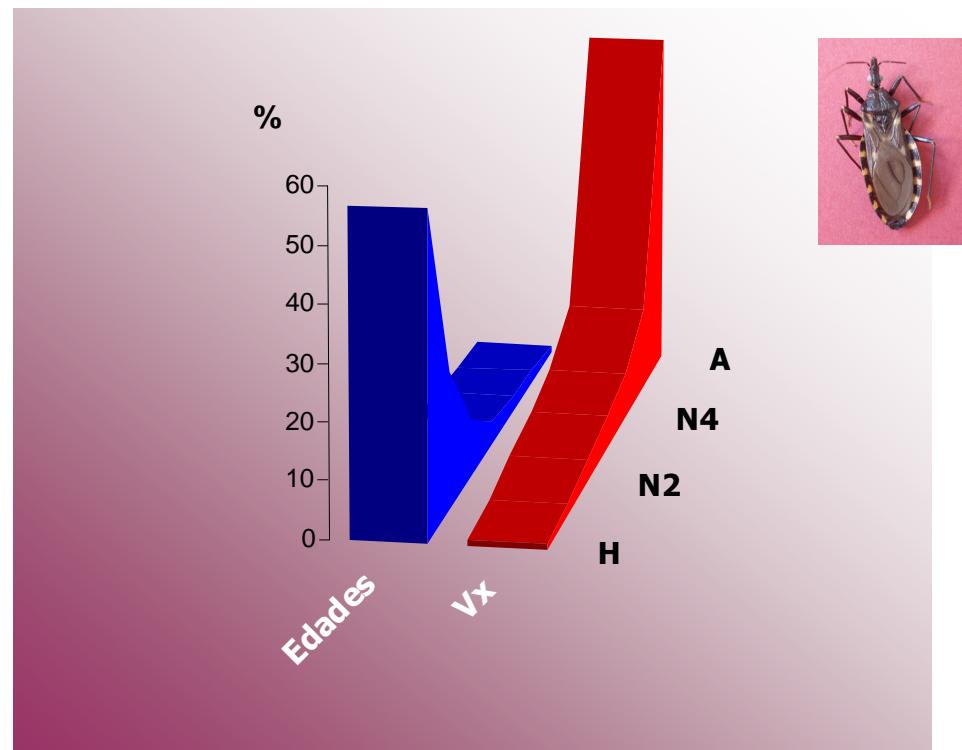


Análisis demográfico de *Triatoma infestans* Klug y *Triatoma sordida* Stål (Hemiptera: Reduviidae) en poblaciones de Corrientes, Argentina



Tesis doctoral para optar por el Título de Doctor en Biología

Doctoranda: Elena Beatriz Oscherov

Director: Dr. Arturo Ignacio Kehr

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE

2009

DEDICATORIA

A mis padres que me enseñaron que el bien más preciado es el conocimiento.

AGRADECIMIENTOS

A Aníbal y Damián que son la razón de mi existir y por su amor.

A María Esther y Miryam, por ser mis amigas y junto a Gilberto mis hermanos por adopción.

Especialmente a Tachi Milano, por haber asumido muchas responsabilidades, para dejarme tiempo disponible para desarrollar esta tesis y por su amistad.

A Carina Vanesa Calfuán, por su colaboración en los gráficos.

A María Celeste Álvarez Bohle, por las fotos de los triatomíos.

Al Dr. David E. Gorla, por enseñarme los primeros pasos en la Ecología de Poblaciones.

A mi Director, por haber tenido la paciencia de esperarme todos estos años.

A todos los que de alguna u otra forma ayudaron en la realización de esta tesis.

ÍNDICE TEMÁTICO

	Página
Índice de ilustraciones	5
Resumen	8
Capítulo 1:	13
Introducción.	13
Objetivos.	17
Capítulo 2: Características de <i>Triatoma infestans</i> Klug y <i>T. sordida</i> Stål.	18
Generalidades.....	18
Características morfológicas.	20
Capítulo 3: Material y métodos generales.....	23
Diseño experimental.	23
Capítulo 4: Tablas de vida.....	27
- Introducción.	27
- Material y métodos.	30
a- Obtención de las cohortes.	30
b- Experiencia adicional.....	31
c- Estructura de edades.....	32
d- Tabla de vida de adultos.....	32
e- Tablas de vida combinadas.....	33
f- Parámetros poblacionales.....	33
- Resultados.	35
a- Cohortes de <i>T. infestans</i>	35
Cohorte de <i>T. infestans</i> de laboratorio.....	39
b- Cohortes de <i>T. sordida</i>	45
c- Estructura de edades.....	52
d- Tablas combinadas.....	70
- Discusión.....	73
Capítulo 5: Tablas de reproducción.....	76
- Introducción.....	76
- Material y métodos.....	79
a- Selección de las cohorte.....	79
b- Métodos de obtención del total de huevos.....	79
c- Parámetros reproductivos.....	79
d- Tabla de fecundidad combinada.....	77
e- Capacidad de carga.....	80
f- Análisis estadístico.....	81
- Resultados.....	82
a) Parámetros poblacionales de <i>T. infestans</i>	82
b) Parámetros poblacionales de <i>T. sordida</i>	103
c) Tablas combinadas de reproducción.....	114
d) Densidad poblacional.....	132
- Discusión.....	139
Capítulo 6: Discusión general.....	150
Capítulo 7: Conclusión.....	163
Referencias Bibliográficas.....	167

ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

Página

Capítulo 2	
Fig. 2.1. Ecotopos colonizados por triatomíos.....	19
Fig. 2.2. <i>Triatoma infestans</i>	21
Fig. 2.3. <i>Triatoma sordida</i>	22
Capítulo 3	
Fig. 3.1. Gallinero experimental.....	25
Fig. 3.2. Temperatura registrada en el período de investigación.....	26
Fig. 3.3. Humedad relativa registrada en el período de investigación	26
Capítulo 4	
Fig. 4.1. <i>Triatoma infestans</i> : supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de A1.....	41
Fig. 4.2. <i>Triatoma infestans</i> : supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de A2.....	41
Fig. 4.3. <i>Triatoma infestans</i> : supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de A5.....	41
Fig. 4.4. <i>Triatoma infestans</i> : supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de B3.....	42
Fig. 4.5. <i>Triatoma infestans</i> : supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de B4.....	42
Fig. 4.6. <i>Triatoma infestans</i> : supervivencia (I_x) (e_x) a) cohorte hipotética, b) cohortes A1, A2, B3, B4 y A5, c) cohorte A5 y la cohorte hipotética.....	43
Fig. 4.7. <i>Triatoma infestans</i> : supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de la cohorte de laboratorio.....	44
Fig. 4.8. <i>Triatoma sordida</i> : supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de C1.....	49
Fig. 4.9. <i>Triatoma sordida</i> : supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de D1.....	49
Fig. 4.10. <i>Triatoma sordida</i> : supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de D2.....	49
Fig. 4.11. <i>Triatoma sordida</i> : supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de D3.....	50
Fig. 4.12. <i>Triatoma sordida</i> : supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) a) cohorte hipotética, b) cohortes C1, D1, D2 y D3, c) cohorte D3 y la cohorte hipotética.....	51
Fig. 4.13.- Supervivencia de dos poblaciones de <i>Triatoma infestans</i> , discriminada por edades, en gallineros experimentales. Corrientes, Argentina.....	59
Fig. 4.14.- Supervivencia de dos poblaciones de <i>Triatoma sordida</i> , discriminada por edades, en gallineros experimentales. Corrientes, Argentina.....	60
Fig. 4.15. <i>Triatoma infestans</i> : proporción de sexos de la población A (agosto de 1995 – diciembre de 1997).....	61
Fig. 4.16. <i>Triatoma infestans</i> A: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de imagos.....	62
Fig. 4.17. <i>Triatoma infestans</i> A: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de hembras.....	62
Fig. 4.18. <i>Triatoma infestans</i> A: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de machos.....	62
Fig. 4.19. <i>Triatoma infestans</i> : proporción de sexos de la población B (agosto de 1995 – diciembre de 1996).....	63
Fig. 4.20. <i>Triatoma infestans</i> B: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de imagos.....	64
Fig. 4.21. <i>Triatoma infestans</i> B: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de hembras.....	64
Fig. 4.22. <i>Triatoma infestans</i> B: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de machos.....	64
Fig. 4.23. <i>Triatoma infestans</i> : supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de hembras de la cohorte de laboratorio.....	65
Fig. 4.24. <i>Triatoma infestans</i> : supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de machos de la cohorte de laboratorio.....	65

Fig. 4.25. <i>Triatoma sordida</i> : proporción de sexos de la población C (agosto de 1995 – enero de 1996).....	66
Fig. 4.26. <i>Triatoma sordida</i> C: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de imagos.....	67
Fig. 4.27. <i>Triatoma sordida</i> C: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de hembras.....	67
Fig. 4.28. <i>Triatoma sordida</i> C: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de machos.....	67
Fig. 4.29. <i>Triatoma sordida</i> : proporción de sexos de la población D (agosto de 1995 – diciembre de 1997).....	68
Fig. 4.30. <i>Triatoma sordida</i> D: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de imagos.....	69
Fig. 4.31. <i>Triatoma sordida</i> D: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de hembras.....	69
Fig. 4.32. <i>Triatoma sordida</i> D: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de machos.....	69
Cap 5	
Fig. 5.1. Fecundidad de <i>Triatoma infestans</i> A obtenida por diferentes métodos. GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).....	94
Fig. 5.2. Fecundidad de <i>Triatoma infestans</i> B obtenida por diferentes métodos. GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).....	94
Fig. 5.3. <i>Triatoma infestans</i> : huevos embrionados, muertos y eclosionados de la población A.....	95
Fig. 5.4. <i>Triatoma infestans</i> : huevos embrionados, muertos y eclosionados de la población B.....	95
Fig. 5.5. <i>Triatoma infestans</i> : valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) de la cohorte A1, obtenidos por tres métodos.....	96
Fig. 5.6. <i>Triatoma infestans</i> : valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) de la cohorte A2, obtenidos por tres métodos.....	97
Fig. 5.7. <i>Triatoma infestans</i> : valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) de la cohorte B3, obtenidos por tres métodos.....	98
Fig. 5.8. <i>Triatoma infestans</i> : valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) de la cohorte B4, obtenidos por tres métodos.....	99
Fig. 5.9. <i>Triatoma infestans</i> : valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) de la cohorte hipotética (Ax), obtenidos por tres métodos.....	100
Fig. 5.10. <i>Triatoma infestans</i> : valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) de la cohorte hipotética (Bx), obtenidos por tres métodos.....	101
Fig. 5.11. Valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) semanal de las hembras de la cohorte de laboratorio (Tilab) de <i>T. infestans</i>	102
Fig. 5.12. Valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) mensual de las hembras de la cohorte de laboratorio (Tilab) de <i>T. infestans</i>	102
Fig. 5.13. Fecundidad de <i>Triatoma sordida</i> C obtenida con diferentes métodos. GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).....	109
Fig. 5.14. Fecundidad de <i>Triatoma sordida</i> D obtenida con diferentes métodos. GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos +	

(eclosionados $t + 1$ - embrionados t).....	109
Fig. 5.15. Huevos embrionados, muertos y eclosionados de la población C de <i>Triatoma sordida</i>	110
Fig. 5.16. Huevos embrionados, muertos y eclosionados de la población D de <i>Triatoma sordida</i>	110
Fig. 5.17. <i>Triatoma sordida</i> : valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) de la cohorte D1, obtenidos por tres métodos.....	111
Fig. 5.18. <i>Triatoma sordida</i> : valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) de la cohorte D3, obtenidos por tres métodos.....	112
Fig. 5.19. <i>Triatoma sordida</i> : valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) de la cohorte hipotética (Dx) obtenidos por tres métodos.....	113
Fig. 5.20. <i>Triatoma infestans</i> : huevos fértiles y muertos de la población A.....	121
Fig. 5.21. <i>Triatoma infestans</i> : huevos fértiles y muertos de la población B.....	121
Fig. 5.22. <i>Triatoma infestans</i> : valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x), de la población A obtenidos a partir de la tabla combinada.....	122
Fig. 5.23. <i>Triatoma infestans</i> : valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x), de la población B obtenidos a partir de la tabla combinada.....	123
Fig. 5.24. <i>Triatoma sordida</i> : huevos fértiles y muertos de la población D.....	129
Fig. 5.25. <i>Triatoma sordida</i> : valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x), de la población C, obtenidos a partir de la tabla combinada.....	130
Fig. 5.26. <i>Triatoma sordida</i> : valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x), de la población D, obtenidos a partir de la tabla combinada.....	131
Fig. 5.27. <i>Triatoma infestans</i> : densidad poblacional y capacidad de carga (K) de la población A.....	135
Fig. 5.28. <i>Triatoma infestans</i> : densidad poblacional y capacidad de carga (K) de la población B.....	135
Fig. 5.29. <i>Triatoma sordida</i> : densidad poblacional y capacidad de carga (K) de la población D.....	136
Fig. 5.30. <i>Triatoma infestans</i> : densidad real y equivalente de la población A y el valor de K (K_e) calculado a partir de la densidad equivalente.....	137
Fig. 5.31. <i>Triatoma infestans</i> : densidad real y equivalente de la población B y el valor de K (K_e) calculado a partir de la densidad equivalente.....	137
Fig. 5.32. <i>Triatoma sordida</i> : densidad real y equivalente de la población D y el valor de K (K_e) calculado a partir de la densidad equivalente.....	138

RESUMEN

Triatoma infestans es el principal vector del *Trypanosoma cruzi* en Argentina. En la provincia de Corrientes coloniza el domicilio y con menor frecuencia el peridomicilio mientras que *T. sordida* puede encontrarse en diferentes hábitats domésticos y extradomésticos. Esta especie, a pesar de su preferencia por alimentarse de sangre de ave, se comporta como una especie oportunista por lo que también puede nutrirse a expensas del hombre y otros mamíferos, interviniendo así en el ciclo de transmisión del *T. cruzi* por lo que adquiere importancia como vector secundario.

En la epidemiología de la enfermedad de Chagas es importante el conocimiento de las características biológicas de los vectores, a fin de poder diseñar estrategias de control adecuadas a las circunstancias de cada región.

La dinámica de poblaciones del vector puede ser investigada mediante la disección de ecotopos artificiales o mediante el seguimiento de cohortes en condiciones de laboratorio lo que permite elaborar tablas de vida y obtener estadísticos que permiten caracterizar a las poblaciones investigadas.

En este trabajo se puso a prueba la factibilidad de obtener estadísticos poblacionales de *T. infestans* y *T. sordida* mediante un seguimiento temporal de colonias de estas especies establecidas en gallineros experimentales. Como hipótesis de trabajo se planteó que algunos parámetros demográficos, como la tasa intrínseca de crecimiento natural, la estructura de edades, la fecundidad y la mortalidad fluctúan a través del tiempo y son influenciados por factores del ambiente y la competencia intraespecífica dando respuestas a los cambios de densidad. Dichas variaciones se manifiestan aun en regiones donde los cambios climáticos estacionales no son tan marcados como en la provincia de Corrientes.

Como objetivo general se propuso establecer los principales factores que regulan los cambios en el tamaño de las poblaciones de *Triatoma infestans* y *T. sordida*, mediante la obtención de parámetros demográficos en diferentes momentos de colonización de los ecotopos artificiales.

La investigación se llevó a cabo con poblaciones de ambas especies, que colonizaron gallineros experimentales construidos con adobe y techos de

chapa de cartón. Mensualmente los ecotopos fueron desarmados y revisados minuciosamente para contabilizar el número de ejemplares vivos y muertos, discriminados por edades y sexos, los huevos eclosionados y las exuvias. Finalizado el censo, se rearmaron los gallineros y se reintegraron los individuos vivos y los huevos embrionados. Como hospedador se utilizó un ave (*Gallus domesticus*). Con los datos obtenidos se elaboraron de tablas de vida y de reproducción.

Se confeccionaron cuatro tipos de tablas de vida: a) por identificación de cohortes de ejemplares marcados y como propuesta, cohortes obtenidas con individuos sin marcar mediante cálculos; b) por estructura de edades, considerando como total la suma de ejemplares vivos, muertos sin marcar y exuvias sin marcar de cada edad al final de la investigación (Gorla y Schofield, 1989); c) por longevidad, con valores de supervivencia de adultos machos y hembras y d) tablas combinadas: se confeccionó como propuesta para continuar la tabla por estructura de edades a la que se agregó la longevidad de imágos. Se conformó, además, una cohorte de *T. infestans* (Tilab) en condiciones de laboratorio.

Para la construcción de las tablas de reproducción se obtuvo el total de huevos mediante tres criterios: a) como la suma de los huevos embrionados, muertos y eclosionados; b) como la suma de los huevos embrionados y muertos y c) como propuesta de esta tesis: como la suma de los huevos embrionados y muertos y cuando el número de eclosionados supera al número de embrionados del censo anterior, se suma también el valor resultante de restar embrionados al tiempo t menos eclosionados al tiempo $t + 1$.

A fin de estimar la capacidad de carga se confeccionaron curvas de densidad poblacional para las poblaciones *T. infestans* y *T. sordida*. Se obtuvo K como la media de los puntos de datos que parecían estar en la densidad de equilibrio (Krebs, 1986) y a partir del concepto de proporción estable de edades se tomó aquellas densidades en las cuales la población se acercó a la misma, como posible K . Se calculó para las dos especies la equivalencia de las diferentes edades con las hembras, en cuanto a consumo de sangre.

En este trabajo, al estar restringida la migración, los cambios producidos en las poblaciones investigadas se debieron principalmente a los efectos de la mortalidad y la fecundidad y a los factores que incidieron sobre estos dos parámetros.

Los esquemas de mortalidad de las dos especies en estudio: *T. infestans* y *T. sordida*, graficados a lo largo del tiempo, dieron como resultado curvas de I_x muy próximas al tipo IV de Slobodkin (1966) (tipo III de Pearl, 1928). La curva de I_x de la cohorte Tilab fue del tipo II y por lo tanto se aleja de los patrones antes descriptos. La expectativa de vida (e_x) fue similar en las dos especies, con un pico máximo, no mayor de cuatro meses, entre las edades tres a cuatro y un segundo pico, con valor inferior a los tres meses en el estado adulto. Estos picos se producen como respuesta al mayor riesgo de mortalidad de las edades previas

La proporción de sexos varió en cada censo; en promedio, la razón macho: hembra en las poblaciones de *T. infestans* A, B, Tilab y la población D de *T. sordida* fue con signo positivo para las hembras y a la inversa para C, y en todos los casos fue cercana al 1:1. Exceptuando a Tilab, cuyos adultos alcanzaron una longevidad media de 5,3 meses y una máxima de un año, los valores promedio de longevidad de los imágos de A, B, C y D no superaron los tres meses.

En las cohortes iniciales de *T. infestans* y *T. sordida* el tiempo generacional fue igual a siete meses. A diferencia en las cohortes A5 de *T. infestans* y D3 de *T. sordida*, el tiempo generacional abarcó 10 meses. La tasa de reproducción neta (R_o) fue mayor en las cohortes iniciales de A y D que las de las cohorte del segundo año de la población. Este análisis no se pudo efectuar para la población B, la que fue investigada solamente durante 16 meses ni para C que no vivió más de un año. El uso de las tablas combinadas de reproducción permitió estimar este parámetro en las cuatro poblaciones. El valor de (R_o) obtenido para *T. infestans* fue similar al verificado por otros autores en condiciones naturales. La diferencia entre los resultados de R_o de *T. sordida* y el calculado en una investigación previa se atribuyó a diferencias metodológicas.

La tasa intrínseca de crecimiento natural semanal, de las cohortes de las poblaciones A y B se encuentra comprendidas en un rango que va desde el valor más bajo: 0,051 en *T. infestans* A5 al más alto de Tilab: 0,195; este valor varió en *T. sordida* entre 0,053 a 0,095. Esta tasa resultó inferior cuando fue obtenida mediante las tablas combinadas de reproducción. Estas poblaciones crecieron a un ritmo semanal, con una tasa finita de incremento natural (λ) mayor a uno

La proporción estable de edades calculada para las poblaciones de *T. infestans* y *T. sordida*, ya sea mediante el método de cohortes como el de tablas combinadas comprendió más del 50% de huevos, 44% a 49% de ninfas y 1% adultos. Se verificó que en la cuarta generación ambas especies alcanzaron esta distribución la que se modifica al censo siguiente por aumento de la oviposición y paso de una edad a la siguiente. Los imágos tuvieron el mayor valor reproductivo. Las ninfas consideradas en conjunto concentraron el 22% al 32% del V_x y el valor del estado de huevo fue inferior a 1%.

En esta investigación se pudo establecer que el crecimiento de las poblaciones presentó ciclos, con fluctuaciones de diferente magnitud. Como mecanismo regulador se observó que, después de los picos de densidad, se produjo una disminución de la fertilidad y un aumento de la mortalidad en todas las edades, durante los dos o tres meses siguientes, con la reducción del número de individuos. Solamente en *T. sordida* D en uno de los ciclos, el valor mínimo fue inferior al inicial. Respecto a la población C de *T. sordida*, la misma se extinguió sin alcanzar a completar una generación, por lo que no es comparable con las otras poblaciones.

El valor de K de *T. infestans* fue más alto que el de *T. sordida* y en ambas especies varió con el tiempo. Se verificó la importancia de relacionar la densidad poblacional y la capacidad de carga con la composición etaria de la población, en razón de que los ejemplares de diferentes edades no son equivalentes en cuanto a la explotación del recurso alimenticio.

Como conclusión se puede decir que en la regulación de las poblaciones en estudio influyó la temperatura, que afectó a la tasa de fecundidad y reclutamiento de adultos, las ingestas de alimento incompletas por irritabilidad

del hospedador y la densidad en relación con la estructura de edades, porque cuando aumenta el número de ninfas de quinto estadio y adultos, que son los que consumen más sangre, el recurso alimenticio es insuficiente para ser transformado en huevos y adultos fértiles.

Las propuestas metodológicas de esta tesis aportan herramientas para el estudio de poblaciones naturales, continuando así las líneas de trabajo de otras investigaciones. A su vez, quedan pendientes para futuros estudios el papel que juega el comportamiento gregario en la población, nuevos ensayos para obtener la capacidad de carga y la tasa de competencia de las dos especies.

Los resultados obtenidos permitirán predecir los efectos que pueden sufrir las poblaciones de *T. infestans* y *T. sordida* ante un disturbio del ambiente y su capacidad de recuperación, como así también introducir variables en la elaboración de modelos matemáticos que podrán ser útiles en la planificación de estrategias de control vectorial.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

Desde que Chagas a principios del siglo XX descubrió que los triatomíos estaban implicados en la transmisión de *Trypanosoma cruzi*, agente causal de la enfermedad de Chagas, el interés y la necesidad de conocer todos los aspectos de la biología de estos insectos fue creciendo.

Diferentes aspectos que intervienen en la epidemiología de esta patología fueron investigados, así se pueden citar los trabajos orientados a conocer la capacidad de dispersión mediante el vuelo de diferentes especies de triatomíos y los factores que la inducen (Lehane y Schofield 1981, 1982; Wisnivesky – Colli *et al.*, 1993; Noireau y Dujardin, 2001); estudios fisiológicos (Gorla, 1989; Catalá, 1992; 1994; Catalá *et al.*, 1992; Giojalas y Catalá, 1993) y la identificación de las especies mediante la morfometría, variaciones fenotípicas y cromosómicas que aportan datos importantes sobre especiación y el flujo de los triatomíos desde ecotopos diferentes y antigüedad de su relación con el hombre (Gorla *et al.*, 1993; Panzera *et al.*, 1996; Pérez *et al.*, 2003; Arroyo *et al.*, 2007; entre otros).

La presencia del vector, el parásito y el hospedador susceptible no son suficientes para que se cierre el ciclo de la enfermedad de Chagas. Un factor importante en la epidemiología es la probabilidad de transmisión del *T. cruzi*, cuales son los factores climáticos que la propician y que ocurre después que se han llevado a cabo programas de control (Rabinovich *et al.*, 1990; Carcavallo, 1999; Cecere *et al.*, 1999)

Después de años de uso de insecticidas se pudo comprobar que estos, si no eran aplicados en forma sistemática, llevaba a que las poblaciones de triatomíos se recuperaran rápidamente (Gorla, 1991). La reducción de la efectividad de las medidas de control químico se debe a que los insecticidas no penetran profundamente en las rajaduras de las paredes que sirven de refugio a estos insectos (Schofield y White, 1984). Esta circunstancia orientó a la búsqueda de alternativas, tales como el mejoramiento de las viviendas mediante el uso de materiales locales (Schofield y Marsden, 1982), la ejecución

de programas de acción comunitaria tanto en Brasil como en Argentina (TDR, 1997) y el abordaje desde una visión sistémica del problema (Rojas de Arias, 2001).

Como complemento de los estudios epidemiológicos surgen líneas de investigación orientadas al conocimiento de la dinámica de poblaciones del vector. Los trabajos de campo incluyeron en un primer momento la disección de ecotopos artificiales, así Marsden *et al.* (1979) mediante la demolición de viviendas y gallineros en Brasil obtuvieron datos sobre la estructura de edades de poblaciones de *T. infestans* y *T. sordida*, tasas de infección y fuente de alimento. A su vez Ronderos *et al.* (1981) en la provincia de Córdoba, investigaron la distribución, densidad, estructura de edades y relación de sexos de *T. infestans*. Este método presenta limitaciones tanto de índole económica como de precisión, ya que tal como lo señalara Rabinovich (1972a) no permite el estudio de las poblaciones a lo largo del tiempo.

Para resolver las dificultades antes expresadas se encaró el estudio de las poblaciones de dos maneras: mediante el seguimiento de cohortes en condiciones de laboratorio, lo que permitió elaborar tablas de vida y obtener estadísticos que permitieron caracterizar a las poblaciones investigadas (Rabinovich, 1972a; Ghilini, 1982, 1983; Oscherov *et al.* 1996, 2005) y por otra parte, se abordaron estudios de campo mediante el uso de gallineros experimentales como los propuestos por Forattini *et al.* (1975; 1983), Schofield (1982). Al respecto se pueden citar para nuestro país, los trabajos de Gorla (1988; 1991; 1992); Gorla y Schofield (1989) quienes investigaron la dinámica de poblaciones de *T. infestans* y los trabajos de Bar *et al.* (1994) y Oscherov *et al.* (2001, 2005) sobre competencia interespecífica entre *T. infestans* y *T. sordida* en ecotopos artificiales.

Los estudios de campo también aportan datos para conocer los cambios de densidad de las poblaciones de triatomíos y el impacto que pueden tener las acciones de control o las pautas culturales de construcción de las viviendas (Gürtler *et al.*, 1992; Rabinovich *et al.*, 1995; Cecere *et al.*, 1996, 1999)

Los estudios demográficos aportan respuestas sobre los factores que regulan el tamaño de una población y permiten caracterizar a una especie. La

principal dificultad para la obtención de parámetros poblacionales en los triatomínos consiste en que son especies de reproducción continua y por lo tanto se produce una superposición de edades que dificulta la identificación de los individuos correspondientes a una progenie dada. Por otra parte, el comportamiento de una población puede ser totalmente diferente en distintas condiciones climáticas o geográficas, lo que implica que los estudios deben estar referidos a aquellas especies que son las más importantes dentro de una región.

La especie *T. infestans* es el principal vector del *Trypanosoma cruzi* en Argentina. En la provincia de Corrientes coloniza el domicilio y con menor frecuencia el peridomicilio (Bar *et al.*, 1992; 1996; 1997) mientras que *T. sordida* puede encontrarse en diferentes hábitats domésticos y extradomésticos (Bar *et al.* 1992; 1993; 1996; 1997). A pesar de su preferencia por alimentarse de sangre de ave, se comporta como una especie oportunista por lo que también puede nutrirse a expensas del hombre y otros mamíferos (Forattini *et al.*, 1981; Freitas *et al.*, 1960), interviniendo así en el ciclo de transmisión del *T. cruzi* por lo que adquiere importancia como vector secundario (W. H. O., 1991).

En Argentina los estudios demográficos sobre *T. infestans* consistieron en el seguimiento de poblaciones efectuados por Gorla y Schofield (1989) en Córdoba, mediante los cuales se analizaron la fecundidad, la mortalidad y se elaboró una tabla de vida solamente para los adultos. Con respecto a *T. sordida* se han obtenido estadísticos vitales a partir del estudio ya citado Oscherov *et al.* (1996).

En este trabajo se intenta poner a prueba la factibilidad de obtener estadísticos poblacionales de *T. infestans* y *T. sordida* mediante un seguimiento temporal (vertical) de colonias de estas especies establecidas en gallineros experimentales. Como hipótesis de trabajo se plantea que algunos parámetros como la tasa intrínseca de crecimiento natural, la estructura de edades, la fecundidad y la mortalidad fluctúan a través del tiempo y son influenciados por la competencia intraespecífica dando respuestas a los cambios de densidad. Dichas variaciones se manifiestan aun en regiones donde los cambios climáticos estacionales no son tan marcados como en la

provincia de Corrientes.

Los resultados a obtener permitirán predecir los efectos que puede sufrir una población ante un disturbio del ambiente y su capacidad de recuperación, como así también la elaboración de modelos matemáticos que podrán ser útiles en la planificación de estrategias de control vectorial.

OBJETIVOS:**Generales:**

Establecer los principales factores que regulan los cambios en el tamaño de las poblaciones de *Triatoma infestans* y *T. sordida*.

Específicos:

- Elaborar tablas de vida experimentales de supervivencia para calcular los estadísticos poblacionales: tasa de supervivencia (l_x), tasa de mortalidad (d_x) y expectativa de vida (e_x).
- Elaborar tablas de fecundidad para estimar la tasa de renovación (R_0), tasa intrínseca de incremento natural (r), valor reproductivo (V_x) y distribución estable de edades.
- Comprobar si estos parámetros varían con el tiempo y cuál de ellos tienen influencia sobre la densidad poblacional.

CAPÍTULO 2

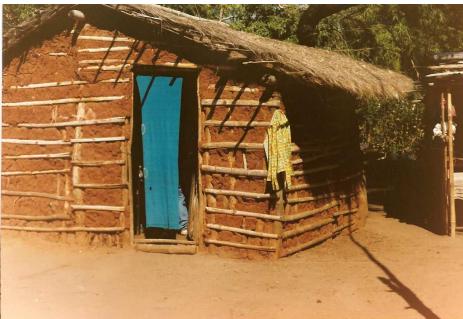
CARACTERIZACIÓN DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS: *TRIATOMA INFESTANS* Y *TRIATOMA SORDIDA*.

El complejo *infestans* está integrado por 21 especies. Su distribución se extiende desde el nordeste de Brasil a través del “Gran Chaco” de Bolivia, Paraguay y Argentina (Schofield, 1988)

Los triatomínos pueden ser considerados como un ensamblaje polifilético de redúvidos predadores que se han adaptado a hábitats que ofrecen un suplemento de alimentos proteicos más abundantes. En este estado primitivo se alimentaban de otros artrópodos inmaduros, los que asociados a nidos de vertebrados se fueron adaptando progresivamente a ser facultativos y posteriormente hematófagos obligados. Tal estado de ancestro predador se refleja en aquellas especies tales como *T. rubrofasciata* que se alimenta sobre mariposas y *T. rubrovaria* que puede alimentarse de arañas y larvas en laboratorio. Otra prueba es el canibalismo, observado en laboratorio (Ryckman, 1951; Bar *et al.*, 2003).

Cuando el hombre alteró los ecotopos naturales, algunas especies se adaptaron a las estructuras artificiales, estableciendo una relación, en algunos casos de miles de años. *T. infestans* es una especie con una amplia capacidad de adaptación a la vivienda humana y a condiciones climáticas variables. En la actualidad es difícil encontrarla en ecotopos naturales. A diferencia *T. sordida* está en proceso de adaptación por lo que coloniza el domicilio, las estructuras peridomésticas y ecotopos naturales (Zeledon, 1983; Bar, 2001; 2006; Bar *et al.*, 1992; 1993, 1996, 1997). (Figuras 2.1)

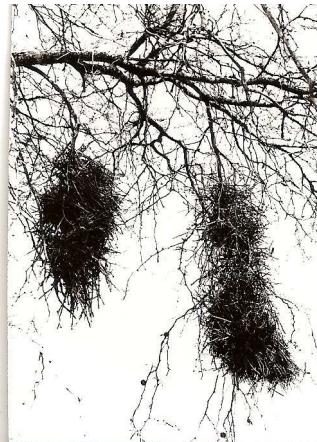
La colonización de diferentes hábitat por estas especies se ve favorecida por su capacidad de dispersión mediante el vuelo; *T. infestans* puede desplazarse más de 100m y *T. sordida* hasta 700m. El estímulo para iniciar el vuelo es la necesidad de encontrar alimento y adicionalmente, *T. sordida* es atraída por la luz (Lehane y Schofield, 1981; 1982; Zeledón, 1983; Wisnivesky – Colli *et al.*, 1993).



a. Vivienda rural



b. Peridomicilio



c. Nidos de furnaridos



d. Nido de paloma

Figura 2.1. Ecotopos colonizados por triatominos, a y b por *Triatoma infestans*; a, b, c y d por *T. sordida*.

Actualmente se reconocen cinco tribus y 115 especies de triatominos que conforman un grupo relativamente homogéneo, con características morfológicas, comportamiento y biología similares (Schofield, 1988).

La subfamilia Triatominae posee un número de cromosomas bastante homogéneo y se caracteriza por la presencia de distintos sistemas sexuales. Los machos del género *Triatoma* presentan tres sistemas: XY, X₁X₂Y y

$X_1X_2X_3Y$. La dotación genética de los machos de *T. infestans* y *T. sordida* es 20A + XY y en hembras 20^a + XX (Panzera *et al.*, 1996; Pérez *et al.*, 2003).

Los huevos, ninfas y adultos de las diferentes especies se pueden reconocer mediante caracteres morfométricos, esculturas o coloración del tegumento y tamaño de los ejemplares. Los machos y hembras adultos se diferencian por la genitalia y en algunas especies se distinguen ya los sexos en las ninfas de cuarto y quinto estadio (Brewer *et al.*, 1981; 1983; Perlwagora – Szumlewicz, 1972; Cruz y Nabuco, 1973).

Las características morfométricas que se describen a continuación corresponden a Carcavallo *et al.* (1997) y Lent y Wygodzinsky, (1979).

Triatoma infestans y *Triatoma sordida* son Heteroptera de la familia Reduviidae, subfamilia Triatominae, tribu Triatomini. Comparten con otros miembros de la tribu las siguientes características: la cabeza es más larga que ancha, la región anteocular generalmente es más larga que la postocular, esta última región sin callosidades laterales; ojos de tamaño medio; las genas no sobrepasan el ápice del clípeo y las antenas se articulan lejos del ápice de la cabeza.

Género *Triatoma* Laporte, 1832

Cabeza menor que 1,5 veces la longitud del pronoto; ojos de tamaño normal o grandes; los tubérculos anteníferos están distantes de los ojos, próximos a la mitad de la región anteocular; escutelo sin proceso espiniforme, pronoto sin tubérculos agudos ni espiniformes a excepción de *T. eratyrusiformis*. Insectos glabros o con pilosidad corta; abdomen con placas dorsales y ventrales unidas.

***Triatoma infestans* Klug, 1834**

Huevos:

Se caracterizan por las esculturas del corion representadas por celdas con una excavación conspicua en su interior.

Ninfas:

El tamaño de las ninfas varía desde 4mm de longitud (ninfas de primer estadio) a 20mm (ninfas de quinto estadio). Se caracterizan por poseer en el

último artejo del rostro pelos abundantes y largos. Los ángulos posteriores del pronoto no tienen salientes destacadas y en las patas se distinguen anillos claros.

Imagos:

Insectos de 21 a 29mm de longitud. El primer segmento del rostro igual o un poco más largo que el tercero; la región anteocular mide 3,5 veces o menos que la longitud de la región postocular; el pronoto negro u oscuro, sin contraste de colores, ni carenas o franjas rojas, apenas con variaciones de tonalidades. Conexivo negro con grandes manchas amarillas en cada segmento (Figura 2.2).



Fig. 2.2. *Triatoma infestans*

Triatoma sordida* Stål, 1859*Huevos:**

Se caracterizan por poseer en el corion celdas con límites enteros y el interior con estructuras en forma de panales.

Ninfas:

Las ninfas de primer estadio miden 3mm o menos y alcanzan hasta 15mm cuando llegan al quinto estadio. El último artejo del rostro presenta pocos pelos. Los ángulos posteriores del pronoto con salientes conspicuas. Las patas con coxas y trocánteres en su mayor parte claros. El tegumento de los tergitos se destaca por tener numerosos tubérculos.

Imagos:

Insectos de 14 a 20mm de longitud. Se diferencian de *T. Infestans* por tener el pronoto con los ángulos del collar, los tubérculos discales y laterales amarillos y una mancha amarilla en cada ángulo humeral. Base del escutelo sin tubérculos prominentes. Fémures y tibias con anillos apicales o subapicales oscuros. El conexivo es amarillo con manchas negras en forma de nota musical (Figura 2.3).



Fig. 2.3. *Triatoma sordida*

CAPÍTULO 3

MATERIAL Y MÉTODOS GENERALES

Diseño experimental

Los datos empíricos provienen de experiencias realizadas con dos poblaciones de *T. Infestans* (A y B) y dos de *T. Sordida* (C y D) desarrolladas en gallineros experimentales, desde agosto de 1995 hasta diciembre de 1997. Dichas poblaciones fueron tomadas como unidades de análisis. Cabe aclarar que las poblaciones A y C compartían el mismo hábitat.

La composición etaria inicial de cada especie se basó en la estimada para *T. infestans* por Rabinovich (1972), correspondientes a una distribución estable de edades, para lo cual se utilizaron triatomíos provenientes de muestreos efectuados en áreas rurales. El número inicial de las poblaciones A y C fue 153 con la siguiente distribución etaria: 58 huevos (H), 41 ninfas de primer estadio (N1), 24 de segundo (N2), 8 de tercero (N3), 6 de cuarto (N4), 10 ninfas de quinto estadio (N5), 3 machos y 3 hembras. Las poblaciones B y D estaban compuestas por 116 huevos, 82 N1, 48 N2, 16 N3, 11 N4, 19 N5, 6 machos y 6 hembras, totalizando cada una 304 ejemplares.

Las unidades experimentales se construyeron con paredes de adobe y techo de chapas de cartón protegidas exteriormente por un bastidor de malla plástica y armazón de madera. Sus medidas fueron: 80 cm de frente, 80 cm de alto y 80 cm de profundidad, siendo esta estructura básica similar a la usada por Gorla y Schofield (1989) y Oscherov *et al* (2001; 2004) (Figura 1). Los gallineros experimentales se localizaron en el interior de una habitación bien ventilada.

Mensualmente las unidades fueron desmontadas para evaluar cualitativamente y cuantitativamente lo siguiente: tamaño y clase de edad de las poblaciones, mortalidad y fecundidad. En cada censo, los ejemplares vivos fueron marcados con pintura acrílica, mediante una señal de distinto color según mes y especie, para la obtención de valores de reclutamiento. A las

ninfas se las marcó en los últimos segmentos del abdomen y a los adultos en el pronoto.

El techo y cada adobe fueron revisados minuciosamente. Los ladrillos se colocaron en una bandeja de fondo blanco y con un pincel se barrió la superficie a fin de desprender a las ninfas menores y extraerlas de las grietas u oquedades (Figura 3.1).

Concluido el censo, los huevos embrionados y ejemplares vivos fueron reintegrados a los gallineros experimentales.

En cada unidad se ofreció como recurso alimentario un ave (*Gallus domesticus*). Se colocó un ave en el interior de cada unidad al atardecer y se la retiró a la mañana siguiente. Para evitar que alguna característica particular del hospedador influyera en los resultados, todos los días se intercambiaron las aves. Al ser retiradas se revisó cuidadosamente el plumaje para verificar que no se encuentren ninfas de primer estadio en el hospedador. Se inspeccionó la materia fecal para identificar restos de triatominos en la misma. Las aves fueron alimentadas con maíz y alimento balanceado.

La temperatura y humedad relativa del aire se registró con un termo higrógrafo marca SIAP TH6-3, ubicado junto a los modelos físicos. En las figuras 3.2 y 3.3 se consignaron las variaciones de temperatura y humedad relativa correspondientes a cada censo. El foto período fue el correspondiente a la Ciudad de Corrientes.

Se capturaron y determinaron taxonómicamente los artrópodos presentes en cada censo.

Para el estado de huevo y el primer estadio ninfal se consideró que el desarrollo se completa en menos de 30 días. (Hack, 1955; Rabinovich, 1972; Oscherov *et al.*, 1998).

El número de individuos que ingresan al primer estadio (N1) se infirió del número de huevos eclosionados al tiempo t.

N1 = número de corion.

El número de hembras de edad preadulta se calculó mediante la proporción de sexos obtenida al finalizar el reclutamiento en cada población.

Todos los ejemplares que no se recuperaron durante el censo fueron considerados como muertos.

A partir de los datos empíricos obtenidos, se identificaron cohortes en cada población. Con los registros de mortalidad y fecundidad se elaboraron las correspondientes tablas de vida y de reproducción. Los estadísticos vitales fueron calculados siguiendo los criterios de Rabinovich, 1972; Pianka, 1982 y Carey, 1993, y son detallados en particular en los capítulos correspondientes.



A



B



C

Fig. 3.1. A: Gallinero experimental. B: detalle de un sitio de oviposturas en la pared. C: ninfas refugiadas en una grieta del adobe.

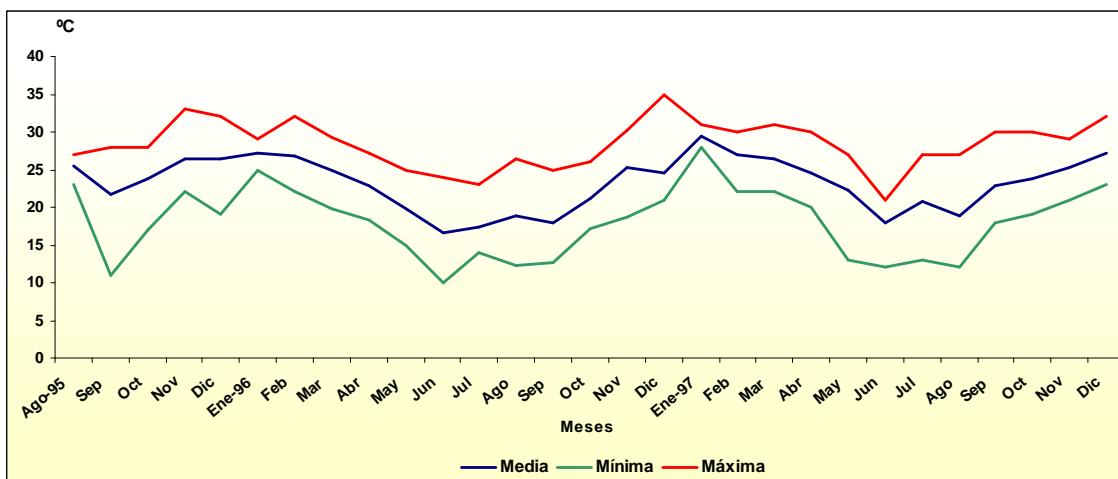


Fig. 3.2. Temperatura registrada en el período de investigación (1995 - 1997). Corrientes, Argentina.

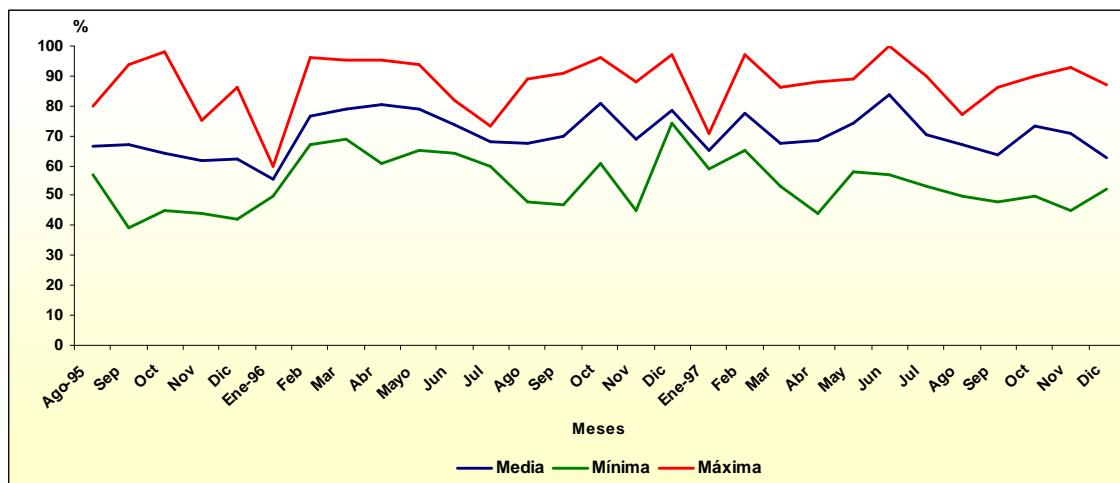


Fig. 3.3. Humedad relativa registrada en el período de investigación (1995 - 1997). Corrientes, Argentina.

CAPÍTULO 4

TABLAS DE VIDA

Una población comprende a un grupo de organismos de la misma especie que potencialmente pueden reproducirse entre sí y ocupan un espacio particular en un tiempo determinado. Las poblaciones como unidades de estudio adquieren importancia con el desarrollo de la Ecología y la genética de poblaciones (Krebs, 1986).

La Demografía fue desarrollada para predecir el crecimiento poblacional, sus ecuaciones y símbolos representan el número de todos los organismos en una población y su edad específica de nacimiento y muerte (Stearns, 1992). La demografía clásica abarca básicamente cuatro aspectos de la población: el número de organismos, la distribución en el espacio, la estructura de edad y sexo y los cambios en el crecimiento o declinación de la población (Shryock et al., 1976).

Animales y plantas sobreviven y se reproducen. A pesar de que sus historias de vida son diversas, responden a un patrón general debido a un mecanismo común que expresa la relación entre la edad y la dimensión en que actúan la mortalidad y la reproducción (Sterns, 1992). Una de las características básicas de la población es su tamaño o densidad que puede crecer o disminuir debido a cuatro atributos principales: la natalidad, la mortalidad, la inmigración y la emigración (Krebs, 1986). Los esquemas de natalidad, mortalidad y crecimiento son un reflejo del ciclo vital del organismo (Begon et al., 2006).

Un medio que se utiliza para tabular y examinar los esquemas de mortalidad y supervivencia es la tabla de vida (Begon et al., 2006). Las tablas de vida representan la probabilidad de nacer y morir (Stearns, 1992) y proporcionan una detallada descripción de la mortalidad de una población dando la probabilidad de muerte y otros estadísticos para cada edad (Pressat, 1985) o como lo expresa Krebs (1986) es un resumen, específico para cada edad, de las tasas de mortalidad que operan en una población.

A partir de una tabla de vida se puede construir una curva de supervivencia, la que representa la disminución numérica en el tiempo de un grupo de individuos de la misma edad inicial (Begon *et al.*, 2006).

Pearl (1928) describió tres tipos de curvas de supervivencia: tipo I, en la que la mortalidad es baja en las primeras edades y se concentra al final del tiempo máximo de vida; tipo II en la que la probabilidad de muerte es una tasa constante independiente de la edad y tipo III en la que ocurre una acentuada mortalidad en las edades más jóvenes seguida por una alta tasa de supervivencia de los individuos restantes. Slobodkin (1966) incluye un cuarto tipo que representa un sistema en el que una fracción constante de individuos muere en cada edad, esta curva la nominó tipo III y a la de ese mismo nombre de Pearl la nombró como IV.

Estas curvas de supervivencia ideales no se dan en las poblaciones naturales, pero pueden aproximarse a alguno de los tipos descriptos (Krebs, 1986).

Desde 1921, en que Pearl introdujo la utilización en ecología de la tabla de vida se sucedieron numerosos trabajos con diferentes poblaciones. Rabinovich (1972a) utiliza esta herramienta para obtener estadísticos poblacionales con cohortes de *T. infestans*, posteriormente se investigaron otras especies del género *Triatoma*: *T. guasayana* y *T. breyeri* (Ghilini, 1982; 1983), *T. maculata* (Feliciangeli y Rabinovich, 1985), *T. sordida* (Oscherov *et al.*, 1996) y *T. rubrovaria* (Oscherov *et al.*, 2005)

Cabe citar además los trabajos referidos a *Rhodnius* (Cabello *et al.*, 1987; Guarneri *et al.*, 1998; Cabello, 1999), *Panstrongylus* (Cabello y Galíndez, 1998) y *Dipetalogaster* (Costa *et al.*, 1992).

Se desarrollaron además estudios poblacionales en modelos físicos los que permitieron obtener diferentes parámetros en condiciones semejantes a las naturales (Forattini *et al.*, 1971; Gorla y Schofield, 1989; Gorla, 1986, 1991, 1992; Bar *et al.*, 1994; Oscherov *et al.*, 2001, 2004; Cecere *et al.*, 2003).

Se pueden confeccionar dos tipos de tablas, las experimentales o longitudinales que se inician con una cohorte particular y las ecológicas que se

construyen en base a la frecuencia en que están presentes cada edad o estadio en una población (Carey, 1993).

La tabla ecológica asume que una cohorte hipotética está sujeta a una tasa específica de mortalidad por edad, en un período de tiempo determinado.

Existen diferentes métodos para construir una tabla ecológica, cada uno de estos se basan en supuestos, como por ejemplo Richards y Waloff (1954), quienes asumen una tasa constante de supervivencia en todos los estadios. El método de Kiritani - Nakasuji – Manly (KNM) presenta la ventaja sobre otros procedimientos de permitir que la toma de datos se efectúen a diferentes intervalos. (Manly, 1990).

Los métodos de análisis de frecuencia de edades fueron utilizados por diversos investigadores para el estudio de poblaciones de insectos. Forattini *et al.* (1977) emplearon por primera vez el KNM para obtener estadísticos vitales de poblaciones de *Triatoma sordida* y *Panstrongylus megistus* que colonizaron espontáneamente ecotopos artificiales.

En este capítulo se analiza en detalle los esquemas de mortalidad de poblaciones de *T. infestans* y *T. sordida*, que colonizaban modelos físicos, mediante la construcción de tablas de vida.

