podría ser equivalente a r_a la cual es la máxima tasa de incremento que puede alcanzar una población con distribución estable de edades cuando no hay limitación de los recursos. Nosotros pensamos que con la frecuencia de oferta de alimentación utilizada y la densidad de animales presentes en cada frasco debió existir poca o ninguna limitación de los recursos.

Los valores medios de r encontrados en este estudio son significativamente mayores en los alimentados en gallina que en los alimentados en conejo: 0.247 vs. 0.164 (p=0.0008). En ambos huéspedes se encontró un valor mayor de r en los insectos alimentados semanalmente (Tablas 9 y 16).

En los diferentes tratamientos, el rango de valores de rosciló entre 0.164 y 0.257, los cuales son algo mayores a los señalados por Rabinovich (1972a, b) en T. infestans: 0.101 y R.

prolixus: 0.166 y al registrado por Feliciangeli (1974) en T.
maculata: 0.143.

Si recordamos que r= b - d, donde r, b y d son las tasas instantáneas de crecimiento, natalidad y mortalidad. Observamos que no existen diferencias significativas en los valores de la tasa de mortalidad de los reduvideos alimentados en estos dos huéspedes, pero si hay diferencias estadisticamente significativas en cuanto a las tasas de natalidad, podríamos atribuir las diferencias existentes en la tasa intrínseca de crecimiento a las diferencias en la tasa instantánea de natalidad entre los animales alimentados en ave y en mamífero. (0.320 vs. 0.222).

4.8. Tasa finita de crecimiento.

Como lo indica su nombre es una tasa finita y no instantánea. Se interpreta como el número de individuos que se agrega a la población por individuo y por unidad de tiempo.

Los valores promedios de esta tasa fueron ligeramente superiores en gallina: 1.281 vs. 1.177 por semana, aunque la diferencia no es estadisticamente significativa p=0.89. En ambos huéspedes, el mayor valor se registró en los individuos alimentados semanalmente. (Tabla 16). En los diferentes tratamientos encontramos valores de la tasa finita de crecimiento que variaron entre 1.177 y 1.294 por semana, los cuales son muy

semejantes a los anotados por Rabinovich (1972a): 1.107 por semana y Feliciangeli (1974): 1.153 por semana.

4.9. Valor reproductive. (V, V_x , V_j).

Este parámetro poblacional representa el valor de un individuo en términos de la progenie con la cual contribuirá a la próxima generación (Rabinovich, 1972c). La ausencia de un individuo senil perteneciente a una edad post-reproductiva no se sentiría en la nueva generación, en cambio, si se tratara de una hembra joven iniciando su etapa reproductiva, su ausencia tendría un efecto considerable sobre el tamafío poblacional de la siguiente generación.

las figuras 9 y 13 se observan las curvas del valor En reproductivo edad-específico de varias cohortes, notándose en todas los casos que los adultos aportan una gran contribución al valor reproductivo total de la cohorte y por el contrario los estadios ninfales y el huevo aportan muy poco: (<2%) del valor reproductivo total), especialmente en los ejemplares alimentados en conejo (Tablas 11 y 17). En estas etapas inmaduras , a pesar ser pre-reproductivas, es decir, con fecundidades estadioespecificas iquales a cero, el valor reproductivo estadioespecífico no es nulo y va aumentado exponencialmente a medida que las ninfas se desarrollan hasta alcanzar sus valores máximos pocas semanas después de la primera edad reproductiva.

En general, el máximo valor reproductivo se alcanzó a edad ligeramente menor en las cohortes alimentadas en galina, en el valor reproductivo de las ninfas de es relativamente cercano al máximo valor edad-específico. punto de vida evolutivo, el concepto de valor reproductivo tiene interés particular, pues la edad en la cual el reproductivo alcanza su máximo es también la edad más sensitiva a la selección natural. (Rabinovich, 1980).

todos los tratamientos utilizados el valor reproductivo total fue significativamente mayor en las cohortes alimentadas en conejo (p=0.0028 en las cohortes alimentads tres veces por (Tablas 9 y 16). Se notó una cierta relación entre el valor reproductivo total y la frecuencia de oferta del explicación a las diferencias el valor alimento. La en reproductivo - total entre los alimentados en conejo y en gallina puede ser debida a la mayor longitud de la etapa reproductiva y mantenimiento de valores de fecundidad edad-especifica durante una gran parte de la etapa reproductiva en cohortes alimentadas en el mamífero.

Para la selección de medidas de control biológico debe stomarse en consideración el valor reproductivo de las diferentes fases de desarrollo y utilizar agentes que afecten a los sectores etarios que aporten un porcentaje considerable al valor

reproductivo total de la población. (Rabinovich, 1972c).

4.10. Distribución estable de edades (D.E.E.).

La D.E.E. se logra en una población con crecimiento exponencial cuando las tasas de mortalidad y fertilidad edad-específica se mantienen constantes.

Esta distribución significa que las proporciones de los individuos pertenecientes a cada clase de edad mantendrán sus valores porcentuales constantes de generación en generación.

Los valores estadio-específicos de D.E.E. calculados a partir de las tablas de vida son aproximadamente: 40% de huevos, 55% ninfas y 5% adultos en todos los tratamientos efectuados. Los porcentajes correspondientes a huevos son un poco mayores en promedio en las cohortes alimentadas en gallina (p=0.001 en las que comieron tres veces por semana). Los porcentajes correspondientes a ninfas y adultos son un poco mayores en promedio en las cohortes alimentadas en conejo, (p=0.0006 en las ninfas de I estadio y p=0.0008 en los adultos constituyentes del experimento principal). (Tablas 10 y 18).

Los porcentajes de cada estadio que registramos cuando la estructura de edades se estabiliza son similares a los indicados por Rabinovich (1972a) en *T. infestans*: 39% huevos, 58% ninfas y 3% adultos y cercanos a los señalados por Feliciangeli (1979) en *T. maculata*: 36% huevos, 63% ninfas y 1% adultos).

4.11. Valor reproductivo al alcanzar la D.E.É.

El valor reproductivo relativo por estadios se determinó asumiendo que las cohortes habían alcanzado la D.E.E. ya señalada. De esta forma, expresamos el valor reproductivo de cada etapa de desarrollo considerando su contribución porcentual a la D.E.E. Las magnitudes obtenidas se expresan como un porcentaje del valor reproductivo total de la cohorte. (Tablas 12 y 19).

Haciendo estas consideraciones, el valor reproductivo varió poco en los adultos alimentados en conejo, y sólo se observó una pequeña disminución en los adultos alimentados en gallina, debido al bajo porcentaje que representan en una población que ha alcanzado la D.E.E.

En los huevos y ninfas se observaron ligeros aumentos del valor reproductivo en esos estadios, pero su contribución al valor reproductivo total de la cohorte siguió siendo muy reducida, a pesar del alto porcentaje que representan en la población con D.E.E.

4.12. Habilidad de colonización.

La habilidad colonizadora de *R. neivai* se puede considerar en relación a su dispersión y a algunos parámetros poblacionales, (Rabinovich, 1972a) como los que discutimos a continuación.

1.- Tasa de crecimiento poblacional.

Una tasa intrínseca de crecimiento natural que varió entre 0.184 y 0.247 per capita por semana en los distintos tratamientos puede considerarse ligeramente alta, si la comparamos con la registrada por Rabinovich (1972a) en T. infestans de 0.101, quien consideró este último valor como muy bajo.

2.- Longevidad media.

Los valores de longevidad media de los adultos oscilaron entre 24 y 37 semanas, los cuales se pueden considerar como notablemente altos para una especie de insecto.

3.- Resistencia al ayuno por períodos relativamente cortos.

Los ejemplares adultos en nuestro experimento soportaron entre 10 y 11 semanas después de su única oferta alimentaria como adultos. Estos valores son relativamente bajos si los comparamos con los registros de Borda (1972) quien indicó que adultos T. infestans podían vivir hasta 210 días con una sola comida.

- 4.- Esta especie ha sido capturada casi siempre en el domicilio o peridomicilio humano, los cuales constituyen habitats bastante estables.
- 5.- Su curva de supervivencia se ubica entre los tipos I γ II señalados por Deevey (1947), la cual es una característica de los estrategas K.

Estas cinco características poblacionales indican que *R. neivai* debe ser considerado como una especie intermedia r - K con una cierta tendencia hacia el extremo K, en el sentido de Wilson & Bossert (1971), ya que posee adaptaciones de los estrategas r como es la tasa de crecimiento alta, y de los estrategas K como son la alta longevidad media, la poca resistencia al ayuno, la curva de supervivencia intermedia entre los tipos I y II y su presencia en el domicilio o peridomicilio humano.

5. MODELO DE SIMULACION.

5.1. Motivación.

Las tablas de vida nos proporcionan los elementos básicos para determinar un estimado teórico de la distribución estable de edades (D.E.E.); sin embargo, no suministran información acerca de la forma de crecimiento de una población, ni sobre la variación de su estructura etaria a lo largo del tiempo.

Por esta razón consideramos la posibilidad de utilizar algún modelo de simulación que pudiera proporcionarnos mayor información que la obtenida con las técnicas demográficas resumidas en las tablas de vida.

El empleo de un modelo nos permite predecir la dinámica poblacional en una forma más completa, sencilla y rápida que las tablas de vida y sólo requiere que se le proporcionen algunas estadísticas vitales, como: supervivencia y fecundidad edadespecífica y se conozca la duración de los diferentes estadios de desarrollo.