Material y métodos

Se confeccionaron cuatro tipos de tablas de vida:

1) Por cohortes

a) Se identificaron por el método de marcado cuatro cohortes de *T. infestans* de las cuales las cohortes 1 y 2 correspondieron a la población A y la 3 y 4 a la población B. En la población C de *T. sordida* solamente una cohorte iniciada a partir de 58 huevos sobrevivió hasta adulto. Se identificaron 2 cohortes en la población D a partir de ejemplares marcados. Todas estas cohortes se desarrollaron al comienzo de la experiencia, entre el mes de agosto de 1995 a octubre de 1996 en la población A, de agosto de 1995 a agosto de 1996 en la población B, de noviembre de 1995 a febrero de 1997 en la población C y de agosto de 1995 a junio de 1996 en la población D.

Para identificar una cohorte a partir de individuos no marcados se propone la siguiente metodología:

Se partió de la definición de que toda población aumenta su número mediante las tasas de nacimiento y la de inmigración, y que disminuye por muerte o emigración (Krebs, 1985). Dado que la población en estudio estuvo en un ambiente restringido, en donde no se permitieron los movimientos migratorios, el aumento o disminución de la misma solamente pueden ser atribuidos a la natalidad y a la mortalidad.

Extrapolando estos conceptos se consideró a cada edad como una población en donde los ingresos correspondieron a los nuevos individuos que mudaron a esa edad y los egresos, se produjeron por la muerte de los ejemplares y las mudas a la edad siguiente.

Por lo tanto:

El número de individuos de edad x al tiempo t es igual a:

N^o de ejemplares al tiempo t_{x-1} menos el N^o de ejemplares vivos al tiempo t más el número de muertos.

$$N_x t = N_x t_{x-1} - (N_x t \text{ vivos} + N_x t \text{ muertos})$$

Si el resultado tiene signo negativo se asume que la diferencia está dada por el ingreso de nuevos individuos a esa edad. Si el número es positivo, no se produjeron ingresos y los egresos se deben solamente a la mortalidad.

Una dificultad se presenta cuando en el tiempo entre censos se produce el pasaje por dos estadios consecutivos. Para resolver este problema, los cálculos deben ser efectuados considerando desde la edad mayor hacia la menor. Por ejemplo: si en el tiempo t habían N_x adultos, y al tiempo $t_{(x+1)}$ se encuentran $N_x + 2$ adultos, se podría suponer que los dos nuevos ejemplares provenían de las ninfas de quinto estadio pero al analizar el número de N5 presentes al tiempo t , se verifica que solamente había un insecto, es evidente que uno de los ejemplares mudó primero a N5 y después a adulto en el período comprendido entre dos censos.

La segunda dificultad deriva de la superposición de edades, principalmente en los primeros estadios ya que en el período entre censos nacen, por ejemplo, nuevas N1 que mudan a N2. ¿Cómo saber si los ejemplares muertos pertenecen a una misma camada? Al no estar los ejemplares marcados se asume que todos los individuos están expuestos al mismo riesgo de morir. Se calcula el porcentaje de mortalidad sobre el total de ejemplares de la misma edad (vivos más muertos) y ese porcentaje se aplica al número inicial.

Porcentaje de N_x muertas = $N_{x(t+1)\text{muertas}} \cdot 100 / (\text{vivos} + \text{muertos } N_{x(t+1)})$.

Número de ejemplares muertos de la edad t en el tiempo $t+1$ = $N_{x(t+1)\text{muertas}} \cdot \% N_x$

Una quinta cohorte de la población A a la que se llamó A5 y una tercera de la población D (D3) fueron obtenidas mediante este método, tomando los datos de las poblaciones presentes desde octubre de 1996 hasta el 23 de diciembre de 1997 en A y desde noviembre de 1996 hasta febrero de 1998 en D.

Para las dos especies en estudio se construyeron cohortes hipotéticas, considerando el número de individuos correspondientes a cada edad como el número promedio de ejemplares de las cohortes A1, A2, B3, y B4 para *T. infestans* y D1, D2 y

C1 para *T. sordida*.

b) Experiencia adicional

Con el objeto de obtener información complementaria sobre *T. infestans*, ya que, investigaciones previas sobre esta especie fueron hechas en la provincia de Corrientes por Hack (1955) con una metodología diferente y por Rabinovich (1972a) en Venezuela, se conformó una cohorte de *T. infestans* a partir de 109 huevos. A esta cohorte se la denominó Tilab.

Los ejemplares fueron mantenidos en recipientes de plástico acondicionados con papel absorbente para eliminar el exceso de humedad y permitir el acceso a la fuente de alimento. Los controles y la alimentación fueron semanales. Como hospedador se utilizó un ave (*Gallus domesticus*). El estudio abarcó 19 meses (junio de 2002 a enero de 2004). La experiencia se llevó a cabo a temperatura y humedad ambiente. La temperatura media fue 26,1°C, la mínima absoluta 16,9°C y la máxima absoluta 33,1°C, con una media de 20,6°C y 33,1°C para las temperaturas mínimas y máximas respectivamente. La humedad relativa varió entre 44,3% a 70%.

2) Estructura de edades

El número de insectos que ingresó a cada estadio fue calculado como la suma del total de vinchucas vivas de cada edad, registradas durante toda la experiencia, el total de ejemplares muertos sin marcar y las exuvias sin marcar de dicha edad. Con estos datos se obtuvieron la probabilidad de sobrevida al final de la edad x (l_x) y la supervivencia (s_x): razón entre el número de ejemplares que entran a un estadio y el número que entra al siguiente (Gorla y Schofield, 1989).

3) Por longevidad

Para obtener los valores correspondientes a los adultos, se asumió que todos los imágos que vivieron durante el desarrollo de la investigación, comienzan esa edad al mismo tiempo y de ese total se fueron descontando, utilizando los valores de longevidad, los que murieron al mes de emerger, dos meses, n meses hasta llegar a cero. Con estos datos se confeccionaron tablas de supervivencia para las dos especies.

Se obtuvo la variación de la proporción de sexos durante 12 meses en la población B y 28 meses en las poblaciones A y D. En la población C solamente hubieron adultos los 6 primeros meses.

4) Tablas combinadas

Esta tabla se confeccionó como propuesta para continuar la tabla por estructura de edades. Siguiendo el criterio adoptado para los imágos se asignó al total de adultos la edad de ingreso inicial. Para obtener el número de ejemplares que sobreviven al tiempo $t + 1$ se aplicó la siguiente fórmula:

$$N_{x+1} = N_x I_{x+1}$$

El valor de I_x es el obtenido mediante la tabla de longevidad correspondiente a cada población.

Parámetros poblacionales

Se obtuvieron los siguientes estadísticos (Rabinovich, 1972a; Pianka, 1982; Carey, 1993):

$$I_x = N_x / N_0:$$

Donde I_x es la probabilidad de un individuo de estar vivo al final de la edad x . N_x es el número de individuos que llega a la edad x (valor observado) y N_0 es el número inicial

Se calculó la probabilidad de que un individuo muera entre la edad $x - 1$ y x (q_x) como el cociente entre el número de individuos que mueren entre una edad y la edad siguiente (d_x) y el número de individuos vivos a la edad $x - 1$.

ω

$$T_x = \sum_{x=0}^{\omega} L_x:$$

$$x=\phi$$

Donde T_x es el número de días vivido que quedan de vida a los individuos que han alcanzado la edad x .

$L_x = (I_x + I_{x+1}) / 2$: es la media de la probabilidad de supervivencia entre dos edades sucesivas.

$$e_x \text{ (expectativa de vida)} = T_x / I_x$$

Para la construcción de las tablas de vida se consideró la edad cronológica, por lo que la unidad de tiempo fue un mes, correspondiente al

lapso entre censos. Los estadios ninfales del primero al quinto fueron nominados como N1, N2, N3, N4 y N5 respectivamente.

En el análisis de las curvas de supervivencia se sigue la clasificación de Slobodkin (1966).

RESULTADOS

4. a. Cohortes de *Triatoma infestans*.

Los estadísticos obtenidos para cada cohorte se aprecian en las Tablas 4.1, 4.2, 4.3, 4.4 y 4.5. En la Tabla 4.6 se consignan los resultados de una cohorte hipotética de *T. infestans*.

En la cohorte A1 los altos valores de q_x en el primero y octavo mes correspondieron a la acentuada mortalidad de las ninfas de primer estadio y de los adultos respectivamente.

Tabla 4.1. Tabla de vida vertical de *T. infestans* elaborada a partir de la cohorte A1 (edad en meses).

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
0,5	69	0,000	1,000	2,964
1,5	69	0,609	1,000	1,964
2,5	27	0,444	0,391	3,241
3,5	15	0,067	0,217	4,433
4,5	14	0,071	0,203	3,714
5,5	13	0,077	0,188	2,962
6,5	12	0,083	0,174	2,167
7,5	11	0,636	0,159	1,318
8,5	4	0,750	0,058	1,750
9,5	1	0,000	0,014	4,500
10,5	1	0,000	0,014	3,500
11,5	1	0,000	0,014	2,500
12,5	1	0,000	0,014	1,500
13,5	1	1,000	0,014	0,500
14,5	0	0,000	0,000	0,000

En la cohorte A2 las ninfas de segundo estadio fueron las que murieron en mayor proporción que los otros estadios ninfales. La mortalidad de las N2 se concentró principalmente en el mes de ingreso a esa edad. Los imágos murieron en una alta proporción al tercer mes de haber mudado a adulto.

Tabla 4.2. Tabla de vida vertical de *T. infestans* elaborada a partir de la cohorte A2 (edad en meses).

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
0,5	42	0,024	1,000	4,548
1,5	41	0,293	0,976	3,646
2,5	29	0,207	0,690	3,948
3,5	23	0,087	0,548	3,848
4,5	21	0,286	0,500	3,157
5,5	15	0,067	0,357	3,233
6,5	14	0,286	0,333	2,429
7,5	10	0,200	0,238	2,200
8,5	8	0,500	0,190	1,625
9,5	4	0,750	0,095	1,750
10,5	1	0,000	0,024	4,500
11,5	1	0,000	0,024	3,500
12,5	1	0,000	0,024	2,500
13,5	1	0,000	0,024	1,500
14,5	1	1,000	0,024	0,500
15,5	0	0,000	0,000	0,000

En la cohorte A5, en los tres primeros censos se registró una elevada mortalidad de las N1, N2 y N3. Un nuevo incremento de q_x se produjo a partir del mes 11,5, llegando al máximo dos meses después. La marcada inflexión en la curva de supervivencia se debió a la muerte de las N5 y a la de los imagos.

Tabla 4.3. Tabla de vida vertical de *T. infestans* elaborada a partir de la cohorte A5 (edad en meses).

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
0,5	4505	0,080	1,000	2,833
1,5	4145	0,417	0,920	2,035
2,5	2416	0,495	0,536	2,134
3,5	1221	0,539	0,271	2,733
4,5	563	0,163	0,125	4,344
5,5	471	0,234	0,105	4,094
6,5	361	0,172	0,080	4,190
7,5	299	0,104	0,066	3,955
8,5	268	0,138	0,059	3,354
9,5	231	0,126	0,051	2,812
10,5	202	0,267	0,045	2,144
11,5	148	0,345	0,033	1,743
12,5	97	0,423	0,022	1,397
13,5	56	0,679	0,012	1,054
14,5	18	0,278	0,004	1,222
15,5	13	1,000	0,003	0,500
16,5	0	0,000	0,000	0,000

En la cohorte B3 los valores altos de q_x en el primer mes, tercero, y octavo reflejaron la mortalidad acentuada de las N1, N3 y adultos respectivamente.

Tabla 4.4. Tabla de vida vertical de *T. infestans* elaborada a partir de la cohorte B3 (edad en meses).

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
0,5	116	0,060	1,000	3,345
1,5	109	0,422	0,940	2,528
2,5	63	0,286	0,543	3,008
3,5	45	0,400	0,388	3,011
4,5	27	0,185	0,233	3,685
5,5	22	0,045	0,190	3,409
6,5	21	0,190	0,181	2,548
7,5	17	0,353	0,147	2,029
8,5	11	0,455	0,095	1,864
9,5	6	0,167	0,052	2,000
10,5	5	0,200	0,043	1,300
11,5	4	1,000	0,034	0,500
12,5	0	0,000	0,000	0,000

En B4 sobrevivieron solo el 50% de las N1. Un incremento importante de q_x se registró a partir del séptimo mes, como consecuencia de la baja supervivencia de los adultos.

Tabla 4.5. Tabla de vida vertical de *T. infestans* elaborada a partir de la cohorte B4 (edad en meses).

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
0,5	86	0,047	1,000	3,640
1,5	82	0,500	0,953	2,793
2,5	41	0,171	0,477	4,085
3,5	34	0,235	0,395	3,823
4,5	26	0,038	0,302	3,846
5,5	25	0,120	0,291	2,980
6,5	22	0,227	0,256	2,318
7,5	17	0,412	0,198	1,853
8,5	10	0,300	0,116	1,800
9,5	7	1,000	0,081	1,357
10,5	4	0,750	0,047	1,000
11,5	1	0,000	0,012	1,500
12,5	1	1,000	0,012	0,500
13,5	0	0,000	0,000	0,000

Las curvas de supervivencia de las cohortes se aproximan al tipo IV, a excepción de la cohorte A2 cuya curva fue intermedia entre III y IV. Los valores de expectativa de vida en todas las cohortes no superaron los cuatro meses (Figuras 4.1; 4.2; 4.3; 4.4; 4.5)

La cohorte hipotética resume las características demográficas de *T. infestans*. El valor bajo de q_x de la edad inicial reflejó la fertilidad de los huevos. Las edades con mayor probabilidad de muerte fueron las del primer mes en que la cohorte estuvo integrada principalmente por ninfas de primer estadio, la del octavo mes, en que se superponen las últimas ninfas de quinto estadio y adultos y el decimoprimer mes, edad en que solamente quedaron vivos ejemplares adultos.

Tabla 4.6. Tabla de vida vertical de *T. infestans* elaborada a partir de una cohorte hipotética (edad en meses).

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
0,5	78	0,038	1,000	3,522
1,5	75	0,468	0,962	2,643
2,5	40	0,269	0,511	3,531
3,5	29	0,248	0,374	3,645
4,5	22	0,148	0,281	3,682
5,5	19	0,080	0,240	3,233
6,5	17	0,203	0,220	2,471
7,5	14	0,400	0,176	1,973
8,5	8	0,455	0,105	1,955
9,5	5	0,389	0,058	2,167
10,5	3	0,364	0,035	2,227
11,5	2	0,429	0,022	2,214
12,5	1	0,000	0,013	2,500
13,5	1	0,000	0,013	1,500
14,5	1	1,000	0,013	0,500
15,5	0	0,000	0,000	0,000

En la figura 4.6a se han graficado los valores correspondientes a I_x y e_x de la cohorte hipotética. La curva de supervivencia resultante fue intermedia entre la de tipo III y IV. Esto se debió a la mortalidad de las ninfas de primer estadio, que contribuyeron con un 49% a la mortalidad de la cohorte, hasta la mitad de duración de la cohorte la mortalidad fue relativamente baja (entre un 8% y 25%) y luego una fracción casi constante de individuos murió a medida que aumentó la edad. Acorde con el tipo de supervivencia la curva de

expectativa de vida fue disminuyendo gradualmente, con un pico no muy marcado en la edad 2,5.

A los fines comparativos, en las figuras 4.6b se han graficado las curvas de supervivencia de las cinco cohortes y en la 4.6c las curvas de la cohorte A5 y la cohorte hipotética. Tal como se aprecia, el esquema de mortalidad de la cohorte A5 es semejante al de las otras cohortes, mostrando una mortalidad más acentuada en las primeras edades.

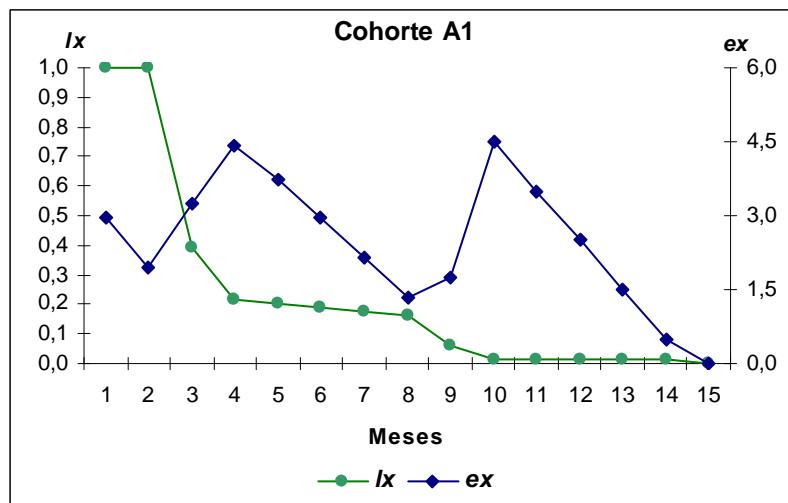
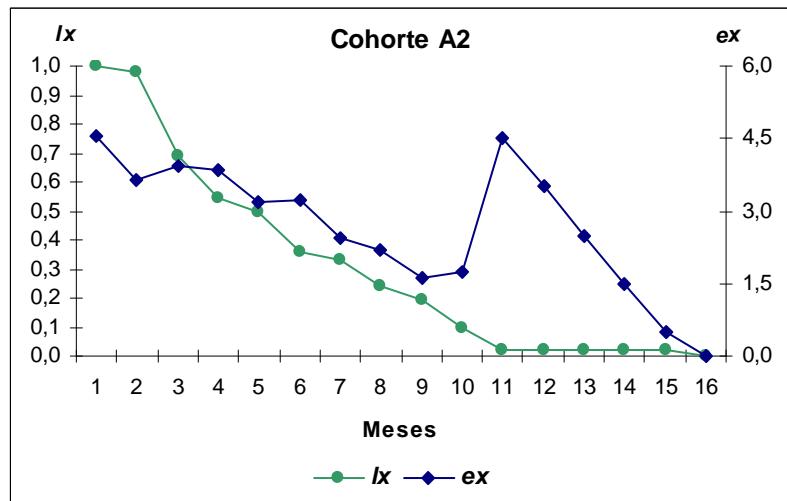
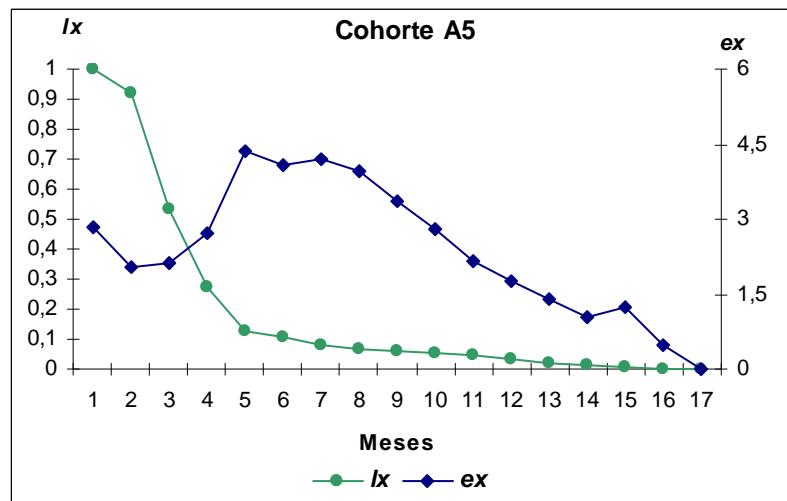
Cohorte de laboratorio de *T. infestans* (Tilab)

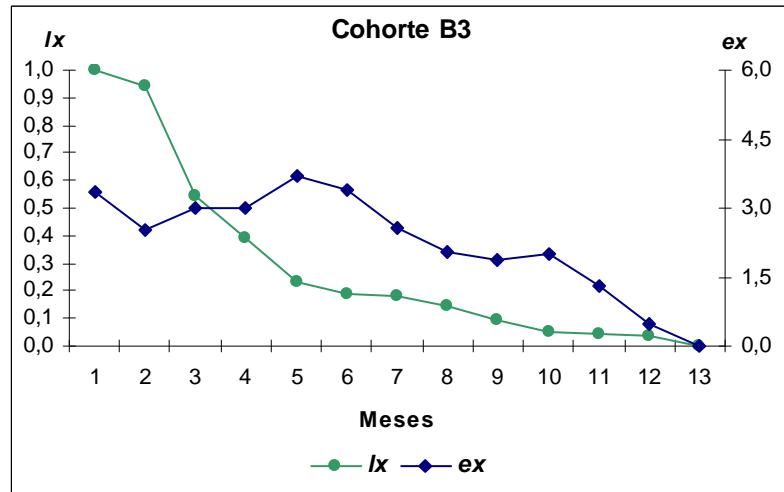
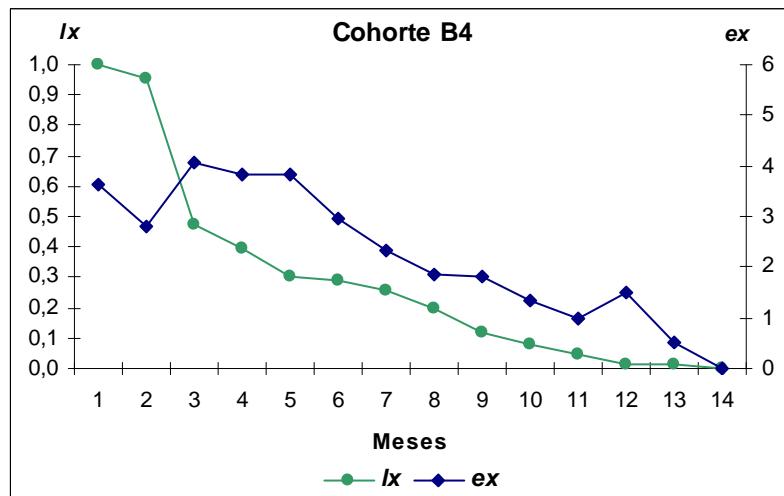
En la Tabla 4.7 se consignan los resultados obtenidos de Tilab. La mortalidad fue baja en el estado de huevo (1,8%) y hasta el tercer estadio (que corresponde hasta el tercer mes de la curva). A partir del cuarto estadio se elevó y se acentuó en el quinto estadio, por lo que llegaron solo 48 ejemplares a imagos.

Tabla 4.7. Tabla de vida vertical de *T. infestans* elaborada a partir de una cohorte de laboratorio (edad en meses).

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
0,5	109	0,018	1,000	7,894
1,5	107	0,026	0,982	7,033
2,5	104	0,067	0,954	6,221
3,5	97	0,000	0,890	5,634
4,5	97	0,062	0,890	4,634
5,5	91	0,231	0,835	3,907
6,5	70	0,371	0,642	3,939
7,5	44	0,318	0,404	4,955
8,5	30	0,233	0,275	6,033
9,5	23	0,000	0,211	6,717
10,5	23	0,130	0,211	5,717
11,5	20	0,150	0,183	5,500
12,5	17	0,059	0,156	5,882
13,5	16	0,063	0,147	4,688
14,5	15	0,000	0,138	3,967
15,5	15	0,133	0,138	2,967
16,5	13	0,231	0,119	2,346
17,5	10	0,200	0,092	1,900
18,5	8	0,250	0,073	1,250
19,5	6	1,000	0,055	0,500
20,5	0	0,000	0,000	0,000

Las tasas más altas de mortalidad (q_x) registradas en los meses 6 y 7 se debieron a la muerte de ninfas de quinto estadio y de adultos respectivamente. En el noveno mes la tasa fue cero y en las edades siguientes fue muy irregular. La expectativa de vida (e_x) más alta correspondió al estado de huevo y al noveno mes. La curva de supervivencia fue intermedia entre el tipo 3 y 4 (Figura 4.7).

Fig. 4.1. *Triatoma infestans*: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de A1.Fig. 4.2. *Triatoma infestans*: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de A2.Fig. 4.3. *Triatoma infestans*: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de A5.

Fig. 4.4. *Triatoma infestans*: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de B3.Fig. 4.5. *Triatoma infestans*: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de B4

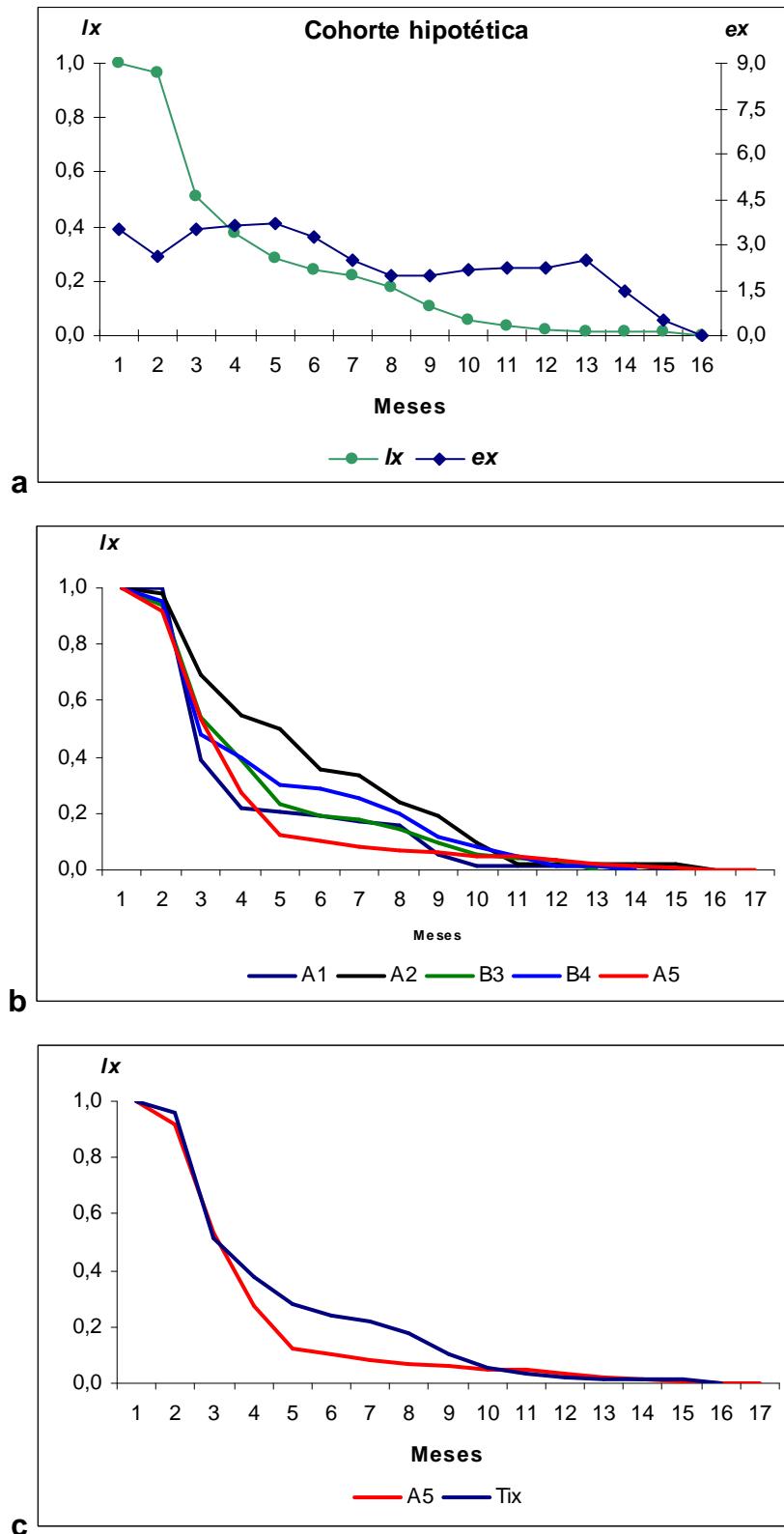


Fig. 4.6. *Triatoma infestans*: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de a) cohorte hipotética, b) cohortes A1, A2, B3, B4 y A5, c) cohorte A5 y la cohorte hipotética.

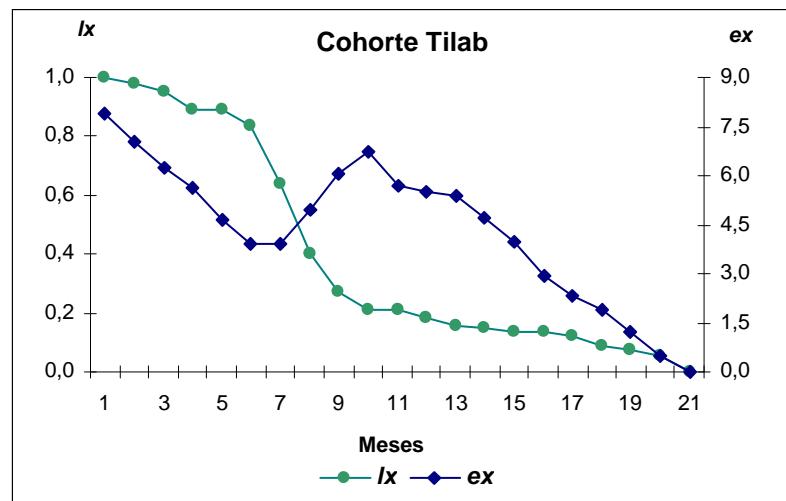


Fig. 4.7. *Triatoma infestans*: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de la cohorte de laboratorio.

4. b. Cohortes de *Triatoma sordida*.

Los estadísticos obtenidos para cada cohorte se consignan en las Tablas 4.8, 4.9, 4.10 y 4.11. La Tabla 4.12 se construyó sobre la base de una cohorte hipotética.

En la cohorte C1 la supervivencia de huevos fue alta, pero la mortalidad acentuada de las N1 redujo en un 91,4% el número inicial de individuos. El valor de q_x se elevó en el cuarto mes debido a la mortalidad de las N3. El valor de q_x a partir del noveno mes refleja la supervivencia de las N4, de las cuales solamente una llegó a adulto. La curva de supervivencia fue de tipo IV y la expectativa de vida se mantuvo con valores altos desde el segundo mes hasta el decimoprimero (Figura 4.8).

Tabla 4.8. Tabla de vida vertical de la cohorte C1 de *Triatoma sordida* (edad en meses).

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
0,5	287	0,188	1,000	1,618
1,5	233	0,914	0,812	0,878
2,5	20	0,050	0,070	3,900
3,5	19	0,316	0,066	3,079
4,5	13	0,385	0,045	3,269
5,5	8	0,125	0,028	4,000
6,5	7	0,286	0,024	3,500
7,5	5	0,000	0,017	3,700
8,5	5	0,400	0,017	2,700
9,5	3	0,333	0,010	3,167
10,5	2	0,000	0,007	3,500
11,5	2	0,000	0,007	2,500
12,5	2	0,500	0,007	1,500
13,5	1	0,000	0,003	1,500
14,5	1	1,000	0,003	0,500
15,5	0	0,000	0,000	0,000

En la cohorte D1 se registraron tasas muy altas de mortalidad en los tres primeros estadios. Superado el cuarto mes de vida de la cohorte el valor de q_x fue cero, con un pico en el séptimo mes, edad en que mueren las últimas N3. La curva de I_x es intermedia entre III y IV. La curva de e_x es bastante simétrica, con un valor máximo en el quinto mes, compensando así la alta mortalidad de las edades previas (Figura 4.9).

Tabla 4.9. Tabla de vida vertical de la cohorte D1 de *Triatoma sordida* (edad en meses).

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
0,5	86	0,047	1,000	2,419
1,5	82	0,585	0,953	1,512
2,5	34	0,529	0,395	1,941
3,5	16	0,250	0,186	2,563
4,5	12	0,583	0,140	2,250
5,5	5	0,000	0,058	3,700
6,5	5	0,000	0,058	2,700
7,5	5	0,400	0,058	1,700
8,5	3	0,000	0,035	1,500
9,5	3	1,000	0,035	0,500
10,5	0	0,000	0,000	0,000

El comportamiento de la cohorte D2 fue semejante al de C1, con un valor alto de q_x en el primer mes, que correspondió a las N1 y una baja mortalidad en las edades siguientes. La curva de I_x es tipo IV y los valores de e_x más elevados se registraron en las edades 2,5 a 4,5, etapa que correspondió a las ninfas de segundo a cuarto estadio (Figura 4.10).

Tabla 4.10. Tabla de vida vertical de la cohorte D2 de *Triatoma sordida* (edad en meses).

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
0,5	116	0,181	1,000	1,483
1,5	95	0,958	0,819	0,700
2,5	4	0,250	0,034	4,250
3,5	3	0,000	0,026	4,500
4,5	3	0,000	0,026	3,500
5,5	3	0,000	0,026	2,500
6,5	3	0,667	0,026	1,500
7,5	1	0,000	0,009	2,500
8,5	1	0,000	0,009	1,500
9,5	1	1,000	0,009	0,500
10,5	0	0,000	0,000	0,000

En la cohorte D3 la mortalidad de las N1, N2 y N3 fue acentuada. Los valores de q_x igual a cero reflejaron la supervivencia de N5 y adultos. La curva de I_x es de tipo IV y el pico máximo de e_x se alcanzó al cuarto mes, compensando así la mortalidad de los primeros estadios (Figura 4.11).

Tabla 4.11. Tabla de vida vertical de la cohorte D3 de *Triatoma sordida* (edad en meses).

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
0,5	1977	0,534	1,000	1,566
1,5	922	0,565	0,466	1,785
2,5	401	0,633	0,203	2,455
3,5	147	0,435	0,074	4,833
4,5	83	0,060	0,042	7,175
5,5	78	0,115	0,039	6,603
6,5	69	0,072	0,035	6,399
7,5	64	0,031	0,032	5,859
8,5	62	0,000	0,031	5,032
9,5	62	0,000	0,031	4,032
10,5	62	0,000	0,031	3,032
11,5	62	0,226	0,031	2,032
12,5	48	0,396	0,024	1,479
13,5	29	0,379	0,015	1,121
14,5	18	1,000	0,009	0,500
15,5	0	0,000	0,000	0,000

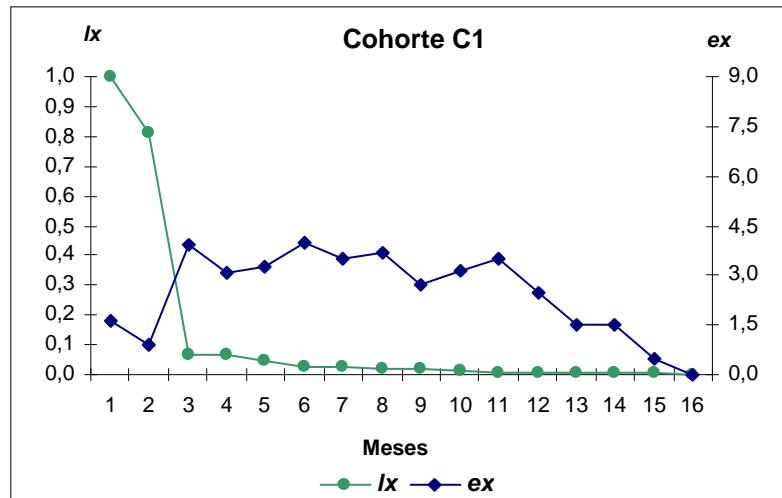
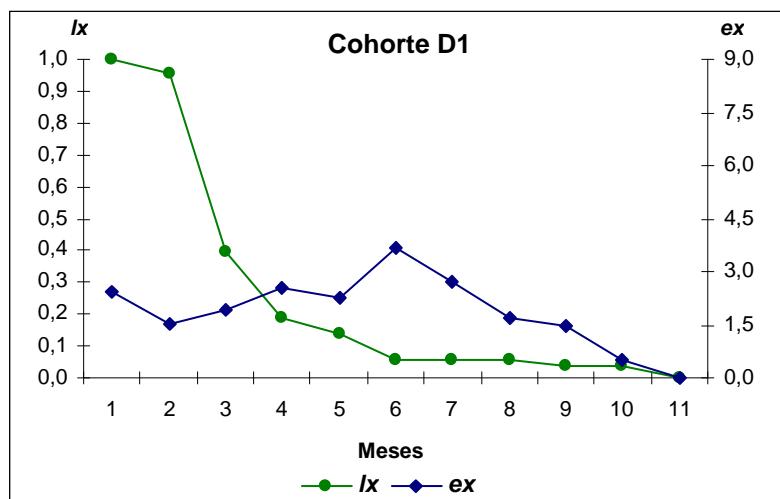
En la cohorte hipotética, la edad crítica y que presentan por tanto una alta probabilidad de muerte fue la correspondiente a las ninfas de primer estadio.

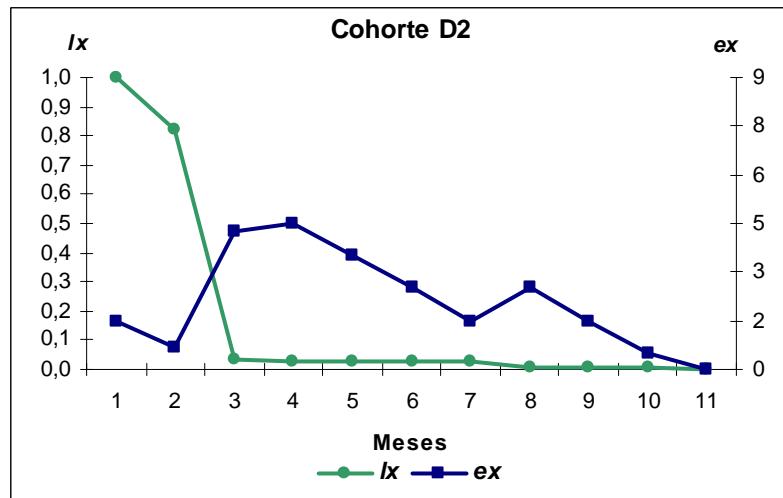
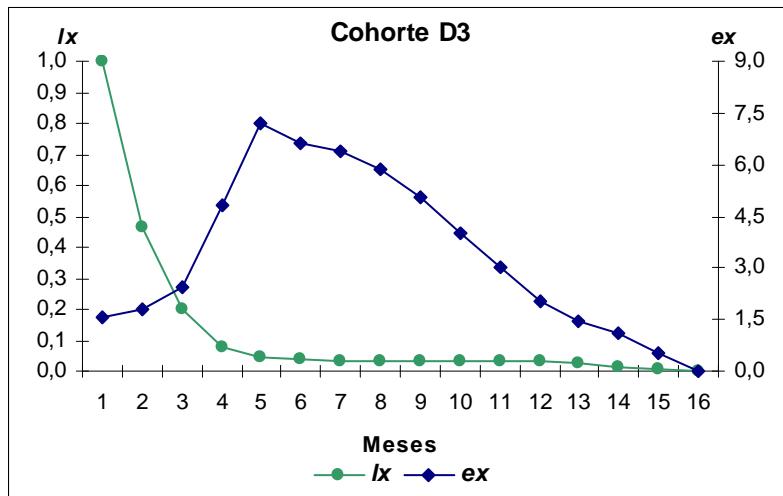
Tabla 4.12. Tabla de vida vertical de una cohorte hipotética de *T. sordida* (edad en meses).

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
0,5	167	0,180	1,000	1,710
1,5	137	0,861	0,820	0,974
2,5	19	0,316	0,114	2,921
3,5	13	0,308	0,078	3,038
4,5	9	0,444	0,054	3,167
5,5	5	0,000	0,030	4,300
6,5	5	0,200	0,030	3,300
7,5	4	0,250	0,024	3,000
8,5	3	0,333	0,018	2,833
9,5	2	0,500	0,012	3,000
10,5	1	0,000	0,006	4,500
11,5	1	0,000	0,006	3,500
12,5	1	0,000	0,006	2,500
13,5	1	0,000	0,006	1,500
14,5	1	1,000	0,006	0,500
15,5	0	0,000	0,000	0,000

La curva de supervivencia resultante se ajustó a una curva de tipo IV, debido a que el 86,1% de los ejemplares murieron en la primera edad. A partir del segundo mes la curva de expectativa de vida se mantuvo con un nivel alto (Figura 4.12a).

En las figuras 4.12b y 4.12c se compara la curva de supervivencia de la cohorte D3 con las otras cohortes de *T. sordida* y con la cohorte hipotética, respectivamente. La curva de I_x de D3 es similar a la de D1 con una mortalidad más acentuada en las primeras edades y no difiere demasiado de la cohorte hipotética.

Fig. 4.8. *Triatoma sordida*: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de C1.Fig. 4.9. *Triatoma sordida*: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de D1.

Fig. 4.10. *Triatoma sordida*: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de D2.Fig. 4.11. *Triatoma sordida*: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de D3.

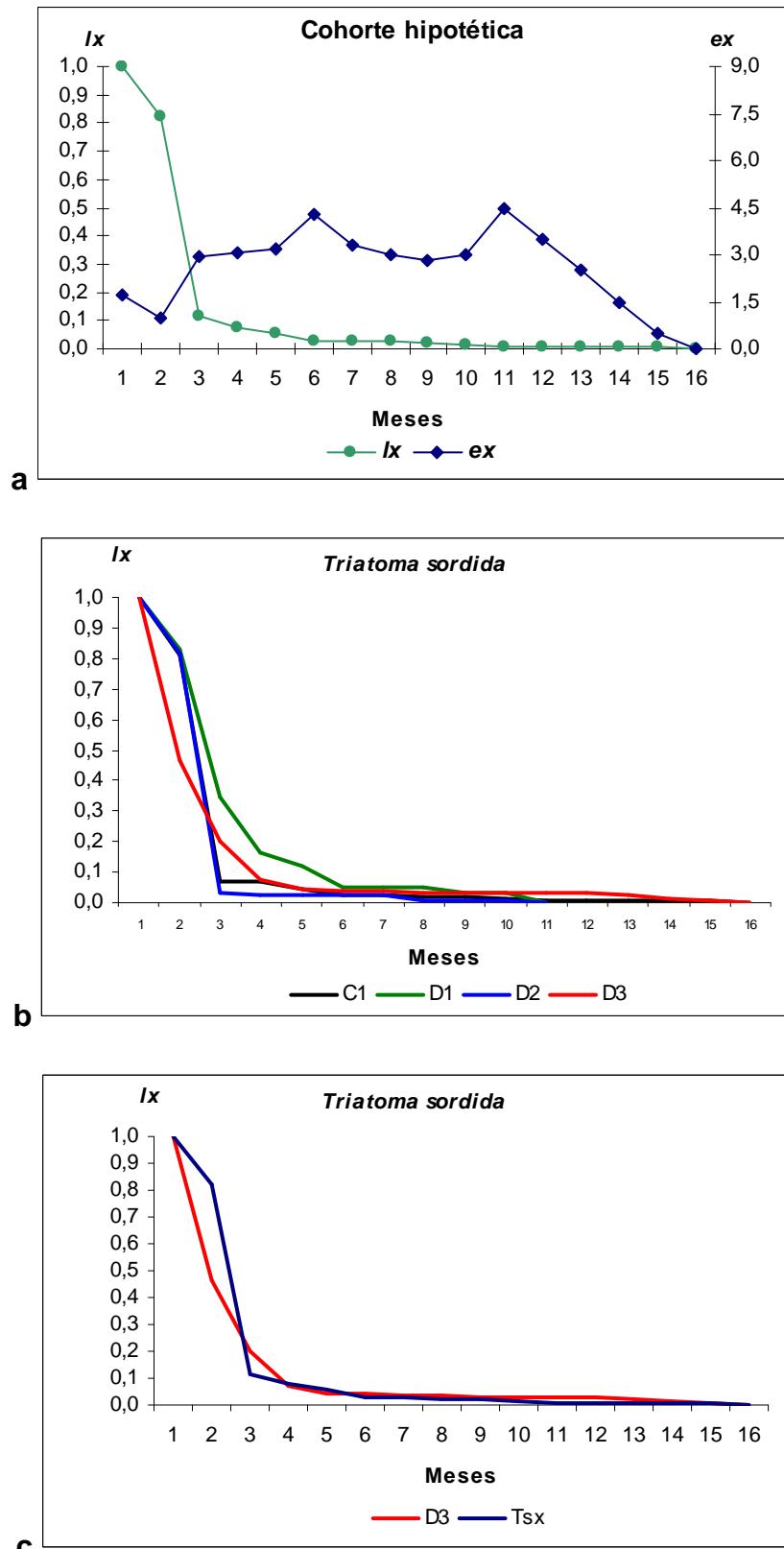


Fig. 4.12. *Triatoma sordida*: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de a) cohorte hipotética, b) cohortes C1, D1, D2 y D3, c) cohorte D3 y la cohorte hipotética.

4. c. Estructura de edades

En las Tablas 4.13 y 4.14 se consignan los valores de supervivencia obtenidos para las poblaciones de *T. infestans* y *T. sordida* respectivamente.

Tabla 4.13. Tabla de vida de *Triatoma infestans*, correspondiente a poblaciones desarrolladas en ecotopos artificiales. Corrientes, Argentina.

Edad	Población A			Población B		
	Total	I_x	Supervivencia	Total	I_x	Supervivencia
Huevo	114.396	1,000	0,570	41.996	1,000	0,759
N1	65.213	0,570	0,310	31.894	0,759	0,175
N2	20.193	0,177	0,578	5.573	0,133	0,648
N3	11.676	0,102	0,729	3.614	0,086	0,940
N4	8.507	0,074	0,882	3.397	0,081	0,911
N5	7.503	0,066	0,540	3.096	0,074	0,702
Adulto	4.055	0,035		2.173	0,052	

Las ninfas de primer estadio de las poblaciones de *T. infestans* A y B fueron las que tuvieron mayor mortalidad. En la población B la mortalidad fue más acentuada, sobreviviendo sólo el 17,5% de los ejemplares de esa edad. En ambas poblaciones las ninfas de tercero y cuarto estadio sobrevivieron en un porcentaje alto, al igual que las ninfas de quinto estadio de la población B.

Tabla 4.14. Tabla de vida de *Triatoma sordida*, correspondiente a poblaciones desarrolladas en ecotopos artificiales. Corrientes, Argentina.

Edad	Población C			Población D		
	Total	I_x	Supervivencia	Total	I_x	Supervivencia
Huevo	1.166	1,000	0,661	32.508	1,000	0,685
N1	771	0,661	0,204	22.282	0,685	0,144
N2	157	0,135	0,707	3.205	0,099	0,384
N3	111	0,095	0,982	1.230	0,038	0,914
N4	109	0,093	0,560	1.124	0,035	0,956
N5	61	0,052	0,885	1.074	0,033	0,667
Adulto	54	0,046		706	0,022	

En la población C de *T. sordida* las ninfas de primer estadio murieron en mayor proporción, en compensación las tasas de supervivencia fueron altas en las edades restantes, siendo máxima en el tercer estadio. En la población D la mortalidad más alta correspondió a las ninfas de primero y segundo estadio y el mayor valor de supervivencia se registró en las ninfas de cuarto estadio.

Después de superar el primer estadio, el número de individuos inicial, de todas las poblaciones investigadas se reduce en un 82,3% en la población A, 86,7 % en B, 86,5% en C y 90,1% en la población D. Como resultado las curvas de supervivencia fueron de tipo 4. (Figuras 4.13 y 4.14).

Tabla de vida de imagos

La longevidad media de los imagos de *T. infestans* (población A) fue de 2,63 meses ($s = 1,97$); la de hembras y machos fue de 2,66 ($s = 1,97$) y 2,60 ($s = 1,97$) respectivamente. La proporción de sexos total fue macho/hembra 0,95:1. La variación a lo largo del tiempo se aprecia en la figura 4.15.

En los meses iniciales (septiembre y octubre) de la colonización del ecotopo hubo más machos que hembras, debido a la mayor mortalidad de éstas, por lo que la proporción de sexos resultó 3:1. La relación fue inversa en diciembre del mismo año y enero del siguiente en que hubo siete y 2,6 veces más hembras que machos respectivamente. En los meses restantes la proporción de sexos fue cercana a 1:1. El primer pico de reclutamiento de ambos sexos ocurrió a los 16 meses de iniciada la experiencia (diciembre) y el segundo en septiembre y octubre para hembras y machos respectivamente.

En la Tabla 4.15 se registraron los estadísticos correspondientes al total de imagos de *T. infestans* de la población A. Los valores de I_x y de e_x se graficaron en la figura 4.16.

Tabla 4.15. Tabla de vida de adultos de *T. infestans*, calculada a partir de censos mensuales de la población A (edad en meses).

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
0,5	1399	0,000	1,000	3,127
1,5	1399	0,000	1,000	2,127
2,5	829	0,407	0,592	2,248
3,5	540	0,349	0,386	2,181
4,5	351	0,350	0,251	2,088
5,5	236	0,487	0,169	1,858
6,5	177	0,250	0,126	1,325
7,5	117	0,340	0,084	0,738
8,5	24	0,795	0,017	0,706
9,5	6	0,750	0,004	0,500
10,5	0	1,000	0,000	0,000

La tasa de mortalidad fue alta en todas las edades, a excepción del primer mes. La curva de supervivencia resultante se aproximó a una de tipo III. Después de la gran mortalidad producida en la edad 2,5, edad previa a la edad promedio de longevidad, la expectativa de vida decreció sin mostrar picos.

La menor mortalidad en machos y hembras de la población A se registró en el sexto mes (Tabla 4.16). En conjunto la mortalidad fue alta, muriendo más del 60 % de los imágos, ya en la edad 3.

Tabla 16. Tabla de vida de hembras y machos de *Triatoma infestans*, calculada a partir de censos mensuales de la población A (edad en meses).

Edad	Hembras				Machos			
	<i>N_x</i>	<i>q_x</i>	<i>I_x</i>	<i>e_x</i>	<i>N_x</i>	<i>q_x</i>	<i>I_x</i>	<i>e_x</i>
0,5	716	0	1	3,154	683	0	1	2,265
1,5	716	0	1	2,154	683	0	1	1,265
2,5	436	0,391	0,609	2,216	393	0,426	0,575	1,356
3,5	280	0,358	0,391	2,173	260	0,338	0,381	2,190
4,5	182	0,350	0,254	2,075	169	0,350	0,247	2,107
5,5	121	0,335	0,169	1,867	115	0,319	0,168	1,863
6,5	90	0,256	0,126	1,333	87	0,243	0,127	1,303
7,5	57	0,579	0,079	0,829	60	0,310	0,088	0,659
8,5	15	0,737	0,020	0,800	9	0,850	0,013	0,577
9,5	10	0,667	0,006	0,500	1	0,889	0,001	0,500
10,5	5	1,000	0,000	0,000	0	1,000	0,000	0,000

La curva de supervivencia resultante fue de tipo III para ambos sexos. La curva de expectativa de vida de las hembras muestra un pequeño pico entre las edades 7 y 8 debido a la alta tasa de mortalidad en estas edades, mientras que la expectativa de vida de los machos ascendió en la edad tercera para compensar la mortalidad producida en esta etapa (Figuras 4.17 y 4.18).

En la población B de *T. infestans* la longevidad media de los imágos fue de 2,64 meses ($s = 1,97$); la de hembras y machos fue 2,78 ($s = 1,97$) y 2,46 meses ($s = 1,97$) respectivamente. La proporción de sexos total fue macho/hembra 0,95:1. Esta proporción varió con los meses del año, si bien los valores se mantuvieron cercanos al 1:1. Solamente en diciembre y enero del primer año de colonización del ecotopo las hembras superaron a los machos en una proporción de 1,5:1 y 1,6:1 respectivamente. Se verificaron dos picos de reclutamiento, uno a los 10 meses de iniciada la experiencia (junio) y el segundo a los 15 meses (noviembre) (Figura 4.19).

En las Tablas 4.17 y 4.18 se registraron los estadísticos correspondientes a adultos, hembras y machos de *T. infestans* de la población B. En esta población el número de imágos se redujo en la edad 3,5 meses al 32,1% del valor inicial y la mortalidad fue muy alta en el quinto mes.

Tabla 4.17. Tabla de vida de adultos de *T. infestans*, calculada a partir de censos mensuales de la población B (edad en meses).

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
0,5	592	0,372	1,000	2,341
1,5	372	0,379	0,628	2,430
2,5	231	0,177	0,390	2,608
3,5	190	0,205	0,321	2,063
4,5	151	0,205	0,255	1,467
5,5	120	0,783	0,203	0,717
6,5	26	1,000	0,044	0,500
7,5	0	0,000	0,000	0,000

La mortalidad de los machos fue más elevada que la de las hembras al inicio de su vida como imágos y la expectativa de vida fue ligeramente inferior. La curva de I_x se aproximó al tipo III y la e_x presentó un pico poco marcado en el segundo mes (Figuras 4.20; 4.21 y 4.22).

Tabla 4.18. Tabla de vida de hembras y machos de *Triatoma infestans*, calculada a partir de censos mensuales de la población B. (edad en meses).

Edad	Hembras				Machos			
	N_x	q_x	I_x	e_x	N_x	q_x	I_x	e_x
0,5	314	0,341	1,000	2,522	278	0,406	1,000	2,137
1,5	207	0,382	0,659	2,568	165	0,376	0,594	2,258
2,5	128	0,180	0,408	2,844	103	0,175	0,371	2,316
3,5	105	0,152	0,334	2,357	85	0,271	0,306	1,700
4,5	89	0,101	0,283	1,691	62	0,355	0,223	1,145
5,5	80	0,675	0,255	0,825	40	1,000	0,144	0,500
6,5	26	1,000	0,083	0,500	0	0,000	0,000	0,000
7,5	0	0,000	0,000	0,000				

En la cohorte Tilab la longevidad media de los imágos fue de 5,3 meses ($s = 4,2$); la de hembras y machos fue 5,1 ($s = 4,1$) y 6,1 meses ($s = 4,4$) respectivamente. La proporción de sexos total fue macho/hembra 0,92:1. A partir del octavo mes de iniciada la cohorte los machos fueron más numerosos que las hembras. La curva de I_x de los machos, después del tercer mes de

ingreso a esa edad disminuye paulatinamente, sin picos pronunciados. A diferencia la curva de supervivencia de las hembras presenta una marcada disminución de los valores hasta el quinto mes (Fig. 4.23 y 4.24).

En las Tablas 4.19 y 4.20 se especifican los estadísticos correspondientes a los imágos de *T. sordida* de la población C. En esta especie la longevidad media fue de 2,08 meses ($s = 1,71$). Las hembras vivieron en promedio 1,83 meses ($s = 1,95$) y los machos 2,21 meses ($s = 1,40$). La proporción de sexos resultante fue macho/hembra 1,3:1 y su variación mensual se aprecia en la figura 25. En el mes de septiembre se verificó reclutamiento en ambos sexos, pero siempre la proporción de machos fue mayor que las hembras, alcanzando en diciembre un valor de 5:1.

Tabla 4.19. Tabla de vida de adultos de *T. sordida*, calculada a partir de censos mensuales de la población C (edad en meses).

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
0,5	23	0,391	1,000	1,761
1,5	14	0,500	0,609	1,571
2,5	7	0,286	0,304	1,643
3,5	5	0,600	0,217	1,100
4,5	2	0,500	0,087	1,000
5,5	1	1,000	0,043	0,500
6,5	0	0,000	0,000	0,000

La mortalidad de los imágos fue muy alta, sobreviviendo más de dos meses muy pocos individuos.

Tabla 4.20. Tabla de vida de hembras y machos de *T. sordida*, calculada a partir de censos mensuales de la población C (edad en meses).

Edad	Hembras				Machos			
	N_x	q_x	I_x	e_x	N_x	q_x	I_x	e_x
0,5	10	0,600	1,000	1,300	13	0,231	1,000	2,115
1,5	4	0,500	0,400	1,500	10	0,500	0,769	1,600
2,5	2	0,500	0,200	1,500	5	0,200	0,385	1,700
3,5	1	0,000	0,100	1,500	4	0,750	0,308	1,000
4,5	1	1,000	0,100	0,500	1	0,000	0,077	1,500
5,5	0	0,000	0,000	0,000	1	1,000	0,077	0,500
6,5					0	0,000	0,000	0,000

Esta situación fue más marcada en las hembras de la población C. Las curvas de I_x resultantes para el total de los imágos se aproximaron al tipo IV,

con una pendiente pronunciada en la correspondiente a las hembras. La expectativa de vida decreció con la edad sin presentar picos (Figuras 4.26; 4.27 y 4.28).

En las tablas 4.21 y 4.22 se especifican los estadísticos correspondientes a los imágos de *T. sordida* de la población D. La longevidad media fue 2,59 meses ($s = 1,71$). Las hembras vivieron en promedio 2,67 meses ($s = 1,95$) y los machos 2,50 meses ($s = 1,40$). Mudaron al estado adulto mayor número de hembras que de machos por lo que la proporción de sexos fue macho/hembra 0,90:1. La variación de estos valores se observan en la figura 4.29. Desde septiembre a febrero inicial, la proporción de machos fue superior a la de las hembras, los que fueron cuatro veces más numerosos que las hembras en enero del primer año de colonización del ecotopo y en enero del segundo año. En el mes de mayo se da una situación similar con una proporción 2:1 y en agosto solamente integraban la colonia machos. A partir de marzo del último año y hasta agosto, la proporción se invierte y hubo más hembras que machos, los que faltaron en el mes de abril. Solamente en octubre del último año se apreció un reclutamiento de adultos importante.

Tabla 4.21. Tabla de vida de adultos de *T. sordida*, calculada a partir de censos mensuales de la población D (edad en meses).

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
0,5	165	0,000	1,000	3,086
1,5	165	0,000	1,000	2,086
2,5	115	0,303	0,697	1,776
3,5	65	0,435	0,394	1,759
4,5	32	0,508	0,194	2,057
5,5	24	0,250	0,145	1,586
6,5	15	0,375	0,091	1,231
7,5	10	0,333	0,061	0,590
8,5	1	0,900	0,006	0,500
9,5	0	1,000	0,000	0,000

Considerando el total de los imágos, los valores de q_x fueron altos en todas las edades. En las hembras, superada la edad crítica de los cuatro meses, la probabilidad de muerte disminuyó a tasas más bajas. Respecto a los machos, solamente en el segundo mes de vida se registró una tasa

relativamente baja de mortalidad y en las edades restantes los valores fueron altos y constantes.

Tabla 4.22. Tabla de vida de hembras y machos de *T. sordida*, calculada a partir de censos mensuales de la población D (edad en meses).

Edad	HEMBRAS				MACHOS			
	<i>N_x</i>	<i>q_x</i>	<i>I_x</i>	<i>e_x</i>	<i>N_x</i>	<i>q_x</i>	<i>I_x</i>	<i>e_x</i>
0,5	87	0	1,000	3,164	78	0	1,000	2,997
1,5	87	0	1,000	2,164	78	0	1,000	1,997
2,5	58	0,333	0,667	1,995	57	0,269	0,731	1,549
3,5	33	0,431	0,379	2,132	32	0,439	0,410	1,371
4,5	17	0,485	0,195	2,672	15	0,530	0,192	1,359
5,5	15	0,118	0,172	1,962	9	0,400	0,115	0,939
6,5	11	0,267	0,126	1,496	4	0,556	0,051	0,490
7,5	10	0,091	0,115	0,591	0	1,000	0,000	0,000
8,5	1	0,900	0,011	0,500				
9,5	0	1,000	0,000	0,000				

La curva de supervivencia fue intermedia entre el tipo III y IV (Fig. 4.30; 4.31 y 4.32). La misma tendencia se verificó en hembras y machos de *T. sordida*, con una expectativa de vida creciente hacia el cuarto mes en las hembras y en forma decreciente en los machos.

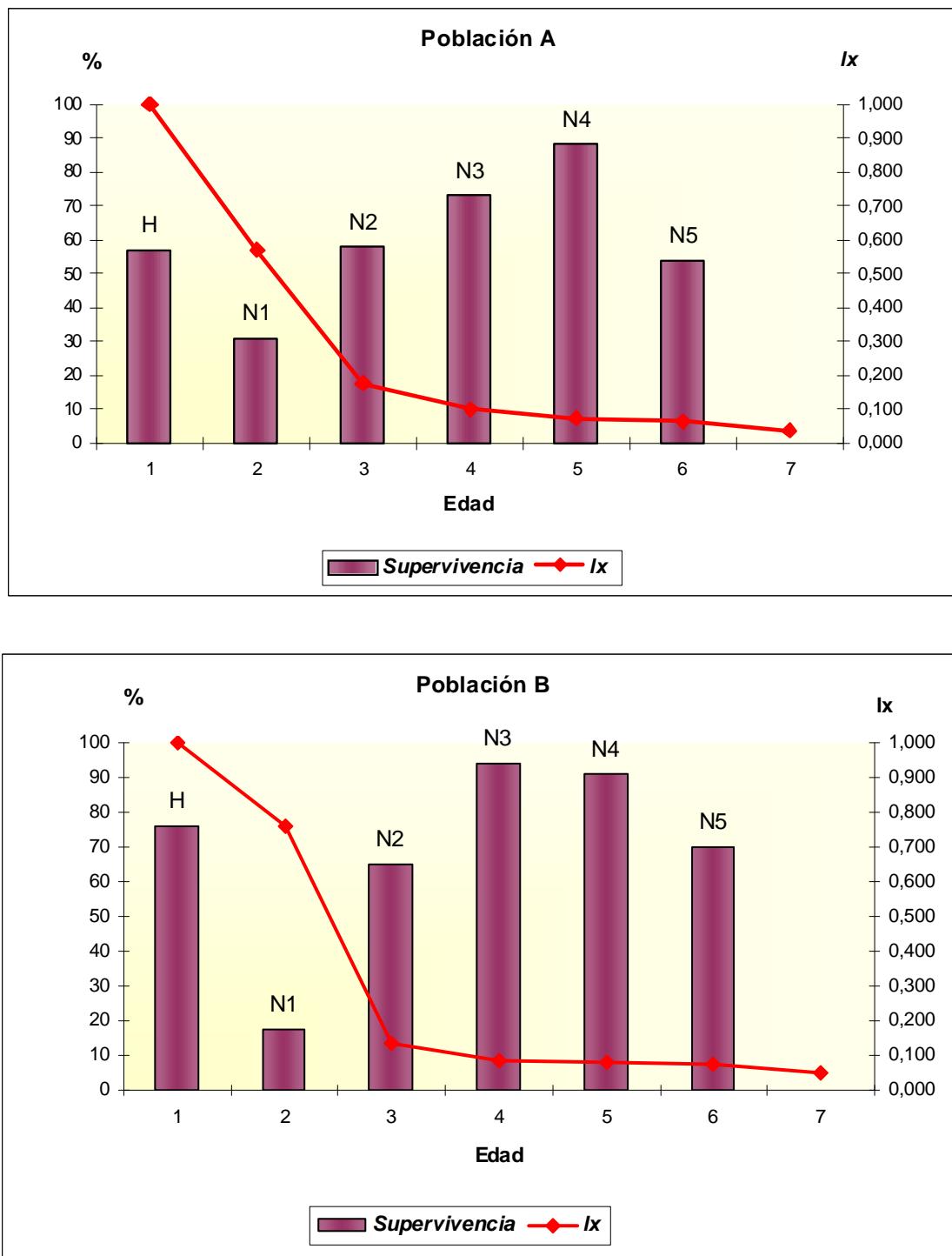


Fig. 4.13.- Supervivencia de dos poblaciones de *Triatoma infestans*, discriminada por edades, en gallineros experimentales. Corrientes, Argentina.

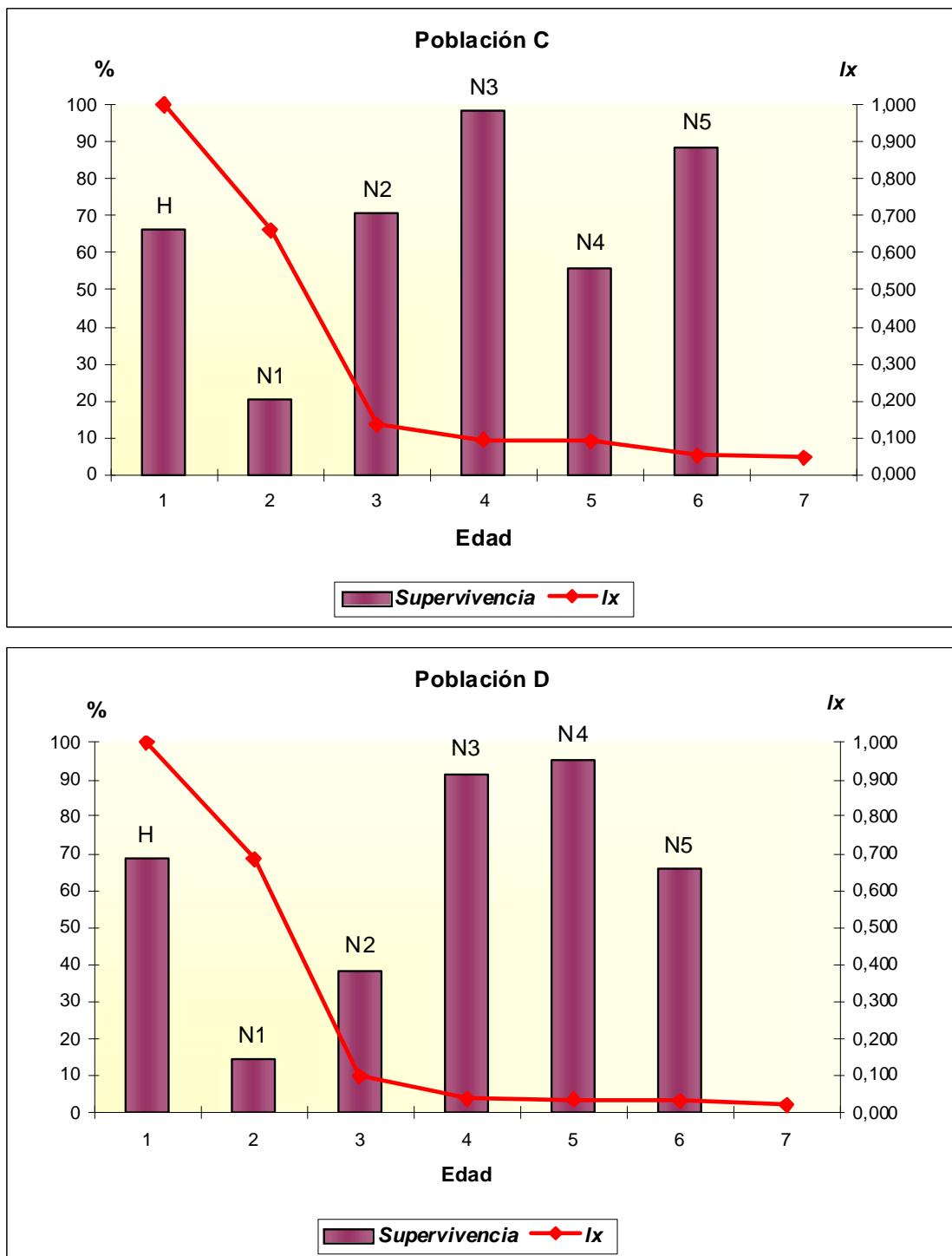


Fig.4.14.- Supervivencia de dos poblaciones de *Triatoma sordida*, discriminada por edades, en gallineros experimentales. Corrientes, Argentina.

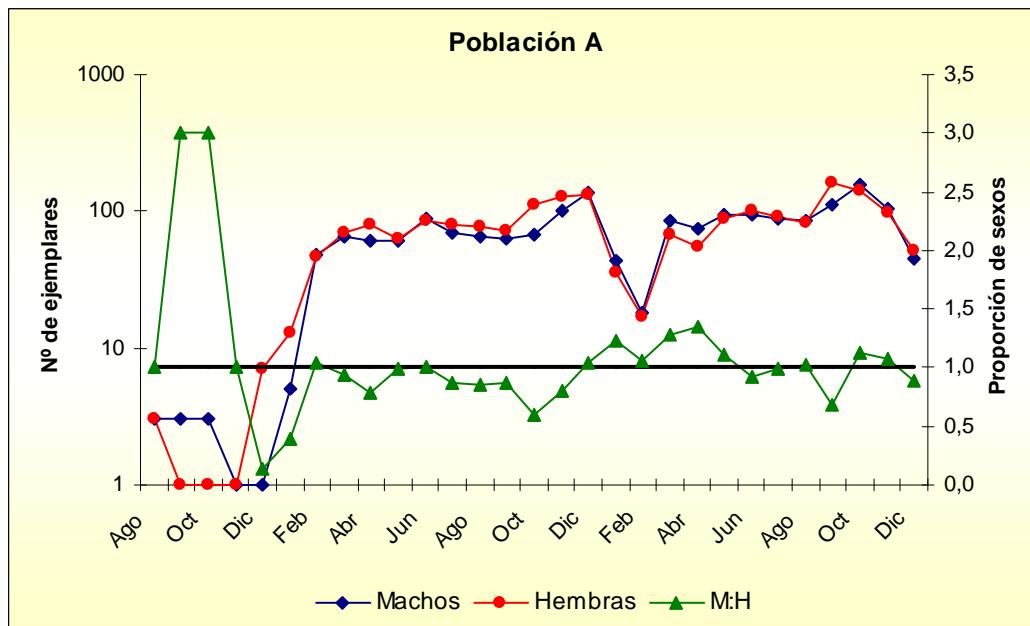
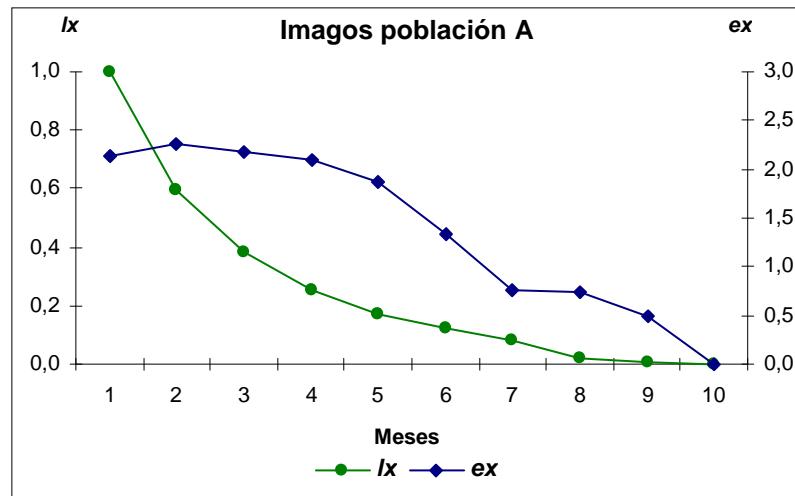
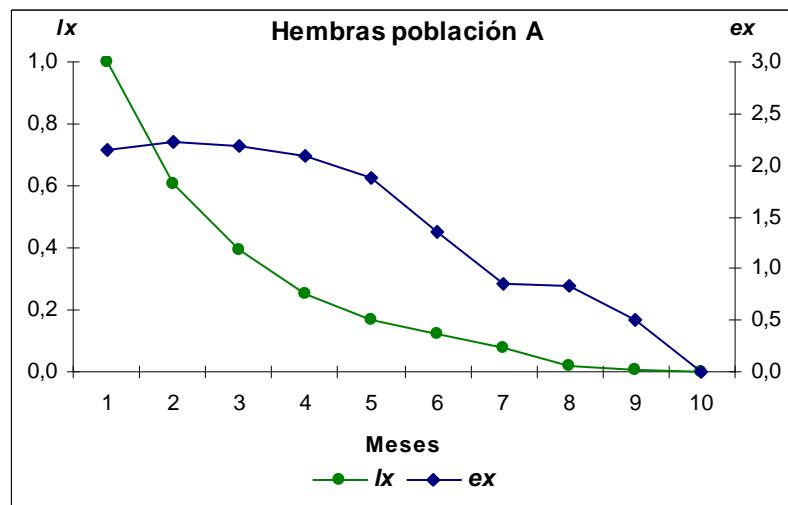
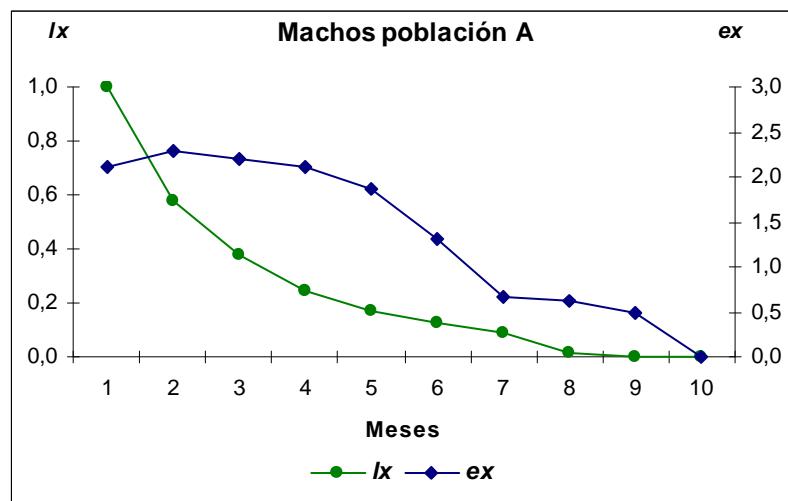


Fig. 4.15. *Triatoma infestans*: proporción de sexos de la población A (agosto de 1995 – diciembre de 1997).

Fig. 4.16. *Triatoma infestans* A: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de imagos.Fig. 4.17. *Triatoma infestans* A: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de hembras.Fig. 4.18. *Triatoma infestans* A: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de machos.

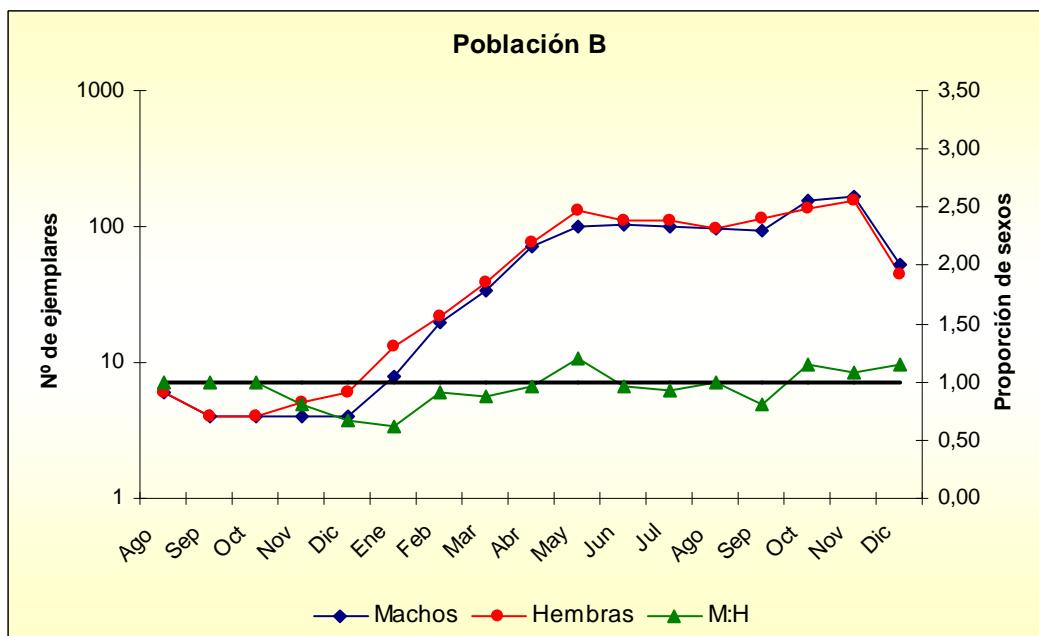
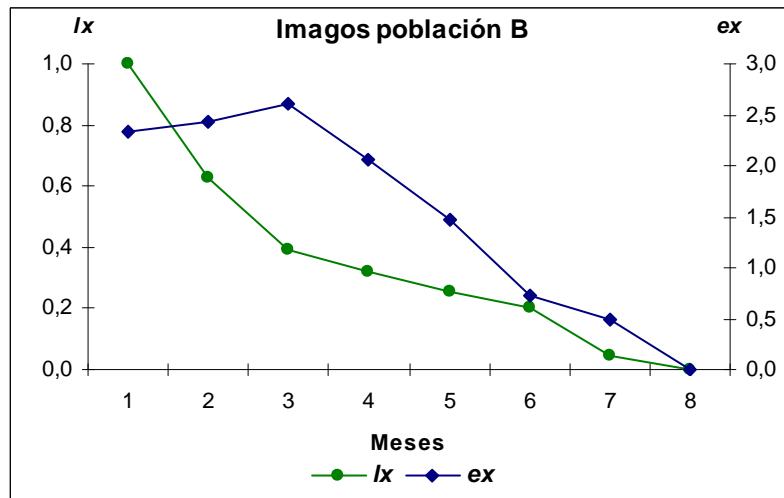
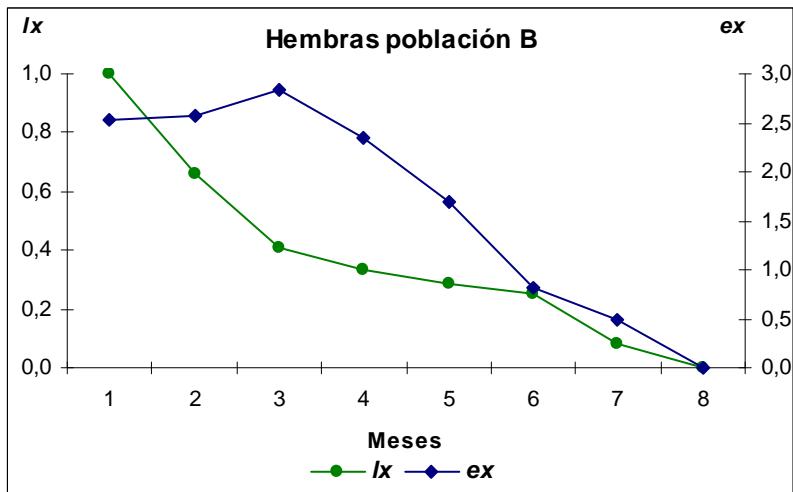
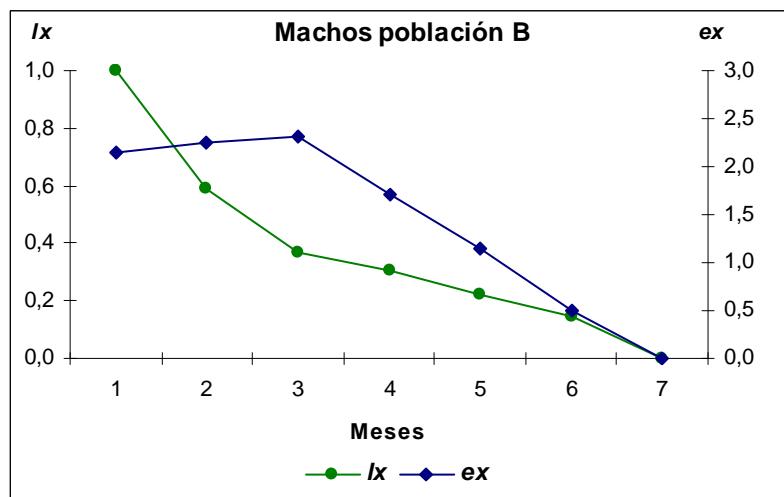


Fig. 4.19. *Triatoma infestans*: proporción de sexos de la población B (agosto de 1995 – diciembre de 1996).

Fig. 4.20. *Triatoma infestans* B: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de imagos.Fig. 4.21. *Triatoma infestans* B: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de hembras.Fig. 4.22. *Triatoma infestans* B: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de machos.

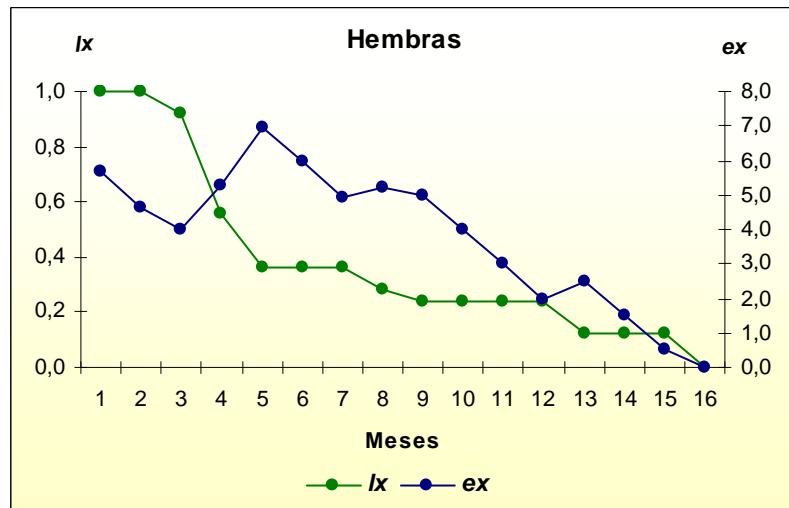


Fig. 4.23. *Triatoma infestans*: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de hembras de la cohorte de laboratorio.

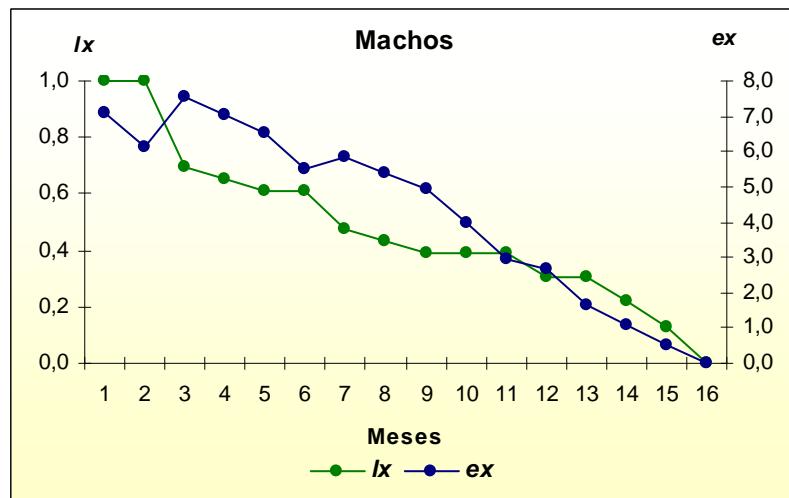


Fig. 4.24. *Triatoma infestans*: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de machos de la cohorte de laboratorio.

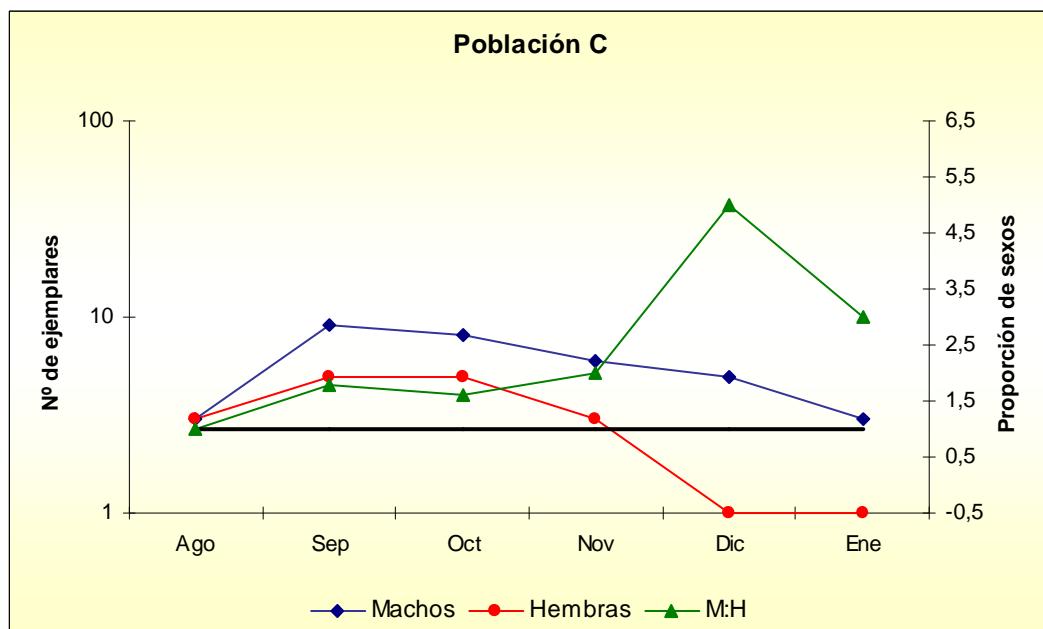
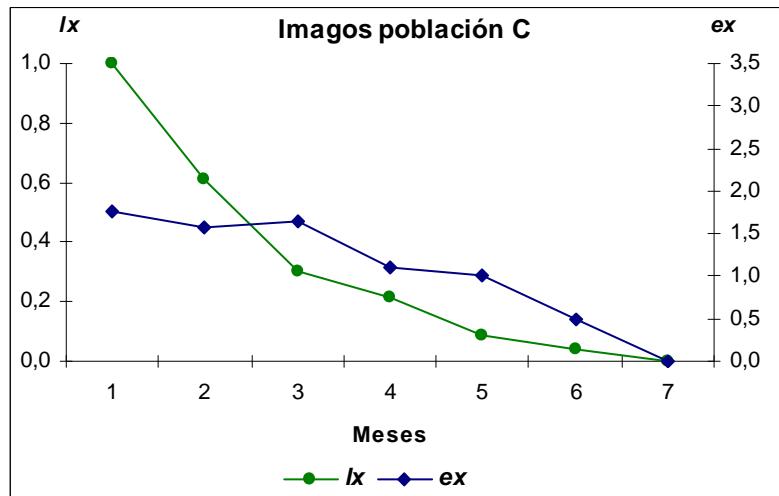
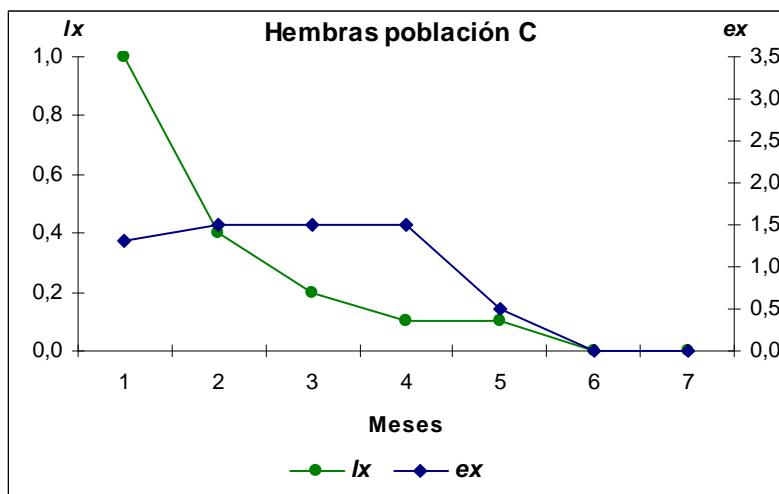
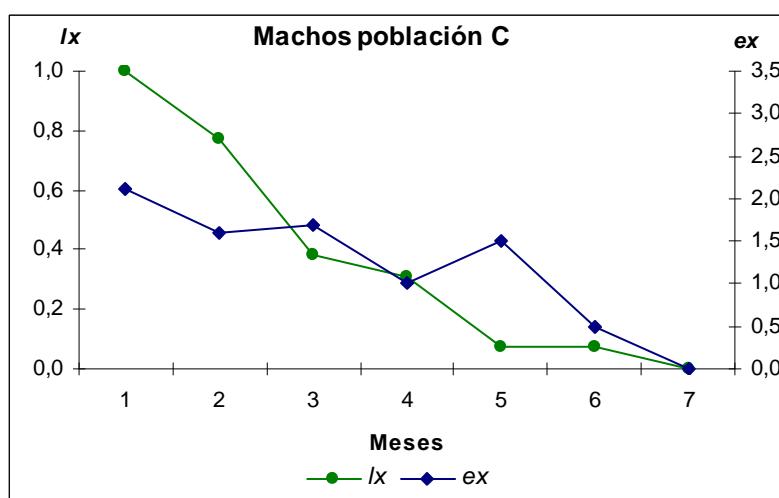


Fig. 4.25. *Triatoma sordida*: proporción de sexos de la población C (agosto de 1995 – enero de 1996).

Fig. 4.26. *Triatoma sordida* C: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de imagos.Fig. 4.27. *Triatoma sordida* C: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de hembras.Fig. 4.28. *Triatoma sordida* C: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de machos.

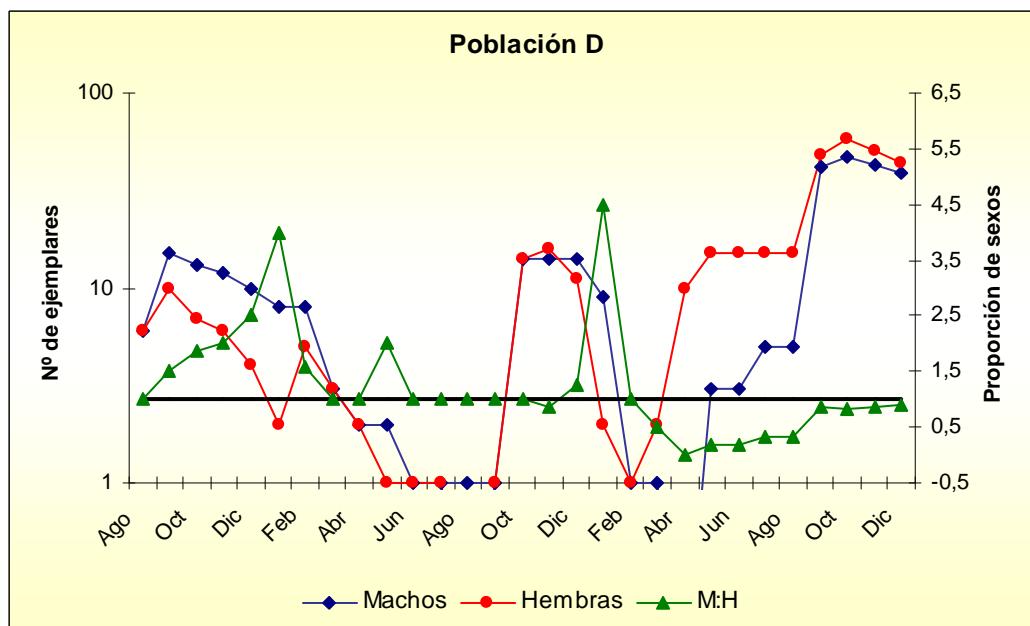
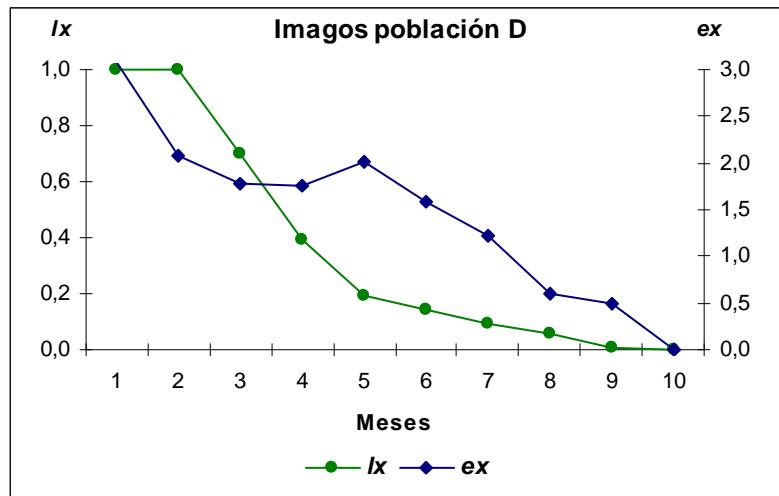
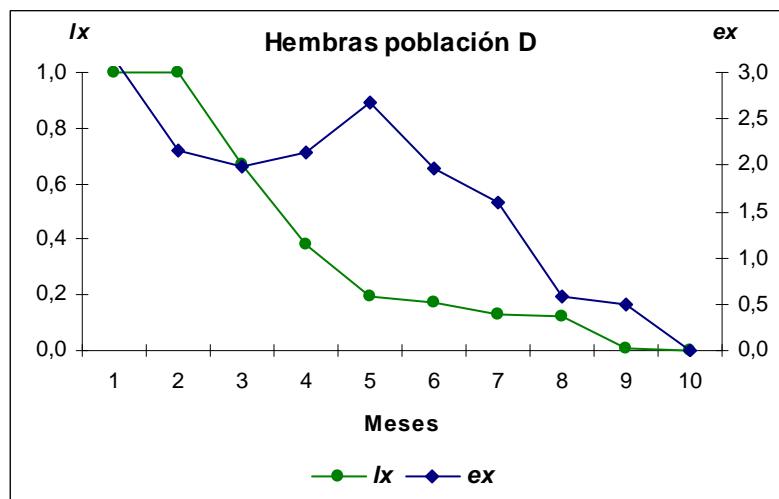
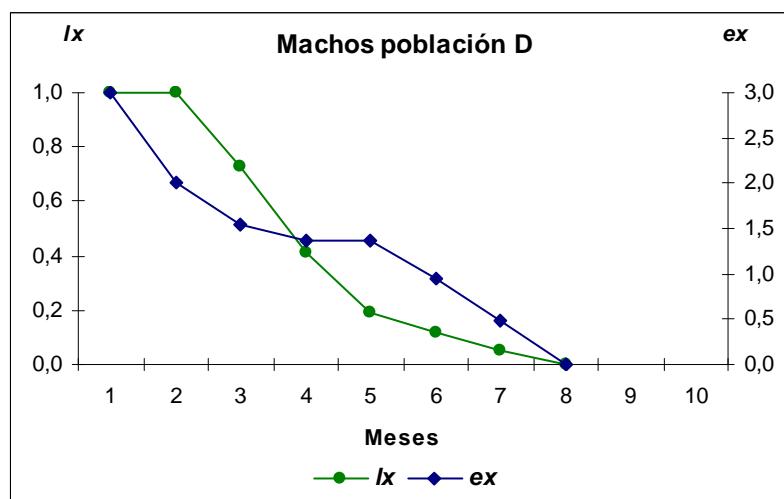


Fig. 4.29. *Triatoma sordida*: proporción de sexos de la población D (agosto de 1995 – diciembre de 1997).

Fig. 4.30. *Triatoma sordida* D: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de imagos.Fig. 4.31. *Triatoma sordida* D: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de hembras.Fig. 4.32. *Triatoma sordida* D: supervivencia (I_x) y expectativa de vida (e_x) de machos.

4. b. Tablas combinadas

Las tablas completas de supervivencia de *T. Infestans* experimental y control y *T. sordida* experimental y control resumen las características de los estadísticos vitales de estas poblaciones. Se pone en evidencia la alta mortalidad de las edades preimaginales y la escasa supervivencia después del primer mes de vida como adultos (Tablas 4.23; 4.24; 4.25 y 4.26).

Tabla 4.23. Tabla de vida combinada por estructura de edades de *Triatoma infestans*, correspondiente a la población A, desarrollada en ecotopo artificial. Corrientes, Argentina.

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
Huevo	114.396	0,430	1,000	1,582
Ninfa 1	65.213	0,690	0,570	1,398
Ninfa 2	20.193	0,422	0,177	2,399
Ninfa 3	11672	0,271	0,102	2,786
Ninfa 4	8507	0,118	0,074	2,636
Ninfa 5	7503	0,460	0,066	1,922
Adulto	4055	0,407	0,035	2,131
Adulto	2405	0,349	0,021	2,250
Adulto	1566	0,350	0,014	2,187
Adulto	1018	0,328	0,009	2,095
Adulto	685	0,250	0,006	1,873
Adulto	513	0,339	0,004	1,331
Adulto	339	0,795	0,003	0,756
Adulto	70	0,750	0,001	0,750
Adulto	17	1,000	0,000	0,500
Adulto	0	0,000	0,000	0,000

En la población A las ninfas de rímero, segundo y quinto estadio tuvieron la mayor mortalidad. Como compensación la e_x de vida de las ninfas de tercero y cuarto estadio fue mayor que las edades previas.

La tasa de mortalidad de los adultos fue alta muriendo más del 70% en séptimo y octavo mes.

Tabla 4.24. Tabla de vida combinada por estructura de edades de *Triatoma infestans*, correspondiente a la población B desarrollada en ecotopo artificial. Corrientes, Argentina.

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
Huevo	41996	0,241	1,000	1,781
Ninfa 1	31894	0,825	0,279	1,187
Ninfa 2	5573	0,352	0,049	3,430
Ninfa 3	3614	0,060	0,032	4,018
Ninfa 4	3397	0,089	0,030	3,243
Ninfa 5	3096	0,298	0,027	2,510
Adulto	2173	0,372	0,019	2,363
Adulto	1365	0,379	0,012	2,465
Adulto	848	0,177	0,007	2,665
Adulto	697	0,205	0,006	2,132
Adulto	554	0,205	0,005	1,553
Adulto	440	0,783	0,004	0,825
Adulto	95	1,000	0,001	1,000
Adulto	0	0,000	0,000	0,000

En la población B, el esquema de mortalidad fue similar al de la población A. Más del 80% de las ninfas de primer estadio no sobrevivieron. Las ninfas de tercero y cuarto estadio son las que tuvieron mayor probabilidad de supervivencia de todas las edades. El pico máximo de e_x se registró para las ninfas de tercer estadio.

Tabla 4.25. Tabla de vida combinada por estructura de edades de *Triatoma sordida*, correspondiente a la población C desarrollada en ecotopo artificial. Corrientes, Argentina.

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
Huevo	1166	0,339	1,000	1,642
Ninfa 1	771	0,796	0,681	1,226
Ninfa 2	157	0,293	0,135	3,067
Ninfa 3	111	0,018	0,095	3,131
Ninfa 4	109	0,440	0,093	2,180
Ninfa 5	61	0,115	0,052	2,501
Adulto	54	0,391	0,046	1,761
Adulto	33	0,500	0,028	1,571
Adulto	16	0,286	0,014	1,643
Adulto	12	0,600	0,010	1,100
Adulto	5	0,500	0,004	1,000
Adulto	2	1,000	0,002	0,500
Adulto	0	0,000	0,000	0,000

En la población C de *T. sordida*, las ninfas de primer estadio, las de cuarto y los adultos en su segundo mes de ingresar a esa edad murieron en un alto porcentaje. La expectativa de vida tuvo su pico máximo en el tercer estadio.

Tabla 4.26. Tabla de vida combinada por estructura de edades de *Triatoma sordida*, correspondiente a la población D desarrollada en ecotopo artificial. Corrientes, Argentina.

Edad	N_x	q_x	I_x	e_x
Huevo	32508	0,315	1,000	1,446
Ninfa 1	22282	0,856	0,685	0,880
Ninfa 2	3205	0,616	0,099	2,140
Ninfa 3	1230	0,086	0,038	3,772
Ninfa 4	1124	0,044	0,035	3,081
Ninfa 5	1074	0,343	0,033	2,201
Adulto	706	0,303	0,022	2,088
Adulto	492	0,435	0,015	1,778
Adulto	278	0,508	0,009	1,761
Adulto	137	0,253	0,004	2,062
Adulto	102	0,372	0,003	1,509
Adulto	64	0,330	0,002	1,236
Adulto	43	0,902	0,001	0,598
Adulto	4	1,000	0,000	0,500
Adulto	0	0,000	0,000	0,000

El pico máximo de e_x en la población D, correspondió a las ninfas de tercer estadio, compensando así la alta mortalidad de las edades previas. A partir de las ninfas de quinto estadio, la mortalidad creció, hasta la tercera edad como adulto, decrece luego, aunque con valores altos y en el mes siete murieron el 90% de los imagos que alcanzaron esa edad.

DISCUSIÓN

La mortalidad media preimaginal registrada en las cohortes de las poblaciones A y B de *T. infestans* fue muy alta en comparación con la obtenida en laboratorio por Rabinovich (1972a). Los valores de mortalidad son superiores en las ninfas de primero a cuarto estadio y son más próximos a los observados por Gorla y Schofield (1989) en condiciones naturales, a diferencia, el patrón de mortalidad de la cohorte de laboratorio muestra una baja mortalidad absoluta de las ninfas menores y una alta mortalidad de las ninfas de quinto estadio. En *Dipetalogaster maxima*, *T. melanosoma* y *Rhodnius neglectus* también se ha verificado un incremento de la mortalidad en el quinto estadio ninfal (Costa *et al.*, 1992; Galvao *et al.*, 1999; Rocha *et al.*, 2001).

Respecto a *T. sordida* la alta mortalidad ninfal comprobada en las cohortes de las poblaciones C y D se atribuye principalmente a la escasa supervivencia de las ninfas de primer estadio. Este patrón de mortalidad difiere del obtenido por Oscherov *et al.* (1998).

El patrón de supervivencia de A5 y D3, semejante al de las otras cohortes, indican que el método seguido para obtener estas cohortes es aceptable como recurso para estudiar poblaciones de triatomíos. La mayor mortalidad de los primeros estadios en A5 y D3 se puede atribuir a la mayor competencia por el alimento, al ser las poblaciones más numerosas en el segundo año de colonización de los ecotopos.

Si se considera la proporción de sexos 1:1, los machos de la población A, B y los de la cohorte de laboratorio de *T. infestans* estuvieron expuestos a una mayor mortalidad en la edad preadulta; patrón que se repite en el estado adulto en ambas poblaciones. Rabinovich (1972a) obtiene para esta especie una proporción de machos mayor que la de hembras. La proporción de sexos de la población C de *T. sordida* resultó positiva para los machos, lo que se correspondió con una mayor supervivencia en el estado adulto, esta relación fue inversa en la población D. Oscherov *et al.* (1998), en una experiencia de laboratorio, comprobaron una mayor proporción de hembras que de machos para esta especie.