Además, se adquiere un conocimiento de la posible contribución de cada estadio ninfal a la siguiente generación, lo cual, eventualmente, nos podría ayudar a buscar estrategias de control de la densidad de R. neivai o cualquier otro triatomino

en condiciones naturales.

5.2. Selección de modelos.

Se intentó utilizar el modelo de retardos distribuidos sugerido por Lewis (1977). Este modelo se basa en la introducción de retardos variables en los tiempos de maduración de los insectos en cada estadio de desarrollo, es decir, la duración de los estadios no es constante y fija para todos los individuos, sino que generalmente hay alguna variabilidad. Esta variabilidad puede ser representada como una distribución de probabilidad.

Para determinar esta distribución se establecieron dos cohortes de 40 animales cada una, los ejemplares fueron seguidos individualmente hasta su llegada a la edad adulta. Esto nos permitió determinar el tiempo de permanencia de cada individuo en cada estadio.

- El tiempo de permanencia de un individuo en un estadio cualquiera "j" depende dos componentes: a.- Un tiempo minimo premuda y b.- Un retardo distribuido.
- a.- El tiempo minimo pre-muda comprende el tiempo transcurrido desde la llegada de los individuos al estadio "j" hasta la muda del primer ejemplar de la cohorte al siguiente estadio. Consta de:
 - 1.- Tiempo de consolidación de las estructuras que se han

formado después de la última ecdisis. Durante este período los animales no responden a la oferta alimentaria.

- 2.- Tiempo de alimentación, el cual se refiere al período comprendido entre la primera respuesta positiva a la oferta alimentaria y la ingestión de la cantidad de sangre suficiente para generar la muda.
- 3.- Tiempo de preparación para la muda, el cual va desde el momento cuando se ha conseguido ingerir la cantidad de sangre suficiente para provocar la muda hasta cuando se produce la muda del primer individuo.
- b.- El retardo distribuido se refiere al número de días trancurridos desde la muda del primer individuo hasta la muda de todos los ejemplares que constituyen la cohorte. Este retardo se obtiene a partir de la tabla de frecuencias de la duración real de cada insecto en cada estadio.

Sin embargo, las predicciones efectuadas con este modelo no coincidieron con las observaciones de laboratorio. La edad a la cual se predijo que se producirían las mudas de estadio fue posterior a la registrada en el laboratorio. La demora en la edad al mudar al siguiente estadio se hizo mayor al avanzar la etapa de desarrollo ninfal. En las ninfas de V estadio el error llegó a ser de 12 - 15 días.

Se utilizó el modelo de Mc Kendrick - Von Foerster(1959), el

cual consiste en una ecuación diferencial que describe los cambios de la estructura de edades de una población en el tiempo t, en función de la mortalidad per capita edad-específica.

$$\frac{\partial n(t,a)}{\partial t} + \frac{\partial n(t,a)}{\partial a} = -\mu(t,a) n(t,a)$$

donde, n (t,a) es la densidad de individuos de edad a en el tiempo t y μ (t,a) es la tasa per capita de mortalidad edad-específica en el instante t.

La condición de contorno que produce la tasa de natalidad de los individuos de la clase de edad cero (huevos) es:

$$n(t,0) = \int_{-\infty}^{\infty} m(t,a) * p * n(t,a) da$$

donde m (t,a) es la fecundidad per capita edad-específica en el instante t y p es la fracción de hembras en la población.

Este modelo genera el patrón de crecimiento de una población con recursos alimentarios abundantes para todos los individuos, es decir, en condiciones denso-independientes.

Este modelo se alimentó con la duración de los estadios ninfales expresada en días, y mortalidad per capita edadespecífica expresada semanalmente en los adultos y en días en los huevos y ninfas. Así como también la fecundidad per capita edadespecífica por semana.

5.3. Metodología.

Al seguir seis cohortes de *R. neivai* desarrolladas en condiciones experimentales se obtuvieron datos sobre algunas estadísticas vitales como duración de los diferentes estadios de desarrollo y la fecundidad y mortalidad *per capita* edadespecífica.

Los valores medios de estos datos fueron utilizados para asignar una duración fija a huevos y estadios ninfales.

Huevos: 20 dias.

Ninfas I: 10 días.

Ninfas II: 10 días.

Ninfas III: 11 días.

Ninfas IV: 12 días.

Ninfas V: 21 días.

Las simulaciones se realizaron con pasos de computación diferentes para los diversos estadios de desarrollo: Inmaduros (un día) y adultos (una semana).

La mortalidad se supuso constante con respecto al tiempo $\mu(t,a)=\mu(a); \quad \text{pero la mortalidad de cada grupo etario "i" se calculó asumiendo un proceso poissoniano <math>\mu=-\ln(N_{i+1}/N_i)/T_i$

La fecundidad per capita por edades se determinó mediante la observación del número de huevos puestos por hembra cada semana.

La fertilidad (% de eclosión) se consideró constante independientemente de la edad de la hembra, del número de semanas reproductivas y del número total de huevos puestos por unidad de tiempo. Esta fue 92% en los animales alimentados en conejo y 90% en los alimentados en gallina.

Se etectuaron simulaciones bajo dos regimenes diferentes:

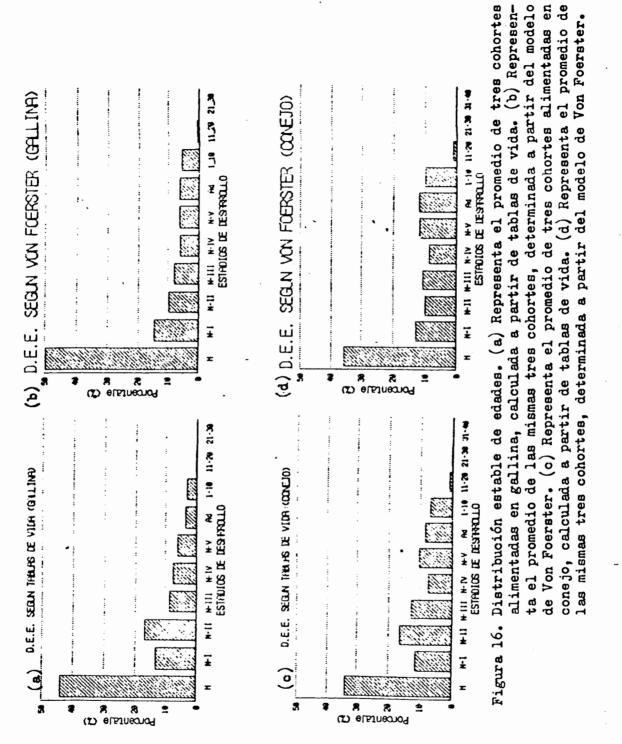
a) Sin reproducción: se generaron algunas cohortes y se hicieron predicciones sobre su destino. Los valores obtenidos fueron comparados con los datos observados en el laboratorio. De esta forma pudimos validar al modelo. (Figura 19).

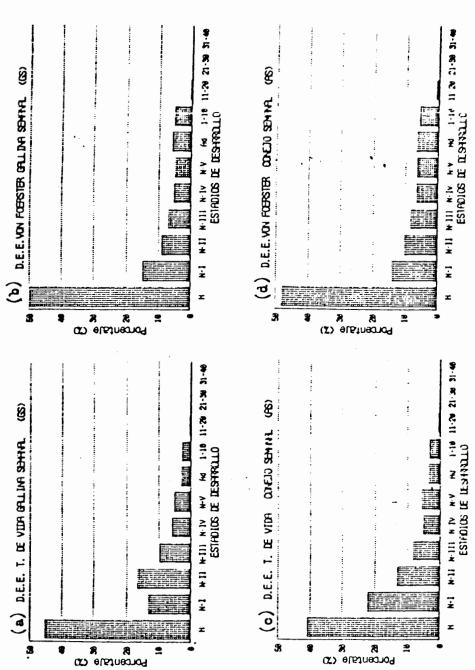
b) Con reproducción: al comprobar la eficiencia del modelo, basándonos en la semejanza entre las cohortes simuladas y las reales se procedió a añadir las características reproductivas necesarias para predecir la dinámica de la población y su posible estructura de edades.

5.4. Resultados.

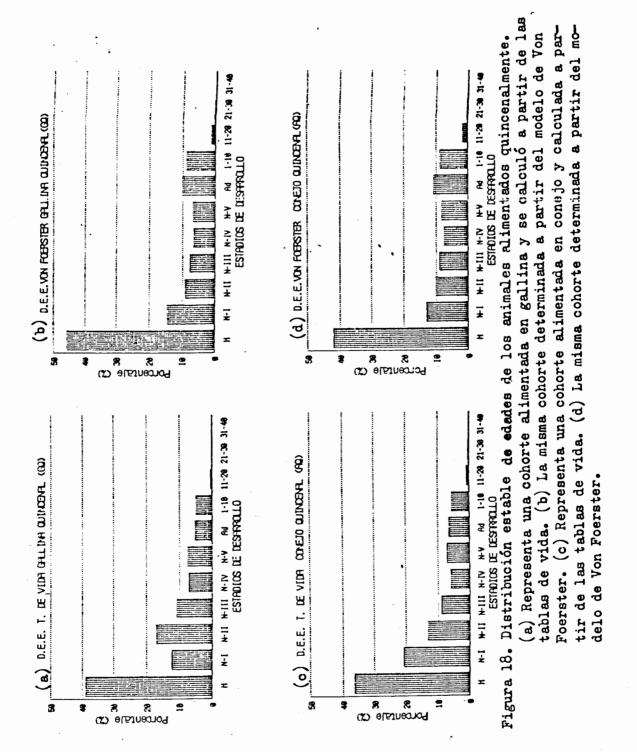
El modelo generó la variación del número total de individuos que existen en la población y los cambios porcentuales que se registraron en las diferentes etapas de la vida de R. neivai.

En las figuras 16, 17 y 18 y en las tablas 10, 18 y 20 se observa la D.E.E. calulada tanto por las fórmulas de las tablas de vida como por el modelo de Von Foerster. Para la escogencia de los valores porcentuales utilizados en las gráficas se





(a) Representa una cohorte alimentada en gallina y se calculó a partir de de Von Foerster. (c) Cohorte alimentada en conejo y calculada a partir de las tablas de vida. (d) La misma cohorte determinada a partir del modelo las tablas de vida. (b) La misma cohorte determinada a partir del modelo Distribución estable de edades de los animales alimentacos semanalmente. de Von Foerster. Figura 17.



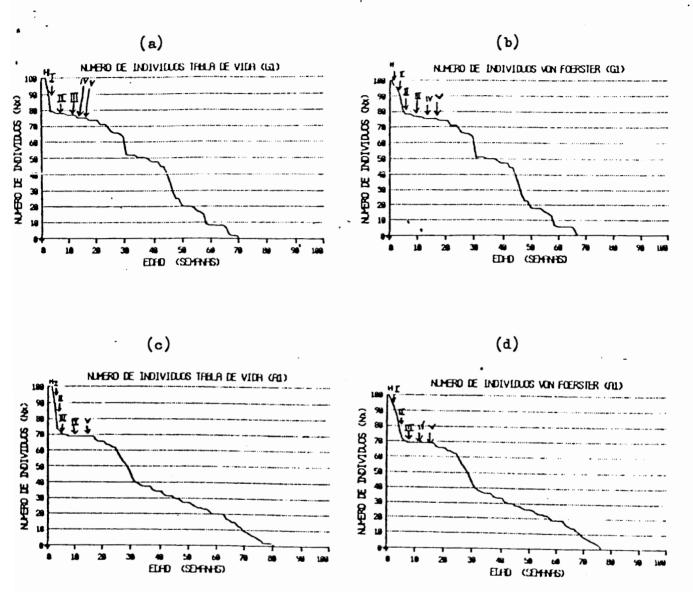


Figura 19. Número de individuos por semana obtenido a partir de: (a) Cohorte alimentada en gallina, observado en el laboratorio. (b) La misma cohorte, determinado con el modelo de Von Foerster. (c) Cohorte alimentada en conejo, observado en el laboratorio. (d) La misma cohorte, determinado con el modelo de Von Foerster.

ESTADIO	G1	G2	G3	XG÷ √n	A1	A2	A 3	XA± Ž
HUEVO	52.64	47.27	48.80	49.57 <u>+</u> 1.60+	36.45	35.06	.35.91	35.81 <u>+</u> 0.40
1	14.38	15.91	14.44	14.52 <u>+</u> 0.78+	12.46	12.65	13.68	12.93 <u>+</u> 0.38
11	9.47	10.58	9.25	9.77 <u>+</u> 0.41	9.47	8.92	11.36	9.92 <u>+</u> 0.74
111	7.41	8.01	8.38	7.93 <u>+</u> 0.28	10.72	11.28	10.44	10.81 <u>+</u> 0.25
IV	5.65	6.15	6.86	6.22 <u>+</u> 0.35++	8.59	8.90	8.19	8.56 <u>+</u> 0.21
v	5.76	6.54	6.99	6.43 <u>+</u> 0.36	11.37	12.05	11.79	11.74+0.20
ADULTOS	5.80	6.70	6.50	6.33+0.27	12.72	12.93	10.20	11.95±0.88
TAMANO PO	1.18 (E+11)	1.07 (E+10)	3.54 (E+10)	5.47(E+10)+ 3.25(E+10)		5.87 (E+07)	6.06 (E+07)	4.64(E+07)+ 1.33(E+07)

TABLA 20. Distribución estable de edades (%) de R. neivai calculada a partir

del modelo de Von Foerster

G = alimentados en gallina

A = alimentados en conejo

+ = Estadisticamente significative

++ = Altamente significative

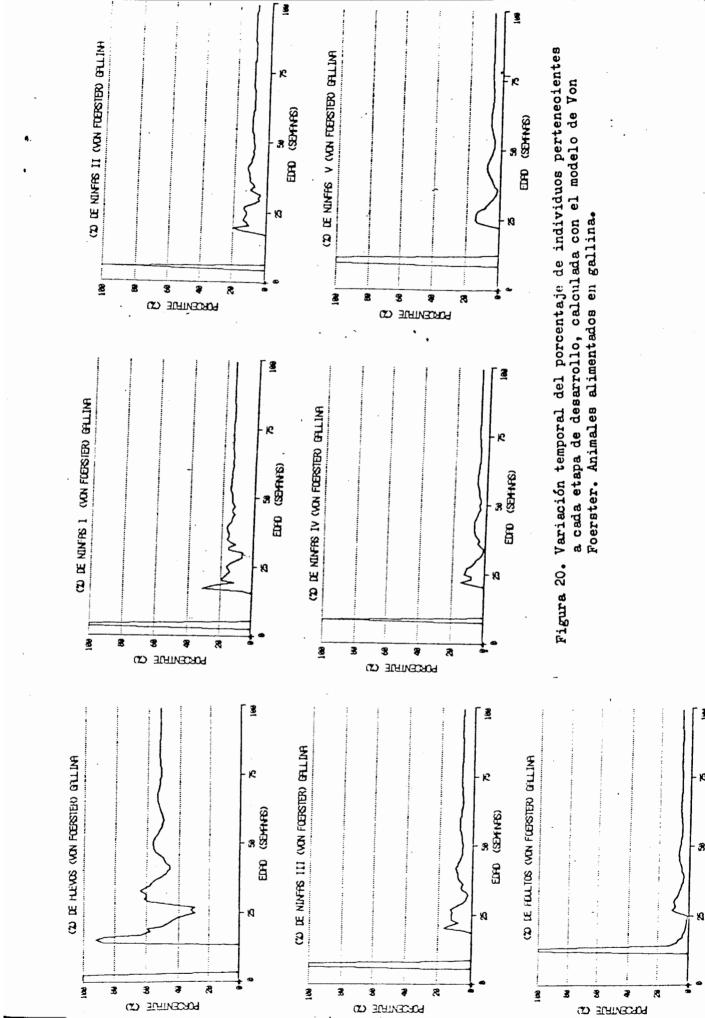
seleccionaron los generados por la simulación a la edad de 100 semanas, momento cuando los porcentajes de individuos pertenecientes a las distintas etapas de desarrollo parecían haberse estabilizado (Figuras 20 a 28).

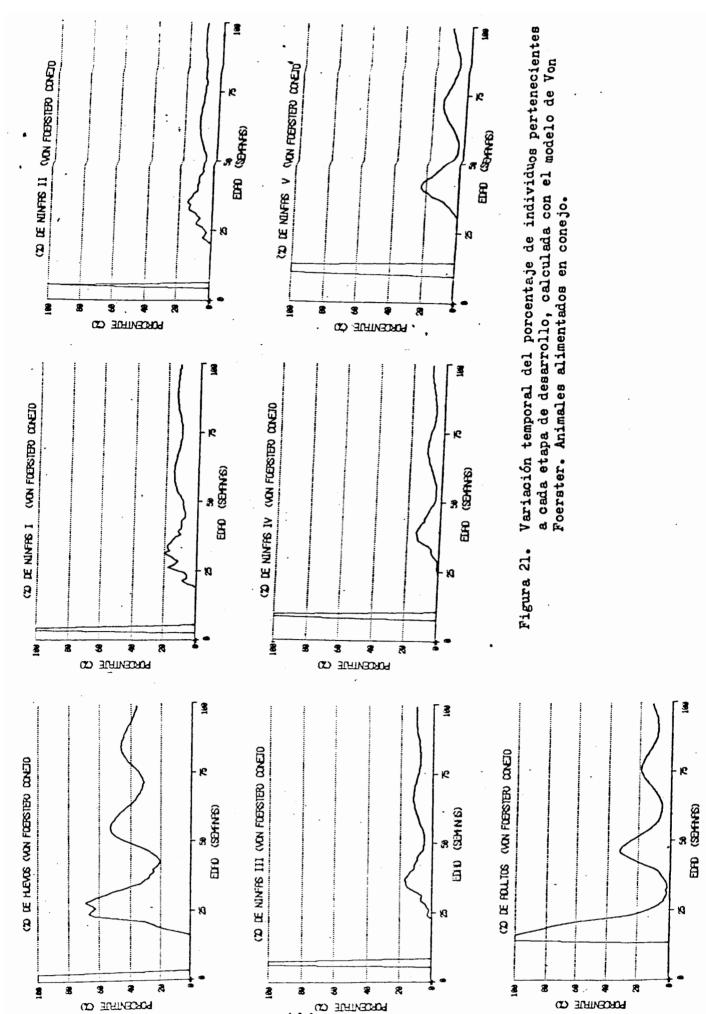
En los insectos alimentados en gallina, el porcentaje de huevos fue algo mayor que en los alimentados en gallina tanto cuando se empleó la D.E.E. calculada por las tablas de vida como en la estructura de edades a la edad de 100 semanas generada por el modelo de Von Foerster.