En otras especies de triatomíos el patrón de mortalidad preimperial es mayor para las hembras como en *T. rubrovaria* (Silva, 1985; Bar *et al.*, 2003), *T. maculata* (Feliciangeli y Rabinovich, 1985) y *T. pallidipennis* (Martínez - Ibarra y Katthain – Duchateau, 1999) y menor en *T. gerstaeckeri* (Galaviz-Silva *et al.*, 1991).

Cabe aclarar que en todas las especies estudiadas la relación macho: hembra media es muy próxima a 1:1 ya que en ningún caso este valor supera a 1,3:1.

Si se comparan los esquemas de mortalidad obtenidos por el método de Gorla y Schofield (1989), la mortalidad preimperial total en las poblaciones de *T. infestans* fue ligeramente menor que la registrada por estos autores y por Cecere *et al.* (2003). La principal diferencia radica en la alta supervivencia de huevos y ninfas de tercer estadio observada en esta investigación. En concordancia, se puede afirmar que la supervivencia aumenta con la edad. Respecto a *T. sordida*, a semejanza con *T. infestans*, la menor supervivencia corresponde a las ninfas de primer estadio. Las ninfas de esta edad tendrían posiblemente mayor dificultad para acceder al hospedador y alimentarse. La alimentación insuficiente como causa de mortalidad de las ninfas de primer estadio ya fue sugerida para otras especies de triatomíos (Guarneri *et al.*, 1998; Martínez - Ibarra y Katthain – Duchateau, 1999; Rocha *et al.*; 2001).

La longevidad media de los imagos de *T. infestans* fue baja en comparación a las obtenidas en trabajos en condiciones naturales y de laboratorio, como así también la longevidad media de *T. sordida* (Rabinovich, 1972a; Gorla y Schofield, 1989; Bar *et al.*, 1994; Cecere *et al.*, 2003). Sin embargo, el máximo de vida alcanzado por ambas especies fue similar a la media registrada en los trabajos citados. A diferencia, en experiencias de laboratorio, Oscherov *et al.* (1998) registran en *T. sordida* una longevidad máxima de más de dos años, tanto para hembras como para machos y de más de un año en *T. infestans* (este trabajo).

Las curvas de supervivencia (I_x) de las cohortes A y B de *T. infestans* y C y D de *T. sordida* fueron intermedias entre el tipo III y IV o más próximas al tipo IV, siendo semejantes a las obtenidas en condiciones de laboratorio para *T.*

infestans y *T. maculata* (Rabinovich, 1972a; Feliciangeli y Rabinovich, 1985). A diferencia, en investigaciones previas, la curva de l_x de *T. sordida* fue más próxima al tipo II, como así también la de la cohorte de laboratorio de *T. infestans*. Estos resultados son similares a los obtenidos con *R. neivai* (Cabello, 1999).

La expectativa de vida de las dos especies, obtenida mediante las cohortes, fue más alta en el estado de huevo que en las ninfas de primer estadio, en coincidencia con Rabinovich ((1972a). En las cohortes de *T. infestans*, este valor varió desde 2,96 meses en A1 al valor más alto de 4,59 semanas en A2. Después del pico de e_x registrado entre los tres a cuatro meses, cuyo valor promedio fue de 3,68 meses, se verificó un nuevo pico relacionado con la edad promedio de longevidad. La e_x más alta de las ninfas tercero o cuarto estadio serían una respuesta al alto riesgo de muerte de las edades menores. (Rabinovich, 1972a; Feliciangeli y Rabinovich, 1985; Oscherov *et al.* 2005). La curva de e_x de Tilab fue semejante a la obtenida por Rabinovich (1972a).

En *T. sordida* se comprobó un comportamiento similar, con un pico en la curva de e_x en el quinto mes en C1 y D1, en el tercer mes en D2 y en el cuarto mes en D3. Los valores fueron semejantes a los de *T. infestans*.

Los resultados obtenidos con las tablas combinadas muestran que la expectativa de vida sigue un patrón uniforme en las cuatro poblaciones: un valor del estado de huevo superior al de las ninfas de primer estadio y el pico más alto correspondiente al tercer estadio ninfal. Después de esta edad, la curva decrece sin picos importantes.

La inclusión de los imágos en la tabla de vida propuesta por Gorla y Schofield (1989) permitió completar la curva de supervivencia para cada población. Aplicando la proporción de sexos a las edades preimaginales se puede construir una tabla de vida para hembras a ser utilizada en estimaciones de parámetros reproductivos.

CAPÍTULO V

TABLAS DE REPRODUCCIÓN

En cada generación, los individuos que se reproducen sexualmente mezclan y comparten sus materiales genéticos (pool genético). Al conjunto de organismos implicados en un pool genético se denomina población mendeliana. La reproducción es por lo tanto un atributo importante de la población (Pianka, 1982).

Con los esquemas de natalidad y mortalidad se pueden elaborar cuadros de fecundidad o tablas de reproducción que proveen diferentes parámetros, (Pianka, 1982; Begon *et al.*, 2006).

Los machos y hembras son responsables cada uno de la mitad de la reproducción, de manera que un organismo debe producir dos individuos de la progenie para sustituirse a si mismo. El número de descendientes producido por un organismo medio de edad x durante este período de edad, se designa como m_x . El número total de individuos que serían producidos por un progenitor en ausencia de mortalidad se denomina *tasa de reproducción bruta* (*TRB*). Pero si se considera la mortalidad se puede estimar una tasa de reproducción neta (R_0), la que se define como el número medio de descendientes de la clase de edad cero producidos por un organismo medio durante toda su vida. Los modelos de reproducción y las fecundidades o valores de m_x , varían ampliamente con las condiciones ambientales y entre distintas especies de organismos (Pianka, 1982). La reproducción real depende del potencial reproductor y de la supervivencia (Begon *et al.*, 2006).

Así, los organismos pueden tener una única reproducción en su vida (semelparas) o producir varias camadas a lo largo del tiempo (iteroparas). Por otra parte la actividad reproductora puede empezar tempranamente o retrasarse, lo que influye en el tiempo que media entre una generación y la siguiente. El tiempo medio de generación es la edad media de la paternidad en la cual nacen los individuos de la progenie (Pianka, 1982; Begon *et al.*, 2006).

Fisher (1930) propone el término valor reproductivo (V_x) para medir la

contribución que los miembros de un grupo de edad harán a la generación siguiente. En una población estable, este valor es igual a la tasa de reproducción neta. En una población que cambia de tamaño el valor reproductivo se define como el valor presente de la progenie futura. Al igual que los parámetros l_x y m_x el valor reproductivo es máximo al inicio de la reproducción y disminuye con la edad, siendo cero en los individuos post reproductores (Pianka, 1982).

La proporción en que cada edad está presente en una población influye en las tasas de crecimiento de la misma y la diferencia de otra población que tenga los mismos valores de l_x y m_x . Cuando estos pares de valores permanecen constantes darán como producto una población con una distribución estable de edades (Lotka, 1922).

Un parámetro importante en el estudio de una población es la tasa intrínseca de incremento natural (r) o parámetro de Malthus. Se define como la tasa instantánea de cambio del tamaño de la población, la que se expresa como un número por unidad de tiempo por individuo (Pianka, 1982). Con esta tasa se relaciona la tasa finita de cambio de una población per capita en un período de tiempo (Berrymann, 1999).

Cuando los organismos son iteroparas se produce una población con superposición de generaciones, en este caso r es la tasa de incremento que la población es capaz de alcanzar, en el supuesto que la supervivencia y fecundidad permanezcan constantes a lo largo del tiempo. Si en cambio estas tasas varían con el tiempo, r adoptaría diferentes valores y la población no alcanzaría una proporción estable de edades. A pesar de esta limitación el cálculo de r es útil para caracterizar una población en término de su potencial y con fines comparativos con otras poblaciones y en el análisis de la competencia intraespecífica (Begon *et al.*, 2006).

Los triatomínos son insectos que se reproducen en forma continua una vez alcanzada la edad adulta. Sin embargo la curva de reproducción es irregular, con uno o más picos en relación con la edad, la alimentación y el clima. Así se verifica que el máximo esfuerzo reproductivo se alcanza en promedio en la séptima, undécima, 22º y 15º semanas posteriores a la

primera reproducción, en *Triatoma infestans*, *T. sordida*, *Panstrongylus geniculatus* y *Rhodnius neivai* respectivamente (Rabinovich, 1972a; Oscherov *et al.*, 1996; Cabello y Galíndez, 1998; Cabello, 1999).

En este capítulo se analizan en detalle las características reproductoras de poblaciones de *T. infestans* y *T. sordida*, que colonizaban modelos físicos, mediante la construcción de tablas de fecundidad.

Material y métodos

Para la confección de las tablas de fecundidad se analizaron las cohortes A1, A2, A5, B3, B4 y cohorte de laboratorio (Tilab) de *T. infestans* y D1 y D3 de *T. sordida*, debido a que en las otras cohortes no se obtuvieron hembras.

Los valores de fecundidad fueron obtenidos considerando las siguientes alternativas:

El total de huevos:

- GS: Como la suma de los huevos embrionados, muertos y eclosionados (Gorla y Schofield 1989).
- Ce: Como la suma de los huevos embrionados y muertos (Cecere *et al.*, 2003).
- Os: Como la suma de los huevos embrionados y muertos y cuando el número de eclosionados superó al número de embrionados del censo anterior, se sumó también el valor resultante de restar embrionados al tiempo t menos eclosionados al tiempo $t + 1$.
- El total de huevos de la cohorte Tilab fue obtenido de manera directa, en razón de que los controles fueron semanales. El resultado fue posteriormente referido a meses, para poder comparar con las otras cohortes.

Para calcular la tasa de fecundidad por hembra en cada censo se dividió el total de huevos por el total de hembras marcadas al tiempo t más el cuarto de hembras sin marcar, según la metodología de Gorla y Schofield (1989).

De este modo se obtuvo:

m_x = fecundidad específica para la edad x

m_x' = fecundidad específica para la edad x , corregida por la proporción de sexos.

Se estimaron los siguientes parámetros (Rabinovich, 1978; Pianka, 1982; Carey, 1993):

$$T \text{ (tiempo generacional)} = \sum_{x=\alpha}^{\omega} x l_x m_x'.$$

$$TRB \text{ (tasa reproductiva bruta)} = \sum_{x=\alpha}^{\omega} m_x'$$

$$R_o \text{ (tasa de reproducción neta)} = \sum_{x=\alpha}^{\omega} l_x m_x'.$$

∞ es la edad de la primer reproducción y ω es la edad de la última reproducción (valores observados).

r (tasa intrínseca de incremento natural) se la calculó mediante dos fórmulas:

a) $r = \ln R_o / T$

b) Como el valor que satisface la ecuación de Lotka

$$\sum_{x=\alpha}^{\omega} l_x m_x' e^{-rx} = 1$$

λ (Tasa finita de incremento natural): e^r

$$V_x \text{ (valor reproductivo)} = (e^{rx} / l_x) \cdot \sum_{y=x}^{\infty} e^{-ry} l_y m_y$$

Distribución estable de edades

$$c_x = e^{-rx} L_x / \sum_{y=\alpha}^{\omega} e^{-ry} L_y$$

Tabla de fecundidad combinada

Para la confección de estas tablas se utilizó la columna de l_x de las tablas de vida combinadas de las poblaciones A y B de *T. infestans* y C y D de *T. sordida* (Capítulo 4). Los valores de fecundidad se estimaron partiendo del supuesto de que todas las hembras llegaron al estado adulto al mismo tiempo, así se obtuvo un promedio de m_x , en cada edad hasta que murió la última hembra. La fecundidad específica de cada edad fue corregida por la proporción de sexos (m_x').

Capacidad de carga (k)

A fin de estimar la capacidad de carga se confeccionó una curva de densidad poblacional para las poblaciones A y B de *T. infestans* y la D de *T. sordida*.

Se hicieron las siguientes pruebas:

- 1) Se obtuvo la media de los puntos de datos que parecían estar en la densidad de equilibrio (Krebs, 1986).
- 2) A partir del concepto de proporción estable de edades, que supone una situación de equilibrio, se tomó aquellas densidades en las cuales la población se acercó a la misma, como posible K .

Se calculó para las dos especies la equivalencia de las diferentes edades con las hembras, en cuanto a consumo de sangre (Rabinovich y Dorta, 1973). Para la estimación se usaron los datos obtenidos por Perlwagora-Szumlewicz (1975).

Análisis estadístico

Los datos de fecundidad fueron transformados a logaritmo natural por razones de normalidad. Los test realizados fueron ANOVAs de dos factores y en aquellos casos en que fueron registradas diferencias significativas se utilizó el test a posteriori de Tukey, para identificar los tratamientos entre los cuales había diferencias significativas.

RESULTADOS

5. a. *Triatoma infestans*

En las figuras 5.1 y 5.2 se aprecian las diferencias en los valores de fecundidad de las poblaciones a lo largo del tiempo, según la forma de estimar ésta. La mayor divergencia se dio en los meses cálidos. En la población A, desde junio a septiembre de 1996 y marzo a agosto de 1997, el valor de m_x es similar en los tres métodos, y en la población B, durante julio y agosto de 1996. Esto se debe a que en esos meses disminuye el número de nacimientos (figuras 5.3 y 5.4).

En la población A, el total de huevos obtenido con GS se reduce a un 39,76% menos al calcularlo con Ce. A diferencia, la reducción con Os es de 36,98%. En B, esta reducción es del 45,97% y 35,12% utilizando Ce y Os respectivamente.

En la Tabla 5.1 y 5.2 se exponen los valores de los parámetros poblacionales obtenidos a partir de las cohortes A1, A2 y A5.

Tabla 5.1. Parámetros poblacionales de dos cohortes de la población A de *Triatoma infestans* diferenciados por tres formas de estimar m_x .

Parámetros	A1GS	A1 Ce	A1 Os	A2 GS	A2 Ce	A2 Os
TRB	182,642	104,595	136,318	459,126	278,858	340,319
Ro	30,339	16,980	23,544	74,325	43,726	60,218
T	7,012	7,097	6,931	7,678	7,731	7,559
r	0,487	0,399	0,456	0,561	0,489	0,542
r_1	0,122	0,100	0,114	0,140	0,122	0,136
r^*	0,494	0,404	0,461	0,588	0,514	0,566
r^{**}	0,123	0,101	0,115	0,147	0,128	0,141
λ	1,131	1,106	1,122	1,188	1,137	1,151

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados $t + 1$ - embrionados t).

TRB: Tasa de reproducción bruta. Ro: Tasa neta de reproducción. T: tiempo generacional (en meses).

r: Tasa intrínseca de crecimiento natural: $\ln Ro / T$ (en meses). r_1 (en semanas).

r^* Tasa intrínseca de crecimiento natural calculada mediante la ecuación de Lotka (en meses). r^{**} (en semanas).

λ : Tasa finita de multiplicación (en semanas).

En las cohortes A1 y A2, el tiempo promedio que separó una generación de la siguiente fueron siete meses. En A, la tasa neta de reproducción indica que cada hembra produjo entre 17 y 30 nuevas hembras según el método

empleado para obtener este parámetro, mientras que en A2, el valor osciló entre 44 y 74. La mayor tasa intrínseca de crecimiento natural semanal se registró en la cohorte A2 y por lo tanto, el valor de λ fue cercano a 1,2 veces por semana.

En la cohorte A5 el tiempo medio entre generaciones fue mayor a los 10 meses, al final del cual cada hembra produjo entre seis y nueve hembras nuevas. La tasa de incremento natural se aproximó a un valor de 0,2 mensual por lo que resultó dos veces y media menor que el correspondiente a la cohorte hipotética de la población A.

Tabla 5.2. Parámetros poblacionales de la cohorte A5 de la población A de *Triatoma infestans* diferenciados por tres formas de estimar m_x .

Parámetros	A5 GS	A5 Ce	A5 Os
TRB	335,597	189,319	193,975
Ro	8,733	5,863	5,970
T	10,917	10,525	10,557
r	0,199	0,168	0,169
r'	0,050	0,042	0,042
r*	0,205	0,173	0,174
r**	0,051	0,043	0,044
λ	1,052	1,044	1,045

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

TRB: Tasa de reproducción bruta. Ro: Tasa neta de reproducción. T: tiempo generacional (en meses).

r: Tasa intrínseca de crecimiento natural: $\ln Ro/T$ (en meses). r_1 (en semanas).

r^* : Tasa intrínseca de crecimiento natural calculada mediante la ecuación de Lotka (en meses). r^{**} (en semanas).

λ : Tasa finita de multiplicación (en semanas).

En la cohorte B3, cada hembra, después de un tiempo generacional de siete meses fue reemplazada por 19 a 42 hembras según el método considerado, y las hembras de B4 dieron lugar a 19 a 43 descendientes en el mismo lapso. Los valores de los diferentes parámetros de las dos cohortes son semejantes (Tabla 5.3).

Tabla 5.3. Parámetros poblacionales de dos cohortes de la población B de *Triatoma infestans* diferenciados por tres formas de estimar m_x .

Parámetros	B3 GS	B3 Ce	B3 Os	B4 GS	B4 Ce	B4 Os
TRB	277,839	131,836	172,752	270,329	128,843	167,853
Ro	42,479	19,590	26,142	42,597	19,119	26,157
T	6,852	6,947	6,862	6,760	6,846	6,768
r	0,547	0,428	0,476	0,555	0,431	0,482
r'	0,137	0,107	0,119	0,139	0,108	0,121
r^*	0,553	0,433	0,481	0,560	0,435	0,486
r^{**}	0,138	0,108	0,120	0,140	0,109	0,129
λ	1,148	1,114	1,123	1,150	1,115	1,129

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

TRB : Tasa de reproducción bruta. Ro : Tasa neta de reproducción. T : tiempo generacional (en meses).

r : Tasa intrínseca de crecimiento natural: $\ln Ro / T$ (en meses). r_1 (en semanas).

r^* : Tasa intrínseca de crecimiento natural calculada mediante la ecuación de Lotka (en meses). r^{**} (en semanas).

λ : Tasa finita de multiplicación (en semanas).

En el análisis estadístico de comparación de los tres métodos empleados para calcular la fecundidad no se observaron diferencias significativas (ANOVA $F_{2; 54} = 0,948$; $P = 0,39$). Sin embargo hubo diferencias significativas entre las fecundidades de las 4 cohortes (ANOVA $F_{3; 54} = 4,35$; $P = 0,008$). La fecundidad de las cohortes A1 y A2 fueron significativamente diferentes a B3

Con los resultados obtenidos en ambas poblaciones se elaboraron dos cohortes hipotéticas: Ax y Bx. En ambas cohortes hipotéticas el tiempo promedio que separó una generación de la siguiente fue siete meses. En Ax, la tasa neta de reproducción indica que cada hembra produjo entre 23 y 40 nuevas hembras según el método empleado para obtener este parámetro, mientras que en Bx, el valor osciló entre 19 y 43. Los valores de los diferentes parámetros fueron mayores para Ax (Tabla 5.4).

Tabla 5.4. Parámetros poblacionales de una cohorte hipotética de la población A y B de *Triatoma infestans*.

Parámetros	Ax GS	Ax Ce	Ax Os	Bx GS	Bx Ce	Bx Os
TRB	320,884	191,929	238,951	274,084	130,339	170,303
Ro	39,670	22,581	31,979	42,508	19,343	26,149
T	7,379	7,452	7,297	6,803	6,894	6,815
r	0,499	0,418	0,475	0,551	0,450	0,479
r ₁	0,125	0,105	0,119	0,138	0,107	0,120
r [*]	0,515	0,432	0,489	0,557	0,4339	0,484
r ^{**}	0,129	0,108	0,122	0,139	0,108	0,121
λ	1,138	1,114	1,130	1,149	1,114	1,129

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

TRB: Tasa de reproducción bruta. Ro: Tasa neta de reproducción. T: tiempo generacional (en meses).

r: Tasa intrínseca de crecimiento natural: In Ro/ T (en meses). r₁ (en semanas)

r^{*}: Tasa intrínseca de crecimiento natural calculada mediante la ecuación de Lotka (en meses). r^{**} (en semanas).

λ: Tasa finita de multiplicación (en semanas)

En las Figuras 5.5 a la 5.8 se han graficado para cada edad cronológica, el valor reproductivo de las cohortes. En A1, B3 y B4 el mayor valor de V_x y m_x' se registra en el primer mes de vida como adultos, en el segundo mes, este valor en relación al primer mes, se redujo en un 48%; 40% y 42% respectivamente. En A2 el pico de V_x y m_x' ocurre en el segundo mes. En Ax, el primero y segundo mes de ingreso al estado adultos tanto el V_x como m_x' son altos y los valores posteriormente, caen al 62% del valor original. La cohorte Bx repite el esquema de B3 y B4 (Figuras 5.9 y 5.10).

En las tablas 5.5 a 5.7 se consignan los V_x por estado de huevo, adultos y estadios ninfales. El valor más bajo de V_x , tanto en A1 como en A2, corresponde al estado de huevo, no superando en ningún caso el 1%.

El estado ninfal en A1 alcanza cerca del 40% del V_x , con el principal aporte de las ninfas de cuarto y quinto estadio. En A2 las ninfas no contribuyen sustancialmente con el V_x y son los adultos los que concentran el mayor valor.

Tabla 5.5. Valor reproductivo (V_x) de las cohortes de la población A de *T. infestans* como un porcentaje del valor total por clase de edad.

Edad	A1 GS V_x (%)	A1 Ce V_x (%)	A1 Os V_x (%)	A2 GS V_x (%)	A2 Ce V_x (%)	A2 Os V_x (%)
Huevo	1,02 (0,27)	0,98 (0,42)	1,00 (0,35)	1,34 (0,17)	1,29 (0,25)	1,33 (0,22)
	1,66 (0,45)	1,47 (0,63)	1,58 (0,55)	2,48 (0,32)	2,22 (0,43)	2,39 (0,39)
N1	6,97 (1,89)	5,62 (2,42)	6,40 (2,22)	6,31 (0,81)	5,24 (1,01)	5,96 (0,98)
	22,03 (5,96)	16,25 (7,00)	19,58 (6,80)	14,31 (1,83)	11,02 (2,13)	13,22 (2,17)
N2	38,88 (10,52)	26,22 (11,29)	33,45 (11,61)	28,24 (3,61)	20,19 (3,90)	25,51 (4,19)
	69,03 (18,67)	42,55 (18,33)	57,49 (19,96)	71,22 (9,11)	47,25 (9,12)	62,91 (10,33)
N3	230,16 (62,25)	139,08 (59,91)	168,6 (58,52)	658,07 (84,16)	430,73 (83,16)	497,74 (81,72)
	369,76 (100,00)	232,16 (100,00)	288,11 (100,00)	781,97 (100,00)	517,93 (100,00)	602,07 (100,00)
Total						

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

Un comportamiento similar a A2 se verifica en A5. El estado de huevo posee un valor ínfimo, las ninfas en conjunto no alcanzan el 7% y los adultos concentran el mayor valor de V_x .

Tabla 5.6. Valor reproductivo (V_x) de la cohorte A5 de *T. infestans* como un porcentaje del valor total por clase de edad.

Edad	A5 GS		A5 Ce		A5 Os	
	V_x	(%)	V_x	(%)	V_x	(%)
Huevo	0,53	(0,05)	0,49	(0,08)	0,50	(0,07)
N1	0,70	(0,07)	0,64	(0,10)	0,64	(0,10)
N2	1,48	(0,14)	1,30	(0,20)	1,31	(0,20)
N3	3,60	(0,34)	3,05	(0,47)	3,08	(0,46)
N4	15,56	(1,49)	12,77	(1,96)	12,91	(1,94)
N5	33,14	(3,16)	26,33	(4,05)	26,65	(4,00)
Adulto	992,09	(94,75)	605,55	(93,14)	620,83	(93,23)
Total	1047,12	(100,00)	650,13	(100,00)	665,92	(100,00)

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

En B3 y B4 los resultados se aproximan a los obtenidos con A1, con un V_x ninfal que varía entre un 33% y un 39% del total.

Tabla 5.7. Valor reproductivo (V_x) de las cohortes de la población B de *T. infestans* como un porcentaje del valor total por clase de edad.

Edad	B3 GS V_x (%)	B3 Ce V_x (%)	B3 Os V_x (%)	B4 GS V_x (%)	B4 Ce V_x (%)	B4 Os V_x (%)
Huevo	1,32 (0,25)	1,24 (0,45)	1,27 (0,37)	1,32 (0,29)	1,24 (0,53)	1,28 (0,43)
Ninfa 1	2,44 (0,47)	2,04 (0,75)	2,19 (0,64)	2,42 (0,54)	2,00 (0,85)	2,16 (0,73)
Ninfa 2	7,36 (1,42)	5,44 (1,99)	6,13 (1,79)	8,46 (1,88)	6,19 (2,64)	7,04 (2,39)
Ninfa 3	17,92 (3,45)	11,74 (4,30)	13,89 (4,06)	17,86 (3,96)	11,52 (4,92)	13,80 (4,68)
Ninfa 4	51,98 (10,00)	30,17 (11,05)	37,44 (10,93)	40,89 (9,08)	23,28 (9,94)	29,36 (9,95)
Ninfa 5	111,00 (21,36)	57,09 (20,92)	74,33 (21,71)	74,46 (16,53)	37,40 (15,96)	49,65 (16,82)
Adulto	327,74 (63,06)	165,22 (60,53)	207,13 (60,50)	305,06 (67,72)	152,66 (65,16)	191,83 (65,00)
Total	519,76 (100,00)	272,93 (100,00)	342,38 (100,00)	450,46 (100,00)	234,30 (100,00)	295,12 (100,00)

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

Si se considera el V_x por clase de edad se verifica en todas las cohortes que este valor crece desde el estado de huevo, con valores mínimos entre 0,2% a 0,5%, hasta más del 60% en el estado adulto (Tabla 5.8).

Tabla 5.8. Valor reproductivo (V_x) de las cohortes hipotéticas de la población A y B de *T. infestans* como un porcentaje del valor total por clase de edad.

Edad	Ax GS V_x (%)	Ax Ce V_x (%)	Ax Os V_x (%)	Bx GS V_x (%)	Bx Ce V_x (%)	Bx Os V_x (%)
Huevo	1,18 (0,20)	1,14 (0,30)	1,16 (0,26)	1,32 (0,27)	1,24 (0,49)	1,27 (0,40)
Ninfa 1	2,07 (0,36)	1,84 (0,49)	1,99 (0,44)	2,43 (0,50)	2,02 (0,80)	2,18 (0,68)
Ninfa 2	6,64 (1,15)	5,43 (1,45)	6,18 (1,38)	7,91 (1,63)	5,81 (2,29)	6,59 (2,07)
Ninfa 3	18,17 (3,16)	13,63 (3,64)	16,40 (3,66)	17,89 (3,69)	11,63 (4,59)	13,84 (4,34)
Ninfa 4	33,56 (5,83)	23,20 (6,19)	29,48 (6,57)	46,43 (9,57)	26,72 (10,54)	33,40 (10,48)
Ninfa 5	70,12 (12,18)	44,90 (11,97)	60,20 (13,42)	92,73 (19,12)	47,25 (18,63)	61,99 (19,45)
Adulto	444,12 (77,12)	284,90 (75,96)	333,17 (74,27)	316,4 (65,22)	158,94 (62,67)	199,48 (62,58)
Total	575,86 (100,00)	375,05 (100,00)	448,59 (100,00)	485,11 (100,00)	253,61 (100,00)	318,75 (100,00)

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

En el supuesto que las tasas de natalidad y mortalidad se mantuvieran sin cambios importantes, las cohortes darían origen a una población con una estructura de edad estable. La proporción en que cada edad estaría representada se especifica en las Tabla 5.9.

Tabla 5.9. Distribución estable de edades de las cohortes A1 y A2 de la población A *Triatoma infestans*.

Edad	A1 GS %	A1 Ce %	A1 Os %	A2 GS %	A2 Ce %	A2 Os %
Huevo	61,62	58,13	60,38	61,33	58,07	60,39
Ninfa 1	26,16	27,00	26,49	25,94	26,82	26,22
Ninfa 2	6,82	7,70	7,13	8,36	9,44	8,68
Ninfa 3	2,74	3,38	2,96	2,70	3,33	2,88
Ninfa 4	1,55	2,09	1,73	1,08	1,45	1,18
Ninfa 5	0,87	1,29	1,00	0,47	0,69	0,53
Adulto	0,25	0,41	0,30	0,12	0,19	0,13

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

Tanto en A1 como en A2, más del 80% de la población estaría conformada por huevos y ninfas de primer estadio y escasas ninfas mayores y adultos. En A5 se calculó una distribución de 49,1% de huevos, 50,8% de ninfas y 0,2% adultos según el método GS; 47,8 y 47,8% huevos, 52,0% y 52,0% ninfas estimado con Ce y Os respectivamente y 0,2% adultos con ambos métodos. La cohorte A5, por lo tanto daría origen a una población estable con cerca del 80% de huevos y ninfas de primer estadio (los valores calculados de N1 fueron: 30,3% con GS y 30,5% con Ce y Os).

En las Tabla 5.10 se consignan la proporción de edades verificada durante los 28 censos en la población A y en la Tabla 5.11, se especifica por estado de desarrollo el porcentaje de edades comprobado en septiembre y octubre de 1997 y el estimado por los tres métodos, ya que se encontró en estos meses una aproximación a la distribución estable.

Tabla 5.10. Proporción de edades de la población viva de *Triatoma infestans* A.

Meses	H	N1	N2	N3	N4	N5	A
Ago./95	37,91	26,80	15,69	5,23	3,92	6,54	3,92
Sep.	35,47	20,35	18,02	15,12	3,49	5,23	2,33
Oct.	46,15	15,38	11,28	13,33	7,69	4,10	2,05
Nov.	38,03	16,90	23,59	6,34	8,10	6,34	0,70
Dic.	28,91	20,35	19,17	11,50	11,50	6,19	2,36
Ene./96	54,32	17,85	6,50	6,79	6,21	6,60	1,75
Feb.	48,23	21,50	10,52	7,81	6,67	2,76	2,50
Mar.	54,87	15,35	14,73	5,03	3,51	4,25	2,26
Abr.	49,15	19,95	9,72	9,75	4,14	5,15	2,14
May.	31,75	8,91	31,48	5,57	9,21	9,94	3,14
Jun.	40,77	3,21	24,79	6,91	10,20	9,17	4,96
Jul.	38,39	12,72	16,79	8,02	9,76	9,57	4,74
Ago.	47,49	13,80	8,03	6,86	8,19	10,06	5,58
Sep.	71,40	3,34	2,85	5,49	5,44	8,09	3,39
Oct.	70,25	18,52	0,81	1,54	2,00	4,10	2,78
Nov.	55,66	20,28	14,40	5,10	0,81	1,77	1,97
Dic.	37,86	25,99	17,26	9,63	6,22	1,07	1,97
Ene./97	17,74	23,71	16,74	17,07	14,39	9,13	1,22
Feb.	3,66	3,93	10,80	18,89	30,58	30,19	1,94
Mar.	8,18	2,55	3,02	12,94	28,91	34,14	10,26
Abr.	10,47	4,39	1,21	7,85	24,67	39,35	12,06
May.	54,56	5,16	0,79	1,44	7,39	21,58	9,08
Jun.	60,51	12,39	0,40	0,81	3,48	15,29	7,11
Jul.	63,13	12,23	1,52	0,47	2,83	13,32	6,49
Ago.	71,49	11,38	6,26	0,67	0,95	6,28	2,96
Sep.	54,27	25,16	11,41	3,58	0,74	1,48	3,36
Oct.	56,39	17,11	12,30	7,94	3,04	0,76	2,46
Nov.	35,18	20,95	17,81	11,99	9,66	2,14	2,26
Dic.	14,70	34,56	15,85	14,60	14,58	4,02	1,69

H: huevos, N1: ninfas de primer estadio, N2: ninfas de segundo, N3: ninfas de tercero, N4: ninfas de cuarto, N5: ninfas de quinto estadio, A: adultos. Agosto de 1995 es el mes de inicio de la experiencia.

Tabla 5.11. Proporción de edades de las cohortes A1 y A2 de la población A de *Triatoma infestans* discriminada según estado y el método empleado (en %).

Censo/método	Huevo	Ninfas	Adultos
Sep./97	57,39	40,72	1,89
GS A1	61,62	38,14	0,25
Ce A1	58,13	41,46	0,41
Os A1	60,38	39,31	0,30
Oct./97	57,00	41,61	1,39
GS A2	61,33	38,55	0,12
Ce A2	58,07	41,74	0,19
Os A2	60,39	39,48	0,13

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

De la observación de los datos se puede apreciar que los resultados obtenidos con Ce para A1 son similares al censo de septiembre, mientras que los de A2 lo son al censo de octubre. Pero en ambos casos la proporción de adultos es inferior a la real.

No se encontró similitud con los resultados de A5 en ningún censo.

La distribución estable de edades, calculada para las cohortes de la población B, se especifican en la Tabla 5.12.

Tabla 5.12. Distribución estable de edades de las cohortes B3 y B4 de la población B de *Triatoma infestans*.

Edad	B3 GS %	B3 Ce %	B3 Os %	B4 GS %	B4 Ce %	B4 Os %
Huevo	59,39	54,64	56,58	60,38	55,31	57,46
Ninfa 1	26,10	27,09	26,74	25,25	26,21	25,87
Ninfa 2	9,24	10,83	10,19	8,33	9,80	9,18
Ninfa 3	3,41	4,50	4,04	3,68	4,91	4,37
Ninfa 4	1,24	1,85	1,58	1,60	2,37	2,00
Ninfa 5	0,51	0,86	0,70	0,63	1,09	0,87
Adulto	0,12	0,23	0,18	0,16	0,32	0,24

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

En B3 y B4 se verificó un comportamiento similar al registrado en la población A (Tabla 5.13). En el mes de enero de 1996 la proporción de huevos y ninfas fue cercana a la calculada para la cohorte B3 y B4 por Ce, pero los imagos son mucho más numerosos que los estimados.

Tabla 5.13. Proporción de edades de las cohortes B3 y B4 de la población B de *Triatoma infestans* discriminada según estado y el método empleado (en %).

Censo/método	Huevo	Ninfas	Adultos
Ene./96	53,79	43,03	3,18
GS B3	59,39	40,49	0,12
Ce B3	54,64	45,12	0,24
Os B3	56,58	43,24	0,18
Ene./96	53,79	43,03	3,18
GS B4	60,38	39,46	0,16
Ce B4	55,31	44,37	0,32
Os B4	57,46	42,30	0,24

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

En la Tabla 5.14 se consignaron los porcentajes de edades de los 16 censos de la población B.

Tabla 5.14. Proporción de edades de la población viva de *Triatoma infestans* B

Meses	H	N1	N2	N3	N4	N5	A
Ago./95	38,16	26,97	15,79	5,26	3,62	6,25	3,95
Sep.	27,57	20,58	24,69	12,76	4,53	6,58	3,29
Oct.	27,27	9,09	27,27	20,35	6,93	5,63	3,46
Nov.	34,27	12,90	8,47	17,74	17,74	5,24	3,63
Dic.	48,78	17,07	3,66	3,35	12,20	11,89	3,05
Ene./96	53,79	24,39	9,09	0,45	3,79	5,30	3,18
Feb.	41,36	17,82	17,69	13,25	6,79	1,74	1,35
Mar.	38,19	17,46	13,54	11,45	10,56	6,95	1,86
Abr.	18,10	23,55	10,67	14,07	15,09	12,72	5,81
May.	41,97	7,32	11,01	7,12	10,05	14,56	6,97
Jun.	15,36	32,18	10,60	6,65	11,44	14,72	9,05
Jul.	9,99	28,56	10,32	8,63	13,98	17,04	11,47
Ago.	33,86	16,93	6,41	7,32	10,98	14,69	9,81
Sep.	82,13	2,37	2,47	1,98	2,25	5,69	3,10
Oct.	64,14	25,54	1,35	2,31	1,32	2,49	2,85
Nov.	46,05	32,93	11,83	2,60	1,20	1,94	3,46
Dic.	28,85	40,68	12,61	8,74	2,16	3,10	2,86

H: huevos, N1: ninfas de primer estadio, N2: ninfas de segundo, N3: ninfas de tercero, N4: ninfas de cuarto, N5: ninfas de quinto estadio, A: adultos. Agosto de 1995 es el mes de inicio de la experiencia.

En las poblaciones hipotéticas Ax y Bx los huevos y ninfas de primer estadio conforman más del 80% de la población. Las otras edades, en especial las N4, N5 y adultos no llegan al 4% de representación.

Cohorte de *Triatoma infestans* en condiciones de laboratorio (Tilab)

Respecto a la cohorte de laboratorio de *T. infestans* (Tilab) se obtuvieron los resultados que se incluyen en la Tabla 5.15. La variación de la fecundidad y del valor reproductivo a lo largo del tiempo se graficaron en las figuras 5.9 y 5.10.

La edad de la primera reproducción como imago fue 3,7 semanas, durante 14,9 meses las hembras colocaron en total 4.765 huevos de los cuales el 83,2% fue fértil. La fecundidad media fue igual a 183,4 huevos por hembra, lo que representa 6,1 huevos diarios por hembra o 26,12 huevos/hembra/mes.

De la observación de la curva de m_x' semanal (Fig. 9), se puede apreciar que se presentaron seis ciclos de ovipositora, con picos en las semanas 21; 30; 35; 39; 47 y 49, de los cuales el de la edad 39 fue el más importante y es en esta edad que se alcanza el valor más alto de V_x . Los datos considerados en forma mensual muestran, si bien no tan marcados, tres ciclos de m_x' con su respectivo correlato de V_x (Fig. 5.10).

Tabla 5.15. Parámetros poblacionales y valor reproductivo (V_x) de una cohorte de *Triatoma infestans* desarrollada en laboratorio.

Parámetros	Semanal	Mensual	Edad	V_x	%	V_x^*	%
TRB	329,844	354,901	Huevo	7,82	0,77	0,87	0,13
Ro	67,838	58,555	N1	9,67	0,96	1,45	0,22
T	27,689	10,220	N2	12,33	1,22	2,48	0,37
r	0,152	0,398	N3	15,91	1,57	4,31	0,64
r^*	0,195	0,490	N4	19,95	1,97	7,26	1,09
λ	1,215	1,632	N5	27,16	2,68	13,28	1,99
∞	18,286	4,267	Adulto	919,03	90,82	638,48	95,56
ω	82,286	19,203	Total	1011,87	100,00	668,13	100,00

TRB: Tasa de reproducción bruta. Ro: Tasa neta de reproducción. T: tiempo generacional.

r: Tasa intrínseca de crecimiento natural: $\ln Ro/T$

r^* : Tasa intrínseca de crecimiento natural calculada mediante la ecuación de Lotka.

λ : Tasa finita de multiplicación (en semanas)

∞ : Edad de la primera reproducción (desde el inicio de la cohorte).

ω : Edad de la última reproducción (desde el inicio de la cohorte).

V_x : Calculado con r^* semanal. V_x^* : Calculado con r^* mensual.

Considerado el valor reproductivo por estado y estadio se verifica que fue aumentando desde el estado de huevo hasta alcanzar más del 95% del total en el estado adulto. Las ninfas de quinto estadio son las que tiene mayor V_x que los estadios restantes.

Cada hembra de la cohorte Tilab fue reemplazada por 59 hembras al cabo de un tiempo generacional de 10 meses, con una tasa de incremento natural cercana a 0,2 por semana y una tasa de multiplicación (λ) semanal de la población igual a 1,2 veces.

Si las tasas de natalidad y mortalidad fueran constantes, Tilab alcanzaría la siguiente proporción de edades: 44,6% huevos, 25,6% N1, 15,0% N2, 8,5% N3, 3,9% N4, 1,8% N5 y 0,6% adultos. Los valores calculados de huevos, estado ninfal (54,8%) y adultos son muy próximos a los verificados en el censo de noviembre de 1995 correspondiente a la población A, mes en que se encontró un 44,6% de huevos, 55,0% de ninfas y 0,4% de imagos. También en el censo de diciembre de 1996 se verificó una distribución de edades semejante: 45,6% de huevos, 53,4% de ninfas y 1,1% de adultos.

No se encontró semejanzas entre Tilab y la distribución de edades de la población B.

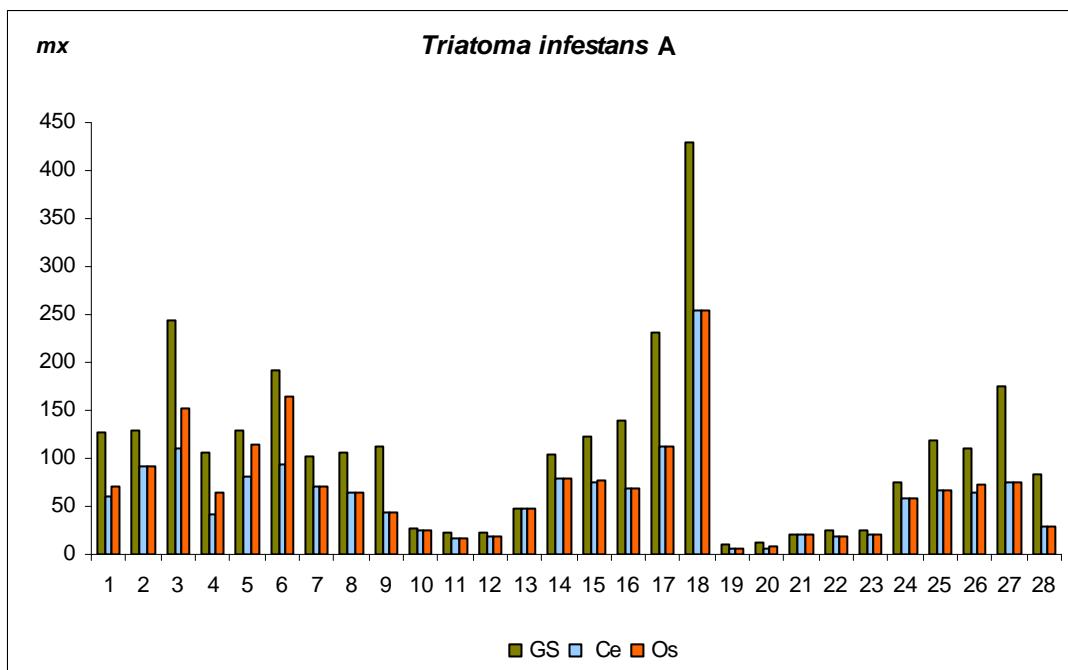


Fig. 5.1. Fecundidad de *Triatoma infestans* A obtenida por diferentes métodos. GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

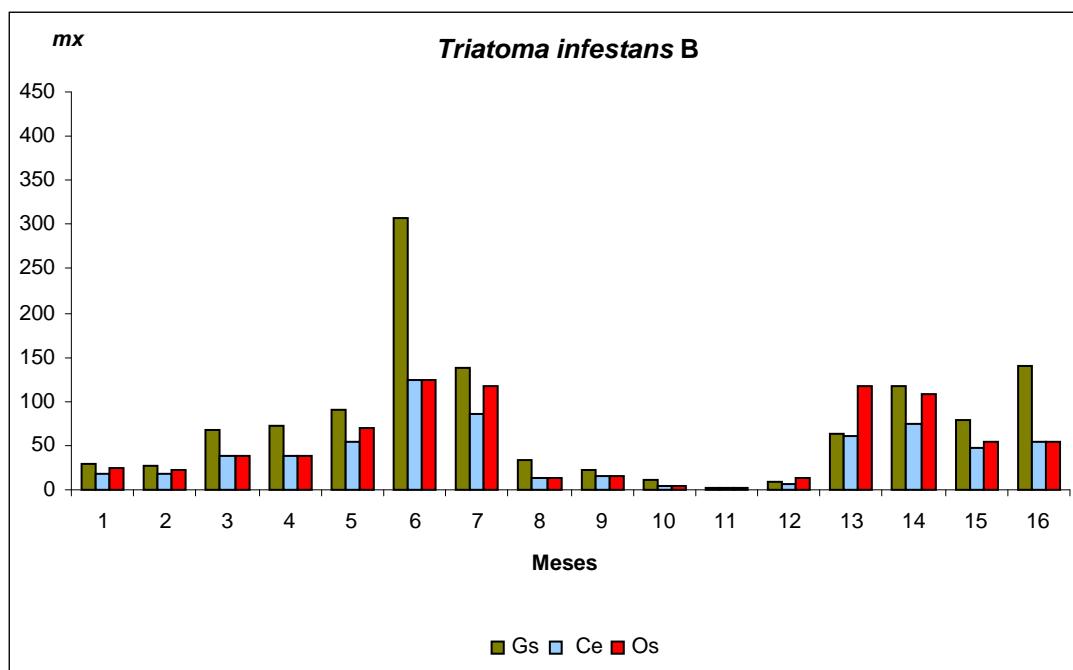


Fig. 5.2. Fecundidad de *Triatoma infestans* B obtenida por diferentes métodos. GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

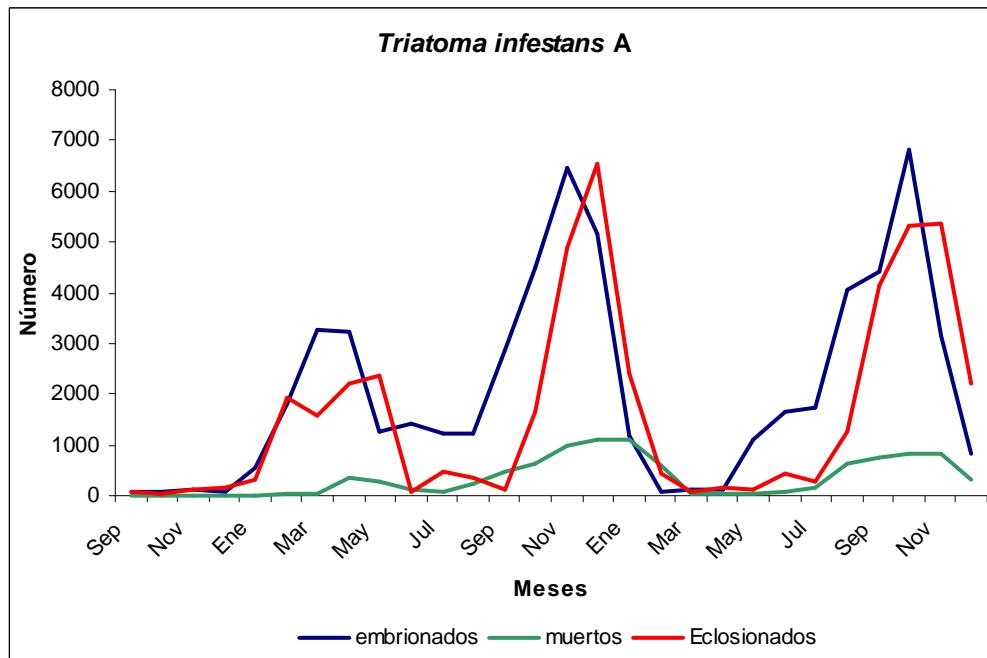


Fig. 5.3. *Triatoma infestans*: huevos embrionados, muertos y eclosionados de la población A.

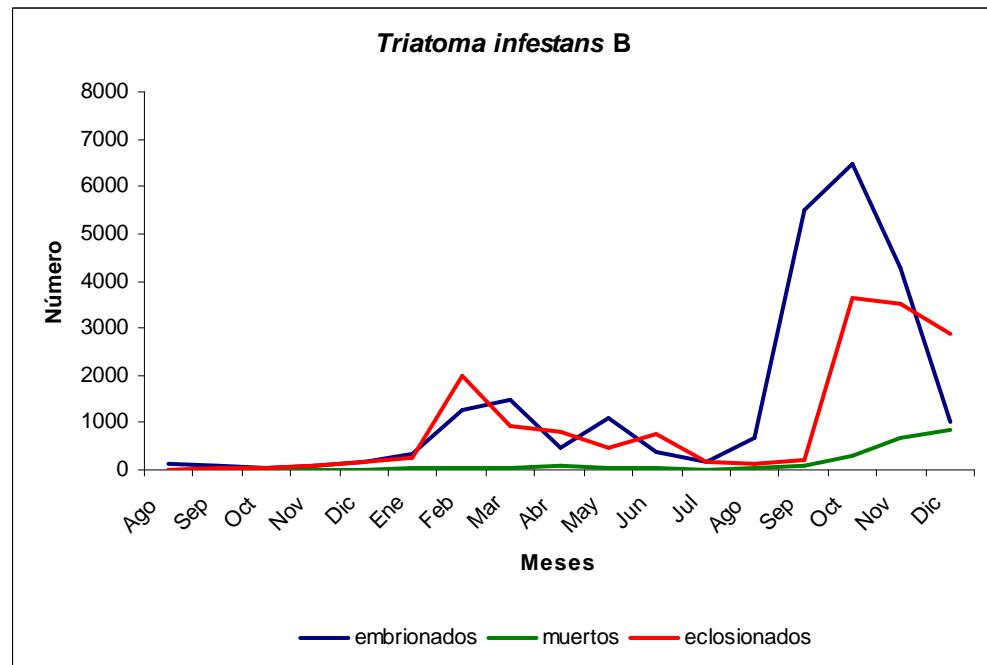


Fig. 5.4. *Triatoma infestans*: huevos embrionados, muertos y eclosionados de la población B.