For otra parte, en ninfas y adultos los valores porcentuales se invirtieron, es decir fueron mayores en los animales alimentados en conejo. Sin embargo, estas diferencias no fueron significativas. El análisis de X^2 produjo siempre valores de p>0.1.

Tampoco se observaron diferencias estadisticamente significativas en las distribuciones de edades obtenidas tanto a partir de las tablas de vida como a partir del modelo de Von Foerster. Ni entre las distribuciones obtenidas a las distintas frecuencias de oferta de alimento. El análisis de x² arrojó valores de p>0.1.

En general, se observa que el porcentaje de individuos en la D.E.E. disminuye a medida que se avanza en el desarrollo. Una excepción muy frecuente se produjo en el valor porcentual de las ninfas de II estadio, en la distribución calculada a partir de





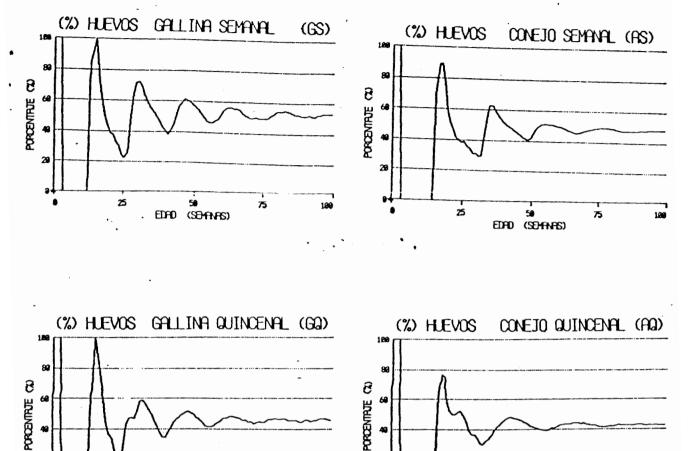


Figura 22. Variación temporal del porcentaje de individuos pertenecientes al estadio Huevo, alimentados en huéspedes y frecuencias diferentes.

ぁ

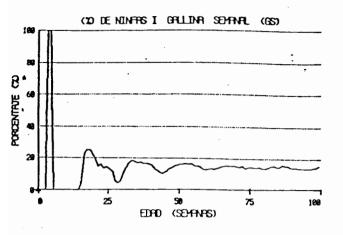
(SEVENES)

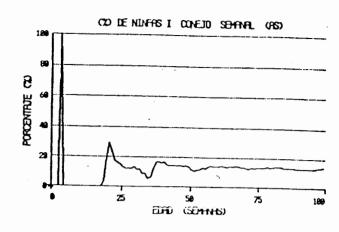
EDAD

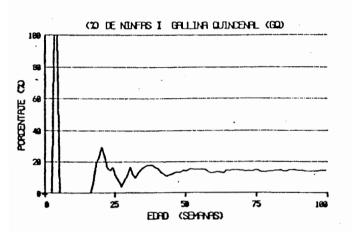
29

25

EDAD (SE)ANAS)







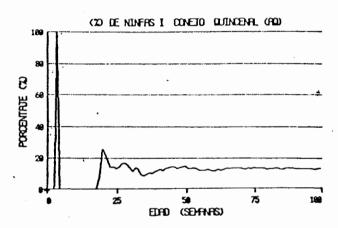
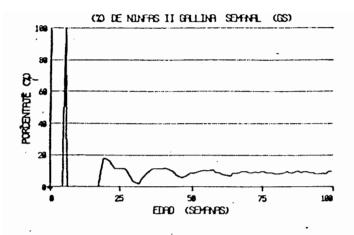
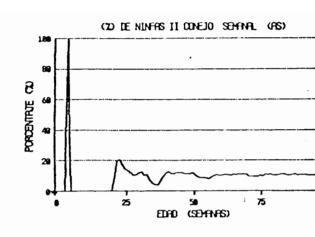
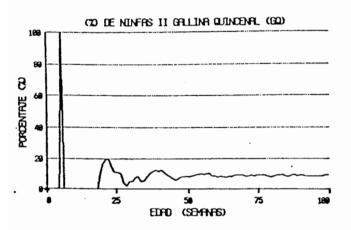


Figura 23. Variación temporal del porcentaje de individuos pertenecientes al primer estadio ninfal, alimentados en huéspedes y frecuencias diferentes.







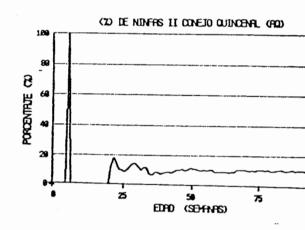
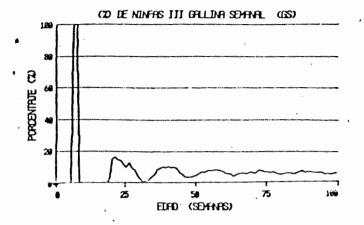
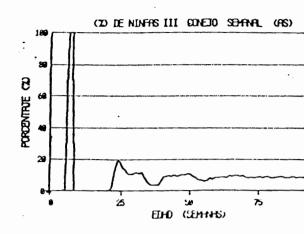
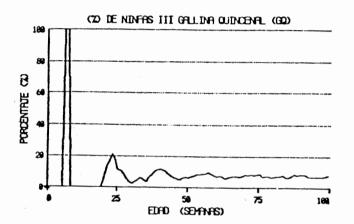


Figura 24. Variación temporal del porcentaje de individuos pertenecientes al segundo estadio ninfal, alimentados en huéspedes y frecuencias diferentes.







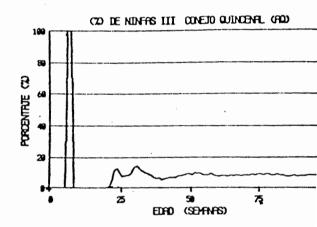
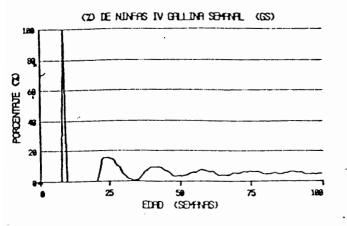
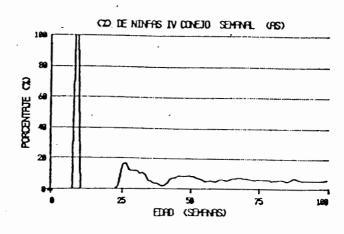
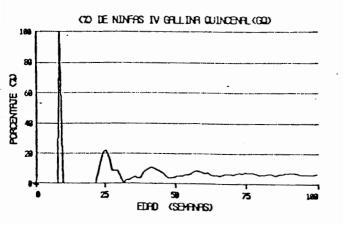


Figura 25. Variación temporal del porcentaje de individuos pertenecientes al tercer estadio ninfal, alimentados en huéspedes y frecuencias diferentes.







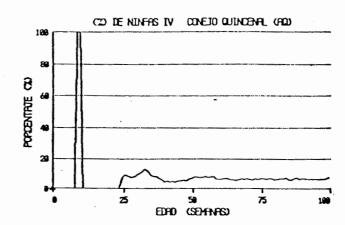
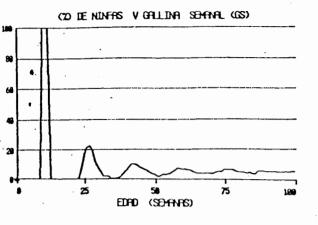
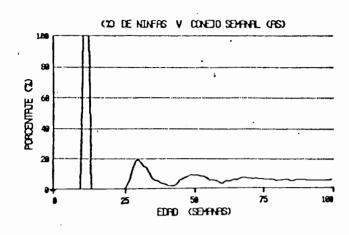
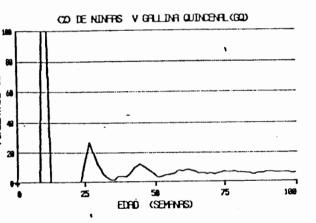


Figura 26. Variación temporal del porcentaje de individuos pertenecientes al cuarto estadio ninfal, alimentados en huéspedes y frecuencias diferentes.







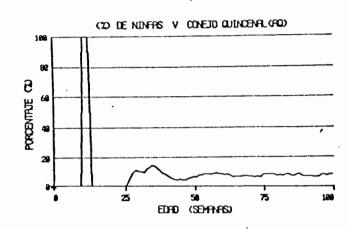
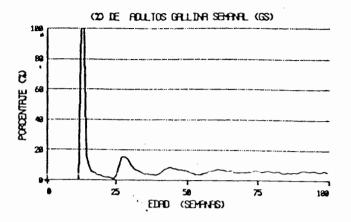
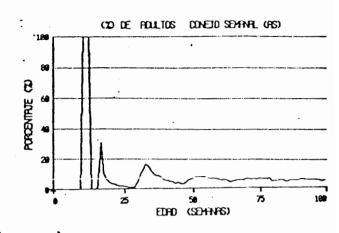
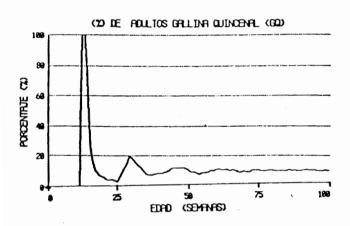


Figura 27. Variación temporal del porcentaje de individuos pertenecientes al quinto estadio ninfal, alimentados en huéspedes y frecuencias diferentes.