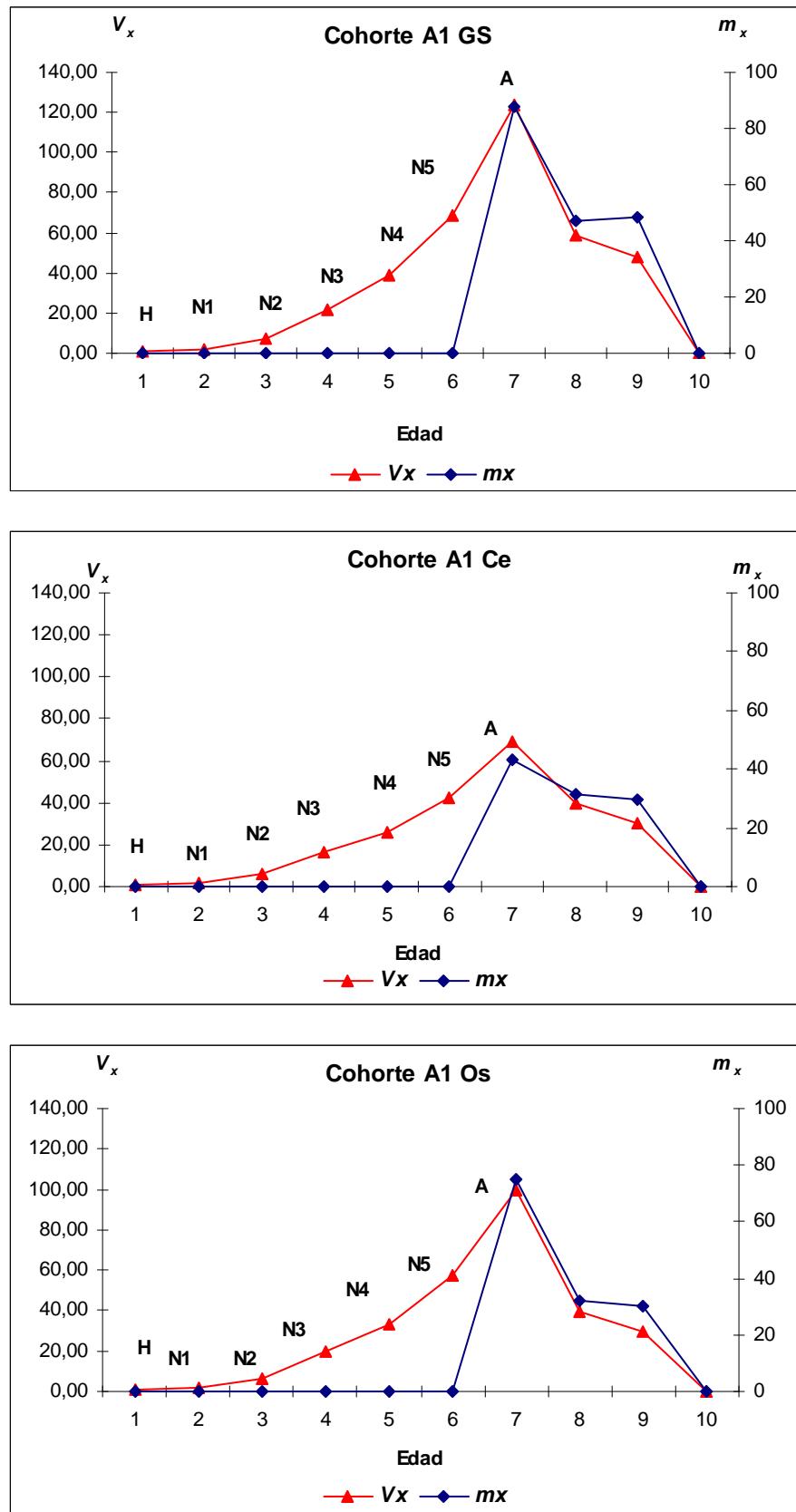


Fig. 5.5. *Triatoma infestans*: valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) de la cohorte A1, obtenidos por tres métodos (GS, Ce y Os).

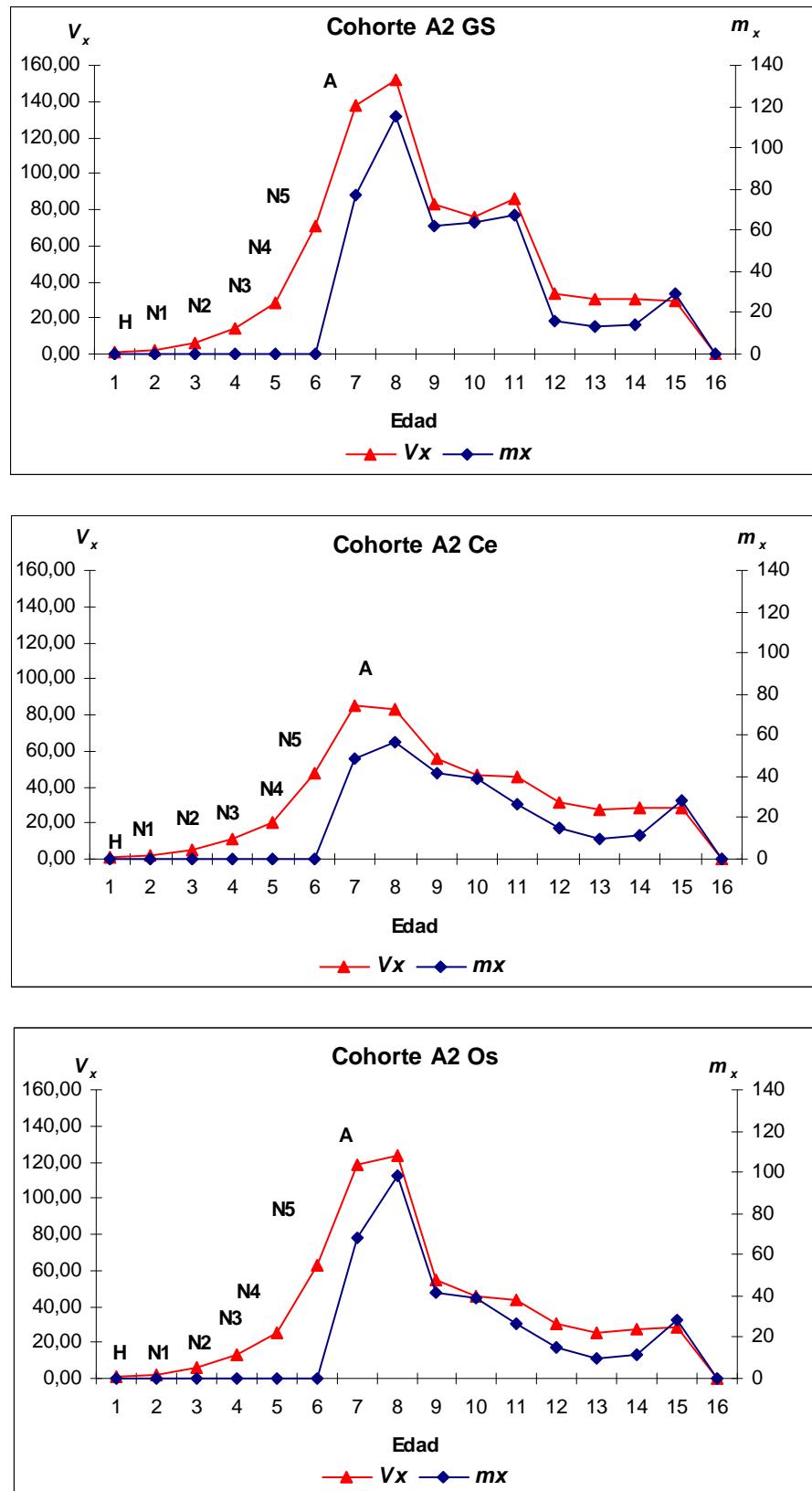


Fig. 5.6. *Triatoma infestans*: valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) de la cohorte A2, obtenidos por tres métodos (GS, Ce y Os).

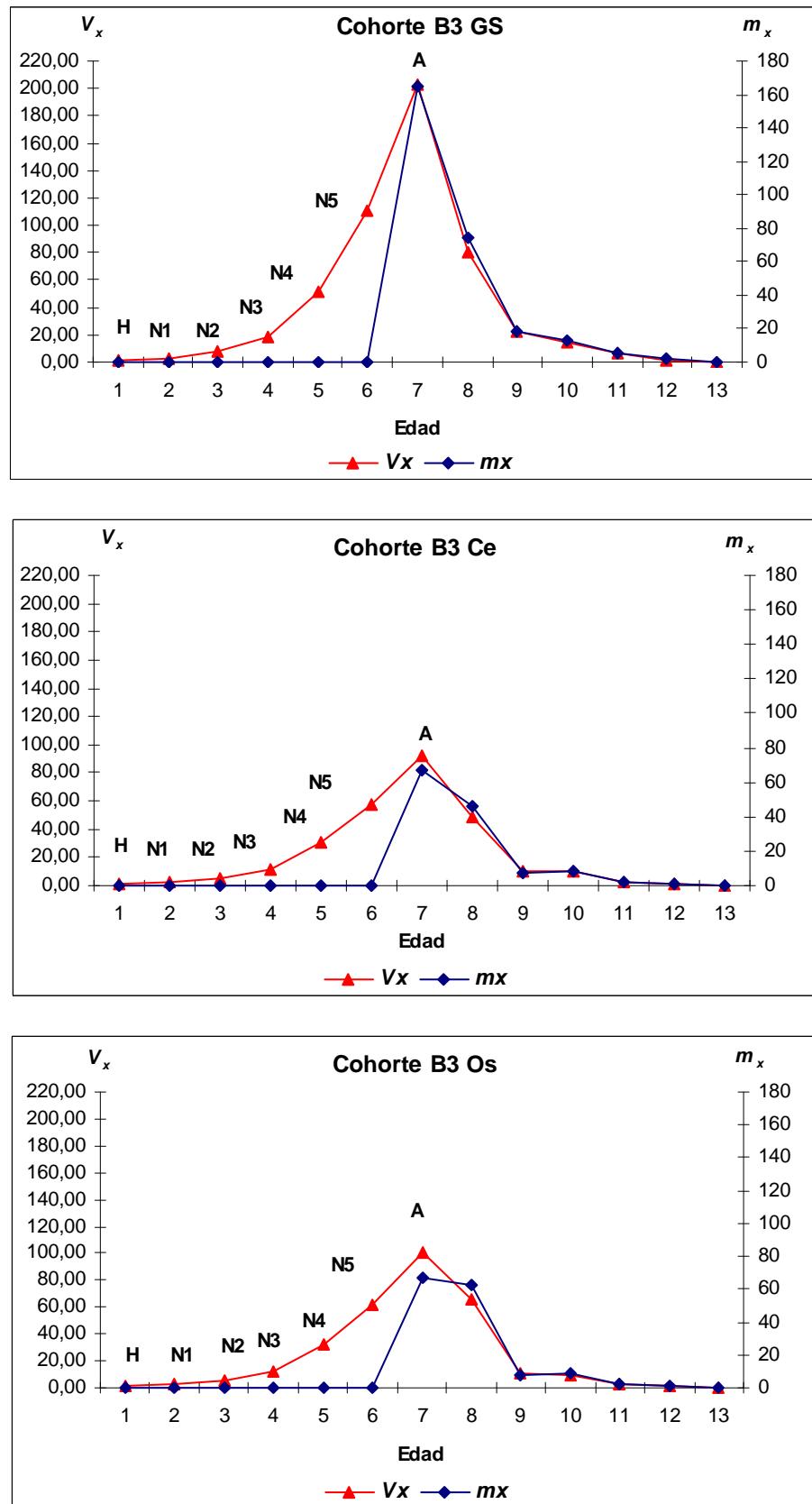


Fig. 5.7. *Triatoma infestans*: valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) de la cohorte B3, obtenidos por tres métodos (GS, Ce y Os).

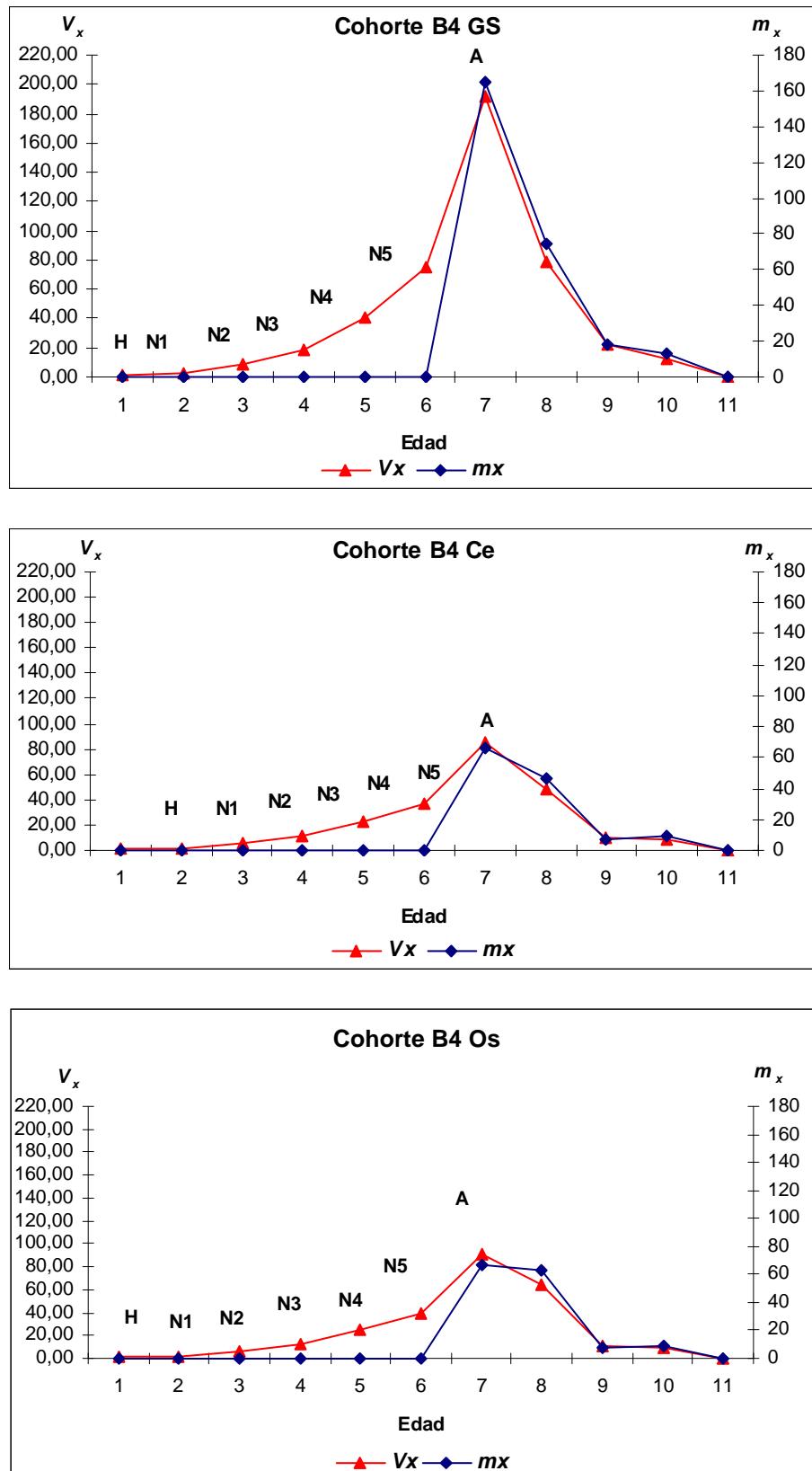


Fig. 5.8. *Triatoma infestans*: valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) de la cohorte B4, obtenidos por tres métodos (GS, Ce y Os).

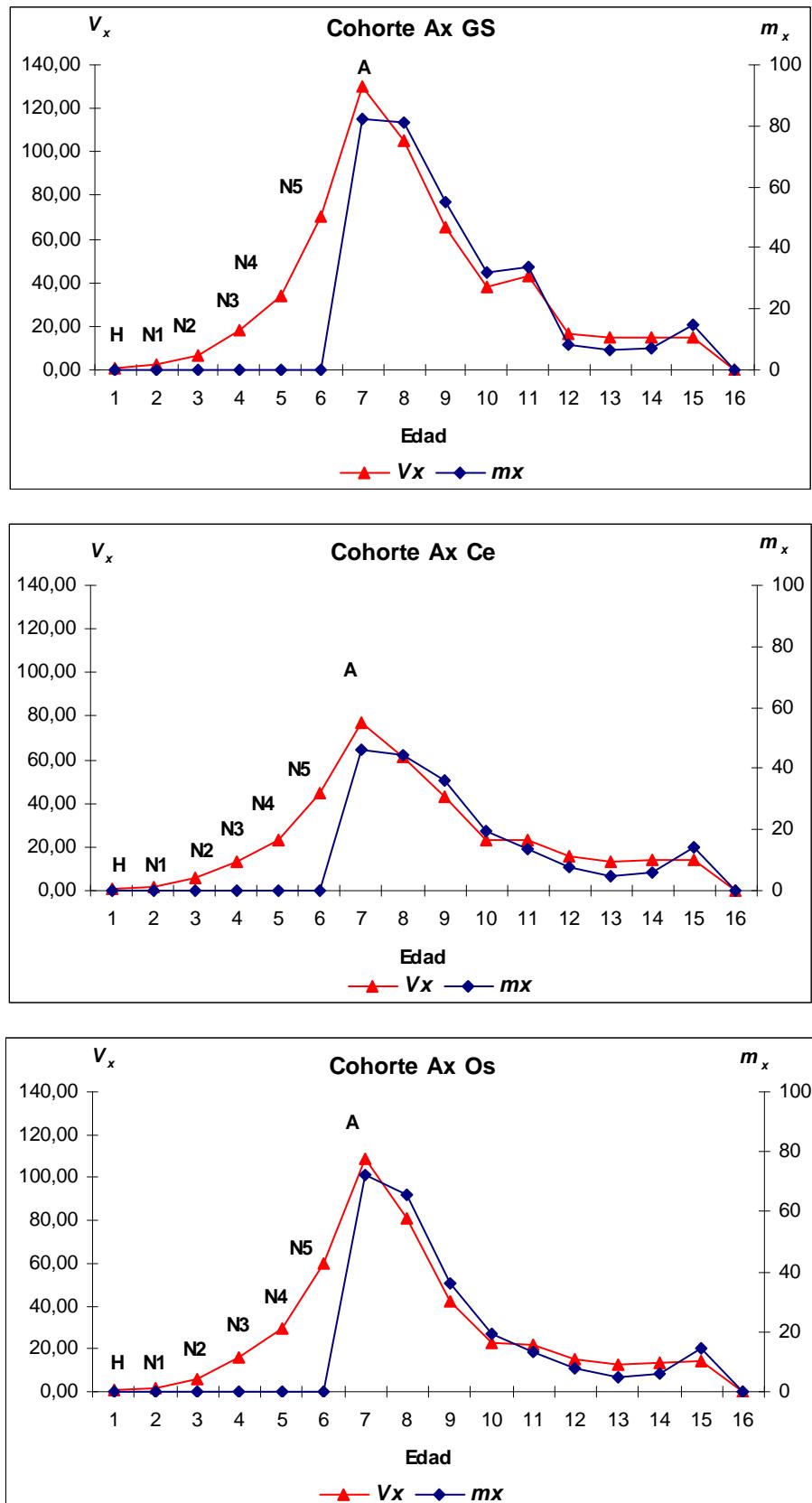


Fig. 5.9. *Triatoma infestans*: valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) de la cohorte hipotética (Ax), obtenidos por tres métodos (GS, Ce y Os).

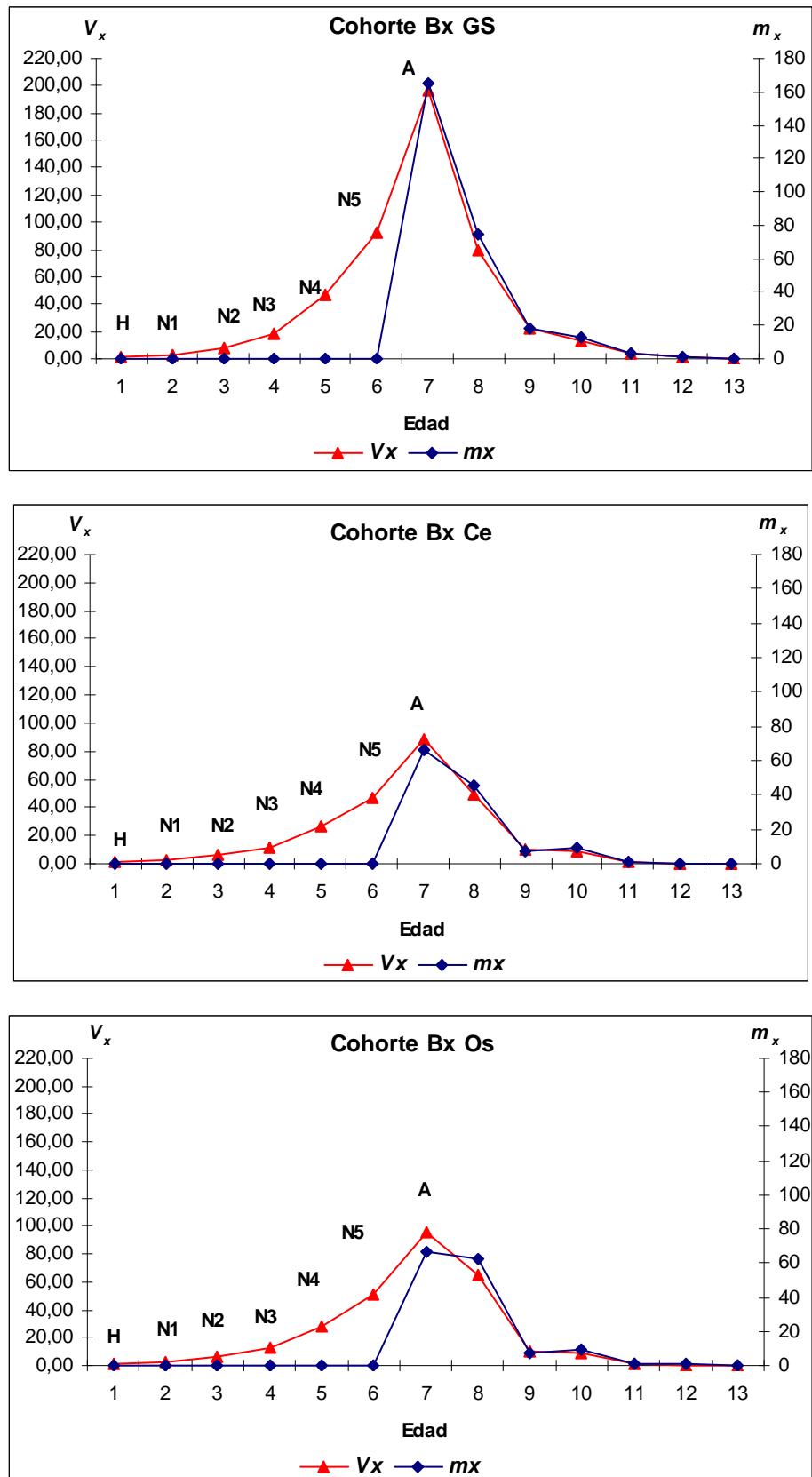


Fig. 5.10. *Triatoma infestans*: valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) de la cohorte hipotética (Bx), obtenidos por tres métodos (GS, Ce y Os).

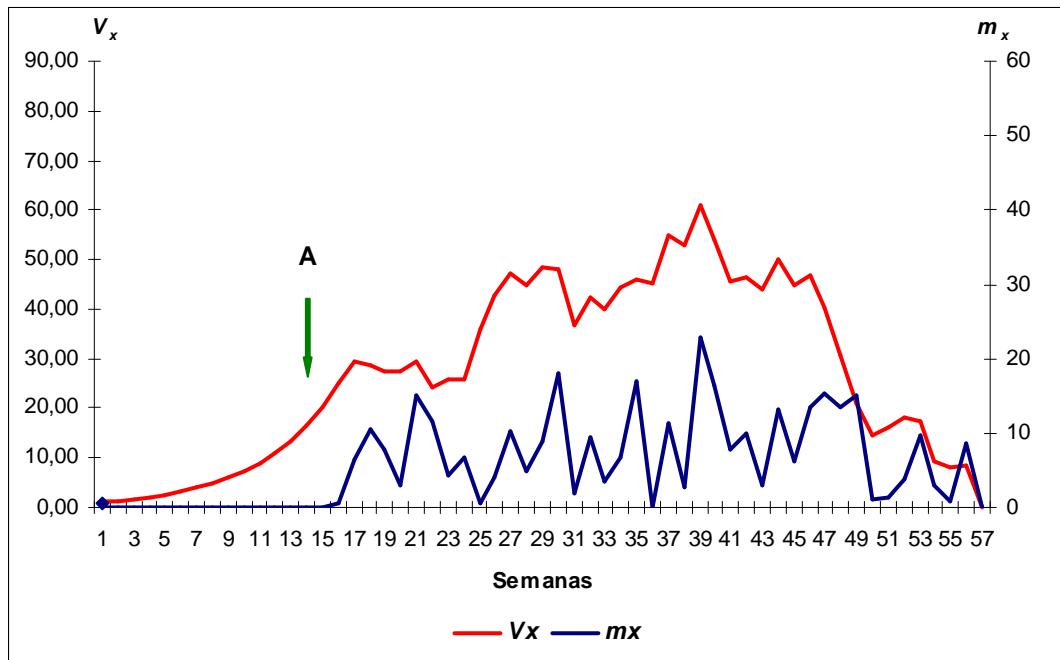


Fig. 5.11. Valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) semanal de las hembras de la cohorte de laboratorio (Tilab) de *T. infestans* (A: adultos).

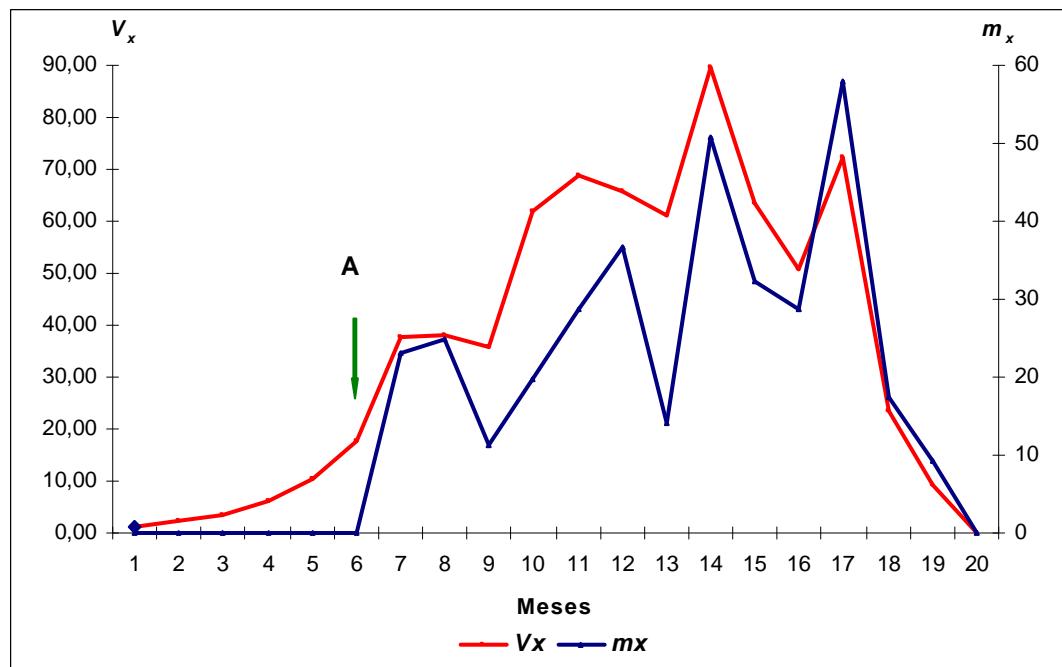


Fig. 5.12. Valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) mensual de las hembras de la cohorte de laboratorio (Tilab) de *T. infestans* (A: adultos).

5. b. *Triatoma sordida*

La variación de la fecundidad y el número de huevos eclosionados a lo largo del tiempo en las poblaciones C y D se graficaron en las figuras 5.13, 5.14, 5.15 y 5.16. En C, la mayor diferencia entre los valores obtenidos por los tres métodos se dio en diciembre, único mes en que el número de nacimientos superó al número de huevos embrionados. En D las diferencias se observaron principalmente en los meses cálidos y también en el otoño, durante el segundo año de colonización del modelo.

El número total de huevos calculados para C según Gs es un 41,9% mayor que el obtenido con Ce y un 39,4% con Os; a su vez en la población D estas diferencias son del 43,9% y 35,5% con Ce y Os respectivamente.

Los parámetros poblacionales de esta especie se especifican en las Tablas 5.16 y 5.17.

Tabla 5.16. Parámetros poblacionales de dos cohortes de la población D de *Triatoma sordida* diferenciados por tres formas de estimar m_x .

Parámetros	D1GS	D1 Ce	D1 Os	D3GS	D3 Ce	D3 Os
TRB	357,583	192,583	219,167	424,819	259,849	285,391
Ro	15,328	8,881	10,047	11,113	7,193	7,853
T	7,287	7,071	7,061	10,041	9,834	9,959
r	0,375	0,309	0,327	0,240	0,201	0,207
r'	0,094	0,077	0,082	0,060	0,050	0,052
r*	0,381	0,313	0,331	0,258	0,212	0,219
r**	0,095	0,078	0,083	0,065	0,053	0,055
λ	1,100	1,081	1,087	1,067	1,054	1,057

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

TRB: Tasa de reproducción bruta. Ro: Tasa neta de reproducción. T: tiempo generacional (en meses).

r: Tasa intrínseca de crecimiento natural: $\ln Ro/T$ (en meses). r, (en semanas).

r* Tasa intrínseca de crecimiento natural calculada mediante la ecuación de Lotka (en meses).

r** (en semanas). λ: Tasa finita de multiplicación (en semanas).

Después de una generación, alcanzada a los 7 meses en D1 y 10 meses en D3, cada hembra de *T. sordida* fue reemplazada por 9 a 15 hembras en la cohorte D1 y por 7 a 11 en D3, según el método considerado. Semanalmente estas cohortes se incrementaron a una tasa cercana a 0,1 lo que significa que la población se multiplicó en ese tiempo 1,1 veces.

Tabla 5.17. Parámetros poblacionales de una cohorte hipotética (Dx) de la población D de *Triatoma sordida* diferenciados por tres formas de estimar m_x .

Parámetros	Dx GE	Dx Ce	Dx Os
TRB	391,201	226,216	252,279
Ro	11,070	6,558	7,301
T	8,724	8,629	8,660
r	0,276	0,218	0,230
r'	0,069	0,055	0,057
r^*	0,295	0,231	0,243
r^{**}	0,074	0,058	0,061
λ	1,077	1,060	1,063

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

TRB: Tasa de reproducción bruta. Ro: Tasa neta de reproducción. T: tiempo generacional (en meses).

r : Tasa intrínseca de crecimiento natural: $\ln Ro / T$ (en meses). r (en semanas).

r^* : Tasa intrínseca de crecimiento natural calculada mediante la ecuación de Lotka (en meses).

r^{**} (en semanas). λ : Tasa finita de multiplicación (en semanas).

Cada hembra en la cohorte hipotética después de nueve meses fue reemplazada por 7 a 11 descendientes según el método considerado. El incremento semanal fue inferior a 0,1 por lo que se puede considerar que la población creció muy poco.

La fecundidad de *T. sordida*, fue diferente tanto con los métodos utilizados (ANOVA $F_{2, 27} = 5,38$; $P = 0,01$) como entre las cohortes (ANOVA $F_{1, 27} = 27,51$; $P < 0,001$). La fecundidad calculada mediante el método GS fue significativamente mayor a las fecundidades calculadas por los métodos Ce y Os, mientras que entre estos dos últimos métodos no hubo diferencias.

En la Tabla 5.18 se detalla el valor reproductivo por edad y como un porcentaje del valor total de cada cohorte.

El valor reproductivo de los estadios preadultos fue aumentando con la edad. En D1 el estado ninfal tuvo un V_x menor al 30% del total y fueron las N4 y N5 las que más aportaron a este valor. En la cohorte D3 se observó un patrón similar, con un V_x ninfal menor al 25%.

En ambas cohortes el menor valor reproductivo se registró en el primer estadio y el mayor en las hembras adultas en su primer mes como imagos. Este valor disminuyó rápidamente en D1, mientras que en D3 el V_x descendió en forma gradual con una elevación en el penúltimo mes de vida. (Figuras 5.17 y 5.18)

Tabla 5.18. Valor reproductivo (V_x) de las cohortes de la población D de *T. sordida* como un porcentaje del valor total por clase de edad.

Edad	D1GS V_x (%)	D1 Ce V_x (%)	D1 Os V_x (%)	D3GS V_x (%)	D3 Ce V_x (%)	D3 Os V_x (%)
Huevo	0,67 (0,09)	0,61 (0,15)	0,62 (0,13)	1,11 (0,08)	1,08 (0,12)	1,28 (0,12)
Ninfa 1	1,05 (0,14)	0,90 (0,22)	0,93 (0,20)	4,42 (0,33)	4,12 (0,45)	4,83 (0,46)
Ninfa 2	3,65 (0,48)	2,90 (0,70)	3,05 (0,66)	19,71 (1,48)	17,56 (1,90)	20,33 (1,95)
Ninfa 3	17,81 (2,36)	13,22 (3,19)	14,15 (3,07)	43,54 (3,27)	37,04 (4,02)	42,35 (4,06)
Ninfa 4	63,88 (8,47)	44,25 (10,70)	48,23 (10,45)	83,01 (6,24)	67,44 (7,32)	76,17 (7,30)
Ninfa 5	91,65 (12,16)	59,26 (14,32)	65,76 (14,25)	124,24 (9,34)	96,39 (10,46)	107,53 (10,30)
Adulto	575,18 (76,30)	292,60 (70,72)	328,80 (71,24)	1054,80 (79,26)	698,24 (75,74)	791,54 (75,82)
Total	753,88 (100,00)	413,75 (100,00)	461,55 (100,00)	1330,83 (100,00)	921,87 (100,00)	1044,04 (100,00)

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

En la cohorte hipotética las ninfas menores (N1 a N3) tuvieron un V_x muy bajo, entre un 4% a 6% según el método considerado, mientras que las N4 y N5 aportan un 75% del valor de V_x del estado ninfal (Tabla 5.19).

El V_x aumenta con la edad, desde un valor ínfimo en el estado de huevo hasta alcanzar el máximo en el primer mes de vida como adulto. Este valor se reduce al 81% en el segundo mes y a un 65% del V_x inicial de los imagos. Hasta el tercer mes, el valor de m_x fue alto y en el cuarto mes se reduce al 25% en relación a la edad anterior (Figura 5.19).

Si las condiciones fueran estables, la cohorte D1 alcanzaría una proporción estable de edades compuesta por un alto porcentaje de huevos, 41 a 43% de ninfas y escasos adultos. En D3 la proporción del estado de huevo es aun mayor y habría entre 27 y 29% de ejemplares del estado ninfal (Tabla 5.20).

Tabla 5.19. Valor reproductivo (V_x) de una cohorte hipotética (Dx) de la población D de *T. sordida* como un porcentaje del valor total por clase de edad.

Edad	Dx GS		Dx Ce		Dx Os	
	V_x	%	V_x	%	V_x	%
Huevo	0,89	0,09	0,85	0,13	0,95	0,13
Ninfa 1	2,74	0,26	2,51	0,38	2,88	0,38
Ninfa 2	11,68	1,12	10,23	1,53	11,69	1,55
Ninfa 3	30,67	2,94	25,13	3,76	28,25	3,75
Ninfa 4	73,44	7,05	55,85	8,36	62,20	8,26
Ninfa 5	107,94	10,36	77,83	11,66	86,65	11,51
Adulto	814,99	78,19	495,35	74,18	560,17	74,41
Total	1042,36	100,00	667,74	100,00	752,17	100,00

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

Tabla 5.20. Distribución estable de edades de la población D de *Triatoma sordida*.

Edad	D1 GS %	D1 Ce %	D1 Os %	D3 GS %	D3 Ce %	D3 Os %
Huevo	58,67	56,95	57,60	72,45	70,82	71,10
Ninfa 1	28,24	28,76	28,57	17,68	18,10	18,03
Ninfa 2	9,16	9,80	9,56	4,87	5,23	5,17
Ninfa 3	2,84	3,18	3,05	2,33	2,61	2,56
Ninfa 4	0,66	0,78	0,73	1,35	1,59	1,55
Ninfa 5	0,34	0,43	0,39	0,96	1,18	1,14
Adulto	0,08	0,10	0,09	0,36	0,47	0,45

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

En la Tabla 5.21 se especifican los porcentajes de cada edad de la cohorte hipotética. La población resultante correspondería a una pirámide de base ancha, con un alto porcentaje de huevos y en menor grado de ninfas de primer estadio.

Tabla 5.21. Proporción de edades de una cohorte hipotética (Dx) de la población D de *T. sordida*

Edad	Dx GS %	Dx Ce %	Dx Os %
Huevo	65,56	63,50	63,97
Ninfa 1	22,96	23,54	23,41
Ninfa 2	7,02	7,65	7,50
Ninfa 3	2,58	2,98	2,88
Ninfa 4	1,01	1,21	1,17
Ninfa 5	0,65	0,82	0,79
Adulto	0,22	0,29	0,28

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos.
Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

En la tabla 5.22 se consignan los censos en los que la proporción por clase de edad fue semejante a la calculada para las cohortes D1 y Dx. No se encontraron similitudes en ningún censo con D3. En la Tabla 5.23 se especifica la proporción de edades de los 28 censos de la población D.

Como puede apreciarse los resultados de noviembre de 1996 y junio de 1997 son similares a los calculados con Ce y Os para D1 y los de diciembre de 1996 y mayo de 1997 a los estimados con GS. Un mejor ajuste se obtuvo con la comparación de los valores de Dx, pero en todos los casos el número de adultos es inferior al observado.

Tabla 5.22. Porcentaje de edades de la población D de *Triatoma sordida* discriminado según el método empleado.

Censo/método	Huevo	Ninfas	Adultos
nov./96	56,02	42,30	1,67
Dic./96	58,36	40,77	0,87
May./97	58,82	40,09	1,09
Jun./97	55,59	43,55	0,87
Gs D1	58,67	41,25	0,08
Ce D1	56,95	42,95	0,10
Os D1	56,60	42,31	0,09
Nov./97	63,44	35,79	0,77
Gs Dx	65,56	33,22	0,22
Ce Dx	63,50	36,20	0,29
Os Dx	63,97	35,75	0,28

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos.
Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

Si se analizan los porcentajes por edades se evidencia que la distribución de edades de los estadios ninfales es diferente a la encontrada en los meses de noviembre y diciembre de 1996, principalmente por la alta proporción de ninfas de primer estadio y baja de las edades restantes y en mayo y junio de 1997 por el mayor número de ninfas de quinto estadio.

Tabla 5.23. Proporción de edades de la población viva de *Triatoma sordida* D

Meses	H	N1	N2	N3	N4	N5	A
Ago./95	38,16	26,97	15,79	5,26	3,62	6,25	3,95
Sep.	32,06	34,60	17,14	3,17	3,81	1,27	7,94
Oct.	59,38	22,16	4,83	3,69	1,70	2,56	5,68
Nov.	44,71	46,55	0,67	1,18	2,18	1,68	3,03
Dic.	38,43	54,45	1,19	0,30	1,19	2,37	2,08
Ene./96	16,53	70,97	5,72	0,85	0,42	3,39	2,12
Feb.	64,14	23,71	3,19	4,58	0,60	1,20	2,59
Mar.	17,49	25,07	54,81	0,66	1,25	0,36	0,36
Abr.	28,55	46,70	13,53	6,60	2,31	1,65	0,66
May.	15,83	42,21	14,82	9,55	10,05	6,78	0,75
Jun.	14,47	25,11	17,02	11,06	16,17	15,32	0,85
Jul.	4,58	21,57	17,65	11,76	17,65	25,49	1,31
Ago.	0,00	7,61	18,48	9,78	25,00	38,04	1,09
Sep.	0,00	0,00	5,97	10,45	23,88	56,72	2,99
Oct.	82,25	0,89	0,30	1,48	1,78	5,03	8,28
Nov.	53,13	44,26	0,06	0,12	0,17	0,52	1,74
Dic.	52,23	45,63	0,26	0,05	0,10	0,42	1,31
Ene./97	22,10	66,97	8,93	1,03	0,00	0,30	0,67
Feb.	10,68	56,41	13,11	9,40	5,84	4,27	0,28
Mar.	21,43	17,56	15,77	14,58	11,31	18,45	0,89
Abr.	47,31	17,16	7,16	7,01	6,42	13,43	1,49
May.	49,60	30,97	5,10	1,75	2,07	9,08	1,43
Jun.	46,57	34,90	7,51	1,88	0,88	7,21	1,06
Jul.	37,33	46,57	5,12	1,44	0,62	7,68	1,25
Ago.	43,53	37,07	5,34	1,29	0,78	10,26	1,72
Sep.	61,63	25,11	1,62	2,21	0,07	2,72	6,63
Oct.	69,80	22,91	2,01	0,71	0,26	0,41	3,91
Nov.	48,76	43,50	5,59	0,71	0,23	0,08	1,13
Dic.	28,26	50,08	14,85	4,92	0,64	0,16	1,08

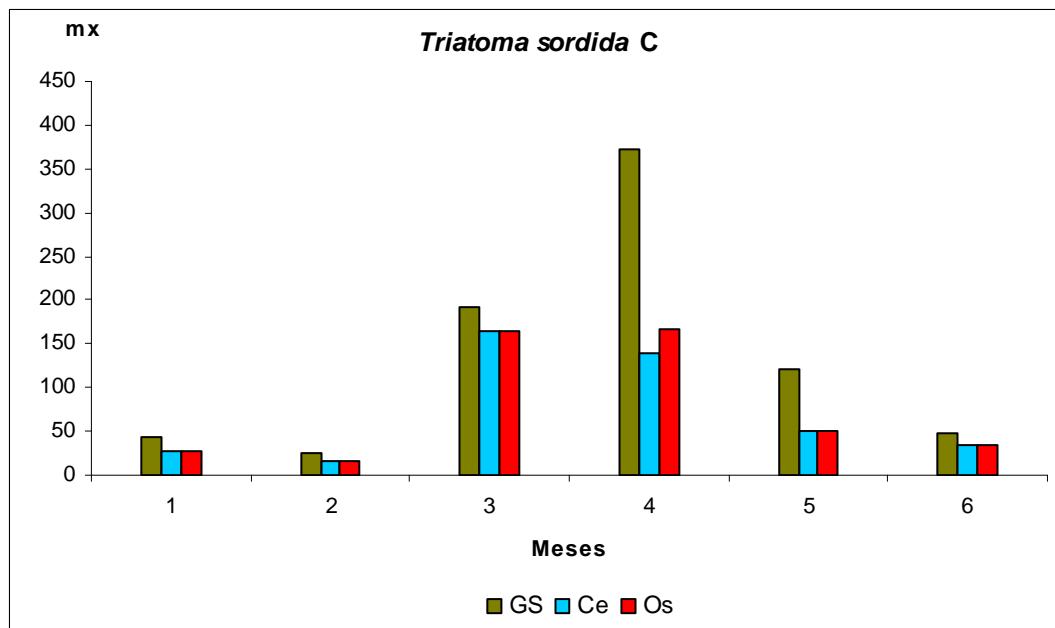


Fig. 5.13. Fecundidad de *Triatoma sordida* C obtenida con diferentes métodos. GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

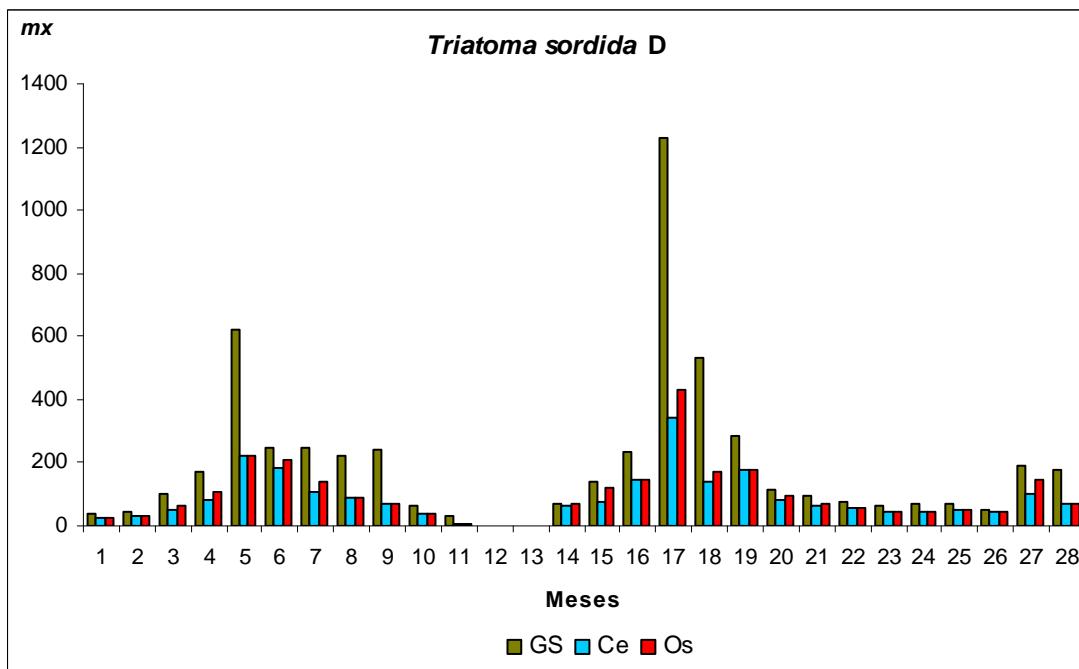


Fig. 5.14. Fecundidad de *Triatoma sordida* D obtenida con diferentes métodos. GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

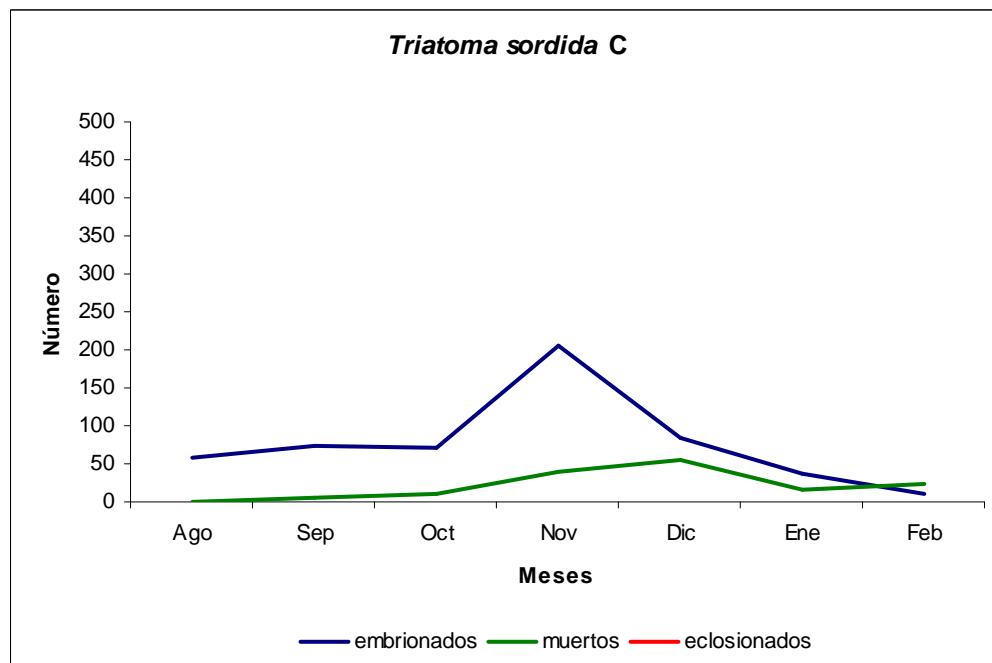


Fig. 5.15. Huevos embrionados, muertos y eclosionados de la población C de *Triatoma sordida*.

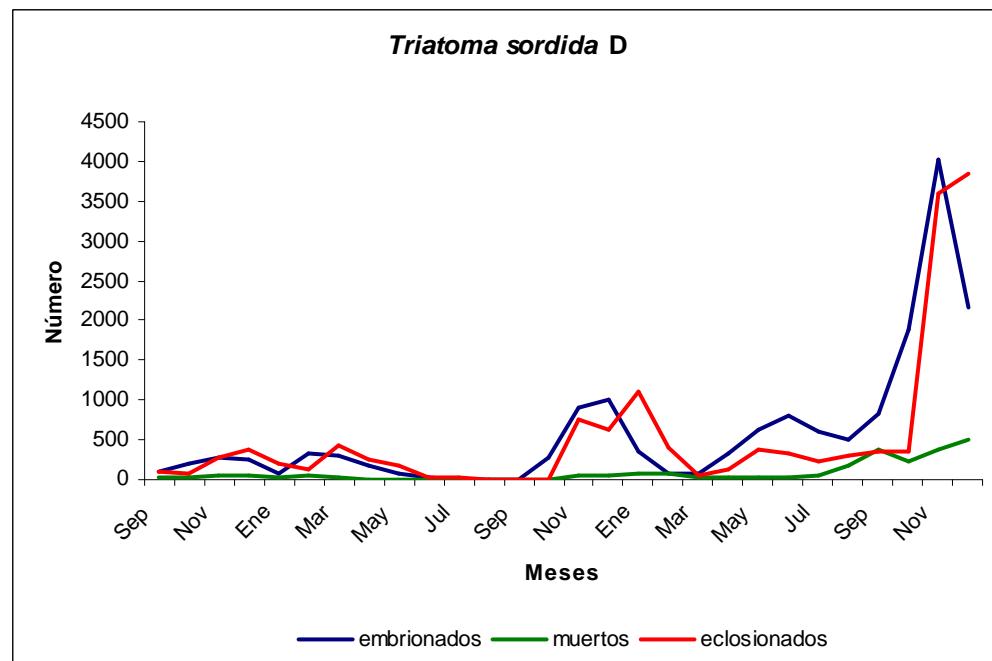


Fig. 5.16. Huevos embrionados, muertos y eclosionados de la población D de *Triatoma sordida*.

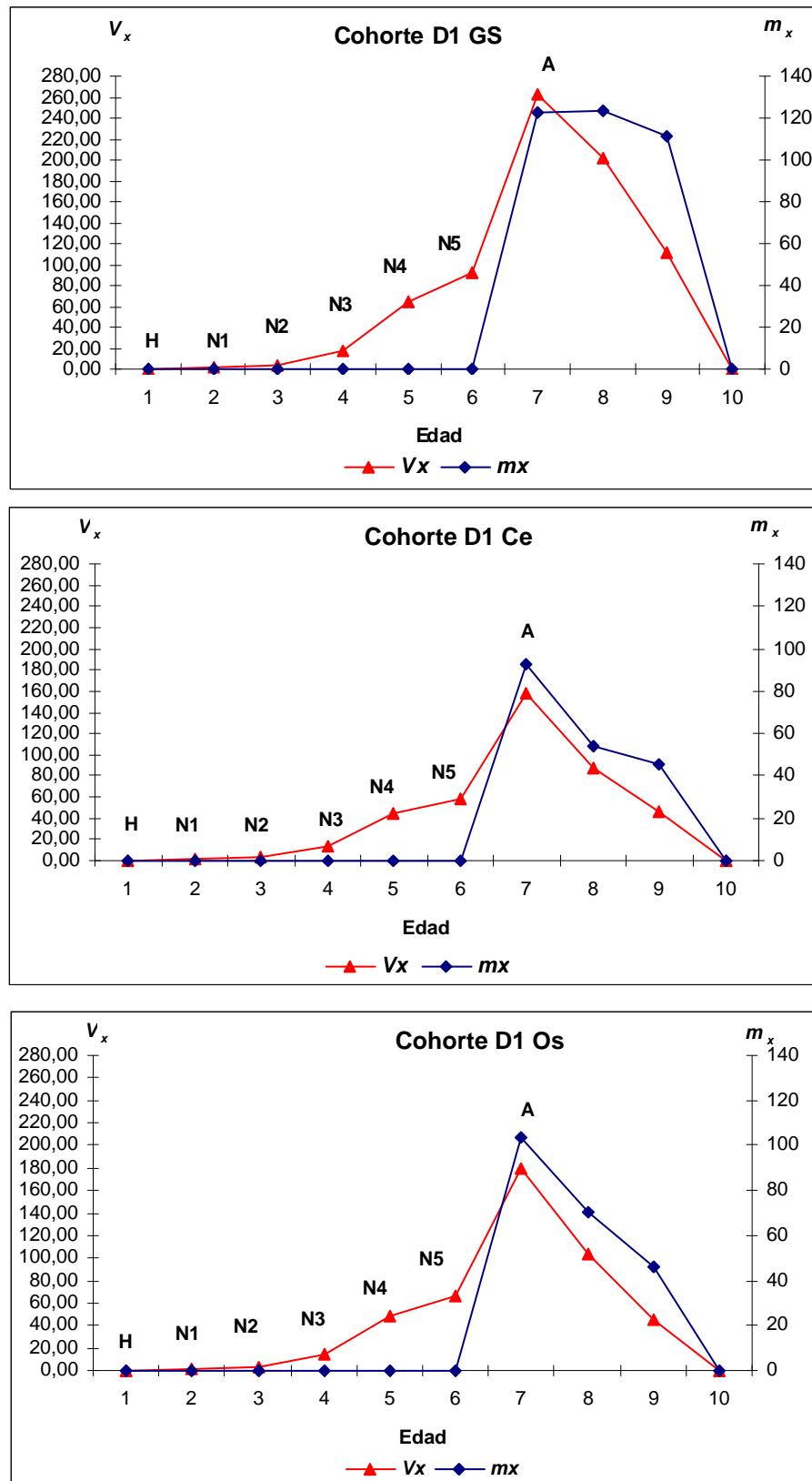


Fig. 5.17. *Triatoma sordida*: valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) de la cohorte D1, obtenidos por tres métodos (GS, Ce y Os).

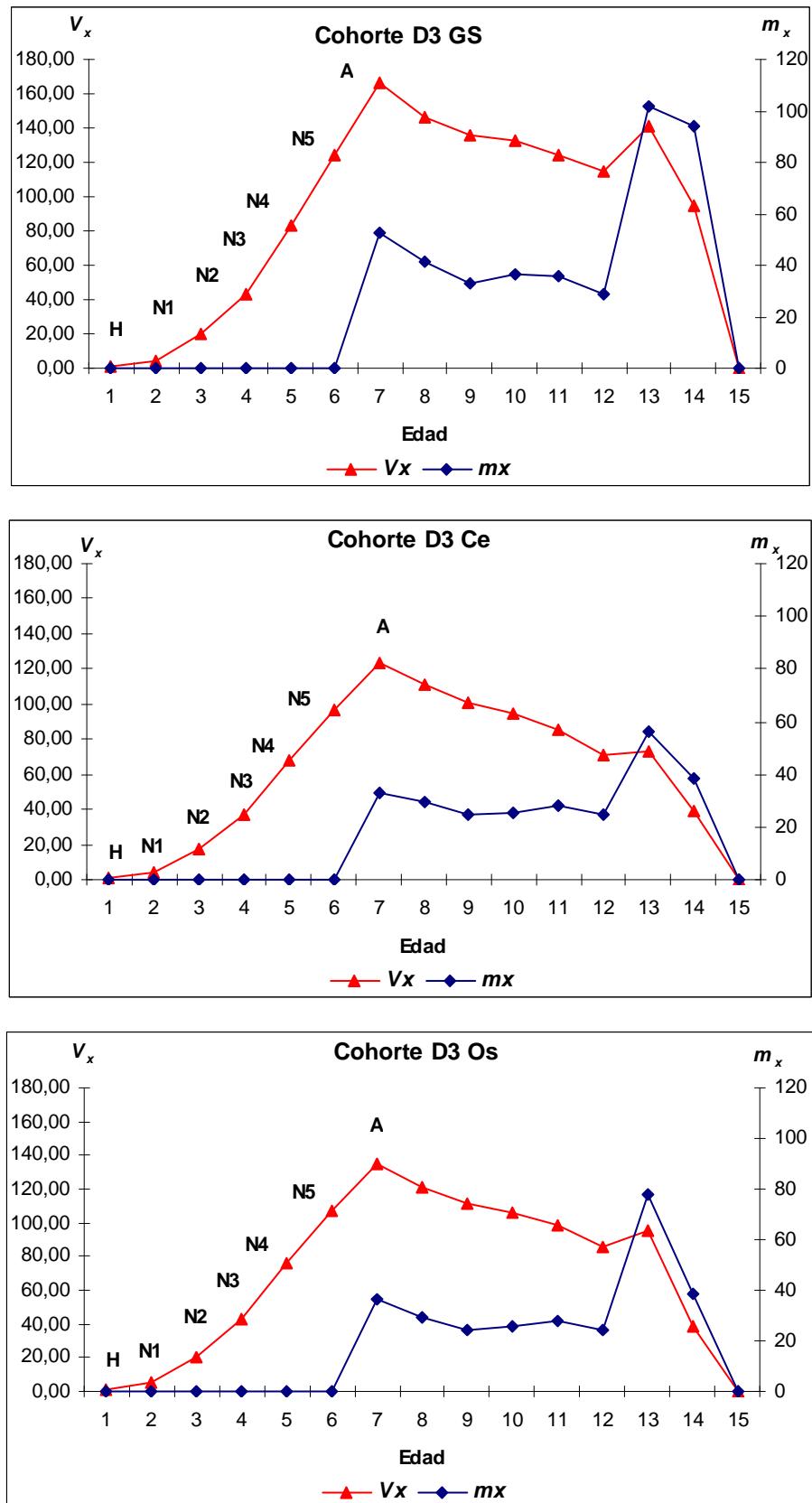


Fig. 5.18. *Triatoma sordida*: valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) de la cohorte D3, obtenidos por tres métodos (GS, Ce y Os).

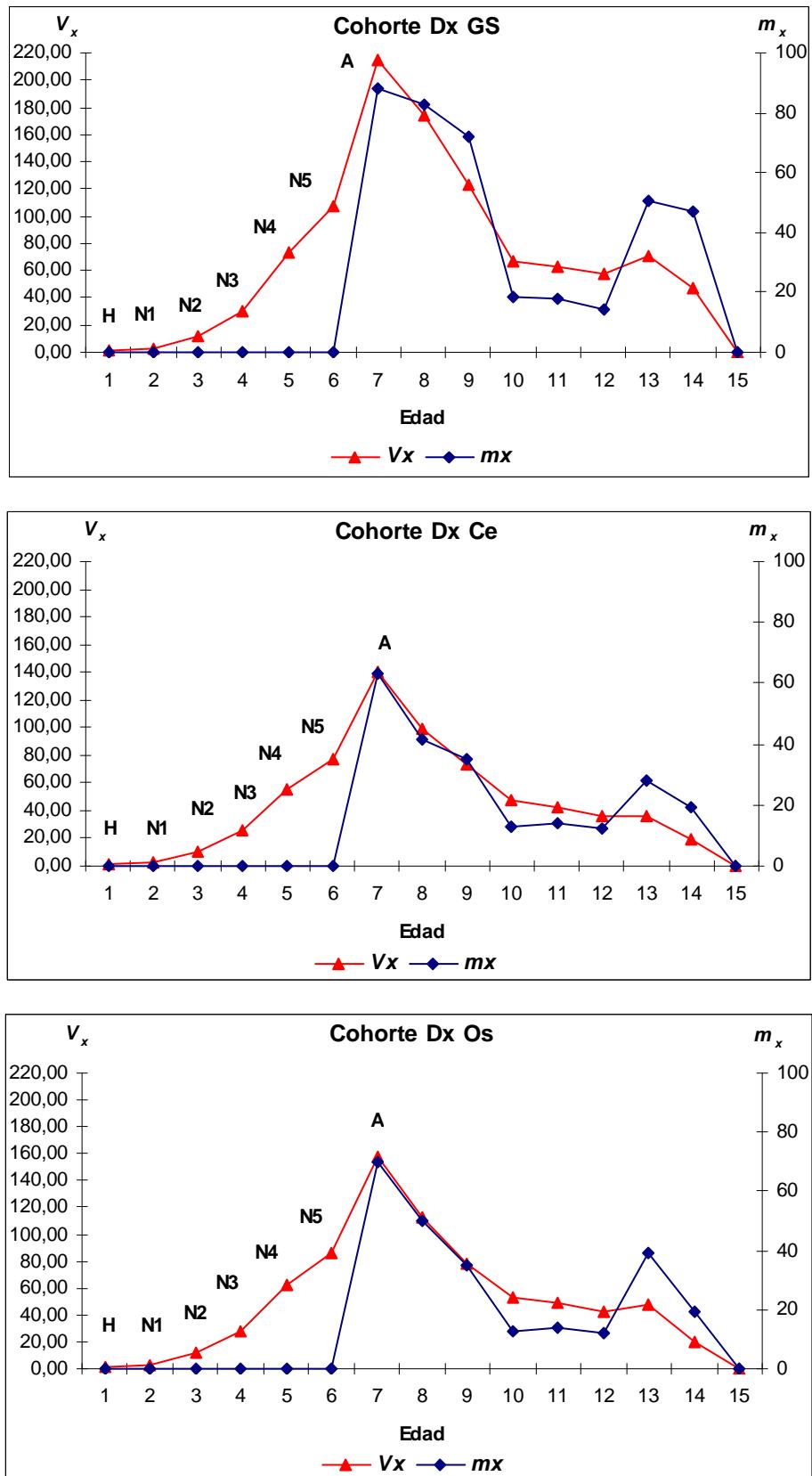


Fig. 5.19. *Triatoma sordida*: valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x) de la cohorte hipotética (Dx) obtenidos por tres métodos (GS, Ce y Os).

5. c. Tablas combinadas de reproducción

Triatoma infestans

La fertilidad de las hembras de las poblaciones A y B, varió a lo largo del tiempo. En A se registró el 100% de fertilidad en septiembre de 1995 y la menor fertilidad en enero y febrero de 1997, meses en que murieron el 48,7% y 89,7% de los embriones. En B la fertilidad fue alta en la mayoría de los censos, el pico máximo fue en septiembre de 1996 con el 98,3% de fertilidad y el valor menor se registró en diciembre del mismo año, mes en que murió el 45,5% de los huevos (Figuras 5.20 y 5.21).

La tasa de reemplazo fue baja en ambas poblaciones. Después de una generación, a los siete meses y medio, cada hembra fue reemplazada por dos a cuatro descendientes en la población A y hasta cinco en la B. La tasa intrínseca de reproducción semanal fue un poco mayor en B y cada población creció semanalmente en una proporción apenas superior a uno (Tabla 5.24).

Tabla 5.24. Parámetros reproductivos las poblaciones de *Triatoma infestans* A y B, obtenidos mediante tablas combinadas.

Parámetros	A GS	A Ce	A Os	B GS	B Ce	B Os
TRB	232,702	132,886	141,920	175,295	96,149	116,692
Ro	3,850	2,201	2,395	4,936	2,670	3,250
T	7,462	7,475	7,457	7,526	7,567	7,544
r	0,181	0,106	0,117	0,212	0,130	0,156
r ₁	0,045	0,026	0,029	0,053	0,032	0,039
r*	0,184	0,107	0,119	0,216	0,132	0,159
r**	0,046	0,027	0,030	0,054	0,033	0,040
λ	1,047	1,027	1,030	1,055	1,034	1,041

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t)

TRB: Tasa de reproducción bruta. Ro: Tasa neta de reproducción. T: tiempo generacional (en meses).

r: Tasa intrínseca de crecimiento natural: $\ln Ro / T$ (en meses). r₁ (en semanas)

r* Tasa intrínseca de crecimiento natural calculada mediante la ecuación de Lotka (en meses).

r** (en semanas)

λ: Tasa finita de multiplicación (en semanas).

El valor reproductivo discriminado por edades de ambas poblaciones se especifica en la Tabla 5.25. Los adultos tuvieron el mayor valor reproductivo. Las ninfas consideradas en conjunto concentraron el 22% al 24% del V_x en la población A y entre 30% a 32% en B. Los valores de V_x desde el estado de huevo hasta la última edad de vida se distribuyó en forma normal, con el pico en el primer mes de vida como imágos (Figuras 5.22 y 5.23).

Tabla 5.25. Valor reproductivo (V_x) de *Triatoma infestans* A y B, obtenidos mediante tablas combinadas.

Edad	A GS V_x (%)	A Ce V_x (%)	A Os V_x (%)	B GS V_x (%)	B Ce V_x (%)	B Os V_x (%)
Huevo	1,13 (0,24)	1,05 (0,35)	1,06 (0,34)	1,12 (0,28)	1,13 (0,46)	1,08 (0,38)
Ninfa 1	2,31 (0,49)	2,06 (0,69)	2,09 (0,66)	1,83 (0,46)	1,60 (0,65)	1,67 (0,58)
Ninfa 2	8,97 (1,89)	7,39 (2,47)	7,60 (2,42)	12,96 (3,25)	10,45 (4,22)	11,21 (3,91)
Ninfa 3	18,66 (3,92)	14,23 (4,76)	14,82 (4,71)	24,81 (6,21)	18,39 (7,43)	20,26 (7,06)
Ninfa 4	30,77 (6,47)	21,73 (7,27)	22,90 (7,27)	32,76 (8,20)	22,33 (9,02)	25,25 (8,80)
Ninfa 5	41,93 (8,82)	27,42 (9,18)	29,24 (9,29)	44,61 (11,17)	27,95 (11,29)	32,46 (11,32)
Adulto	371,89 (78,19)	224,81 (75,27)	237,04 (75,31)	281,29 (70,43)	165,71 (66,96)	194,89 (67,95)
Total	475,62 (100,00)	298,69 (100,00)	314,74 (100,00)	399,39 (100,00)	247,50 (100,00)	286,82 (100,00)

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t)

En el supuesto de que las tasas de natalidad y mortalidad no variaran las poblaciones A y B tendrían una población conformada por un alto porcentaje de huevos y ninfas de primer estadio y muy pocos adultos (Tabla 5.26).

Tabla 5.26. Distribución de edades de *Triatoma infestans* A y B, obtenida mediante tablas combinadas.

Edad	A GS %	A Ce %	A Os %	B GS %	B Ce %	B Os %
Huevo	60,28	56,83	57,39	62,18	58,63	59,79
Ninfa 1	23,85	24,28	24,23	25,40	26,05	25,87
Ninfa 2	7,40	8,14	8,02	5,02	5,60	5,41
Ninfa 3	3,90	4,63	4,51	3,09	3,74	3,53
Ninfa 4	2,57	3,30	3,18	2,30	3,04	2,79
Ninfa 5	1,55	2,14	2,04	1,51	2,16	1,93
Adulto	0,45	0,68	0,64	0,50	0,78	0,68

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t)

En las Tablas 5.27 y 5.28 se consignan en forma comparada la distribución de edades calculada con los tres métodos y los valores correspondientes a los censos de noviembre de 1996, septiembre y octubre de 1997.

Tabla 5.27. Porcentaje de edades de la población A de *Triatoma infestans* discriminado según el método empleado.

Método	H	N1	N2	N3	N4	N5	A
Censo: nov./96	56,51	27,84	10,37	2,72	0,43	1,00	1,13
Gs	60,28	23,85	7,40	3,90	2,57	1,55	0,45
Ce	56,83	24,28	8,14	4,63	3,30	2,14	0,68
Os	57,39	24,23	8,02	4,51	3,18	2,04	0,64
Censo: Sep./97	57,39	29,48	7,15	2,96	0,37	0,76	1,89
Gs	60,28	23,85	7,40	3,90	2,57	1,55	0,45
Ce	56,83	24,28	8,14	4,63	3,30	2,14	0,68
Os	57,39	24,23	8,02	4,51	3,18	2,04	0,64
Censo: Oct./97	57,00	24,29	9,88	5,32	1,70	0,42	1,39
Gs	60,28	23,85	7,40	3,90	2,57	1,55	0,45
Ce	56,83	24,28	8,14	4,63	3,30	2,14	0,68
Os	57,39	24,23	8,02	4,51	3,18	2,04	0,64

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t). H: huevos, N1: ninfas de primer estadio, N2: ninfas de segundo, N3: ninfas de tercero, N4: ninfas de cuarto, N5: ninfas de quinto estadio, A: adultos.

De la observación de la Tabla 5.27 se puede verificar que en el censo de octubre se obtuvieron valores semejantes en las edades de huevo, N1, N2 y N3, con los calculados mediante Ce y Os, mientras que la principal divergencia están en las ninfas mayores y adultos. También en los otros meses considerados se aproximaron los valores en edades menores, pero la diferencia fue mayor en relación a N1, N3 y N4.

Tabla 5.29. Proporción de edades de la población A de *Triatoma infestans* discriminada según estado y el método empleado (en %).

Censo/método	Huevo	Ninfas	Adultos
nov./96	56,51	42,58	1,13
Gs	60,28	39,27	0,45
Ce	56,83	42,50	0,68
Os	57,39	41,98	0,64
Sep./97	57,39	41,04	1,89
Gs	60,28	39,27	0,45
Ce	56,83	42,50	0,68
Os	57,39	41,98	0,64
Oct./97	57,00	41,93	1,39
Gs	60,28	39,27	0,45
Ce	56,83	42,50	0,68
Os	57,39	41,98	0,64

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

Si se considera por estado de desarrollo (con un tiempo generacional de siete meses) son dos los meses en que la población A se acercó a una distribución estable de edades, al completar la segunda generación (noviembre de 1996) y cuando se acercó a la cuarta generación (octubre de 1997).

En la Tabla 5.29 se puede apreciar la distribución de cada edad (en porcentaje) de la población A, en cada censo mensual.

En la población A la proporción de edades fue variando en los diferentes censos, pero a excepción del mes de marzo y abril de 1997, los huevos y N1 conformaron entre un 49,8% y 92,18% de la población. En los dos meses mencionados, las N4, N5 y adultos fueron predominantes (60,49% a 69,03%).

Tabla 5.29. Proporción de edades de la población de *T. infestans* A, incluidos los ejemplares vivos, los muertos sin marcar y las exuvias sin marcar (en %).

Meses	H	N1	N2	N3	N4	N5	A
Ago./95	37,91	26,80	15,69	5,23	3,92	6,54	3,92
Sep.	41,03	34,29	10,26	8,33	1,92	2,88	1,28
Oct.	42,21	29,55	8,44	11,04	4,87	2,60	1,30
Nov.	44,59	29,72	13,39	3,67	4,95	3,30	0,37
Dic.	35,88	28,11	14,06	12,18	5,62	3,08	1,07
Ene./96	51,20	22,67	8,03	7,40	5,52	4,04	1,14
Feb.	47,86	25,43	12,17	7,45	4,20	1,66	1,23
Mar.	53,96	25,22	10,40	3,54	2,47	2,84	1,57
Abr.	52,61	28,26	6,17	6,01	2,55	3,10	1,29
May.	38,18	34,67	12,94	5,20	3,74	3,95	1,31
Jun.	40,55	9,25	21,45	7,29	8,88	7,99	4,59
Jul.	44,66	15,06	13,52	7,38	7,86	7,71	3,82
Ago.	49,40	20,89	5,64	5,26	7,80	7,06	3,94
Sep.	69,86	9,51	2,42	4,48	4,40	6,58	2,75
Oct.	72,83	19,35	0,56	1,06	1,37	2,86	1,96
Nov.	56,51	27,84	10,37	2,72	0,43	1,00	1,13
Dic.	45,58	31,74	11,16	6,78	3,16	0,53	1,05
Ene./97	33,06	38,09	11,49	7,19	5,78	3,70	0,68
Feb.	21,89	42,73	3,99	6,97	11,81	11,69	0,92
Mar.	13,59	2,61	2,79	11,98	27,00	31,91	10,12
Abr.	20,14	12,51	0,92	5,94	18,66	30,53	11,31
May.	55,90	6,82	0,72	1,31	6,87	19,93	8,45
Jun.	54,74	26,42	0,28	0,60	2,39	10,57	5,01
Jul.	59,14	22,20	1,27	0,35	2,14	9,99	4,90
Ago.	69,66	18,74	4,31	0,46	0,63	4,21	2,00
Sep.	57,39	29,48	7,15	2,96	0,37	0,76	1,89
Oct.	57,00	24,29	9,88	5,32	1,70	0,42	1,39
Nov.	44,48	35,39	8,34	5,62	4,20	0,92	1,04
Dic.	32,42	39,39	8,71	8,12	8,11	2,25	0,99

H: huevos, N1: ninfas de primer estadio, N2: ninfas de segundo, N3: ninfas de tercero, N4: ninfas de cuarto, N5: ninfas de quinto estadio, A: adultos. Agosto de 1995 es el mes de inicio de la experiencia.

En la población A, durante el primer año de colonización del modelo no se verificaron variaciones marcadas en el porcentaje de huevos, pero si una proporción muy alta en la primavera del segundo año y los valores más bajos (con el mínimo en febrero) a fines del verano y principio del otoño. Los adultos fueron más numerosos en otoño e invierno, lo que fue comprobado también para la población B.

En la población B, durante los 16 censos, se contabilizaron hasta un 97,2% de huevos y ninfas de primer estadio en octubre de 1996 y como menor valor un 88,5% en julio de ese mismo año debido a la reducción del número de

huevos (Tabla 5.30).

Tabla 5.30. Proporción de edades de la población de *T. infestans* B, los ejemplares vivos, los muertos sin marcar y las exuvias sin marcar.

Meses	H	N1	N2	N3	N4	N5	A
Ago./95	38,16	26,97	15,79	5,26	3,62	6,25	3,95
Sep.	27,84	41,76	14,62	7,19	2,78	3,71	2,09
Oct.	29,82	27,70	19,79	12,93	4,22	3,43	2,11
Nov.	35,84	22,35	12,14	15,80	9,44	2,70	1,73
Dic.	48,60	28,13	7,22	2,06	6,63	5,89	1,47
Ene./96	56,36	27,30	8,48	0,53	2,30	3,18	1,86
Feb.	42,68	27,58	15,94	9,03	3,40	0,80	0,57
Mar.	38,07	27,66	10,68	9,76	8,24	4,42	1,15
Abr.	27,38	42,26	5,46	7,30	7,84	6,63	3,13
May.	39,77	26,38	7,19	4,51	7,14	9,27	5,73
Jun.	31,37	34,08	6,96	4,38	7,48	9,81	5,92
Jul.	13,61	42,75	7,25	6,56	9,82	11,96	8,05
Ago.	34,09	26,61	5,10	5,98	8,73	11,69	7,80
Sep.	77,85	7,49	2,67	1,96	2,08	5,15	2,79
Oct.	61,48	31,98	0,97	1,52	0,81	1,51	1,74
Nov.	44,45	44,02	6,76	1,36	0,61	1,02	1,78
Dic.	38,23	52,21	3,77	3,19	0,64	0,84	1,09

H: huevos, N1: ninfas de primer estadio, N2: ninfas de segundo, N3: ninfas de tercero, N4: ninfas de cuarto, N5: ninfas de quinto estadio, A: adultos. Agosto de 1995 es el mes de inicio de la experiencia.

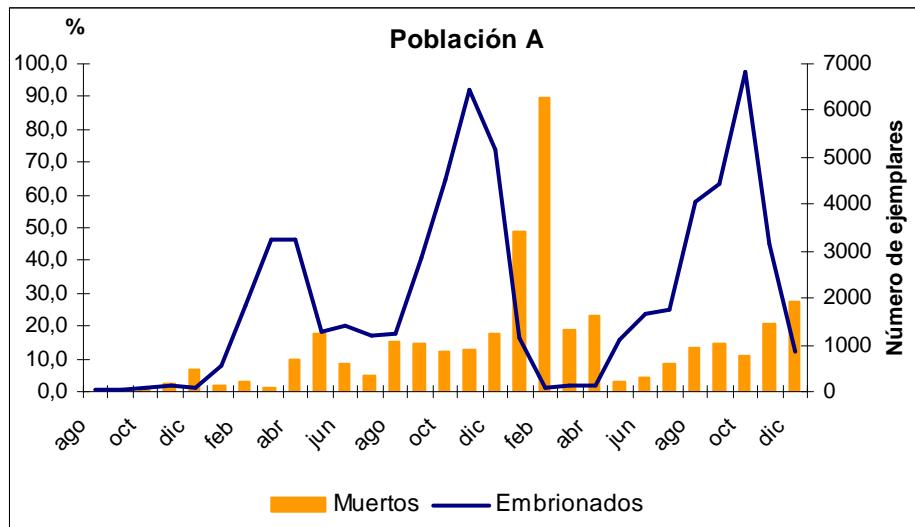
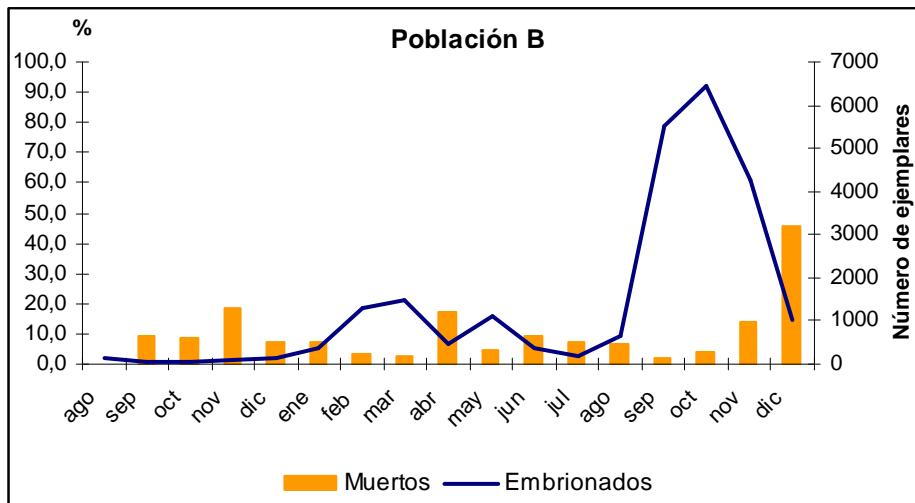
En el censo de marzo de 1996, la población B alcanzó una proporción de edades cercana a la inicial. En este mes se completó la primera generación, según el tiempo generacional calculado de siete meses. Si se consideran los resultados por estado de desarrollo se evidencia una mayor aproximación (Tabla 5.31).

Tabla 5.31. Proporción de edades de la población B de *Triatoma infestans* discriminada según estado y el método empleado (en %).

Censo/método	Huevo	Ninfas	Adultos
Ago./95	38,16	57,89	3,95
Mar./96	38,07	60,78	1,15
Ene./96	56,36	41,78	1,86
GS	62,18	37,32	0,50
Ce	58,63	42,59	0,78
Os	59,79	39,53	0,68
Oct./96	61,48	36,78	1,74
GS	62,18	37,32	0,50
Ce	58,63	42,59	0,78
Os	59,79	39,53	0,68

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

En el censo de enero de 1996, la población B alcanzó una proporción de edades cercana a la calculada como estable con Ce y Os, pero las ninfas de tercer estadio y los adultos estuvieron representados en baja proporción. En el censo de octubre, al cumplirse la segunda generación, los valores son semejantes a los calculados con GS y Os, si se considera por estado de desarrollo, pero la proporción por estadio es distinta en todas las edades excepto las ninfas de quinto estadio (ver Tabla 5.30).

Fig. 5.20. *Triatoma infestans*: huevos fértiles y muertos de la población A.Fig. 5.21. *Triatoma infestans*: huevos fértiles y muertos de la población B.

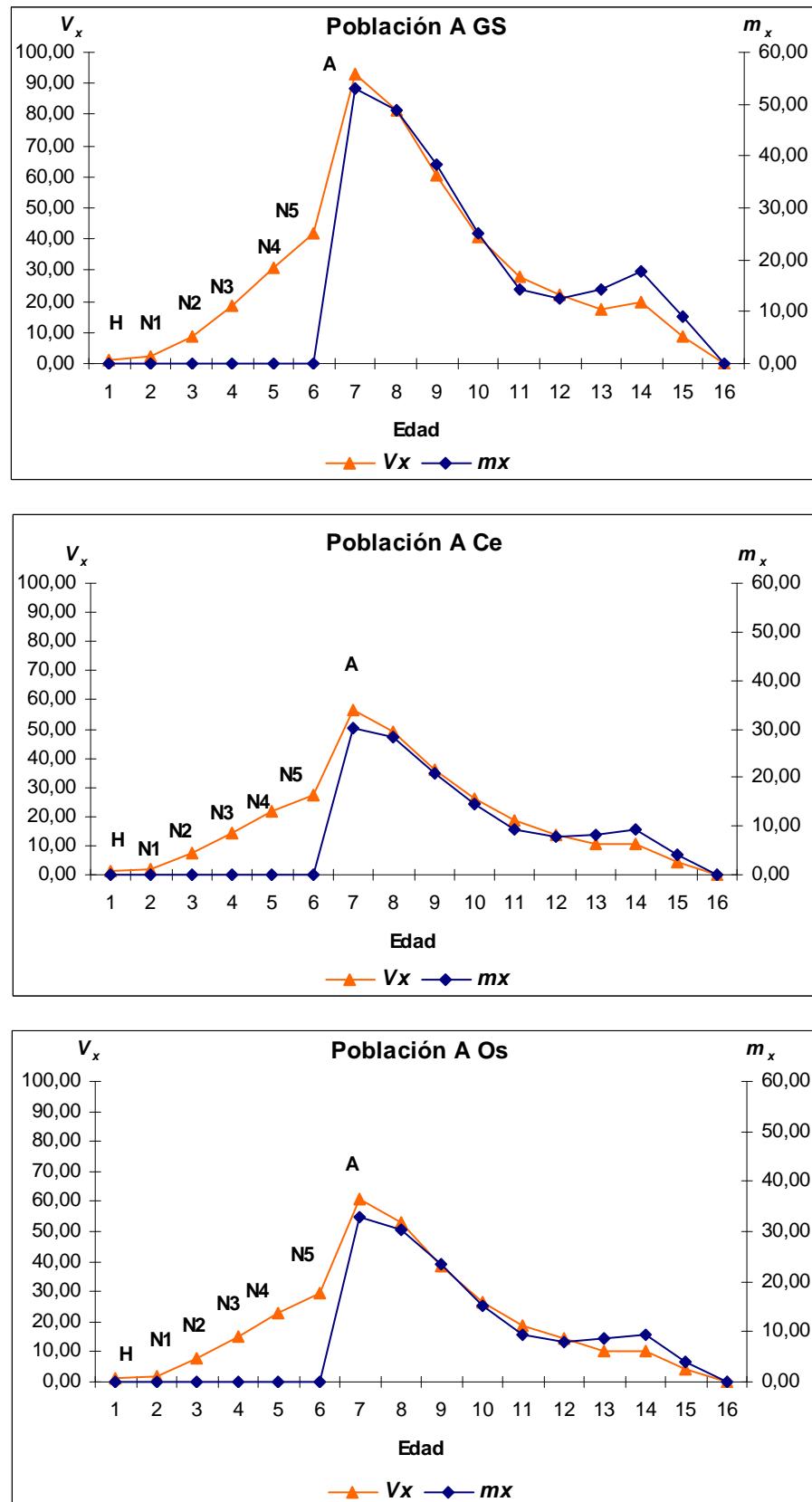


Fig. 5.22. *Triatoma infestans*: valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x), de la población A obtenidos por los métodos GS, Ce y Os, a partir de la tabla combinada.

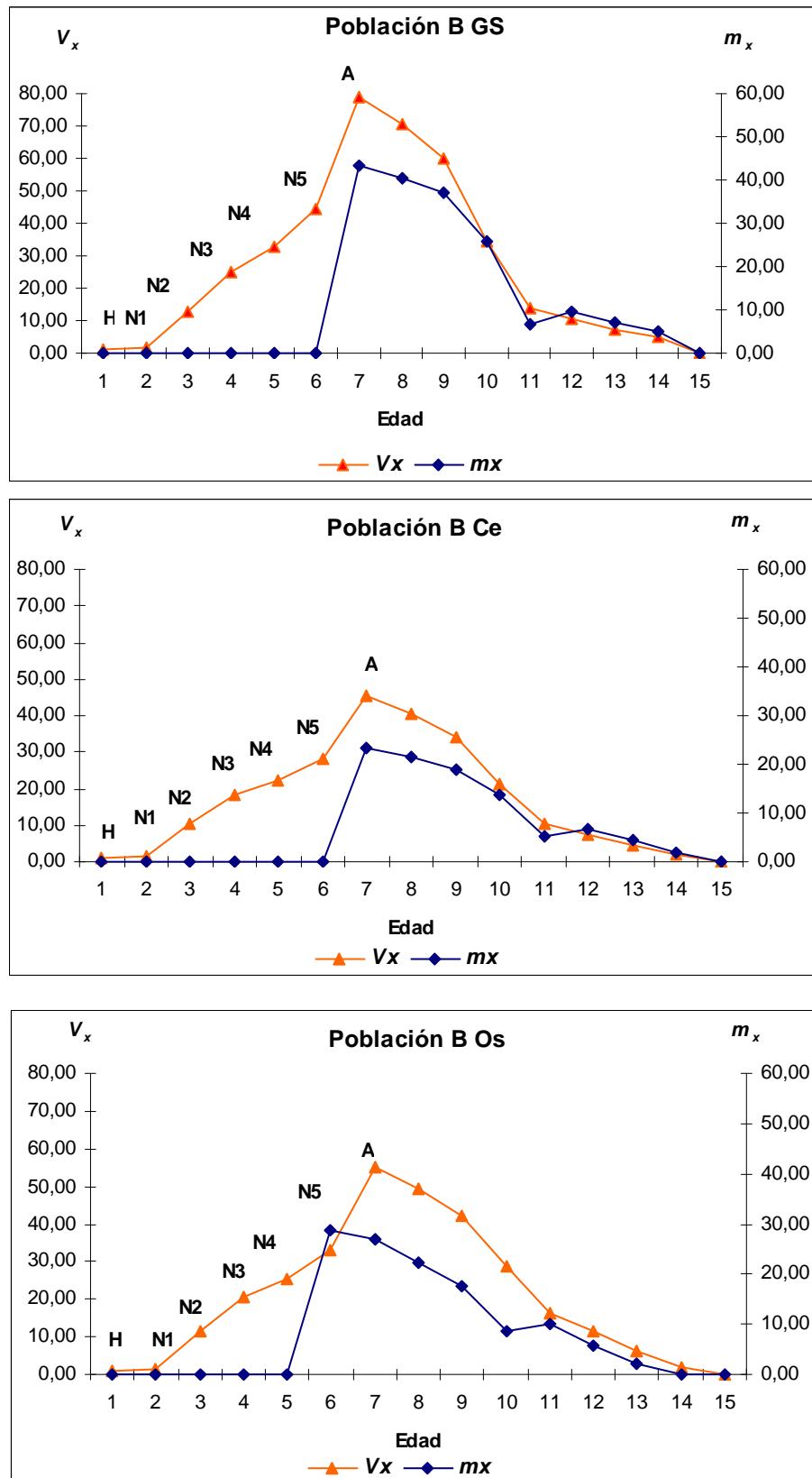


Fig. 5.23. *Triatoma infestans*: valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x), de la población B obtenidos por los métodos GS, Ce y Os, a partir de la tabla combinada.

Triatoma sordida

La fertilidad de las hembras de la población C fue alta hasta noviembre de 1995, a partir de esa fecha la mortalidad de huevo fue creciendo y en febrero de 1996 murieron el 70,6% de los embriones. En D, la mayor fertilidad se registró en octubre de 1996 y la menor en febrero y septiembre de 1997, meses en que mueren el 46,0% y 30,7% de los huevos respectivamente (Figura 5.24).

El tiempo generacional abarcó ocho meses en la población C y siete en la D, al cabo del cual cada hembra produjo dos a cinco descendientes. Con tasas intrínsecas de valores bajos, ambas poblaciones crecieron un poco por arriba de una vez semanal (Tabla 5.32)

Tabla 5.32. Parámetros reproductivos de las poblaciones C y D de *Triatoma sordida* obtenidos mediante tablas combinadas de reproducción

Parámetros	C GS	C Ce	C Os	D GS	D Ce	D Os
TRB	297,000	159,901	169,901	396,667	174,576	197,213
Ro	3,627	2,126	2,227	5,292	2,172	2,451
T	8,523	8,315	8,368	6,972	7,060	7,062
R	0,151	0,091	0,096	0,239	0,110	0,127
r ₁	0,038	0,023	0,024	0,060	0,028	0,032
r*	0,153	0,091	0,096	0,241	0,110	0,128
r**	0,038	0,023	0,024	0,060	0,028	0,032
λ	1,039	1,023	1,024	1,062	1,028	1,033

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t)

TRB: Tasa de reproducción bruta. Ro: Tasa neta de reproducción. T: tiempo generacional (en meses).

r: Tasa intrínseca de crecimiento natural: $\ln Ro / T$ (en meses). r₁ (en semanas)

r* Tasa intrínseca de crecimiento natural calculada mediante la ecuación de Lotka (en meses).

r** (en semanas). λ: Tasa finita de multiplicación (en semanas).

El valor reproductivo aumentó con la edad y alcanzó el pico máximo en el tercer mes de vida como imagoes en la población C y en el primero en D (Figuras 5.25 y 5.26).

En la Tabla 5.33 se consignaron los resultados discriminados por edades. El V_x de huevos es ínfimo en ambas poblaciones. Las ninfas en conjunto aportan al total, entre un 15,4% a 20,2% en C según el método empleado y 38,7% a 42,2% en D.

Considerando el estado ninfal, las ninfas de quinto estadio en C fueron las de mayor valor reproductivo y en D, la contribución a este valor de las ninfas de tercero y cuarto además de las de quinto estadio también es importante.

Tabla 5.33. Valor reproductivo (V_x) de *T. sordida* obtenido mediante tablas combinadas de reproducción.

Edad	C GS V_x (%)	C Ce V_x (%)	C Os V_x (%)	D GS V_x (%)	D Ce V_x (%)	D Os V_x (%)
Huevo	1,08 (0,17)	1,05 (0,29)	1,05 (0,27)	1,13 (0,13)	1,06 (0,24)	1,06 (0,22)
Ninfa 1	1,91 (0,30)	1,74 (0,48)	1,75 (0,46)	2,48 (0,29)	2,04 (0,46)	2,09 (0,43)
Ninfa 2	10,92 (1,74)	9,36 (2,58)	9,48 (2,46)	21,98 (2,55)	15,87 (3,60)	16,51 (3,40)
Ninfa 3	18,00 (2,86)	14,50 (4,00)	14,76 (3,84)	72,88 (8,45)	46,15 (10,46)	48,91 (10,06)
Ninfa 4	21,37 (3,39)	16,17 (4,46)	16,54 (4,30)	101,49 (11,77)	56,38 (12,78)	60,83 (12,52)
Ninfa 5	44,49 (7,07)	31,65 (8,72)	32,54 (8,46)	135,16 (15,67)	65,86 (14,93)	72,35 (14,89)
Adulto	531,75 (84,47)	288,37 (79,48)	308,46 (80,21)	527,37 (61,15)	253,84 (57,53)	270,23 (55,60)
Total	629,52 (100,00)	362,83 (100,00)	384,58 (100,00)	862,49 (100,00)	441,20 (100,00)	485,98 (100,00)

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t)

Las poblaciones de *T. sordida*, de alcanzar una distribución estable de edades, estarían compuestas por 57,0% a 59,8% huevos, 39,5% a 42,1% ninfas y 0,7% a 0,9% adultos la población C y por 66,3% a 70,5% huevos, 29,3% a 33,3 ninfas y 0,2% a 0,4% adultos la población D. En la Tabla 5.34 se especificó el porcentaje en que está representada cada edad discriminada por método empleado.

En la población C se encontraron ejemplares de todas las edades en los seis primeros censos, ya en el séptimo no hubieron adultos y por lo tanto a partir de ahí no se verificó más reclutamiento, extinguéndose la población a los 16 meses de colonizar el modelo (Tabla 5.35).

Tabla 5.34. Proporción de edades de las poblaciones C y D de *T. sordida* obtenida mediante tablas combinadas de reproducción (en %).

Edad	C GS %	C Ce %	C Os %	D GS %	D Ce %	D Os %
Huevo	59,84	57,01	57,25	70,49	66,30	66,92
Ninfa 1	24,60	24,94	24,92	23,23	24,91	24,69
Ninfa 2	6,10	6,58	6,54	3,18	3,88	3,78
Ninfa 3	4,29	4,93	4,88	1,32	1,85	1,76
Ninfa 4	2,85	3,48	3,42	0,97	1,54	1,45
Ninfa 5	1,65	2,15	2,10	0,62	1,12	1,03
Adulto	0,67	0,92	0,90	0,19	0,40	0,36

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t)

Tabla 5.35. Proporción de edades de la población viva de *Triatoma sordida* C, incluidos los ejemplares vivos, los muertos sin marcar y las exuvias sin marcar

Meses	H	N1	N2	N3	N4	N5	A
Ago./95	37,91	26,80	15,69	5,23	3,92	6,54	3,92
Sep.	45,11	35,71	9,02	2,26	1,50	1,13	5,26
Oct.	52,19	31,47	5,58	2,39	1,59	1,59	5,18
Nov.	70,59	17,89	2,94	2,94	1,96	1,23	2,45
Dic.	56,53	39,82	1,22	0,46	0,61	0,46	0,91
Ene./96	39,93	44,88	9,24	3,63	0,66	0,33	1,32
Feb.	37,01	28,35	11,02	16,54	6,30	0,79	0,00
Mar.	14,49	39,13	13,04	15,94	13,04	4,35	0,00
Abr.	0,00	10,71	17,86	32,14	28,57	10,71	0,00
May.	0,00	0,00	0,00	12,50	62,50	25,00	0,00
Jun.	0,00	0,00	0,00	10,00	80,00	10,00	0,00
Jul.	0,00	0,00	0,00	10,00	80,00	10,00	0,00
Ago.	0,00	0,00	0,00	14,29	85,71	0,00	0,00
Sep.	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00
Oct.	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00
Nov.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00
Dic.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00
Ene./97	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00

H: huevos, N1: ninfas de primer estadio, N2: ninfas de segundo, N3: ninfas de tercero, N4: ninfas de cuarto, N5: ninfas de quinto estadio, A: adultos. Agosto de 1995 es el mes de inicio de la experiencia.

En la población D se encontraron valores próximos a la distribución de edades calculada, en septiembre de 1997 y noviembre del mismo año. Cabe aclarar que en Agosto de 1996 no hubo hembras y por lo tanto en setiembre la edad de huevo no estuvo representada.

En la Tabla 5.36 se consignaron en forma comparada los valores observados en ambos censos con los calculados.

La principal diferencia con los valores de septiembre radicó en el número de adultos y ninfas de segundo y cuarto estadio. En el censo de noviembre el número de huevos y ninfas de primer estadio fue ligeramente menor al calculado y bastante menor la proporción de N4 y N5, mientras que la proporción de adultos fue menor a la unidad, a semejanza con los valores calculados. Considerando por estado de desarrollo se observó una mayor aproximación.

Tabla 5.36. Proporción de edades de la población D de *Triatoma sordida* discriminada según edades y el método empleado (en %).

Método	H	N1	N2	N3	N4	N5	A
Censo: Sep./97	67,39	24,60	1,00	1,44	0,04	1,61	3,92
Gs	70,49	23,23	3,18	1,32	0,97	0,62	0,19
Ce	66,30	24,91	3,88	1,85	1,54	1,12	0,40
Os	66,92	24,69	3,78	1,76	1,45	1,03	0,36
Censo: Nov./97	63,44	30,52	4,16	0,67	0,29	0,16	0,77
Gs	70,49	23,23	3,18	1,32	0,97	0,62	0,19
Ce	66,30	24,91	3,88	1,85	1,54	1,12	0,40
Os	66,92	24,69	3,78	1,76	1,45	1,03	0,36

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t). H: huevos, N1: ninfas de primer estadio, N2: ninfas de segundo, N3: ninfas de tercero, N4: ninfas de cuarto, N5: ninfas de quinto estadio, A: adultos.

En la Tabla 5.37 se especifican los resultados considerando la proporción de edades por estado de desarrollo.

Tabla 5.37. Proporción de edades de la población D de *Triatoma sordida* discriminada según estado y el método empleado (en %).

Censo/método	Huevo	Ninfas	Adultos
Censo Sep./97	67,39	28,69	3,92
Gs	70,49	29,32	0,19
Ce	66,30	33,30	0,40
Os	66,92	32,72	0,36
Censo Nov./97	63,44	35,79	0,77
Gs	70,49	29,32	0,19
Ce	66,30	33,30	0,40
Os	66,92	32,72	0,36

GS: Total huevos (TH) = embrionados + muertos + eclosionados. Ce: TH = embrionados + muertos. Os: TH = embrionados + muertos + (eclosionados t + 1 - embrionados t).

Si bien en septiembre la proporción de huevos y ninfas fue semejante a la calculada con GS, los valores de imagos fueron muy diferentes. En noviembre, el método Ce proporciona valores que se ajustan más a los obtenidos durante el censo. Es en este mes que la población estuvo por alcanzar la cuarta generación considerando un tiempo generacional de siete meses.

En la Tabla 5.38 se registraron los porcentajes de edad de la población D durante los 29 censos.

Tabla 5.38. Proporción de edades de la población de *Triatoma sordida* D, incluidos los ejemplares vivos, los muertos sin marcar y las exuvias sin marcar.

Meses	H	N1	N2	N3	N4	N5	A
Ago./95	47,19	23,03	13,48	4,49	3,09	5,34	3,37
Sep.	41,98	36,45	10,88	2,86	2,29	0,76	4,77
Oct.	61,75	24,10	3,78	2,99	1,20	2,19	3,98
Nov.	61,34	32,27	0,62	1,55	1,34	1,03	1,86
Dic.	60,33	34,74	1,14	0,26	0,88	1,41	1,23
Ene./96	41,48	49,93	4,03	0,54	0,27	2,42	1,34
Feb.	56,76	31,21	2,89	5,90	0,81	0,69	1,73
Mar.	54,63	34,34	7,50	1,03	1,62	0,44	0,44
Abr.	38,71	43,16	11,60	3,92	1,39	0,87	0,35
May.	29,20	48,30	7,18	5,72	5,84	3,41	0,36
Jun.	22,61	30,74	14,13	9,19	9,89	12,72	0,71
Jul.	16,19	30,00	12,86	8,57	12,86	18,57	0,95
Ago.	5,88	22,69	14,29	7,56	19,33	29,41	0,84
Sep.	0,00	1,45	5,80	11,59	23,19	55,07	2,90
Oct.	82,08	0,87	0,58	1,73	1,73	4,91	8,09
Nov.	56,02	41,33	0,11	0,11	0,27	0,49	1,67
Dic.	58,36	39,94	0,35	0,14	0,07	0,28	0,87
Ene./97	43,98	48,88	5,45	0,80	0,23	0,20	0,46
Feb.	27,12	51,90	7,10	8,36	3,75	1,57	0,20
Mar.	25,09	36,76	9,93	9,06	7,84	10,80	0,52
Abr.	51,08	20,87	5,70	5,70	5,13	10,38	1,14
May.	58,82	27,01	3,71	1,37	1,48	6,51	1,09
Jun.	55,59	28,90	6,45	1,54	0,72	5,92	0,87
Jul.	50,20	34,94	4,70	1,38	0,57	7,06	1,15
Ago.	54,09	32,87	3,75	1,01	0,50	6,66	1,12
Sep.	67,39	24,60	1,00	1,44	0,04	1,61	3,92
Oct.	75,45	18,05	1,85	0,65	0,37	0,34	3,30
Nov.	63,44	30,52	4,16	0,67	0,29	0,16	0,77
Dic.	43,44	44,67	8,14	2,68	0,35	0,15	0,57

H: huevos, N1: ninfas de primer estadio, N2: ninfas de segundo, N3: ninfas de tercero, N4: ninfas de cuarto, N5: ninfas de quinto estadio, A: adultos. Agosto de 1995 es el mes de inicio de la experiencia.

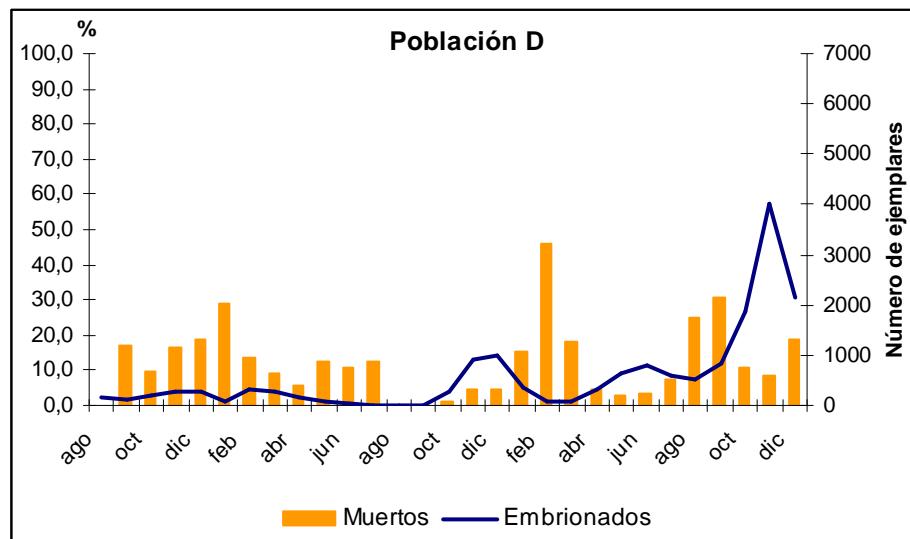


Fig. 5.24. *Triatoma sordida*: huevos fértiles y muertos de la población D.