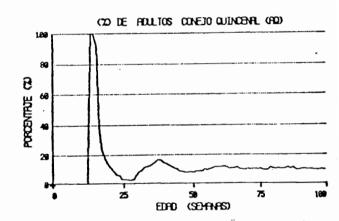


Figura 28. Variación temporal del porcentaje de individuos adultos alimentados en huéspedes y frecuencias diferentes.

las tablas de vida, el cual fue mayor que en las ninfas de I estadio en la mayoría de las oportunidades. Esta situación se produjo como consecuencia de la conversión de las unidades de tiempo de duración de los distintos estadios de días a semanas, lo cual nos obligó en algunas ocasiones a asumir que una duración media de 10 días era equivalente a una semana (ninfas de I estadio) y una duración media de 11 días como igual a dos semanas (ninfas de II estadio). En consecuencia se produjo una cierta reducción de los valores porcentuales de las ninfas de I estadio y un correspondiente aumento de los mismos en las ninfas de II estadio.

En las figuras 20 y 21 se presenta la variación temporal del porcentaje de individuos pertenecientes a las diferentes etapas de desarrollo, correspondientes a las cohortes que constituyeron el experimento principal.

Si se divide el tiempo (semanas) en varios ciclos de huevo a huevo, es decir, el tiempo transcurrido desde cuando todos los individuos de una población pertenecen al estadio huevo hasta cuando un adulto proveniente de estos huevos ovipone por primera vez.

En el primer ciclo huevo a huevo, se observa durante las primeras tres semanas, el 100% de la población esta constituído por huevos. En la siguiente semana, el valor porcentual de los huevos se hace cero, mientras que el porcentaje de ninfas de I

estadio asciende hasta llegar a representar el 100% de la población. En la siguiente semana, las ninfas de I estadio descienden su porcentaje hasta hacerse cero y las ninfas de II estadio aumentan hasta constituir el 100% de la población.

Esta variación se repite para todos los estadios restantes, hasta cuando el 100% de la población son de nuevo adultos. El primer ciclo huevo a huevo termina cuando se inicia el ascenso de porcentaje de huevos, el cual se produjo a la edad de 12-13 semanas en los insectos alimentados en gallina y a las 15-16 semanas en los alimentados en conejo. (Figuras 20 y 21).

A partir de ese momento, comienza a gestarse la D.E.E. pues ninguna etapa de desarrollo volverá a representar el 100% de la población.

En los animales alimentados en gallina, la estabilización se produjo con mayor rapidez que en los alimentados en conejo. Se observó que la magnitud de las oscilaciones se hizo menor a medida que transcurrió el tiempo. Esto se notó especialmente en los chipos alimentados en gallina.

A la edad de 50 semanas, se puede decir que se alcanzó la estabilidad en todas la etapas de desarrollo en los triatominos alimentados en gallina; mientras que en los alimentados en conejo, a la edad de 100 semanas no se había logrado perfectamente la estabilidad, especialmente en el caso de huevos y adultos. En cambio, en las ninfas empezó a notarse al final del

segundo ciclo huevo a huevo. (Figuras 20 y 21).

En las figuras 22 a 28, se presenta la variación porcentual del número de individuos pertenecientes a las distintas etapas de desarrollo, tanto alimentados en gallina como en conejo y tanto semanal como quincenalmente. Se observó que en todos los tratamientos, la estabilidad comenzó a lograrse a las 50 semanas de edad.

Los tamaños poblacionales que predice el modelo fueron tres órdenes de magnitud mayores en los ejemplares alimentados en gallina en las cohortes alimentadas tres veces por semana (Tabla 20) y uno o dos órdenes de magnitud mayores en las cohortes alimentadas a otras frecuencias. Los valores mayores de tamaño poblacional fueron generados para las cohortes alimentadas semanalmente. (Tabla 18).

Los valores registrados con estas simulaciones del crecimiento poblacional de *R. neivai* pueden ser considerados, como los que serian observados al haber transcurrido 100 semanas en un experimento, en el cual colocáramos inicialmente 100 huevos de esta especie en condiciones en las cuales no hubiera limitación del espacio, y las ninfas obtenidas se alimentaran a la frecuencia que lo hizimos en nuestros experimentos en el laboratorio.

En las cohortes alimentadas en gallina, se predijo un tamaño

poblacional mayor en los ejemplares alimentados semanalmente, luego en los alimentados tres veces por semana y el menor tamaño poblacional en los que comieron quincenalmente. En cambio, en las cohortes alimentadas en conejo, el tamaño poblacional disminuyó con la frecuencia de alimentación de la siguiente forma: el mayor tamaño se predijo en los insectos alimentados semanalmente, luego en los alimentados quincenalmente y el menor valor en los que comieron tres veces por semana.

En cualquier caso, los tamaños poblacionales que predice el modelo son mucho mayores que los observados en condiciones naturales; lo cual indica que la supervivencia en el campo es muy inferior a la registrada en nuestro experimento.

Se encontraron diferencias estadisticamente significativas en los valores porcentuales de D.E.E. de algunas etapas de desarrollo caculados tanto a partir de las tablas de vida como del modelo de Von Foerster.

En la D.E.E. calculada a partir de las tablas de vida se registró diferencias altamente significativas entre los porcentajes de huevos y ninfas de I estadio, etapas en las cuales, los valores de los ejemplares alimentados en gallina fueron mayores. (p=0.001 y 0.0006 respectivamente).

Los porcentajes de ninfas de V estadio y adultos fueron mayores en los ejemplares alimentados en conejo. (p=0.017 en las ninfas de V estadio y p= 0.0008 en adultos). (Tabla 10).

En la D.E.E. generada por el modelo de Von Foerster, los porcentajes de huevos y ninfas de I estadio fueon significativamente mayores en los chipos alimentados en gallina. (p = 0.0022 y 0.0348 respectivamente). En cambio, los porcentajes generados de ninfas de III, IV y V estadio fueron signifivativamente mayores en los reduvideos alimentados en conejo. (p = 0.0027, 0.0009 y 0.0049 respectivamente).

5.5. Conclusiones.

Las contribuciones más importantes de este estudio de simulación fueron:

- 1.- Se reconocieron las principales lagunas en el conocimiento sobre el proceso de crecimiento y regulación poblacional:
- a.- Se desconoce el tiempo real de permanencia individual en cada estadio de desarrollo, por lo tanto esto tiempo se consideró fijo e invariable para todos los individuos integrantes de la cohorte y con la duración anteriormente señalada.
- b.- No se conoce con precisión los posibles efectos de la densidad sobre el crecimiento poblacional. Por esta razón se asumió que la regulación poblacional en R. neivai es denso-independiente y no se consideró que los cambios en el número de individuos en la colonia podían afectar a la simulación. Sin

embargo, estamos concientes de que se pudieron modificar los parámetros poblacionales instantáneos, así como también la supervivencia, fecundidad y fertilidad.

- c.- La fertilidad de los triatominos alimentados en cada uno de los huéspedes se consideró constante a lo largo de todo el estudio. No se dió importancia a la posible variación del porcentaje de eclosión de los huevos según la edad de la madre o el número total de huevos puestos en la unidad de tiempo
- 2.- Se logró adquirir una idea de la importancia relativa de las principales variables, frecuencia de oferta del alimento y distintas clases de huésped, que participaron en el proceso estudiado.
- 3.- Se pudieron hacer predicciones de lo que sucedería si se mantuvieran constantes en el tiempo los parámetros poblacionales que analizamos, en nuestro estudio de cohortes en el laboratorio. Aunque estas predicciones son muy generales, nos permitieron obtener una aproximación inicial a las fluctuaciones del número de individuos pertenecientes a cada etapa de desarrollo.

A pesar de que estas simulaciones son muy simplificadas, y sólo representan un reflejo de la gran complejidad real, podemos considerarlas como la primera etapa de un estadio de modelos más completo, donde podamos incorporar otras variaciones de la información biológica; efecto de retardos probabilisticos;

fluctuaciones de las características físicas del ambiente, similares a las producidas en el campo y efecto de los posibles depredadores.

6. CONCLUSIONES.

6.1. Ciclo de vida.

6.1.a. Huevo:

- Se registró una alta correlación negativa (r>0.90) entre temperatura ambiental y la duración del estadio huevo.
 - 2) No se logró eclosión a temperaturas superiores a 32 ºC.

6.1.b. Ninfas:

- 1) Se registró también una alta correlación negativa (r>0.75) entre la temperatura ambiental y la duración media de los diferentes estadios.
- 2) En todos los tratamientos, la duración media de los primeros cuatro estadios fue similar; se observó una ligera tendencia a aumentar el tiempo medio de permanencia en el estadio a medida que se avanzó en el desarrollo.
- 3) En los distintos tratamientos empleados, el estadio ninfal V fue el de mayor duración; en algunas oportunidades, su duración media llegó a ser el doble que la de cualquiera de los primeros cuatro estadios.
- 4) En general, en las cohortes alimentadas en conejo, la duración media del ciclo fue mayor.
 - 5) En los ejemplares seguidos individualmente, la duración

media del ciclo fue más larga que en los insectos mantenidos en grupos.

6.2. Mortalidad y/o supervivencia.

6.2.a. Huevos:

- 1) En las cohortes alimentadas tres veces por semana, la eclosión fue superior al 90% durante la mayor parte de su vida. Hubo ciertos descensos en este porcentaje en las primeras y últimas semanas de vida reproductiva.
- 2) En los triatominos mantenidos en frascos individuales, la eclosión fue del 96%, es decir, mayor que en los animales constituyentes de cohortes.
- 3) A las temperaturas de 22 y 32 °C, la eclosión de los huevos también fue superior al 90%.