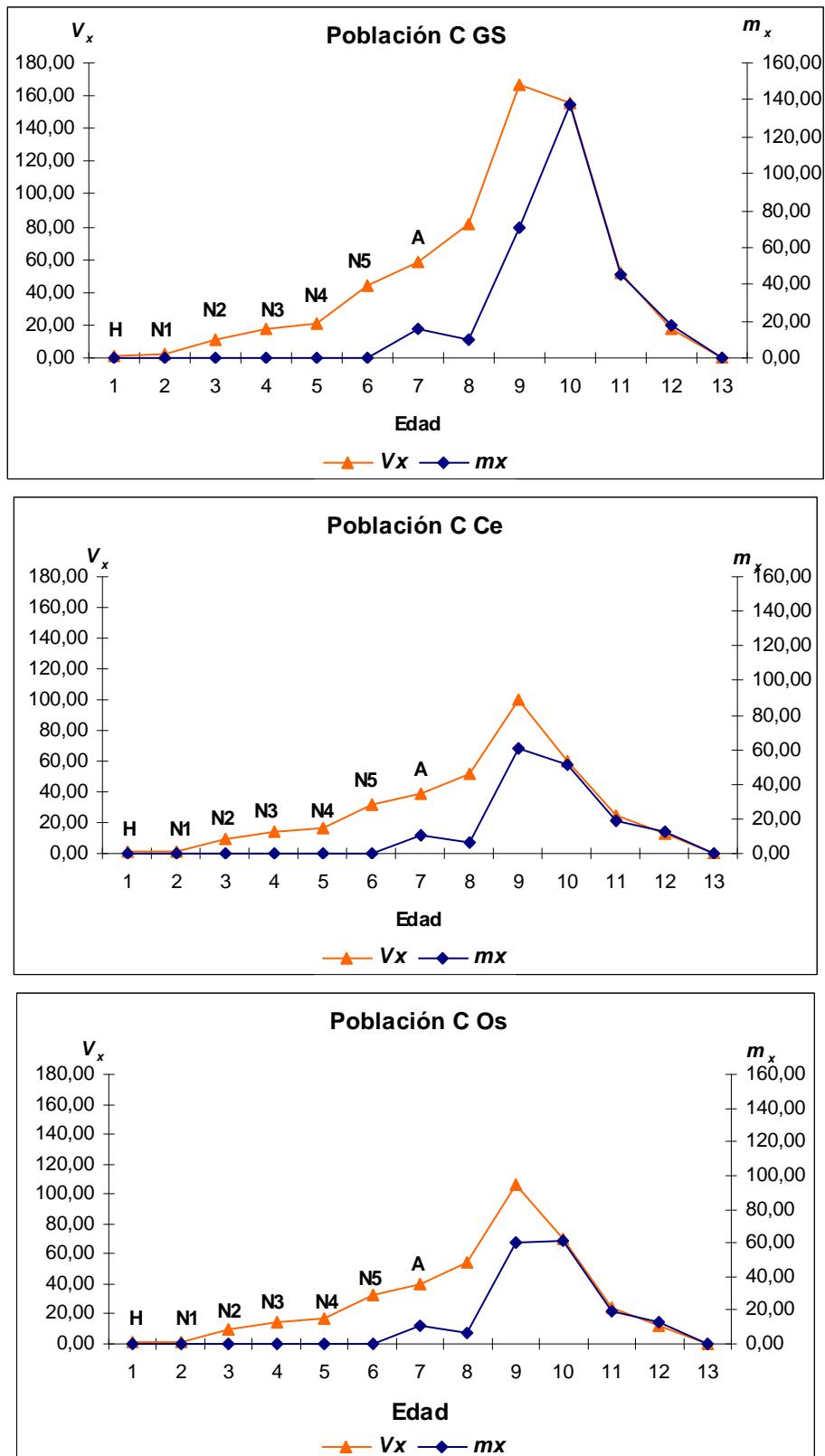


Fig. 5.25. *Triatoma sordida*: valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x), de la población C, obtenidos por los métodos GS, Ce y Os, a partir de la tabla combinada.

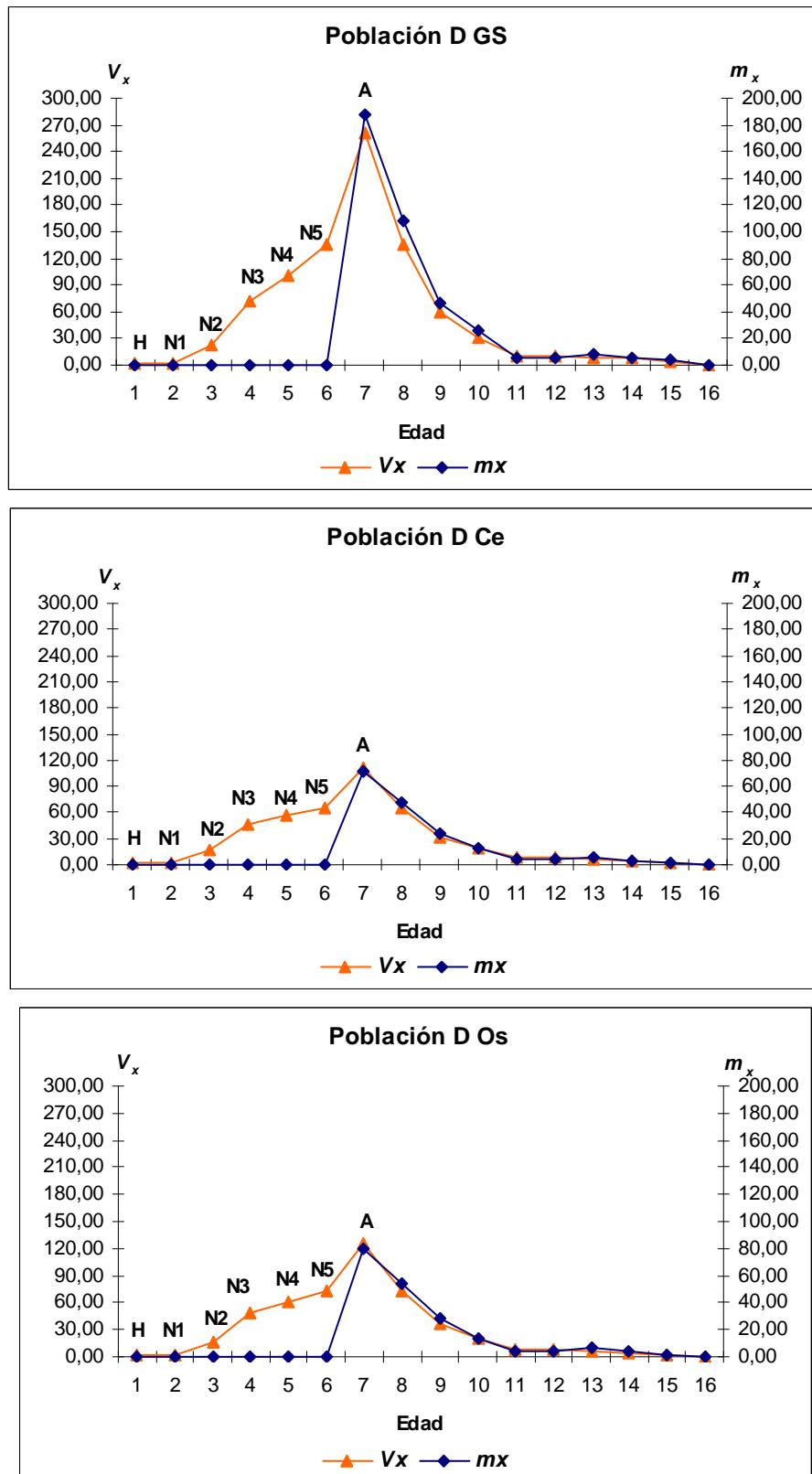


Fig. 5.26. *Triatoma sordida*: valor reproductivo (V_x) y fecundidad (m_x), de la población D, obtenidos por los métodos GS, Ce y Os, a partir de la tabla combinada.

5. d. Densidad poblacional

La población A de *T. infestans* en los primeros nueve meses creció en forma logística hasta alcanzar un primer pico de densidad de 3.357 individuos, el segundo, en diciembre de 1996 con un valor de 8.484 y si se considera también el estado de huevo asciende a 13.654. Un tercer pico de crecimiento se registró en noviembre de 1997.

El aumento de la población a valores máximos se debió al aporte de huevos de los meses previos, que se tradujo en un mayor número de ninfas. Después del pico, la población decreció principalmente por disminución de la fecundidad y aumento de la mortalidad en todas las edades. Este hecho fue más notorio después de producido el segundo pico, en el cual la población alcanzó su máximo valor. El efecto de la mortalidad se fue incrementando hasta el cuarto mes en que se registró el mínimo valor de este ciclo, pero en ningún censo la población volvió al número inicial.

La presencia de adultos durante todo el año determinó que en todos los censos estén representadas todas las edades.

La población B de *T. infestans*, tuvo su primer pico de crecimiento con 2429 ejemplares en marzo de 1996, mes en que la composición de la población se aproximó a la proporción estable de edades inicial, el segundo de 2012 individuos en junio y el tercero en noviembre del mismo año alcanzó su máximo valor con 4996 ejemplares que sumado al estado de huevo llegó a los 10.076 individuos.

La población C de *T. sordida*, tuvo un pico ($n = 84$) a los cuatro meses de establecida con un valor inferior al inicial ($n = 95$) y luego la densidad decreció en forma continua.

En la población D de *T. sordida*, se observaron cuatro picos de crecimiento con valores de 1.382; 1283; 1004 y 5.493 individuos en los meses de marzo de 1996, enero, julio y diciembre de 1997 respectivamente. Si se suma el estado de huevo al último pico, la cifra ascendió a 7.657 ejemplares. En esta población se registraron valores inferiores al inicial ($n = 188$) en octubre de 1995 ($n = 143$), febrero de 1996 ($n = 180$) y desde julio a octubre del mismo año ($n = 146; 92; 67; 60$), a partir de esa fecha la densidad fue más alta

La densidad poblacional mensual de *T. infestans* A y B y *T. sordida* y el valor de K obtenido para cada especie se graficó en las figuras 5.27; 5.28 y 5.29.

En la población A de *T. infestans*, se obtuvo un K_1 de 992 individuos, como media de la densidad de equilibrio de los meses abril a julio de 1997; un K_2 de 4.713 ejemplares, como el promedio de los valores de noviembre de 1996, septiembre y octubre de 1997, meses en que la población se acercó a una proporción estable de edades y K_3 igual a 5.206, como el promedio de noviembre de 1996 y octubre de 1997.

En la población B se estimaron dos segmentos de equilibrio: al comienzo de la curva hasta diciembre de 1995, K_1 igual a 169 ejemplares, y el otro correspondiente a los meses de agosto y septiembre de 1996 con un K_2 igual a 1250. Un valor de K_3 igual a 3021 individuos, como valor promedio de densidad de los meses de marzo y octubre de 1996.

En la población D se identificaron tres segmentos de equilibrio, el primero en noviembre y diciembre de 1995 con K_1 igual a 405 individuos, K_2 de 73 ejemplares correspondiente a agosto, septiembre y octubre de 1996 y K_3 igual a 958 en junio y julio de 1997. En noviembre de ese mismo año, mes en que se alcanzó la proporción estable de edades, se calculó un K_4 de 4.234 chinches.

En la Tabla 5.39 se registraron los valores de equivalencia para las dos especies.

Tabla 5.39. Equivalencia con las hembras de los diferentes estadios y machos de *T. infestans* y *T. sordida* en relación a la cantidad de sangre ingerida.

Edad	<i>T. infestans</i>		<i>T. sordida</i>	
	S.I.	E	S.I.	E
N1	5,64	0,02	0,81	0,01
N2	21,20	0,07	7,90	0,11
N3	77,60	0,25	21,50	0,29
N4	120,70	0,39	76,10	1,03
N5	394,10	1,26	236,70	3,19
Macho	223,80	0,72	44,10	0,59
Hembra	312,00	1,00	74,20	1,00

S.I.: Cantidad de sangre ingerida en miligramos. E: equivalencia.

Se obtuvo un nuevo valor de K_e que corresponde al máximo valor alcanzado por cada población. K_e resultó igual a 1576 (enero de 1997) en la población A, 810 ejemplares en B (mayo de 1996) y 454 en la población D (junio de 1997).

En las figuras 5.30; 5.31 y 5.32 se graficaron para las poblaciones A, B y C la densidad real y la densidad equivalente. De la observación de la misma se puede apreciar como los picos máximos se reducen. En la población A de 8.484 ejemplares cambió a 1314, debido a que en ese censo las ninfas de primero y segundo estadio componían el 69,6% de la población y las ninfas de quinto estadio más los adultos solamente el 4,9%.

En la población B el máximo de 4996 se redujo a 733 ya que en ese censo (noviembre de 1997) las ninfas de primero y segundo estadio sumaron el 82,9% de la población mientras que las ninfas de quinto estadio y adultos el 6,4% del total. En D el pico de 5493 individuos se transformó en 428 ejemplares debido a que en ese censo (diciembre de 1997) se encontró que las ninfas de primero y segundo estadio conformaron el 95,79% y los adultos el 1,35%.

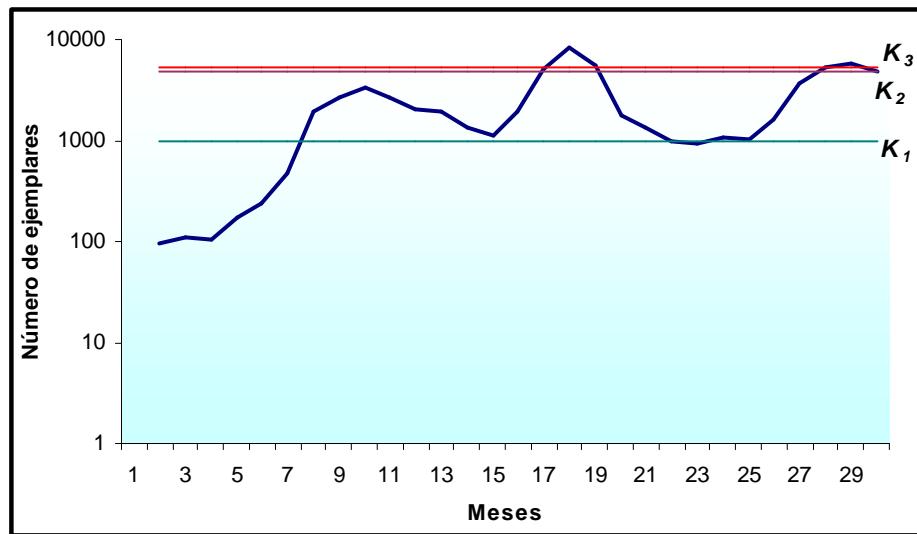


Fig. 5.27. *Triatoma infestans*: densidad poblacional y capacidad de carga (K) de la población A. K_1 puntos de equilibrio, K_2 y K_3 valores promedios de los meses en que la población obtuvo una distribución de edades estable.

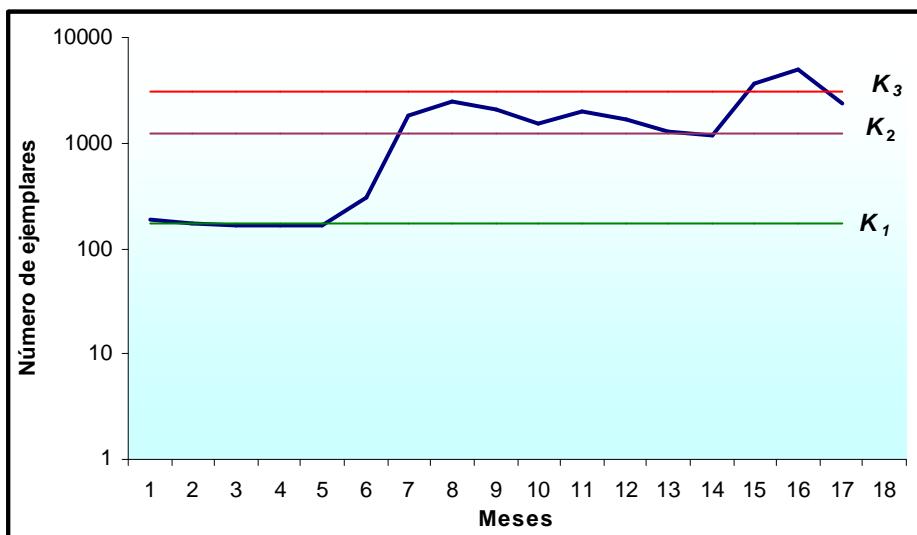


Fig. 5.28. *Triatoma infestans*: densidad poblacional y capacidad de carga (K) de la población B. K_1 y K_2 puntos de equilibrio, K_3 valores promedios de los meses en que la población obtuvo una distribución de edades estable.

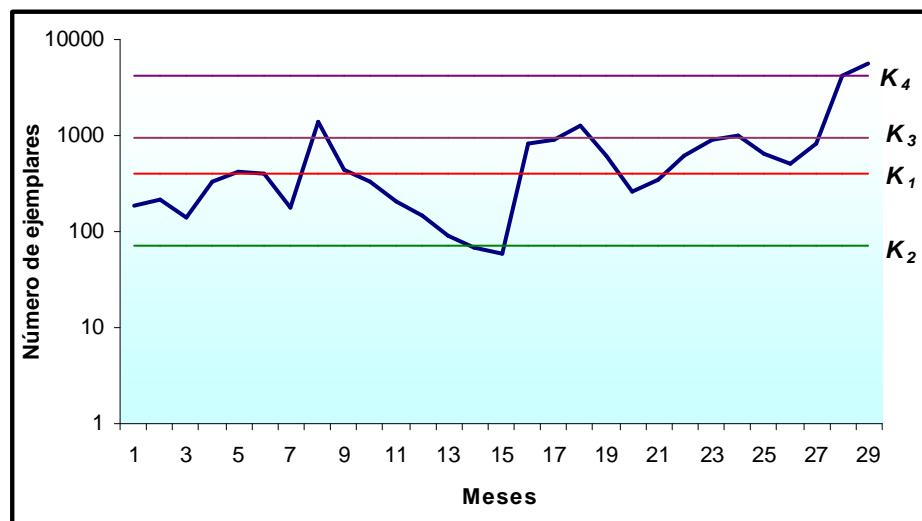


Fig. 5.29. *Triatoma sordida*: densidad poblacional y capacidad de carga (K) de la población D. K_1 , K_2 y K_3 puntos de equilibrio, K_4 valores promedios de los meses en que la población obtuvo una distribución de edades estable.

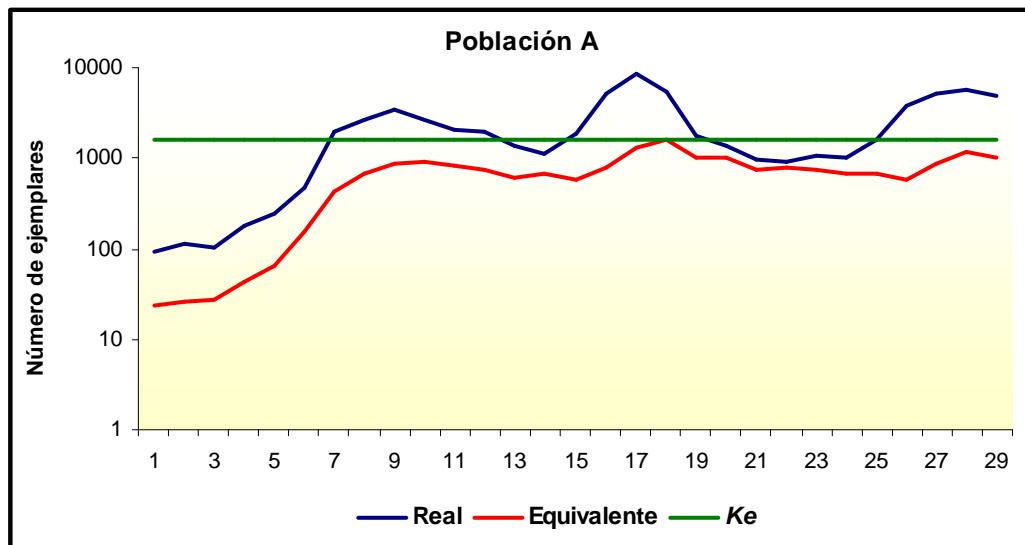


Fig. 5.30. *Triatoma infestans*: densidad real y equivalente de la población A y el valor de K (K_e) calculado a partir de la densidad equivalente.

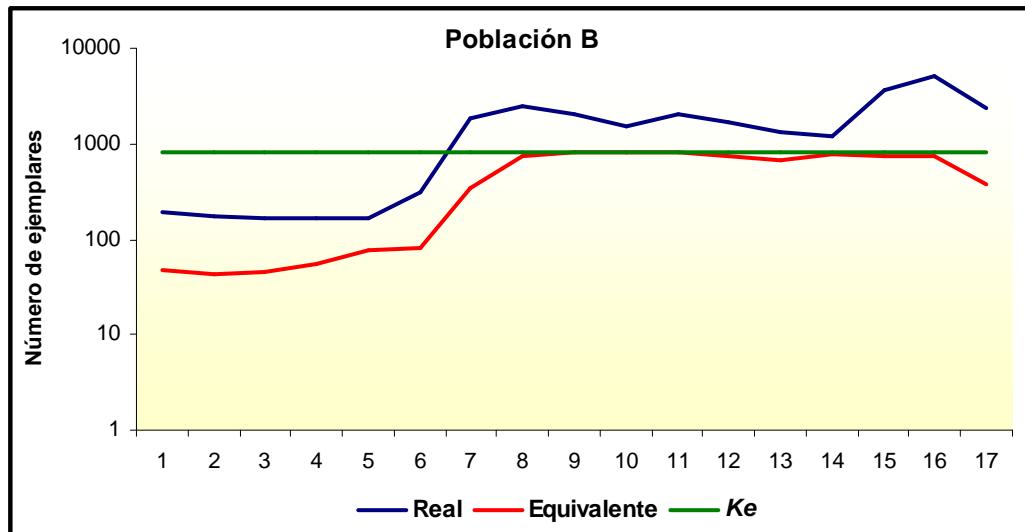


Fig. 5.31. *Triatoma infestans*: densidad real y equivalente de la población B y el valor de K (K_e) calculado a partir de la densidad equivalente.

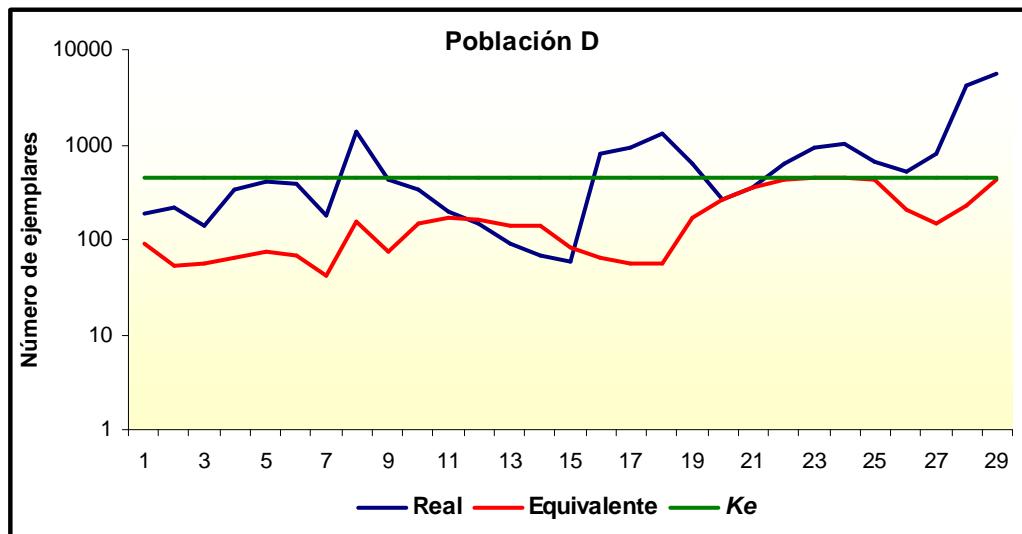


Fig. 5.32. *Triatoma sordida*: densidad real y equivalente de la población D y el valor de K (K_e) calculado a partir de la densidad equivalente.

DISCUSIÓN

Los valores de fecundidad de las poblaciones de *T. infestans* y de *T. sordida* variaron con el tiempo. El patrón de distribución de los valores de fecundidad mensual en la población A de *T. infestans* presentó tres ciclos y dos en la población B y en *T. sordida* se diferencian dos ciclos bien marcados en D, por lo que difieren de lo obtenido por Rabinovich (1972a) y Oscherov *et al.* (1996). En la cohorte de laboratorio (Tilab) se verificó un modelo multimodal cuando se evaluó semanalmente y tres picos al considerar la fecundidad mensual por lo que el patrón se asemeja al de la población A.

Esta fluctuación está en relación al reclutamiento de hembras, con el posterior aumento del número de huevos (Gorla y Schofield, 1989). En la población D de *T. sordida* no hubo hembras en agosto y septiembre, por lo que no se registraron huevos, lo que demuestra esta relación (Oscherov *et al.*, 2004). Por otra parte, en los meses cálidos se produce también un mayor número de nacimientos. Estas dos circunstancias influyen en la tasa de fecundidad cuando se realiza el cálculo para obtenerlas, en especial al aplicar la metodología propuesta por Gorla y Schofield (1989) ya que al incluir en el total de huevos el número de eclosionados eleva sustancialmente la fecundidad y al no considerarlos la reduce. La metodología propuesta en este trabajo produce valores intermedios entre las anteriores. Sin embargo estas diferencias no son significativas en la obtención de los parámetros reproductivos cuando se trata de *T. infestans* y si con *T. sordida*.

La edad de la primera reproducción se pudo estimar solamente para Tilab, ya que al ser los censos mensuales se pierde esta información. La edad de la primera reproducción como imago fue un poco mayor que la calculada por Rabinovich (1972a) y el período reproductivo fue mucho más corto (11 semanas menos), pero la fecundidad media fue superior, oviponiendo las hembras, en promedio, el doble de huevos diarios que lo obtenido por dicho autor. Los valores de fecundidad semanal de Tilab son semejantes a los reportados por Hack (1955) para *T. infestans* en experiencias de laboratorio y a *T. rubrovaria* (Oscherov *et al.*, 2005) y mas altos que los de otras especies de

triatominos, entre los que se pueden citar a *T. maculata* (Rabinovich y Feliciangeli, 1985), *T. breyeri* y *T. guasayana* (Ghilini, 1982; 1983).

En un trabajo previo, en el que se analizó los efectos de la competencia en *T. infestans* y *T. sordida* sobre la fecundidad y fertilidad, se comprobó que la fecundidad media de la población A de *T. infestans* fue superior a la de la población B (Oscherov *et al.*, 2004), pero en ambas el número de huevos diarios (2,28 en A y 1,70 en B) fue un poco menor a el obtenido por Rabinovich (1972a). La fecundidad media de ambas poblaciones es comparable a la obtenida por Gorla y Schofield (1989), durante el verano en Córdoba, Argentina.

Respecto a *T. sordida*, la fecundidad media de las poblaciones C y D fueron semejantes entre si y superiores a las poblaciones A y B (Oscherov *et al.*, 2004). Sin embargo, Bar *et al.* (1994) encuentran una relación inversa. La diferencia podría deberse al hecho que en esa experiencia, solamente se registraron hembras de *T. sordida* durante los primeros tres meses. La fecundidad diaria estimada fue superior a la obtenida mediante un estudio de cohortes llevado a cabo por Oscherov *et al.* (1998).

El porcentaje de fertilidad de la cohorte Tilab fue similar al obtenido por Hack (1955) cuando experimentó a 25 °C y no fue muy distinto a los resultados de Perlowagora – Szumlewicz (1969) y Rabinovich (1972a) y a la fertilidad media de la población A. Tanto *T. infestans* B como *T. sordida* D ovipusieron huevos más fértiles que Tilab y A, mientras que en *T. sordida* C la fertilidad fue notablemente menor pero muy próxima a la obtenida para esta especies por Oscherov *et al.* (1998). Por otra parte, Bar *et al.* (1994) reportan para estas dos especies una mortalidad de huevos de solamente el 7%.

Los valores altos de supervivencia de huevos se han comprobado en la mayoría de las especies de *Triatoma*: *T. dimidiata* (Zeledón *et al.*, 1970), *T. guasayana* y *T. breyeri* (Ghilini, 1982; 1983), *T. barveri* (Zárate, 1983), *T. maculata* (Feliciangeli y Rabinovich, 1985), *T. platensis* (Bar *et al.*, 1986), *T. rubrofasciata* (Vianna Braga *et al.*, 1998), *T. pallidipennis* (Martínez-Ibarra y Katthain-Duchateau, 1999), *T. brasiliensis*, *T. pseudomaculata* (Pinto Soares *et al.*, 2000) y *T. rubrovaria* (Oscherov *et al.*, 2005) y en otros Géneros:

Dipetalogaster maximus (Costa *et al.*, 1992), *P. geniculatus* (Cabello y Galíndez, 1998), *R. neivai* (Cabello, 1999), *Meccus picturatus* (Martínez-Ibarra *et al.*, 2003a), *Meccus longipennis* (Martínez-Ibarra *et al.*, 2003b), *R. colombiensis* y *R. prolixus* (Arévalo *et al.*, 2007).

Para el análisis comparativo de los diferentes parámetros reproductivos de las cohortes, obtenidos en este trabajo con los de otros autores, se utilizarán solamente los calculados mediante el método Os, por considerar que la forma de obtener los valores de fecundidad proporciona una estimación semejante a la de contar en forma directa los huevos puestos al tiempo *t*, tal como se hace en los estudios de cohortes en laboratorio. En los casos que corresponda se tendrá también en cuenta los resultados obtenidos por los otros dos métodos.

El tiempo generacional fue semejante en las cohortes de *T. infestans* A1, A2, B3 y B4 y coinciden con el obtenido por Rabinovich (1972a). A diferencia en la cohorte Tilab y A5, se calculó un tiempo entre generaciones de 10 meses. El mayor tiempo requerido podría estar relacionado, en el primer caso, a que la cohorte fue iniciada en diciembre, a la prolongada etapa reproductiva y al pico máximo de ovipositora que ocurre a los 11 meses de iniciada la cohorte. En el segundo caso podría influir por una parte el momento de inicio de esta cohorte, que fue en octubre, a diferencia de las anteriores que corresponden a ovipositoras de finales de invierno y por otra a la metodología para obtenerla.

En la cohorte D1 de *T. sordida* el tiempo generacional abarcó siete meses, por lo que fue similar a *T. infestans*, a diferencia en D3 el período necesario para que una generación reemplace a la otra fue 10 meses. Estos valores son inferiores a los obtenidos por Oscherov *et al.* (1996) en experiencia de cohortes con esta misma especie y próximos a los de *T. maculata* (Feliciangeli y Rabinovich, 1985). Cabe acotar que tanto A5 como D3 fueron cohortes obtenidas mediante cálculos, de poblaciones que estaban establecidas desde hace un año e integradas por numerosos individuos, mientras que las cohortes restantes eran fundadoras.

Un período prolongado entre generaciones también fue constatado en *T. guasayana* y *T. breyeri*, especies que requieren 15 meses (Ghilini, 1982; 1983)

y en *T. rubrovaria* con un tiempo generacional de 13 meses (Oscherov *et al.*, 2005).

La tasa de reproducción neta (R_o), de Tilab resultó más alta que las de las cohortes de *T. infestans* A1, A2, B3 y B4 y más del doble que la verificada por Rabinovich (1972a). Con respecto a las cohortes de las poblaciones A y B, la divergencia se explicaría por que estos ejemplares estaban sometidos a los efectos de la competencia y densidad, y con Rabinovich (1972a) por diferencias metodológicas. A diferencia, en la cohorte A5, este valor se asemeja más a los obtenidos por Cecere *et al* (2003) en estudio de campo y al estimado por Schofield (1980). De acuerdo a estos autores la diferencia se debería a la relación supervivencia – fecundidad.

En las dos cohortes de *T. sordida*, R_o fue notablemente más baja que la tasa obtenida para esta especie por Oscherov *et al.* (1996), sin embargo, sus valores son próximos a los de *T. guasayana* (Ghilini, 1982) y al estimado para *T. infestans* mediante una combinación de datos de campo y laboratorio por Schofield (1980).

Este parámetro calculado en las cuatro poblaciones mediante las tablas combinadas resultó similar al estimado por Cecere *et al* (2003) quienes verifican para *T. infestans* una tasa básica de 3,91 en poblaciones que disponen de refugios adecuados en el ambiente que colonizan. Es posible que esta sea la tasa más aproximada en condiciones naturales, en donde los individuos están sujetos a diversos factores que afectan a la supervivencia y reproducción.

Otras especies de *Triatoma*, estudiadas en laboratorio, como *T. pallidipennis* (Martínez-Ibarra y Katthain-Duchateau, 1999), *T. brasiliensis* y *T. pseudomaculata* (Pinto Soares *et al.*, 2000), *T. flavigula* (Cabello y Lizano, 2001), y *T. rubrovaria* (Oscherov *et al.*, 2005) poseen altas tasas de reemplazo, lo que demuestra el potencial de los triatomíos para desarrollarse en condiciones favorables.

La tasa intrínseca de crecimiento natural semanal, de las cohortes de las poblaciones A y B se encuentra comprendidas en un rango que va desde el valor más bajo: 0,051 en *T. infestans* A5 al más alto de Tilab: 0,195; este último

valor supera al obtenido para esta misma especie por Rabinovich (1972a). Si consideramos los resultados promedios de las cohortes A1, A2; B3 y B4, se puede apreciar que no son muy diferentes a $r = 0,128$, obtenido por Rabinovich y Dorta (1973) mediante simulación en computadora.

Por otra parte, *T. sordida* D1 presentó una r igual a la tasa promedio estimada por Oscherov *et al.* (1996) y D3 fue menor y semejante a la de *T. infestans* A5.

Los valores de r de las cuatro poblaciones, obtenidos mediante las tablas combinadas de reproducción, son muy bajos, especialmente los estimados mediante Ce. Estas diferencias resultan por una parte del método empleado para obtener la fecundidad y por otra, a la influencia directa que tiene la supervivencia sobre este parámetro.

En otras especies de *Triatoma*, como *T. guasayana* y *T. breyeri*, (Ghilini, 1982; 1983) también r asume valores inferiores, mientras que en *T. rubrovaria* (Oscherov *et al.*, 2005) y en *T. maculata* (Feliciangeli y Rabinovich, 1985) esta tasa es próxima a la comprobada en esta investigación para las dos especies en estudio.

Un parámetro importante es el de la distribución estable de edades, ya que el mismo sirve para caracterizar a una población, si bien es difícil que en la naturaleza se den las condiciones necesarias de equilibrio para que esto ocurra. La proporción estable calculada para las poblaciones de *T. infestans* A y B, ya sea mediante el método de cohortes como el de tablas combinadas, dan como resultado una pirámide de base ancha, en donde los huevos y ninfas de primer estadio integran más del 80% de la población. En la cohorte de laboratorio este valor es un poco menor (70%), porque disminuye la proporción de huevos y aumenta la de los estadios segundo, tercero y cuarto, pero al igual que las de A y B, el porcentaje de ninfas de primer estadio parece ser uniforme, ubicándose este valor entre un 25% a 26% de la población, valor semejante al obtenido por Rabinovich (1972a).

Exceptuando a las ninfas de segundo estadio y tercero, la proporción esperada para las otras edades fue similar en Tilab, A y B, así las ninfas cuatro,

ninfas cinco y adultos estarían presentes en la condición de equilibrio en un 3%, 2% y 1% respectivamente.

Por otra parte, la proporción estable de edades de Tilab es próxima a la estimada por Rabinovich (1972a) para la misma especie y a la de *T. maculata* (Feliciangeli y Rabinovich, 1985) y a *T. rubrovaria* (Oscherov *et al.*, 2005) con una diferencia marcada en el valor de las ninfas de quinto estadio. Cabe recordar que Tilab fue desarrollada en condiciones de temperatura ambiente variable, para hacer los resultados comparables con las poblaciones de los modelos y no con temperatura y humedad controladas como en las experiencias referidas, lo que podría haber influido en los resultados.

Del análisis de la composición etaria a lo largo del tiempo surge que hubo censos en que se aproximan los valores calculados a los observados, así en noviembre de 1995 y diciembre de 1996 se verifica una concordancia con los valores por estado de desarrollo con Tilab; en septiembre y octubre de 1997 con lo estimado para A1 y A2. En la población A de *T. infestans*, a los 26 meses de establecida, es decir cuando se acercó a la cuarta generación (con un tiempo generacional de siete meses) el porcentaje de cada edad se aproximó al calculado mediante las tablas combinadas, si se considera al estado ninfal en su conjunto y en la población B en octubre de 1996. En esta última población, la composición etaria al completar la primera generación se aproximó a la inicial, pero esta estructura se pierde al censo siguiente por cambios en el reclutamiento ninfal y aumento de la mortalidad.

Respecto a *T. sordida* se verificó una distribución estable de edades semejante a *T. infestans* en la cohorte D1 y en C combinada. La proporción de huevos en D3 y en D combinada es mucho mayor, pero exceptuando a D3, las ninfas de primer estadio representan un 23% a 25% de la población. Un valor semejante fue comprobado por Oscherov *et al.* (1996) en un estudio de cohortes de esta misma especie.

Al comparar la distribución estimada con la observada en los censos de la población D se comprueba que tanto los valores medios (D_x), como los obtenidos mediante la tabla combinada se aproximan en noviembre de 1997, un mes antes de cumplir la cuarta generación, a una distribución estable de

edades. No se pudo efectuar un análisis similar con la población C, ya que se extinguió tempranamente.

El porcentaje en que cada edad estuvo presente en la población A y B, en cada censo, varió en los diferentes meses, pero siempre estuvieron representadas todas las edades, a diferencia en D no se observaron huevos ni ninfas de primer estadio en septiembre de 1996 (Oscherov *et al.*, 2004). Estas variaciones al parecer siguen un ritmo semejante a lo que ocurre en la naturaleza, aún en regiones donde la estacionalidad no es tan marcada; así Marsden *et al.* (1979) comprueban los cambios de edades de estas especies en Mambai, Brasil y Schofield (1980) sostiene la existencia de una fluctuación estacional en *T. infestans*.

Gorla y Schofield (1989) en su investigación en condiciones climáticas naturales, con poblaciones de *T. infestans*, comprueban que el patrón de reclutamiento está estrechamente relacionado con el clima y es independiente del número de hospedadores. En coincidencia con estos autores se verificó un alto porcentaje de huevos durante la primavera en ambas poblaciones de *T. infestans* y una disminución en el mes de diciembre, período en que son más numerosas las ninfas de primero a tercer estadio.

El mayor reclutamiento de ninfas de cuarto y quinto estadio se comprobó durante los censos de otoño e invierno. Estos resultados difieren de lo reportado por Bar *et al* (1994) y Cecere *et al* (2003), pero están acorde con lo verificado en condiciones naturales en áreas rurales de Corrientes.

En un muestreo efectuado en septiembre de 1991, en una vivienda rural de San Miguel (Corrientes), se encontró una colonia de *T. infestans* compuesta por 70% de huevos, 10% de ninfas de primero a tercer estadio, 17% de ninfas de cuarto a quinto estadio y 3% de adultos (Bar *et al.*, 1996). Una composición etaria similar fue verificada en el mismo mes, en el censo de octubre de 1996 y en agosto de 1997 en la población A y también en septiembre en B. Se podría inferir que esta es la distribución de edades que se puede esperar encontrar a fines del invierno y comienzos de la primavera.

Los adultos de *T. infestans* fueron más numerosos durante el otoño e invierno en A y B. estos resultados coinciden con los obtenidos por Gorla y

Schofield (1989), y lo verificado durante el mes de julio en una vivienda rural de San Miguel (Corrientes) (Bar *et al.*, 1996) y difieren de Forattini *et al.* (1983) quienes colectaron mayor número de imagos en primavera.

En lo que respecta a *T. sordida* la mayor proporción de imagos se verificó en septiembre y octubre en las poblaciones C y D, en coincidencia con lo verificado por Bar *et al.* (1994) en unidades experimentales, en palmas de *Butia yatay* (Bar, 2006) y en una vivienda de un área rural de San Miguel, Corrientes, (Bar *et al.*, 1996), a diferencia de Forattini *et al.* (1983) que encuentran, en sus gallineros experimentales, el máximo de adultos durante el primer semestre del año, lo que podría atribuirse a diferencias climáticas.

En noviembre de 2008, en un gallinero de una vivienda rural de San Luis del Palmar, Corrientes (datos no publicados) se encontró una colonia de *T. sordida* ($n = 93$) compuesta por un 24% de huevos, 20% de ninfas de primero a cuarto estadio, 18% de ninfas de quinto estadio y 38% de adultos (proporción macho: hembra 3:1). Este porcentaje tan alto de adultos podría indicar que se trató de una colonización reciente, con la culminación de una cohorte fundadora y el comienzo de una nueva generación. Como la estructura del ecotopo peridoméstico era muy compleja, no se pudo efectuar un censo completo por lo que cabe plantear si la muestra obtenida refleja la proporción de edades real. El menor número de hembras podría atribuirse no a una mayor mortalidad, si no a la actividad de dispersión que esta especie realiza en busca de alimento y nuevos ecotopos para colonizar, tal como lo demostraron Forattini *et al.* (1977) y Bar *et al.* (1993).

En la población C de *T. sordida* se encontró el mayor porcentaje de ninfas de cuarto y quinto estadio durante los censos de otoño y principio de invierno. Este esquema se repite en lo obtenido en una vivienda rural de Santos Lugares, San Luis del Palmar, Corrientes (Bar *et al.*, 1992), en el censo de un palomar (Ciudad de Corrientes) efectuado en el mes de mayo (Bar *et al.*, 1993), y en *Butia yatay* (Bar, 2006). En la población D, estas edades estuvieron mejor representadas en invierno y principios de primavera. Se puede considerar, entonces, que las ninfas mayores, que viven durante el otoño e invierno darán origen a los adultos de primavera.

La importancia que tiene un individuo en términos del aporte que hará a la generación futura se mide mediante el valor reproductivo (Fisher, 1930). Este valor estimado para la cohorte de laboratorio Tilab fue superior al obtenido por Rabinovich (1972b) y a diferencia de este autor, las ninfas en su conjunto no llegan a tener un 10% del total del valor reproductivo con lo que se asemeja al patrón de *R. neivai* cuando se investigó a esta especie a 27°C (Cabello, 1999).

Más acorde con los resultados de Rabinovich (1972a), en cuanto al valor total, fueron los obtenidos en las cohortes de las poblaciones de *T. infestans* A y B y mediante las tablas combinadas y si bien la distribución es semejante, con un 30% del V_x para huevos y ninfas y 70% para los imágos, el valor aumenta en forma gradual desde huevo a ninfas de quinto estadio. Esta última edad concentra cerca del 50% del V_x ninfal, por lo que es inferior al calculado por este autor.

El valor reproductivo total de las cohortes de la población D de *T. sordida* y el obtenido mediante las tablas combinadas de D y C es más bajo que el estimado por Oscherov *et al.* (1996) en cohortes desarrolladas bajo condiciones controladas de laboratorio, sin embargo la distribución del valor en las diferentes edades es similar, con un aumento gradual en las edades pre-reproductivas y máximo al ingresar al estado adulto.

En otros triatomínos como *T. maculata* (Feliciangeli y Rabinovich, 1985) *P. geniculatus* (Cabello y Galíndez, 1998) y *T. rubrovaria* (Oscherov *et al.*, 2005) se verificó que el valor reproductivo sigue el esquema general mencionado para *T. infestans* y *T. sordida*.

Tal como lo señala Rabinovich (1972a) para ponderar adecuadamente al valor reproductivo de una edad determinada, se debe relacionar al mismo con la proporción en que se encuentra dicha edad en la población. Si bien huevos y ninfas de primer estadio contribuyen en un bajo porcentaje al valor total, se compensa al ser los ejemplares de estas edades los más numerosos ya que en conjunto conforman más del 80% de la población.

En esta investigación se pudo establecer que la población A de *T. infestans* creció en forma logística hasta alcanzar el primer pico de densidad, a partir del cual la densidad poblacional fluctuó entre un valor de capacidad de

carga (K_1) cercano a los mil individuos hasta una K de 5.206 ejemplares. Cuando este valor es superado, la población desciende hasta llegar nuevamente a K_1 .

La población B de *T. infestans*, a diferencia de la A, los primeros meses se mantuvo estable con un valor calculado de K_1 de 169 ejemplares. Después del primer pico de crecimiento se observaron oscilaciones no muy marcadas por encima de los 1.200 individuos. Este resultado fue semejante al obtenido por Schofield (1980) y a la predicción de Rabinovich y Dorta (1973). Pero a partir de septiembre, en el segundo año de colonización, nuevamente creció llegando a un valor de K_3 (calculado por la proporción de edades) de 3.613 al mes siguiente.

El valor de capacidad de carga máxima calculado para *T. infestans* es menor a los 7.000 ejemplares propuesto por Rabinovich (1972a).

La población D de *T. sordida*, a los cuatro meses del tercer año de establecida, estuvo compuesta por 5493 individuos. Esta densidad es superior a los 1.856 registrados en un palomar de la ciudad de Corrientes (Bar *et al.*, 1984). El máximo número de *T. sordida* colectado en el interior de una vivienda rural en San Miguel (Corrientes) pos rociado, fue 73 triatomíos (Bar *et al.*, 1996). Cabe acotar que la vivienda había sido fumigada una semana antes del muestreo citado y que en esa ocasión se capturaron más de 70 ejemplares de vinchucas por lo que el total de esa población fue mayor a 140 ejemplares (Bar, M. E. comunicación personal). En un peridomicilio de San Luis del Palmar, Bar *et al.* (1992) capturaron 276 individuos y Forattini *et al.* (1983) encontraron un máximo de 324 ejemplares en un gallinero experimental en el dominio biogeográfico de los cerrados (Brasil).

Al igual que *T. infestans*, la curva de población de *T. sordida* varió a lo largo del tiempo. Al inicio con fluctuaciones pequeñas, alcanzando a los ocho meses el primer pico de densidad. A partir de ahí las fluctuaciones fueron acentuadas y en septiembre de 1997 comenzó un crecimiento de tipo logístico. El valor de K varió desde un mínimo de 73 ejemplares a un máximo de 4234.

La transformación de los datos de densidad real a una densidad equivalente proporcionó un nuevo valor de K para cada población, lo que

resalta una vez más la importancia de la distribución de edades en una población.

Los dos métodos para estimar el valor de K arrojaron resultados diferentes, siendo menor el calculado mediante los puntos de equilibrio de la curva de densidad poblacional que el obtenido con la proporción estable de edades, sin embargo el uso de ambos permite apreciar la variación de la capacidad de carga a lo largo del tiempo.

Por todo lo antes expuesto se considera que el conocimiento de los diferentes parámetros poblacionales permitirá el diseño de estrategias adecuadas para el control de una especie de triatomino en particular.

CAPÍTULO 6

DISCUSIÓN GENERAL

El ciclo vital de un organismo se expresa en su patrón de natalidad, mortalidad, inmigración y emigración, lo que a su vez da respuestas a los cambios de tamaño de la población que componen y la caracterizan (Krebs, 1986; Begon *et al.*, 2006).

En este trabajo, al restringirse la migración, los cambios producidos en las poblaciones investigadas se debieron principalmente a los efectos de la mortalidad y la fecundidad y a los factores que incidieron sobre estos dos parámetros.

Los esquemas de mortalidad de las dos especies en estudio: *T. infestans* y *T. sordida*, graficados a lo largo del tiempo, dieron como resultado curvas de I_x muy próximas al tipo IV de Slobodkin (1966) (tipo III de Pearl, 1928). Si se comparan estos resultados con los obtenidos para *T. infestans* por Rabinovich (1972a), Gorla y Schofield (1989) y Cecere *et al.* (2003), en condiciones de laboratorio y de campo, son en principio semejantes, pero si se analiza la mortalidad por estructura de edad para poder establecer se observa que la mortalidad preimaginal fue menor a la producida en condiciones naturales y mayor que la de laboratorio. En esta investigación la principal diferencia en relación con los trabajos de Gorla y Schofield (1989) y Cecere *et al.* (2003) radica en la alta supervivencia de huevos y ninfas de tercer estadio verificada en esta investigación y con los de Rabinovich (1972a) en la mayor supervivencia ninfal.

La curva de I_x de la cohorte de laboratorio (Tilab) fue del tipo II, por lo que la probabilidad de muerte fue constante independiente de la edad y por lo tanto se aleja de los patrones antes descriptos. La diferencia con Rabinovich (1972a) se puede atribuir a que esta cohorte fue desarrollada en condiciones de laboratorio con temperatura y humedad no controlada y con los otros autores citados, por tener alimentación disponible y no estar sometidos los ejemplares a los efectos de la competencia o de la densidad. La cohorte de

laboratorio de *T. infestans* se inició a partir de un lote de huevos colocados por hembras colectadas en una vivienda rural, lo que hace suponer que poseían mayor potencial de desarrollo y por ende, diferente mortalidad. Este patrón de supervivencia se describió para cohortes de *T. sordida* desarrolladas en condiciones de laboratorio, a partir de oviposturas de hembras de campo (Oscherov *et al.*, 1998). Se sabe que las colonias de laboratorio, a medida que pasa el tiempo, pierden vitalidad, por lo que sería interesante profundizar el conocimiento de este aspecto para evaluar mejor las diferencias intraespecíficas o interespecíficas.

La supervivencia de las poblaciones C y D de *T. sordida* siguió un esquema más próximo al de las poblaciones de *T. infestans* que al obtenido en experiencias de laboratorio por Oscherov *et al.* (1998) (curva de tipo II) y por Perlowagora-Szumlewicz (1975) quien verifica una alta supervivencia de los estadios ninfales y adultos. Tal como lo señala esta última autora, esta baja mortalidad en todas las edades no puede esperarse en condiciones naturales.

La población C compartió el hábitat con *T. infestans* y al igual que en una experiencia previa llevada a cabo por Bar *et al.* (1994) fue más afectada por la mortalidad que los ejemplares de la población D.

Respecto al estado imaginal, los efectos de la mortalidad se pueden analizar desde dos aspectos: la proporción de sexos al llegar al estado adulto, como una medida de la mortalidad ninfal de cada sexo, y como la supervivencia o longevidad. Esta proporción varió en cada censo; en promedio, la razón macho: hembra en las poblaciones de *T. infestans* A, B, Tilab y la población D de *T. sordida* fue con signo positivo para las hembras y a la inversa para C, y en todos los casos fue cercana al 1:1. Los valores de este parámetro son semejantes a los obtenidos en experiencias de laboratorio por Rabinovich (1972a) y Oscherov *et al.* (1998).