6.2.b. Ninfas:

- En la mayoría de los tratamientos, la mayor mortalidad ninfal se registró en las ninfas de I estadio.
- 2) A 22 $^{\circ}$ C, la mortalidad ninfal fue del 21%; a 27 $^{\circ}$ C, osciló entre el 16 y 17% y a 32 $^{\circ}$ C, fue del 43%.

6.2.c. Adultos:

1) El patrón de supervivencia de los adultos fue similar en

las cohortes alimentadas en gallina tres veces por semana y en las alimentadas en conejo semanal o quincenalmente. En estas cohortes se registraron valores de supervivencia muy elevados y poco variables durante unas 20 - 25 semanas; después de ese lapso, hubo un descenso casi lineal relacionado con la edad, hasta la muerte de todos los ejemplares.

- 2) En cambio, en las cohortes alimentadas en conejo tres veces por semana y en las alimentadas en gallina semanal o quincenalmente, los valores elevados y casi constantes de supervivencia sólo duraron unas 10 15 semanas; luego de este período, se registró un modelo edad-específico casi lineal de disminución de la supervivencia.
 - 6.3. Longevidad media, máxima y esperanza de vida:
- Las tres registraron pocas variaciones atribuibles a la alimentación en los distintos huéspedes.
- 2) En general, las tres fueron ligeramente mayores en las hembras que en los machos.
- 3) En las cohortes alimentadas en conejo, la longevidad media y la esperanza de vida aumentaron ligeramente cuando disminuyó la frecuencia de oferta del alimento.
- 4) En ambos huéspedes, la longevidad máxima fue mayor en los triatominos alimentados semanalmente.

6.4. Reproducción.

- En todos los tratamientos, la edad de la primera reproducción y el máximo esfuerzo reproductivo se presentaron antes en las cohortes alimentadas en gallina.
- 2) En general, el número de semanas reproductivas y la edad de la última reproducción fueron mayores en las cohortes alimentadas en conejo.
- 3) El rendimiento reproductivo expresado en cualquiera de sus medidas relativas fue mayor en los insectos alimentados en conejo.
- 4) Las hembras alimentadas en conejo se mantuvieron reproductivamente activas hasta poco antes de la muerte; en cambio, las alimentadas en gallina detuvieron la ovoposición entre 8 y 10 semanas antes de la muerte.
- 5) Independientemente del huésped, se registró una relación directamente proporcional entre estas características reproductivas señaladas hasta ahora y la frecuencia de oferta de alimento.
- 6) La fertilidad fue ligeramente mayor en las cohortes alimentadas en gallina. En cualquiera de los dos huéspedes utilizados, fue mayor en los animales alimentados semanalmente que en los que se ofreció sangre quincenalmente.

- 6.5. Parametros poblacionales.
- 1) En general, el tiempo generacional y la tasa neta de reemplazo fueron mayores en los reduvideos alimentados en conejo.

 Ambos fueron directamente proporcionales a la frecuencia de oferta de alimento.
- 2) En todos los tratamientos, la tasa intrínseca de crecimiento fue mayor en las cohortes alimentadas en gallina.
- 3) El valor reproductivo de la cohorte fue mucho mayor en las cohortes alimentadas en conejo. Además, se registró una relación directamente proporcional entre el mismo y la frecuencia de oferta de alimento.
- 4) El máximo valor reproductivo edad-específico se logró a menor edad en las cohortes alimentadas en gallina.
- 5) La D.E.E. se alcanzó en promedio, con los siguientes valores: 40% huevos, 55% ninfas y 5% adultos. Los porcentajes de huevos fueron un poco mayores en los insectos alimentados en gallina y los porcentajes de ninfas y adultos fueron un poco mayores en las cohortes alimentadas en conejo.
- 6) Todos los parámetros poblacionales calculados fueron mayores en los ejemplares alimentados semanalmente, con la excepción del tiempo generacional el cual alcanzó valores mayores en las cohortes alimentadas quincenalmente.

- 7) Las características poblacionales de *R. neivai*, nos permitieron considerarlo como una especie intermedia r K.
 - 6.6. Animales alimentados solo una vez como adultos.
- La mortalidad comenzó a manifestarse a las 6 8 semanas después de haberse alimentado.
- 2) La longevidad media, máxima y la esperanza de vida fueron mayores en las hembras que en los machos. Estas tres características poblacionales fueron 50 70% inferiores a las registradas en los ejemplares alimentados semanal o quincenalmente.
- 3) La ovoposición se mantuvo durante un período de 7 9 semanas según el huésped.
- 4) El rendimiento reproductivo fue mayor en la cohorte alimentada en gallina, pero éste fue 80 90% inferior al encontrado en las cohortes que comieron semanal o guincenalmente.
- 5) Se evidenció poco efecto en la fertilidad, la eclosión de los huevos de estos animales fue siempre superior al 80%.

6.7. Modelo.

1) Los porcentajes de las diferentes etapas de desarrollo cuando se alcanzó la D.E.E. fueron muy similares a los obtenidos a partir de las tablas de vida, en todos los casos.

- 2) En las cohortes alimentadas en gallina tres veces por semana, la magnitud de las oscilaciones del porcentaje de individuos pertenecientes a cada etapa de desarrollo fue menor que en las alimentadas en conejo.
- 3) La D.E.E. se alcanzó a las 50 semanas de simulación en las cohortes alimentadas en gallinas y a las 100 semanas en las alimentadas en conejo.
- 4) Las predicciones del tamaño poblacional que se lograria en las cohortes alimentadas en gallina tres veces por semana fueron tres órdenes de magnitud superiores al que se alcanzaria en las cohortes alimentadas en conejo.
- 5) Las predicciones del tamaño poblacional que se lograria en las cohortes alimentadas en gallina semanal o quincenalmente fueron 1 o 2 órdenes de magnitud mayores que las que se alcanzarian en las cohortes alimentadas en conejo.

7. RESUMEN.

En este estudio se siguieron varias cohortes de *Rhodnius* neivai en el laboratorio con la finalidad de evaluar estadisticamente su dinámica poblacional. Se utilizaron dos fuentes alimentarias diferentes: gallina y conejo, tres regimenes de temperatura: 22 + 1 °C, 27 + 1 °C y 32 °C constantes y tres frecuencias de oferta de alimento: tres veces por semana, semanal y quincenalmente.

Se determinó el porcentaje de eclosión de los huevos, la mortalidad y el tiempo de desarrollo ninfal, la mortalidad edadespecífica, la longevidad de los adultos y la fecundidad y fertilidad edad-específica de las hembras. De igual forma, se evaluaron algunos parámetros poblacionales, tales como expectativa de vida, tasa intrínseca de crecimiento natural, tasa neta de reproducción, tasa finita de crecimiento, valor reproductivo y distribución estable de edades (D.E.E.).

Los resultados muestran que la duración del ciclo de vida es mayor en los animales alimentados en conejo, la supervivencia ninfal es ligeramente mayor en los individuos alimentados en gallina. La reproducción se inició antes en los ejemplares alimentados en gallina, pero el rendimiento reproductivo y la duración de la ovoposición fueron mayores en los alimentados en conejo.

La tasa intrinseca de crecimiento y la tasa finita de crecimiento fueron mayores en los triatominos alimentados en gallina. El tiempo generacional fue ligeramente mayor en las cohortes alimentadas en conejo. La tasa neta de reproducción fue muy similar en ambas fuentes alimentarias, aunque ligeramente mayor en los ejemplares alimentados en conejo. El valor reproductivo en los alimentados en conejo fue el doble que en los alimentados en gallina.

Además se utilizó el modelo de Mckendrick-Von Foerster, el cual consiste en una ecuación diferencial en derivadas parciales, que describe los cambios de la estructura de edades en función de la mortalidad per capita edad-específica.

La condición de contorno se estableció con la integral del producto de la fertilidad per capita edad-específica por el número de hembras en la población.

La ecuación se resolvió numericamente con pasos de computación diferentes para los diversos estadios de desarrollo, bajo dos regimenes diferentes: 1.- Sin reproducción, generándose una cohorte que fue comparada con la datos de laboratorio para efectos de validación y 2.- Con reproducción, para predecir la dinámica poblacional y la posible distribución estable de edades.

8. BIBLIOGRAFIA.

- BIRCH, L.C. 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. J. Anim. Ecol. 17:15-26.
- BORDA, M.R. 1972. Algunos nuevos aspectos sobre biología y ecología de *Triatoma infestans* Klug, 1834, y su enemigo natural *Telenomus fariai* Lima, 1927. Breves notas referentes a *Tripanosoma cruzi* Chagas, 1909. Primer Congreso Latinoamericano de Entomología. Cuzco, Perú. 12-18 abril de 1971.
- BUXTON, P.A. 1930. The Biology of a blood sucking bug, Rhodnius prolixus. Trans. Ent. Soc. London, 78:227-236.
- BUXTON, P.A. 1931. The thermal death-point of *Rhodnius* (Rynchota: Heteroptera) under controlled conditions of humidity. J. exp. Biol. 8:275-278.
- BUXTON, P.A. 1932. The relation of adult *Rhodnius prolixus* (Reduviidae, Rhynchota) to atmospheric humidity. Parasitology 24:429-439.
- CARCAVALLO, R.U., M.A. OTERO, R.J. TONN & R. ORTEGA. 1975.

 Notas sobre la biología, ecología y distribución geográfica de
 Psammolestes arthuri (Pinto), 1926, (Hemiptera: Reduviidae).

 Descripción de los estadios preimagales. Bol. Dir.

 Malariol. y San. Amb. 15:231-239.
- CARCAVALLO, R.U. 1976. Aspects on the epidemiology of Chagas' disease in Venezuela and Argentina. p. 347-358. In:

 New approaches in American trypanosomiasis research. Pan American Health Organization (PAHO) Publ. No. 318.
- CARCAVALLO, R.U., R.J. TONN & J.C. JIMENEZ. 1976. Notas sobre la biología, ecología y distribución geográfica de *Rhodnius neivai* LENT, 1953 (Hemiptera: Reduviidae). Bol. Dir. Malariol. y San. Amb. 16:169-171.
- CAUGHLEY, G. & L.C. BIRCH. 1971. Rate of increase. J. Wildlife Mgt. 35(4):658-663.
- CLARK, N. 1935. The effect of temperature and humidity upon eggs of the bug *Rhodnius prolixus* (Heteroptera: Reduviidae). J. Anim. Ecol. 4:82-87.

- COLE, L.C. 1964. The population consequences of life history phenomena. Quart. Rev. Biol., 29:103-137.
- CONSTANTINOU, C. 1979. Circadian rhythms in insects. Ph. D. Thesis. Univ of London. England. 270 p.
- CORREA, F.M. 1962. Estudo comparativo do ciclo evolutivo de *Triatoma infestans* alimentado em diferentes animais (Hemiptera: Reduviidae). Papéis avulsos do Departamento de Zoología. Secretaria da Agricultura. Sao Paulo. Brasil. 15:177-200.
- DALE, N.E. & D. MAQUERA. 1978. Hábitos alimentarios y fecundidad en hembras de *Triatoma infestans* Klug (Hemiptera: Triatominae) bajo condiciones ambientales constantes. Rev. per. Ent. 21(1):71-74.
- DEEVEY, E.S., Jr. 1947. Life tables for natural populations of animals. Quart. Rev. Biol., 22:283-314.
- DIAZ, E. 1938. Criacao de triatomineos em laboratorio. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, 33:407-412.
- DOWNE, A.E.R. & J.A. ARCHER. 1975. The effects of different blood meal sources on digestion and egg production in *Culex tarsalis* (Diptera: Culicidae). J. Med. Ent. 12(4):431-437.
- DUBLIN, L.I., A.J. LOTKA & M. SPIEGELMAN. 1949. Length of life. (Rev. Edit.). Ronald Press, New York, NY.
- ENGELMANN, F. 1970. The Phisiology of Insect Reproduction: The PergamonsPress. vii + 307 p.
- FELICIANGELI DE P., M.D. 1974. Estadísticas vitales de Estadísticas vitales vitales de Estadísticas vitales vitales vitales de Estadísticas vitales vi
- FELICIANGELI, M.D., J.E. RABINOVICH & E. EERNANDEZ. (1980.) Resistencia al ayuno en triatominos (Hemiptera: Reduviidae) en venezolanos. I. Rhodnius prolixus STAL. (1980.) Rev. @Inst. Med. (1982.) Trop. Sao Paulo. 22:53-61.
- FISHER, R.A. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Claredon Press, Oxford. 268 p.
- FRIEND, W.G., C.T.H. CHOY & E. CARTWRIGHT. 1965. The effect of nutrient intake on the development and the egg production of *Rhodnius prolixus* Stal (Hemiptera: Reduviidae). Can.

- Jour of Zool. 43(6):891-904.
- GAMBOA, J. 1962. Dispersión del *Rhodnius prolixus* en Venezuela. Bol. Dir. Malariol. y San. Amb. 3(3):132-136.
- GOMEZ-NUMEZ, J.C. & J. FERNANDEZ. 1963. La colonia de *Rhodnius prolixus* en el Instituto Venezolano de Investigaciones Cientficas. Bol. Dir. Malariol. y San. Amb. 3(3):132-137.
- GOMEZ-NUMEZ, J.C. 1969. Resting places, dispersal and survival of Co_{60} -tagged adult *Rhodnius prolixus*. J. Med. Ent. 6:83-86.
- GOODCHILD, A.J.P. 1955. Some observations on growth and egg production of the blood suckling Reduviids, Rhodnius prolixus and Triatoma infestans. Proc. Roy. Entomol. Soc. London A, 30:137-144.
- GREENBERG, J. 1951. Some nutritional requirements of adult mosquitoes *Aedes aegypti* for oviposition. J. Nutr. 43:27-35.
- GROSSI, R. 1975. Enfermedad de Chagas. Bol. Dir. Malariol. y San. Amb. 15:286-298.
- HAYS, K.L. 1965. Longevity, fecundity and food intake of adult *Triatoma sanguisuga* (LECONTE)(Hemiptera: Triatominae). J. Med. Ent. 2(2):200-202.
- JOERG, M.E. 1962. Influencia de temperaturas fijas en períodos anuales sobre metamorfosis y fertilidad de *Triatoma infestans*. Bol. Chil. Parasitol. 17:17-19.
- JUAREZ, E. 1970. Comportamiento do *Triatoma infestans* sob várias condições de laboratório. Rev. Saude Publica 4:147-166.
- JURBERG, J., V. REIS & H. LENT. 1970. Observacoes sobre o ciclo evolutivo, em laboratorio, do *Rhodnius robustus* LARROUSE, 1927 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). Rev. Bras. Biol. 30(3):477-481.
- KREBS. C.J. 1978. Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance, 2nd Ed. Harper & Row, Publ. New York, N.Y. xxv + 678 p.
- LENT, H. 1953. Un novo hemiptero hematofago de Venezu**ela.** (Reduviidae, Triatominae). Rev. Bras. Biol., 13(2):169-172.

- LENT, H. & J. JURBERG. 1969. O genero *Rhodnius* STAL, 1859 con un estudo sobre a genitalia das especies (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). Rev. Bras. Biol. 29(4):487-560.
- LENT, H. & A. VALDERRAMA. 1977. Observacoes, em laboratorio, sobre o ciclo evolutivo de *Rhodnius prolixus* STAL, 1859, *R. pictipes* STAL, 1872 e *R. neivai* LENT, 1953. Rev. Bras. Biol., 37(2):325-344.
- LENT, H. & P. WYGODZINSKY. 1979. Revision of the triatominae (Hemiptera: Reduviidae), and their significance as vectors of Chagas' disease. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 163:123-520.
- LEWIS, E.R. 1977. Linear populations models with stochastic time delays. Ecology, 58:738-749.
- LOTKA, A.J. 1956. Elements of Mathematical Biology.
 Dover Publ., Inc. xxx + 465 p.
- LUCENA, D.T. 1960. Evolucao de *Triatoma brasiliensis* Neiva, 1911, no laboratório. Rev. Bras. Biol. 20:295-302.
- MACHADO-ALLISON, C.E. & J. RAMIREZ PEREZ. 1967. Chipos. Cuadernos Científicos, 1a. serie, Nº 2. Dirección de Cultura, Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- MINISTERIO DE SANIDAD Y ASISTENCIA SOCIAL. (1973). Memoria y cuenta.
- NAYAR, J.K. & D.M. SAUERMAN, Jr. 1977. The effects of nutrition on survival and fecundity in Florida mosquitoes. Part 4. Effects of blood source on oocyte development. J. Med. Ent. 14(2):167-174.
- NVIRADY, S.A. 1973. The germfree culture of three species of Triatominae: Triatoma protracta (Uhler), Triatoma rubida (Uhler) ans Rhodnius prolixus Stal. J. Med. Ent. 10:417-448.
- ORGANIZACION MUNDIAL DE LA SALUD (OMS). 1969. Triatominae. Tenth annual review of the program for evaluation and testing new insecticides, section 11. Geneva, August 1969.
- OTERO, M.A., GIMENEZ, J.C., ORTEGA, R., CARCAVALLO, R.U. & R.J. TONN. 1975. Actualización de la distribución geográfica de Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) en Venezuela. Bol. Dir. Malariol. y San. Amb. 15(5):217-230.
- OTERO, M.A., CARCAVALLO, R.U. & R.J. TONN. 1976. Notas sobre la biología, ecología y distribución geográfica de Rhodnius pictipes Stal, 1872 (Hemiptera: Reduviidae). Bol.

- Dir. Malariol. y San. Amb. 16(2):163-168.
- PATTERSON, J. 1979. The effect of larval nutrition on egg production in *Rhodnius prolixus*. J. Insect Physiol. 25:311-314.
- PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ, A. 1953. Ciclo evolutivo do *Triatoma infestans* em condicoes de laboratório. Rev. Bras. Malariol. Doencas Trop. 5:35-47.
- PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ, A. 1969. Estudos sobre la biología do *Triatoma infestans*, o principal vetor da doenca de Chagas no Brasil. (Importancia de algunas de sus características biológicas no planejamento de esquemas de combate a esse vetor). Rev. Bras. Malariol. Doenc. Trop. 21:117-159.
- FERLOWAGORA-SZUMLEWICZ, A., H.N. CRUZ & J.A.N. ARAUJO. 1973. Species and stage interaction in the feeding behavior of vectors of Chagas' disease. (The importance determinants in planning for greater efficacy and standardization of xerodiagnostic procedures). Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo 15:139-150.
- PESSOA, S.B. 1962. Domiciliacao dos triatomineos e epidemiología da doenca de Chagas. Arquivos de Higiene e Saúde Pública., 27(92):161-171.
- RABINOVICH, J.E. 1972a. Vital statistics of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions. I. Triatoma infestans Klug. J.Med. Ent. 9:351-370.
- RABINOVICH, J.E. © 1972b. Vital statistics of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions. II.

 Rhodnius prolixus STAL. Abst. 14th Intern. Congr. Entomol.
 Camberra August 1972.
- RABINOVICH, J.E. 1972c. Valor reproductivo: un parámetro poblacional útil en el control de insectos perjudiciales. Acta Biol. Ven., 8:25-34.
- RABINOVICH, J.E., A. LEAL & M.D. FELICIANGELI. 1979. Domiciliary biting frequency and blood ingestion of the Chagas' disease vector *Rhodnius prolixus* STAL (Hemiptera: Reduviidae) in Venezuela. Trans. Roy. Soc. trop. Med. & Hyg. 73:272-283.
- RABINOVICH, J.E. 1980. Introducción a la ecología de poblaciones animales. CECSA. México. 313 p.
- RABINOVICH, J.E. 1982. Ecología poblacional de los

- triatominos. Manuscrito, 90 p.
- READY, P.D. 1979. Factors affecting egg production of Laboratory-bred Lutzomya longipalpis (Diptera: Psychodidae). J. Med. Ent. 16(5):413-423.
- RODRIGUEZ, D. & J.E. RABINOVICH. 1980. The effect of density on some populations parameters of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions. J. Med. Ent. 17:165-171.
- RODRIGUEZ, J.D. 1977. Historias de vida como adaptaciones a la variedad ambiental: un modelo de simulación aplicado a triatominos (Hemiptera: Reduviidae). M.S. Tesis. Cent. Ecol. IVIC. 181 p.
- ROSSELL, O.J. 1984. A Comparison of the Feeding Performances of *Rhodnius prolixus* STAL and *Rhodnius robustus* LARROUSE (Hemiptera: Triatominae). Ph. D. Thesis. Univ. of London. England. 339 p.
- RYCKMAN, R.E. 1952. Laboratory culture of Triatominae with observations on behaviour and a new feeding device. J. Parasit. 38(3):210-214.
- SCHOFIELD, C.J. 1982. The role of blood intake in density regulation of populations of *Triatoma infestans*. Klug (Hemiptera: Reduviidae). Bull. Ent. Res., 72:617-629.
- STEARNS, S.C. 1976. Life-history tactics: A review of the ideas. Quart. Rev. Biol., 51:3-47.
- STURKIE, P.D. 1965. Avian Physiology. 2nd Ed. Cornell Univ. Press. xxvii + 766 p.º
- SWENSON, M.J. 1975. Physiologic Properties, Cellular and Chemical Constituents of blood. p 21 61. In: Dukes Physiology of Domestic Animals. (M.J. Swenson Ed.) Cornellius Univ. Press. xv + 1463 p.
- TONN, R.J., R.U. CARCAVALLO & R. ORTEGA. 1976. Notas sobre la biología, ecología y distribución geográfica de *Rhodnius robustus* LARROUSE, 1927 (Hemiptera: Reduviidae). Bol. Dir. Malariol. y San. Amb. 16(2):158-162.
- TREJOS, A., R. ROSABAL & A. DE HERNANDEZ. 1966. Fecundación de una hembra *Rhodnius prolixus* STAL 1852 por dos machos. Rev. Biol. Trop. 14(1):105-110.
- USINGER, R.L. 1944. The Triatominae of North and Central America and the West Indies and their significance. U.S.

- Public Health Service. Publ. Hlth. Bull. Nº 288 (I IV):1-83.
- VALDERRAMA, A. 1981. Contribución al estudio del comportamiento alimenticio y reproductivo de *Triatoma maculata* Erichson 1848 y *Rhodnius prolixus* Stal 1859, bajo condiciones experimentales (Hemiptera: Reduviidae). Trabajo de ascenso. Facultad de Ciencias. ULA. Mérida. 32 p.
- VON FOERSTER, H. 1959. Some remarks on changing populations, p 382-407. In: F.S. Stohlman (Ed.). The Kinetics of Cellular Proliferation. Grume & Stratton, New York. N.Y.
- WIGGLESWORTH, V.B. 1960. Nutrition and reproduction in insects. Proc. Nutr. Soc. 19:18-23.
- WIGGLESWORTH, V.B. 1974. The Principles of Insect Physiology. 7th Ed. Chapman & Hall, London. VIII + 827 p.
- WILSON, E.O. & W.H. BOSSERT. 1971. A primer of population Biology. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Stanford. 192 p.
- WOKE, P.A., M.S. ALLY & C.R. ROSEMBERGER. 1956. The numbers of eggs developed related to the quantities of human blood ingested in *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 49:435-441.
- WOOD, S.F. 1964. The laboratory culture of *Triatoma* (Hemiptera: Reduviidae). Bull. Wld. Hlth. Org. 31:579-581.
- ZARATE, L.G. 1983. The biology and behavior of *Triatoma barberi* (Hemiptera: Reduviidae) in Mexico. III. Completion of the life cycle, adult longevity, and egg production under optimal feeding conditions. J. Med. Ent. 20(5):485-497.
- ZELEDON, R., V.M. GUARDIA, A. ZUMIGA & J.C. SWARTZWELDER. 1970a. Biology and ethology of *Triatoma dimidiata* (LATREILLE, 1811). I. Life cycle, amount of blood ingested, resistance to starvation and size of adults. J. Med. Ent. 7(3):313-319.
- ZELEDON, R., V.M. GUARDIA, A. ZUMIGA & J.C. SWARTZWELDER. 1970b. Biology and ethology of *Triatoma dimidiata* (LATREILLE, 1811). II. Life span of adults and fecundity and fertility of females. J. Med. Ent. 7(4):462-469.
- ZELEDON, R. 1974. Epidemiology, modes of transmision and reservoir hosts of Chagas' disease. In: Trypanosomiasis and leishmaniasis with special reference to Chagas' disease. Ciba Foundation Symposium 20. ASP. Amsterdam.

- ZELEDON, R. 1975. Effects of Triatominae behaviour on trypanosome transmission. International Symposium on New Approaches in American Trypanosomiasis Research. Belo Horizonte, Brasil.
- ZELEDON, R. & J. RABINOVICH. 1981. Chagas' disease: an ecological appraisal with special emphasis on its vectors. Ann. Rev. Entomol. 26:101-133.
- ZELEDON, R. 1983. Vectores de la enfermedad de Chagas y sus características ecofisiológicas. Interciencia, 8(6):384-395.

9. APENDICE.

Definiciones de términos y fórmulas usadas para calcular parámetros poblacionales.

SIMBOLO	NOMBRE Y/O DEFINICION	CALCULO
x	Edad en días o semanas.	Valor observado
N ₀	Número de animales vivos al empezar la generación.	Valor observado
N _x	Número de animales vivos al final de la edad x.	Valor obšervado
ď	Mortalidad "bruta" en la edad x.	Valor observado
1 ,	Supervivencia: probabilidad de un individuo de estar vi- vo al final de la edad :.	N _x /N ₀
L _x	Probabilidad media de super- vivencia entre las edades x y x+1.	$(1_x + 1_{x+1})/2$
Т,	Número de unidades de tiempo vividas por la cohorte hasta la muerte del último animal.	$\sum_{i=\phi}^{x} L_{i}$
e _x	Expectativa o esperanza de vida.	T _x /1 _x
m _X	Fecundidad edad-específica (Número de huevos//semana).	Valor observado.

₽°	Tasa neta de reproducción	$\sum_{x=\infty}^{x=\infty} x + m^{x}$
Т	Tiempo generacional.	$\sum_{x=\infty}^{\infty} \times *1_{x}*m_{x}$ $$
r	Tasa intrinseca de crecimiento natural.	El valor de r que satisface la ecuación: $\sum_{x=-\infty}^{\omega} l_x * m_x * e^{-rx} = 1$
		ó r = T
ь	Tasa instantánea de natalidad.	(r \beta) / (e ^r - 1)
d	Tasa instantánea de mortalidad.	b - r
2	Edad de primera repro- ducción.	Valor observado.
ω	Edad de última repro- ducción.	Valor observado.
ø	Longevidad máxima.	Valor observado.
ß	Tasa finita de nata- lidad.	$1/(\sum_{x=0}^{6} L_{x} * e^{-r(x+1)})$

λ	Tasa finita de creci- miento.	e '
j	Estadio de desarrollo.	Valor observado.
γ .	Edad media al inicio de un estadio.	Valor observado.
8	Edad media al final de un estadio.	Valor observado.
∨ _x	Valor reproductivo edad-especifico.	$(e^{rx}/1_x)*\sum_{i=x}^{p}e^{-ri}*1_i*m_i$
∨ _j	Valor reproductivo estadio-espec i fico.	$\sum_{i=1}^{n} A_{i}$
V	Valor reproductivo de la cohorte.	$\sum_{x=0}^{\infty} \vee_x$
C _x	Valor porcentual de la clase de edad x en una población con distribución estable de edades. (D.E.E.).	$ \frac{100 * L_{x} * e^{-r(x+1)}}{\sum_{x=0}^{\infty} L_{x} * e^{-r(x+1)}} $
^C j	Valor porcentual del estadio j en una población con dis- tribución estable de edades. (D.E.E.).	$\sum_{x=\lambda}^{x=\lambda} \mathbb{C}^{x}$