Perlowagora-Szumlewicz (1969) verifica un mayor predominio de machos de *T. infestans* con temperaturas de 26°C a 28°C y que esta relación se invierte con temperaturas bajas de 20°C a 22,9°C. Sin embargo, la variación mensual de la proporción macho: hembra adquiere un valor aproximado de

1:1. Si bien estos resultados coinciden en cuanto a la variación mensual, en esta investigación se observaron mayor número de machos en primavera en el primer año de colonización de la población A de *T. infestans* y un predominio de hembras durante el verano tanto en A como en B.

Bar *et al.* (1994) comprobaron en un gallinero experimental un pico de reclutamiento de hembras en marzo y uno posterior de machos en abril, con la consiguiente inversión de la proporción de sexos. Ronderos *et al.* (1981) verifican una proporción de macho: hembra de 1,67 en una población domiciliaria del la Provincia Biogeográfica Chaqueña y Canale y Carcavallo (1985) sugieren un predominio de hembras dependientes de una temperatura entre 20°C y 22°C. Se hace evidente que, lo sugerido por estos autores no se cumple en las condiciones climáticas de Corrientes, Argentina.

En la población C de *T. sordida* las hembras sufrieron mayor mortalidad, por lo que los machos fueron más numerosos, pudiendo ser esta una de las causas de extinción de esta población. En la población D de *T. sordida* los machos predominaron en primavera y verano del primer año de establecida la colonia y fue notable la ausencia de hembras en agosto del segundo año, pero después de ese mes la relación se invierte y no se contabilizaron machos en abril del año siguiente.

Exceptuando a la cohorte de laboratorio (Tilab), cuyos adultos alcanzaron una longevidad máxima de un año, los valores de longevidad de los imágnes de A, B, C y D fueron muy inferiores a los obtenidos por Gorla y Schofield (1989), Bar *et al.* (1994) Oscherov *et al.* (1998) y Cecere *et al.* (2003). Las curvas de supervivencia de los adultos de ambas especies fue próxima al tipo III. Un comportamiento similar fue comprobado por Gorla y Schofield (1989) en adultos de *T. infestans* emergidos durante la primavera. Acorde con Slobodkin (1966), la última parte de la curva de supervivencia de una población es de tipo III, permaneciendo constante la expectativa de vida a lo largo del tiempo. Es este el modelo, que en términos generales se ajusta a la supervivencia de los imágnes de las poblaciones investigadas.

La curva de expectativa de vida (e_x) fue similar en las dos especies, con un pico máximo, no mayor de cuatro meses, entre las edades tres a cuatro y un segundo pico, con valor inferior a los tres meses en el estado adulto. Estos picos se producen como respuesta al mayor riesgo de mortalidad de las edades previas y son semejantes en términos generales a los obtenidos en otras investigaciones (Rabinovich, 1972a; Feliciangeli y Rabinovich, 1985; Oscherov *et al.* 2005), cabe aclarar que los autores citados no consignan todos los valores de e_x por lo que no se puede hacer comparaciones más detalladas.

Las divergencias en el patrón de mortalidad se pueden atribuir a diferencias metodológicas (hospedadores y frecuencia de alimentación, temperatura y humedad relativa, etc.) y biológicas. Sin embargo, se pueden considerar dos factores que tendrían mayor influencia en la mortalidad: la facilidad de acceso y disponibilidad de alimento y los riesgos de ser predados. En experiencias controladas de laboratorio, estos dos factores estarían minimizados, mientras que en las investigaciones llevadas a cabo en gallineros experimentales, las poblaciones están sujetas a cambios de temperatura y humedad, a la obtención de refugios adecuados, a la predación y a la irritabilidad del hospedador.

Hack (1955) investigó el efecto de la temperatura y humedad en *T. infestans*, este autor demostró que el número de huevos colocados por una hembra y el porcentaje de eclosión aumentan con la temperatura, como así también se acorta el período embrionario, la longevidad y la duración del ciclo. Cuando *T. infestans* está sometida a temperaturas bajas, el consumo de sangre se reduce y los oocitos en las hembras son atrósicos y los machos pierden su eficiencia reproductora, la que se recupera cuando la temperatura es óptima (Catalá, *et al.* 1992; Giojalas y Catalá, 1993).

Gorla (1986) observó en poblaciones naturales, durante el invierno la presencia de huevos infériles y la recuperación de la actividad reproductiva durante la primavera. Sin embargo, Perlwagora-Szumlewicz (1969) demuestra que el desarrollo embrionario de esta especie no se ve afectado entre los 18°C y 28°C, por lo que se producen eclosiones en todas las estaciones del año, pero la duración de esta fase se reduce por arriba de los 26°C y se prolonga

por debajo de los 20°C. Un resultado similar fue obtenido por Cabello (1999) en condiciones experimentales con *R. neivai*. Rocha *et al.* (2001) concluyen que a temperaturas de 33°C y 40% de humedad relativa, *R. neglectus* presenta dificultades para concluir el ciclo biológico y se presenta un aumento de la mortalidad ninfa. Damborsky *et al.* (2005) demostraron que las fluctuaciones en la temperatura y humedad influyen en la duración del ciclo de *T. rubrovaria* pero no en la mortalidad.

Gorla y Schofield (1989) en los gallineros experimentales verifican una variación en el número de huevos y en la estructura de edades de *T. infestans* en relación con las estaciones climáticas. Gorla (1992) comprobó que la tasa de crecimiento de una población se ve afectada tanto por la mortalidad denso – dependiente como por la denso – independiente. Como fuente importante de mortalidad, independiente de la densidad, es significativa la variación de la temperatura mínima. Por debajo de los 13°C la tasa de crecimiento de *T. infestans* es negativa. En experiencias de campo, en las condiciones climáticas de Córdoba, Argentina, se verificó que a temperatura externa de 13°C corresponde una temperatura de 17,8°C en el interior de los gallineros experimentales, por lo que el efecto se vería amortiguado (Gorla, 1985; Schofield 1985).

La media de la temperatura mínima, en que se desarrollaron las poblaciones en estudio, varió desde un máximo de 28°C en enero de 1997 y un mínimo de 10°C en junio de 1996. La baja temperatura de junio influyó en la fecundidad, la que se redujo notablemente y en el reclutamiento de hembras en *T. infestans*, efecto que fue más notorio en julio, mes en que la temperatura mínima no superó los 14°C. En *T. sordida* es probable que ocurriera un cese de puesta, encubierto por un remanente de huevos embrionados del censo anterior y no hubo reclutamiento de hembras hasta septiembre. En junio de 1997, la temperatura mínima fue de 12°C, y si bien no se registraron hembras nuevas, continuó la ovipositora de las hembras que emergieron en el otoño. A diferencia de esta especie, *T. infestans* repite el mismo esquema del invierno anterior. Este resultado estaría acorde con Gorla (1992). Cabe aclarar que

estas temperaturas bajas no se mantuvieron durante el día ni durante mucho tiempo, lo que permitió el crecimiento de estas poblaciones.

Bar *et al.* (1994) también verificaron diferencias mensuales en las tasas de reclutamiento en poblaciones de *T. infestans* y *T. sordida* desarrolladas en ecotopos artificiales. Por otra parte atribuyen a la predación un alto porcentaje de la mortalidad ninfal. Como potenciales enemigos naturales se registraron en los gallineros experimentales a Pholcidae y Heteropodidae (Araneae). Bar (2001) demostró que los arácnidos pueden elegir como presas a los triatomíos y Cecere *et al.* (2003) observaron a éstos como frecuentes predadores.

En experiencias de laboratorio (datos no publicados) se comprobó que *T. sordida* tenía un comportamiento más agresivo que *T. infestans* para acercarse al hospedador en la búsqueda de alimento, aun cuando la investigación se hizo con luz tenue y ante la presencia de un observador. Este comportamiento provocó el intento de captura de los triatomíos por parte del ave que servía de hospedador. El comportamiento predador de las gallinas sobre las vinchucas se constató en el presente trabajo, lo que hace pensar que el efecto de la predación sería más fuerte en *T. sordida*, pero no un factor por si solo importante en la regulación de la población, ya que esta especie alcanzó un número elevado de individuos en la población D. Tal como lo señala Rabinovich (1985) es necesaria la interacción entre alimentación, dispersión y predación para que estos factores actúen como reguladores de la población.

Cecere *et al.* (2003) demostraron la importancia del refugio en la dinámica poblacional de los triatomíos y en la disminución de los riesgos de mortalidad causada por predación. Los gallineros experimentales, utilizados en este trabajo ofrecían numerosos refugios a los triatomíos. Mensualmente se registró la localización preferida comprobándose que el mayor número de ejemplares se encontró entre los adobes de la pared junto a la cual dormía el ave.

Rabinovich (1985) señaló la proximidad del hospedador como uno de los principales atractivos para la selección del refugio, por poseer la ventaja de minimizar los riesgos de buscar el alimento y regresar al lugar protegido. La importancia que tienen, en el mantenimiento de las poblaciones de triatomíos,

los materiales de construcción de la vivienda, tanto de las paredes como de los techos, fue demostrada por Schofield y Marsden (1982), Gürtler *et al.* (1992; 1994) y Cecere *et al.* (2002).

Otro aspecto a considerar es la influencia que tiene sobre la fecundidad la disponibilidad de sitios adecuados de oviposición (Cecere *et al.* 2003). En el presente trabajo se constató que el sector superior de la pared junto a la que dormía el ave y los de las paredes adyacentes, fueron los lugares frecuentes de oviposición. Ronderos *et al.* (1981) en un censo efectuado en una vivienda, encontraron que el sector de unión de las paredes con el techo y el techo fueron los lugares seleccionados por *T. infestans* para la oviposición. El valor de este comportamiento puede interpretarse como una medida de protección, ya que, al no estar los huevos mezclados con el resto de la población, se evita que los mismos queden cubiertos por las deyecciones lo que podría afectarlos, pero este factor como posible causa de mortalidad del embrión no fue investigado.

Los cambios en la densidad y estructura de la población se producirían por dificultades para acceder a la fuente de alimento. La menor ingesta de sangre trae como consecuencia una prolongación del tiempo de desarrollo, una disminución en el reclutamiento de adultos y reducción de la fecundidad (Schofield, 1982; 1985). Estos tres aspectos afectan de forma directa a la dinámica poblacional y en forma indirecta actúan la mortalidad por interferencia con factores del ambiente y el comportamiento de dispersión hacia otros ecotopos (Rabinovich, 1985).

El tiempo requerido para completar el ciclo vital no fue investigado en este trabajo, pero se puede considerar al tiempo generacional como una medida indirecta del mismo y a su vez de la mortalidad, ya que para su obtención entran en juego la fecundidad y la supervivencia en relación con la edad. En las cohortes iniciales de *T. infestans* y *T. sordida* el tiempo generacional fue igual a siete meses. La edad media de la primera reproducción como adulto de *T. infestans* fue de 3,1 a 3,7 semanas y de *T. sordida* 1,5 a 2,4 semanas (Rabinovich, 1972a; Oscherov *et al.*, 1998; Oscherov: este trabajo), por lo que se puede estimar que el ciclo de huevo a

adulto se completó en seis meses. A diferencia en las cohortes A5 de *T. infestans* y D3 de *T. sordida*, el tiempo generacional abarcó 10 meses, por lo que la duración del ciclo fue mayor. Ambas cohortes pertenecieron a la población en el segundo año de colonización de los gallineros experimentales, poblaciones que tuvieron valores de densidad superiores al registrado en el primer año.

Al parecer la disponibilidad de hospedadores no es una limitación suficiente para el crecimiento poblacional. Acorde con Cecere *et al.* (2003), un solo hospedador pudo sostener un importante número de individuos como lo comprobado en este trabajo. El mecanismo por el cual actúa la alimentación está relacionado con la respuesta del hospedador ante el ataque de muchos ejemplares. La irritabilidad del mismo provocaría una interrupción de la succión con un doble efecto, la cantidad de sangre ingerida sería insuficiente para permitir mudar a la edad siguiente o para producir huevos y por otra parte, al tener que intentar alimentarse un mayor número de veces se verían más expuestos a la predación (Schofield, 1980, 1991; Rabinovich, 1985).

Los cambios en la tasa de fecundidad estarían más relacionados con las estaciones del año que con la densidad, pero la mortalidad de huevos se incrementó en la población A de *T. infestans* desde un valor promedio de 6,1% en el primer año a 22,2% en el segundo. En diciembre de 1996 se registró el pico más alto de densidad, en enero la mortalidad alcanzó el 48,7% y en febrero murieron el 89,7% de los embriones. En la población B de *T. infestans* la mortalidad de huevos en el primer año fue de 8,48%, después del pico de densidad de marzo de 1996, el número de huevos infértilles fue 17,3%. En noviembre del mismo año la población alcanzó su pico máximo y el más alto porcentaje de mortalidad de huevos (45,5%) se registró al mes siguiente; lo que demuestra que la alimentación de las hembras no habría sido suficiente como para producir huevos fértiles y que el estatus nutricional de las ninfas de quinto estadio que llegaron a adulto en esos meses afectó a la reproducción.

En la población D de *T. sordida* la mortalidad de huevos fue 14,1%, con un pico del 29,1% en enero que estaría en relación con las altas temperaturas y baja humedad que caracteriza a ese mes en Corrientes. Durante el segundo

año, la mortalidad media fue un poco menor (12,1%), con un pico del 46,0% en febrero de 1997, precedido por un aumento de la densidad en enero. En agosto y septiembre del mismo año la mortalidad aumentó a un 25,0% y 30,7% respectivamente, en respuesta al pico de población registrado en julio. En esta especie se registró un comportamiento similar al de *T. infestans*, en cuanto a la mortalidad compensadora como respuesta a la densidad. La mayor mortalidad en el primer año se puede interpretar como un efecto de adaptación al disturbio producido por los censos o por problemas inherentes a los ejemplares utilizados en la colonización.

En la población C de *T. sordida* el número de huevos estériles alcanzó un 70,6% en febrero de 1996. En este censo no se registraron adultos, por lo que los huevos correspondían al mes anterior. Dos son los factores que actuaron en este caso, por una parte el efecto de la temperatura, como se explicó para la población D y por otro, la competencia interespecífica con *T. infestans*, que fue determinante para la extinción de la población C, tal como lo demostraron Oscherov *et al.* (2001; 2004).

La tasa de reproducción neta (R_o) obtenida mediante la cohorte A5, de la población A de *T. infestans*, en el segundo año de colonización fue seis veces menor ($R_o = 5,9$) que la de las cohortes iniciales ($R_o = 31,9$). La diferencia se debe a la mayor mortalidad registrada en esta cohorte. Un patrón semejante se obtuvo con la población D de *T. sordida* con R_o 1,3 veces menor en D3 ($(R_o = 7,9)$). Este análisis no se pudo efectuar para la población B, la que fue investigada solamente durante 16 meses ni para C que no vivió más de un año. Sin embargo, el uso de las tablas combinadas de reproducción permitió estimar este parámetro en las cuatro poblaciones. El valor de R_o obtenido para *T. infestans* fue similar al verificado por Cecere *et al.* (2003) y al calculado por Schofield (1980). La diferencia entre los resultados de R_o de *T. sordida*, obtenido en este trabajo y el calculado en una investigación previa ($R_o = 143,3$) (Oscherov *et al.*, 1996) se debe a las diferencias metodológicas ya explicadas.

En *T. infestans* la tasa intrínseca de crecimiento natural semanal (r) fue más alta en las cohortes iniciales ($r = 0,122$) que en A5 ($r = 0,044$) y en *T. sordida*, la de D1 ($r = 0,083$) con respecto a D3 ($r = 0,055$). A su vez, r obtenida

mediante las tablas combinadas fue muy baja, pero en todos los casos los valores resultaron positivos y se encuadran en los esperados para los triatomíos.

Estas poblaciones crecieron a un ritmo semanal, con una tasa finita de incremento natural (λ) mayor a uno, lo que explica las altas densidades que alcanzaron, especialmente en el segundo año de colonización del modelo, con una densidad de casi 8.500 y 5.000 individuos en las poblaciones A y B respectivamente y si se incluye el estado de huevo los valores alcanzan a 10.076 en B y 13.654 en A. Los valores de la población B son próximos a los obtenidos por Gorla y Schofield (1989) y mayores en la población A, pero son ampliamente superados en el trabajo de Cecere *et al.* (2003), quienes obtienen un máximo de 15.844 ejemplares en el segundo año de colonización. De acuerdo con los últimos autores, tales densidades serían posibles por estar limitada la emigración hacia otros ecotopos. Sin embargo, en el domicilio, *T. infestans* puede alcanzar en algunos casos densidades muy altas, así, Días y Zeledón (1955) capturaron 6.043 ejemplares en una vivienda.

En el análisis de la densidad de una población se debe considerar la composición etaria de la misma, ya que, las ninfas de *T. infestans*, no consumen la misma cantidad de sangre que una hembra y por lo tanto no se puede asumir que las ninfas de edades menores sean equivalentes a un adulto (Rabinovich y Dorta, 1973). En términos de utilización de los recursos, la densidad numérica no tiene el mismo valor que la densidad equivalente. Desde este punto de vista se puede entender como, con un solo hospedador, la población A alcanzó un número tan elevado de individuos. Aplicando el valor de equivalencia propuesto por Rabinovich y Dorta (1973) el número se reduce a 1314, debido a que en ese censo las ninfas de primero y segundo estadio componían el 69,6% de la población y las ninfas de quinto estadio más los adultos solamente el 4,9%.

En esta investigación se pudo establecer que en los primeros nueve meses la población A de *T. infestans* creció en forma logística hasta alcanzar el primer pico de densidad, a partir del cual la densidad poblacional fluctuó entre un valor de capacidad de carga (K_1) cercano a los mil individuos hasta una K

de 5.206 ejemplares. Cuando este valor fue superado, la población descendió hasta llegar nuevamente a K_1 . El K_1 calculado utilizando los valores correspondientes al segmento de la curva que parecía más estable (Krebs, 1986) al transformarlo a una densidad equivalente quedó en 873 individuos, no muy distinto de 992 que es el valor numérico, lo que demuestra la importancia de la proporción de edades al estimar la densidad.

La población B de *T. infestans*, a diferencia de la A, los primeros meses se mantuvo estable con un valor calculado de K_1 de 169 ejemplares. Después del primer pico de crecimiento (marzo de 1996), en que la composición de la población se aproximó a la proporción estable de edades inicial, se observaron oscilaciones no muy marcadas por encima de los 1.200 individuos. Este resultado se aproxima al obtenido por Schofield (1980) en viviendas de Mambai, Brasil y a la predicción de Rabinovich y Dorta (1973). Pero a partir de septiembre, en el segundo año de colonización, nuevamente creció llegando a un valor de K_3 (calculado por la proporción de edades) de 3.613 al mes siguiente. Sin embargo en noviembre alcanzó el pico máximo de población, es decir que la respuesta a la capacidad de carga, no fue inmediata. Si se transforman los datos a la densidad equivalente, el total del pico máximo se transforma de 4.996 individuos a 733, valor próximo al de equivalencia de K_3 .

Respecto a la población C de *T. sordida*, la misma se extinguió sin alcanzar a completar una generación, por lo que no es comparable con las otras poblaciones.

La población D de *T. sordida*, a los cuatro meses del tercer año de establecida, estuvo compuesta por 5493 individuos (7.657 sí se suma el estado de huevo). El valor de equivalencia reduce esta cifra a 428 ejemplares debido a que en ese censo se encontró que las ninfas de primero y segundo estadio conformaron el 95,8% y los adultos el 1,4%. El valor real es superior a los 1.856 registrados en un palomar de la ciudad de Corrientes (Bar *et al.*, 1984).

El máximo número de *T. sordida* colectado en el interior de una vivienda rural en San Miguel (Corrientes) pos rociado, fue 73 triatominos (Bar *et al.*, 1996). Cabe acotar que la vivienda había sido fumigada una semana antes y que en esa ocasión se capturaron otras 70 vinchucas (Bar, M. E. comunicación

personal). En un peridomicilio de San Luis del Palmar Bar *et al.* (1992) capturaron 276 individuos y Forattini *et al.* (1983) encuentran un máximo de 324 ejemplares en un gallinero experimental en el dominio de los cerrados (Brasil).

La menor densidad registrada en condiciones naturales se debería a diversos factores, tales como la migración de los imágos hacia ecotopos más favorables o en busca de alimento (Forattini *et al.*, 1983; Bar *et al.*, 1984; Gorla y Schofield, 1989; Bar, 2006), a la falta de refugios adecuados para oviponer (Cecere *et al.* 2003) y a la mayor exposición a la predación.

Al igual que *T. infestans*, la curva de población D de *T. sordida* varió a lo largo del tiempo. Al inicio con fluctuaciones pequeñas, alcanzando a los ocho meses el primer pico de densidad. A partir de ahí las fluctuaciones fueron acentuadas y en septiembre de 1997 comenzó un crecimiento de tipo logístico. Se encontraron tres segmentos de la curva con puntos que parecían estables, el segundo de ellos con un valor mínimo de 73 individuos, menos de la mitad del número inicial, pero la población se recuperó rápidamente hasta alcanzar en noviembre de 1997 un K de 4.234 ejemplares, que corresponde al mes en que la distribución de edades se aproximó a la composición estable calculada en este trabajo. La recuperación de la población fue posible debido a que en el mes crítico (septiembre de 1996), las ninfas de quinto estadio representaron más del 50% de la población, las que dieron origen a las hembras que reiniciaron la colonización.

Queda claro la importancia que tiene el valor reproductivo en la recuperación de una población y cómo se distribuye éste en las diferentes edades. Las ninfas de quinto estadio son las que tienen un V_x más alto con relación a las restantes ninfas y el estado de huevo el más bajo. A su vez, las hembras, especialmente al comienzo de su etapa como adulto, concentran cerca del 70% del valor. Gorla (1991) demostró, en experiencias de campo, que unas pocas hembras que sobrevivieron a la aplicación de insecticidas fueron capaces de restablecer la población y Rabinovich (1972b) concluye que una acción de control biológico o químico cuando se ejerce sobre huevos o

ninfas menores, por el bajo valor reproductivo de estas edades reduce en un porcentaje muy bajo a la población.

La obtención de este parámetro sumado al conocimiento de los cambios en la composición de una población es útil para definir la mejor estrategia de control de estos vectores.

CAPÍTULO 7

CONCLUSIÓN

En la elaboración de las tablas de vida se utilizaron dos tipos de cohortes, las iniciales o fundadoras, a partir de lotes de huevos y el seguimiento de los ejemplares nacidos de éstos mediante marcas mensuales; y las cohortes calculadas, identificadas a partir del segundo año de colonización de los gallineros experimentales. Estos dos métodos permitieron obtener en forma comparada las tasas de mortalidad, supervivencia y expectativa de vida, en dos etapas distintas de colonización de las poblaciones en estudio.

El patrón de supervivencia de las cohortes calculadas fue semejante al de las otras cohortes, por lo que se puede considerar que el método seguido para obtenerlas es aceptable como recurso para estudiar poblaciones de triatomíos, aun asumiendo las debilidades del mismo, tales como la subestimación o sobreestimación de la mortalidad.

La inclusión de los imágos en la tabla de vida propuesta por Gorla y Schofield (1989) permitió completar la curva de supervivencia para cada población. Esta forma de obtener los diferentes parámetros se puede considerar como una síntesis de lo que ocurre en una población, al reducir a cada edad a un tiempo cero y resolver el problema de individualizar a los miembros de una misma cohorte.

Las curvas de supervivencia de las dos especies en estudio, obtenidas por los diferentes métodos muestran un patrón similar. Estas curvas son semejantes a las definidas como tipo IV por Slobodkin (1966) y son equivalentes al tipo III de Pearl (1928), y caracterizan a las especies de triatomíos. La principal diferencia con los resultados de estudios de cohortes en condiciones de laboratorio de ambas especies con los hallados en este trabajo, radica en la menor longevidad de los adultos.

Se puede afirmar que en condiciones semejantes a las naturales, el patrón de mortalidad de *T. infestans* y *T. sordida* dará como resultado una curva de supervivencia en donde las edades iniciales, exceptuando el estado de huevo, están expuestas a mayor riesgo de mortalidad, y que superada esta

etapa, el segmento de la curva correspondiente a los adultos desciende en forma gradual.

La proporción de sexos varió en los diferentes censos en relación con diferencias en el patrón de reclutamiento de los imágos, que es particular para cada población y cada región. En promedio, esta relación fue semejante a 1:1.

La expectativa de vida siguió un esquema general que se caracterizó por un valor mayor en el estado de huevo y el pico más alto en las edades intermedias. Este parámetro, al estar en estrecha relación con la probabilidad de muerte de un individuo y la probabilidad de supervivencia a una edad determinada, refleja en forma indirecta la presión de las causas de mortalidad en una población.

La curva de I_x correspondientes a las tablas de vida combinadas transformada mediante la proporción de hembras, resultó una herramienta útil para confeccionar las tablas de reproducción de cada población complementando de este modo los resultados obtenidos mediante el seguimiento de las cohortes.

La metodología propuesta en esta investigación, al incluir los huevos eclosionados que excedieron en número a los embrionados del mes anterior permitió obtener valores intermedios a los obtenidos por los otros dos métodos, pero los resultados no fueron estadísticamente diferentes. Al aplicarlos en el cálculo de la distribución estable de edades se verificó que la alternativa de Cecere *et al.* (2003) y la propuesta en este trabajo se aproximan más a los datos reales. Finalmente, la adopción de un método u otro, en un trabajo de campo, deberá regirse por los recursos disponibles, ya que, tanto la propuesta de Gorla y Schofield (1989) como la de esta investigación requieren que se cuenten los huevos eclosionados, lo que implica mayor tiempo de ejecución en los censos.

El tiempo requerido para que una generación reemplace a la otra, tanto en *T. infestans* como en *T. sordida*, fue menor en el primer año de colonización de los gallineros experimentales que en los siguientes. El mayor tiempo requerido es indicador de que el ciclo de vida también se prolongó, posiblemente por efecto de la mayor densidad poblacional.

Los parámetros reproductivos obtenidos a partir de la identificación de cohortes en una población y mediante las tablas combinadas resultaron menores que los calculados mediante el método tradicional de cohortes de laboratorio, pero tienen la ventaja de que son más reales o acordes con lo que ocurre en la naturaleza.

La variación de la tasa de fecundidad y el reclutamiento de hembras estuvo relacionada principalmente con la temperatura. El efecto de este factor fue más notorio en *T. sordida* que en *T. infestans*. La fertilidad de ambas especies fue afectada por la densidad. Otros dos parámetros: la tasa de reproducción neta y la tasa de incremento natural fueron mayores en el primer año de colonización del modelo que en el segundo, posiblemente por efectos de la densidad.

El porcentaje en que cada edad estuvo representada en la población también varió en cada censo. En las dos especies en estudio se constató que la proporción de edades inicial no se mantuvo. Los cambios en la composición se deben a la variación en el número de huevos, el paso de un estadio al siguiente y por los esquemas de mortalidad diferentes para cada edad. Tanto en *T. infestans* como en *T. sordida* se pudo establecer como patrón común en la proporción estable de edades donde el estado de huevo se halla representando más del 50% de la población, las ninfas de primer estadio un 23% a 26%, mientras que las edades restantes están presentes en porcentajes muy bajos, especialmente los adultos que no alcanzan al 1% del total.

Es característico de los triatomínos un valor reproductivo muy bajo en la edad inicial, que aumenta en forma gradual hasta llegar al máximo en el estado adulto. Se puede decir que en relación con la edad, el valor reproductivo conforma una pirámide invertida y que este parámetro no puede ser interpretado en toda su dimensión si no se relaciona con la distribución de edades de la población.

El valor de K obtenido en las poblaciones de *T. infestans* y *T. sordida* varió con el tiempo, es válido para cada población y no puede ser extrapolado a otras poblaciones ya que es el resultado de la historia de vida (número inicial, tasas de mortalidad y natalidad, etc.) y las interrelaciones de los individuos que

la componen. Por otra parte, este valor debe ser analizado en relación con la composición etaria de la población, en razón de que los ejemplares de diferentes edades no son equivalentes en cuanto a la explotación del recurso alimenticio.

Las fluctuaciones de los parámetros reproductivos a lo largo del tiempo se explican porque las condiciones de un ambiente raramente son estables. Los cambios estacionales de temperatura, aunque estos no sean muy marcados, la variación en el número de individuos que componen la población y la estructura de edades de la misma influyen en forma decisiva sobre los mismos.

Se puede generalizar que en la regulación estas poblaciones los factores que intervinieron fueron: la temperatura, que afectó a la tasa de fecundidad y reclutamiento de adultos, las ingestas de alimento incompletas por irritabilidad del hospedador y la densidad en relación con la estructura de edades, porque cuando aumenta el número de ninfas de quinto estadio y adultos, que son los que consumen más sangre, el recurso alimenticio es insuficiente para transformarse en huevos y adultos fértiles.

Las propuestas metodológicas de esta tesis aportan herramientas para el estudio de poblaciones naturales, continuando así las líneas de trabajo de otras investigaciones. A su vez, quedan pendientes para futuros estudios el papel que juega el comportamiento gregario en la población, nuevos ensayos para obtener la capacidad de carga y la tasa de competencia de las dos especies.

Los resultados obtenidos permitirán predecir los efectos que pueden sufrir las poblaciones de *T. infestans* y *T. sordida* ante un disturbio del ambiente y su capacidad de recuperación, como así también introducir variables en la elaboración de modelos matemáticos que podrán ser útiles en la planificación de estrategias de control vectorial.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARÉVALO, A; J. C. CARRAZA; F. GUHL; J. A. CLAVIJO; G. A. VALLEJO. 2007. Comparación del ciclo de vida de *Rhodnius colombiensis* Moreno, Jurberg & Galvão, 1999 y *Rhodnius prolixus* Stål, 1872 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) en condiciones de laboratorio. *Bioméd.* **27** (1) 119 - 129.
- ARROYO, C. M.; L. ESTEBAN; CATALÁ. S; V. M. ANGUILO. 2007. Variación del fenotipo antenal de poblaciones del domicilio, peridomicilio y silvestres de *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae) en Santander, Colombia. *Bioméd.* **27** (1): 92 - 100.
- BAR, M. E. 2001. Triatominos de la comunidad de palmeras en la Provincia de Corrientes. Ecología e importancia epidemiológica. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Nordeste. Argentina.
- BAR, M. E. 2006. Estructura y dinámica poblacional de *Triatoma sordida* Stål 1859 en una comunidad de *Butia yatay* en Argentina. *Bol. Malariol. Salud Ambiental.* **46** (1): 21 - 28.
- BAR, M. E.; M. P. DAMBORSKY; E. B. OSCHEROV; B. M. ALVAREZ; G. MIZDRAJI; G. AVALOS. 1997. Infestación domiciliaria por triatominos y seroprevalencia humana en el departamento Empedrado, Corrientes, Argentina. *Cadernos Saúde Pública.* **13** (2): 37 - 45.
- BAR, M. E.; OSCHEROV, E. B.; B. ALVAREZ; M. P. DAMBORSKY; E. PORCEL; G. MIZDRAJI; G. AVALOS. 1996. Infestación doméstica por *Triatoma infestans* y prevalencia de seropositivos al *Trypanosoma cruzi*, en un área rural del Nordeste Argentino. *Rev. Soc. Bras. Med Trop.* **29** (6): 549 - 555.
- BAR, M. E.; E. B. OSCHEROV; M. P. DAMBORSKY. 1986. Ciclo Biológico de *Triatoma platensis* NEIVA 1913 (REDUVIIDAE: TRIATOMINAE) bajo condiciones controladas de laboratorio. *Historia Natural.* **6** (2): 13 - 20.
- BAR, M. E.; E. B. OSCHEROV; M. P. DAMBORSKY. 1993. Presencia de *Triatoma sordida* Stål 1859, en ecotopos urbanos de la Ciudad de Corrientes, Argentina. *Rev. Saúde Pública.* **27** (2): 117 - 122.
- BAR, M. E.; E. B. OSCHEROV; M. P. DAMBORSKY; E. A. PORCEL Y B. M. ALVAREZ. 1994. Interacción entre poblaciones de *Triatoma infestans* y *Triatoma sordida*. *Rev. Saúde Pública.* **28** (1): 59 - 68.
- BAR, M. E.; E. B. OSCHEROV; M. P. DAMBORSKY; M. E. VARELA; G. MIZDRAJI; E. PORCEL. 1992. Triatomismo del Departamento San Luis del Palmar

- de la provincia de Corrientes, Argentina. *Medicina (Buenos Aires)* **52**: 193 - 201.
- BAR, M. E.; E. B. OSCHEROV; A. M. F. MILANO; M. P. DAMBORSKY. 2003. Ciclo de vida de *Triatoma rubrovaria* (Blanchard 1843) (Heteroptera: Reduviidae) bajo condiciones de laboratorio. *Rev. FACENA*. **19**:113 - 121.
 - BEGON, M.; HARPER, J. L.; C. L. TOWNSEND. 2006. Ecology from Individuals to Ecosystems. *Blackwell Publishing*.
 - BERRYMAN, A. A. 1999. Principles of Population Dynamics and their Application. *Stanly Thornes (Publishers)*.
 - BREWER, M.; M. GARAY; D. GORLA; F. MURUA; R. FAVOT. 1981. Caracterización de los estadios ninfales del género *Triatoma* Laporte,1833. I. *Triatoma infestans* (Klug), 1834 (Hemiptera: Reduviidae). *Rev. Soc. Entomol.* **40**: 91 - 102.
 - BREWER, M.; M. GARAY; D. GORLA; F. MURUA Y R. FAVOT. 1983. Caracterización de los estadios ninfales del género *Triatoma* Laporte, 1833. II. *Triatoma platensis*, Neiva, *Triatoma delpontei*, Romaña y Abalos, 1947, *Triatoma sordida*, Stal, 1859. (Hemiptera: Reduviidae). *Rev. Soc. Entomol.* **42**: 219 - 241.
 - CABELLO, D. R. 1999. Effects of Environmental Temperature on life tables of *Rhodnius neivai* Lent, 1953 (Hemiptera: Reduviidae) under Experimental Conditions. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. **94** (5): 709 - 714.
 - CABELLO, D. R.; I. GALÍNDEZ. 1998. Vital Statics of *Pantrongylus geniculatus* (Latreille 1811) (Hemiptera: Reduviidae) under Experimental conditions. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. **93** (2): 257 - 262.
 - CABELLO, D. R.; E. LIZANO. 2001. Biology of *Triatoma flavida* Neiva, 1911 (Hemiptera: Reduviidae) under Laboratory Conditions. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. **96** (6): 879 - 881.
 - CABELLO, D. R.; E. LIZANO; A. VALDERRAMA. 1987. Vital Statics of *Rhodnius neivai*. Lent 1953. (Hemiptera: Reduviidae) under Experimental conditions. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. **82** (4): 511 - 524.
 - CANALE, D. M; E. U. CARCAVALLO. 1985. *Triatoma infestans* (klug). Factores biológicos y ecológicos en la enfermedad de Chagas, I. (eds R. U Carcavallo, J. E. Rabinovich, R. J. Tonn), pp 237 – 250. Servicio Nacional de Chagas (Argentina).
 - CARCAVALLO, R. U. 1999. Climatic factors related to Chagas disease transmission. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. **94** (1): 367 - 369.
 - CARCAVALLO, R. U.; I GALINDEZ GIRON; J JURBER; C. GALVAO, H. LENT. 1997. Pictorial keys for tribes, genera and species of the Subfamily Triatominae. In

- Carcavallo R. U.; Galíndez Giron I.; Jurber J; Lent H (Eds), *Atlas of Chagas' Disease vectors in the Americas*. Río de Janeiro. *Ed. Fiocruz*. 107 - 244.
- CAREY, J. M. 1993. Applied Demography for Biologists – with special emphasis on Insects. *Oxford. University. Press*.
 - CATALÁ, S. 1994. Blood meal size and nutritional status of *Triatoma infestans* under natural climatic conditions. *Med and Vet Entomol.* **8**: 104 - 106.
 - CATALÁ, S.; L. GIOJALAS; L. CROCCO. 1992. Temperature effect on blood consumption in *Triatoma infestans* (Klug 1834) (Hemiptera, Reduviidae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. **87** (4): 473 - 476.
 - CECERE, M. C.; CANALE. D. M; GÜRTLER. R. E. 2003. Effects of refuge availability on the population dynamics of *Triatoma infestans* in central Argentina. *J. Applied Ecology*. **40**: 742 - 756.
 - CECERE, M. C.; M. B. CASTAÑERA; D. M, CANALE; R. CHUIT; R. E GÜRTLER. 1999. *Trypanosoma cruzi* infection in *Triatoma infestans* and other triatomines: long-term effects of a control program in rural northwestern Argentina. *Rev Panam Salud Publica*. **5** (6): 392 - 399.
 - CECERE, M. C.; R.E GÜRTLER; D. M, CANALE; R. CHUIT; J. E. COHEN. 2002. Effects of partial housing improvement and insecticide spraying on the reinfestation dynamics of *Triatoma infestans* in rural northwestern Argentina. *Acta Trop.* **84**: 101 - 116.
 - CECERE, M. C.; R. E GÜRTLER; R. CHUIT; J. E. COHEN. 1996. Factors limiting the domestic density of *Triatoma infestans* in north- west Argentina: a longitudinal study. *Bull World Health Org.* **76** (4): 373 - 384.
 - COSTA, J. M; V. CUNHA; J. JURBERG. 1992. Estudios bionómicos de *Dipetalogaster maximus* (Uhler, 1894) (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) - III. Dinâmica populacional. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. **87** (1): 73 - 80.
 - CRUZ, N.; J. A. NABUCO DE ARAÚJO. 1973. Species and stage interaction in the feeding behaviour of vectors of Chagas DISEASE (The Importance of determinants in planning for greater efficacy and standardization of xenodiagnostic procedures). *Rev. Inst. Med. Trop.* **15** (3): 139 - 150.
 - DAMBORSKY, M. P.; M. P. BAR; D. GORLA. 2005. Life cycle and reproductive patterns of *Triatoma rubrovaria* (Blanchard, 1843) (Hemiptera: Reduviidae) under constant and fluctuating conditions of temperature and humidity. *Rev. Soc. Bras. Med Trop.* **38** (5): 433 - 437.
 - DIAS, E.; R. ZELEDON. 1955. Infestaçao domiciliaria em grau extremo per

- Triatoma infestans*. Mem. Inst. Oswaldo Cruz. **53**: 473 – 486.
- FELICIANGELI, N. D; J. RABINOVICH. 1985. Vital statistics of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions. *J. Med. Entomol.* **22** (1): 43 - 48.
 - FISCHER, R. A. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Clarendon Press, Oxford.
 - FORATTINI, O. P.; J. M. BARATA; J. L. SANTOS; A. C. SILVEIRA. 1981. Habitos alimentares, infecção natural e distribuição de triatomíneos domiciliados na região nordeste do Brasil. *Rev. Saúde Pública*. **15**: 113 - 164.
 - FORATTINI, O. P.; O. A. FERREIRA; E. X. RABELLO; J. M. SOARES BARATA; J. L. FERREIRA SANTOS. 1983. Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. XVIII – Desenvolvimento e ciclos anuais de colônias de *Triatoma infestans*, *T sordida* e *Rhodnius neglectus* em ecótopos artificiais, no ambiente peri e extradomiciliar. *Rev. Saúde Pública*. **17**: 243 - 62.
 - FORATTINI, O. P.; O. A. FERREIRA; E. O. DA ROCHA E SILVA; E. X. RABELLO. 1975. Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. VII – Permanência e mobilidade do *Triatoma sordida* em relação aos ecótopos artificiais. *Rev. Saúde Pública*. **9**: 167 - 76.
 - FORATTINI, O. P.; J. L. FERREIRA SANTOS; O. A. FERREIRA; E. O. DA ROCHA E SILVA; E. X. RABELLO. 1977. Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. X –Dados populacionais das colônias de *Panstrongylus megistus* e de *Triatoma sordida* espontaneamente desembolvidas em ecótopos artificiais. *Rev. Saúde Pública*. **11**: 362 - 374.
 - FORATTINI, O. P.; E. O. DA ROCHA E SILVA, O. A. FERREIRA; E. X. RABELLO; D. G. B. PATTOLI. 1971. Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. III- Dispersão local de triatomíneos, com especial referência ao *Triatoma sordida*. *Rev. Saúde Pública*. **5**: 193 - 205.
 - FREITAS, J. L. P.; A. F. SIQUEIRA; O. A. FERREIRA. 1960. Investigações epidemiológicas sobre triatomíneos de hábitos domésticos e silvestres com o auxilio da reação de precipitina. *Rev. Inst. Med. Trop.* **2**: 90 - 6.
 - GALAVIZ-SILVA, L.; F. JIMENEZ- GUZMAN; I. FERNANDEZ-SALAS; Z. J. MOLINA- GALARZA; J. A. MARTINEZ- IBARRA. 1991. Datos biológicos y comportamiento de *Triatoma gerstaeckeri* (STAL) bajo condiciones de laboratorio. *Public. Biol.* **5** (1): 81 - 87.
 - GALVÃO, C.; D. DA SILVA ROCHA; V. CUNHA; O. A. FRANÇA PRESGRAVE; J.

- JURBERG; R. CARCAVALLO. 1999. Influência da Temperatura no Ciclo de Vida de *Triatoma melanosoma*. Martínez, Olmedo y Carcavallo, 1987 (Hemiptera, Reduviidae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. **94** (6): 851 - 854.
- GIOJALAS, L. C; S. CATALÁ. 1993. Changes in Male *Triatoma infestans* reproductive efficiency caused by a suboptimal temperature. *J. Insect. Physiol.* **39** (4): 297 - 302.
 - GHILINI, J. M. 1982. Estadísticas vitales de *Triatoma guasayana* Wygodzinsky y Abalos, 1949 (Hemiptera: Reduviidae) bajo condiciones controladas de laboratorio. *Rev. Soc. Entomol Argentina*. **41**: 211 - 224.
 - GHILINI, J. M. 1983. Estadísticas vitales de *Triatoma breyeri* Del Ponte, 1929 (Hemiptera Reduviidae) bajo condiciones controladas de laboratorio. *Rev. Soc. Entomol Argentina*. **42**: 101 - 111.
 - GORLA, D. E.; C. I. SCHOFIELD. 1985. Analysis of egg mortality in experimental populations of *Triatoma infestans* under natural climatic conditions in Argentina. *Bull. Soc. Vector Ecol.* **10**: 107 - 117.
 - GORLA, D. E. 1986. Dinámica poblacional de *Triatoma infestans* Klug, 1834 bajo condiciones climáticas naturales. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba. Argentina.
 - GORLA, D. E. 1988. Seasonal effects on control strategies of Chagas' disease vectors. *Rev. Arg Microbiol.* **20**: 71 - 80.
 - GORLA, D. E. 1989. Influencia del foto período sobre *Triatoma infestans* (KLUG), 1834 bajo condiciones de laboratorio. *Rev. Soc Entomol Argentina*. **45** (1 - 4): 175 - 179.
 - GORLA, D. E. 1991. Recovery of *Triatoma infestans* populations after insecticide application: en experimental field study. *Med. and Vet. Entomol.* **5**: 311 - 324.
 - GORLA, D. E. 1992. Population dynamics and control of *Triatoma infestans*. *Med. and Vet. Entomol.* **6**: 91 - 97.
 - GORLA, D. E.; C. J. SCHOFIELD. 1989. Population dynamics of *Triatoma infestans* under natural conditions in the Argentine Chaco. *Med. and Vet Entomol.* **12**: 1 - 15.
 - GORLA, D. E; J. HURBERG; S. S. CATALÁ; C.J. SCHOFIELD. 1993. Systematic of *Triatoma sordida*, *T. guasayana* and *T. patagonica* (Hemiptera, Reduviidae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. **88** (3): 379 - 385.
 - GUARNERI, A. A.; C. J. CARCAVALHO PINTO; C. J. SCHOFIELD; M. STEINDEL. 1998. Population biology of *Rhodnius domesticus* Neiva & Pinto, 1923 (Hemiptera: Reduviidae). *Rev. Soc. Entomol Argentina*. **47**: 111 - 118.

- Reduviidae) under laboratory conditions. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* **93** (2): 273 - 276.
- GÜRTLER R. E; M. C. CECERE; D. N. RUBEL; N. J. SCHWEIGMANN. 1992. Determinants of the domiciliary density of *Triatoma infestans*, vector of Chagas disease. *Mel and Vet Entomol.* 6 : 75- 83.
 - GÜRTLER R. E; R. CHUIT; M. C. CECERE; M. B CATAÑERA. 1995. Detecting domestic vectors of Chagas disease: a comparative trial of six methods in north-west Argentina. *Bull World Health Org.* **73** (4): 487 - 494.
 - GÜRTLER, R. E; R. M.PETERSEN; M. C. CECERE; N. J. SCHWEIGMANN; R. CHUIT; J. M. GUALTIERI; C. WISNIVESKY-COLLI. 1994. Chagas disease in north-west Argentina: risk of domestic reinfestation by *Triatoma infestans* after a single community-wide application of deltamethri. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.* **88** (1): 27 - 30.
 - HACK, W. H. 1955. Estudio sobre biología de *Triatoma infestans* (Klug, 1834) (Hemiptera: Reduviidae). *An.Inst. Med. Regional.* **4**: 125 - 147.
 - JUAREZ, E. 1970. Comportamiento do *Triatoma infestans* sob vários condições del laboratório. *Rev. Saúde Pública.* **4**: 147 - 66.
 - KREBS J. C. 1985. Ecología. Análisis experimental de la distribución y abundancia. *Pirámide*.
 - LEHANE, M. J.; C. J. SCHOFIELD. 1981. Field experiments of dispersive flight by *Triatoma infestans*. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* **75** (3): 399 - 400.
 - LEHANE, M. J.; C. J. SCHOFIELD. 1982. Flight initiation in *Triatoma infestans* (Klug) (Hemiptera: Reduviidae). *Bull. Ent. Res.* **72**: 497 - 510.
 - LENT, H.; P. WYGODZINSKY, 1979. Revisions of triatomineos (Hemiptera: Reduviidae) and their significance as vectors of Chagas' disease. *Bull. Am. Mus. Nat.* **163** (3): 520.
 - LOTKA, A. J. 1922. The stability of the normal age distribution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **8**: 339 – 345.
 - MANLY B. F. J. 1990. Stage – structured populations. Sampling, analysis and simulation. *Chapman and Hall*.
 - MARSDEN P. D.; N. J. ALVARENGA; C. C: CUBA; A. J. SHELLEY; C. H. COSTA; P. F. L. BOREHAM. 1979. Studies of the domestic ecology of *Triatoma infestans* by means house demolition. *Rev. Inst. Med. Trop.* **21** (1): 13 - 25.
 - MARTÍNEZ- IBARRA, J. A; G. KATTHAIN – DUCHATEAU. 1999. Biology of *Triatoma pallidipennis*. Stal 1945 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) under

- Laboratory Conditions. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. **94** (6): 837 - 839.
- MARTÍNEZ- IBARRA, J. A; M. NOVELO LÓPEZ; M. R. HERNÁNDEZ ROBLES; Y. GRANT GUILLÉN. 2003a Influence of the Blood Meal Source on the Biology of *Meccus picturatus* Usinger 1939 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) under Laboratory Conditions. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro*. **98** (2): 227 - 232.
 - MARTÍNEZ- IBARRA, J. A; M. NOVELO LÓPEZ; M. R. HERNÁNDEZ ROBLES; Y. GRANT GUILLÉN. 2003b. Feeding, defecation and development times of *Meccus longipennis* Usinger 1939 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) under Laboratory Conditions. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro*. **98**: 899 - 903.
 - NOIREAU, F.; J. P. DUJARDIN. 2001. Flight and nutritional status of sylvatic *Triatoma sordida* and *Triatoma guasayana*. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. **96** (3): 385 - 389.
 - OSCHEROV, E. B.; M. E. BAR; M. P. DAMBORSKY; A. M. F. MILANO. 2005. Estadísticos poblacionales de *Triatoma rubrovaria* en condiciones de laboratorio. *Rev. Saude Publica*. **39** (2): 211 - 216.
 - OSCHEROV, E. B.; M. P. DAMBORSKY; M. E. BAR. 1998. Características biológicas de *Triatoma sordida* (Heteroptera: Reduviidae). *Rev. Soc. Entomol. Argentina*. **57** (1 - 4): 17 - 21.
 - OSCHEROV, E. B.; M. P. DAMBORSKY; M. E. BAR; E. PORCEL. 1996. Estadísticos poblacionales de *Triatoma sordida* (Stål, 1859) (Heteroptera: Reduviidae), *Rev. Saude Publica*. **30** (5): 438 - 443.
 - OSCHEROV, E. B.; M. P. DAMBORSKY; M. E. BAR; G. AVALOS; B. M. ALVAREZ; H. PRESMAN; C. WISNIVESKY – COLLI. 2001. Interactions between *Triatoma infestans* and *Triatoma sordida* (Hemiptera: Reduviidae) in artificial ecotopes: population growth and age structure. *J. Med. Entomol.* **38** (2): 214 - 217.
 - OSCHEROV, E. B.; M. P. DAMBORSKY; M. E. BAR; D. E. GORLA. 2004. Competition between vectors of Chagas disease, *Triatoma infestans* and *T. sordida*: effects on fecundity and mortality. *Med and Vet Entomol.* **18**: 323 - 328.
 - OSCHEROV, E. B.; M. P. DAMBORSKY; A. M. F. MILANO. 2005. Estadísticos poblacionales de *Triatoma rubrovaria* in laboratory. *Rev. Saude Publica*. **39** (2): 211 - 216.
 - PANZERA, F.; F. PÉREZ; S. HORNOS; Y. PANZERA; R. CESTAU; V. DELGADO; P. NICOLINI. 1996. Chromosome numbers in the Triatominae (Hemiptera- Reduviidae): a Review. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. **91** (4): 515 - 518.
 - PEARL, R. 1928. Experiments on longevity, *Quart. Rev. Biol.* **3**: 391 - 407

- PÉREZ, R.; M. HERNÁNDEZ; V. ROSE; L. CALLEROS; F. PANZERA. 2003. Citotaxonomía y evolución cromosómica en Triatominae, insectos vectores de la enfermedad de Chagas (Heteroptera- Reduviidae). *Entomol. Vect.* **10** (4): 543 - 550.
- PERLOWAGORA – SZUMLEWICZ A. 1969. Estudos sobre a biologia do *T. Infestans*, o principal vetor de doença de Chagas no Brasil (Importância de algumas de suas características biológicas no planejamento de esquemas de combate a êsse vetor). *Rev. Brasileira Malariol doenças tropicais*. 117 - 159.
- PERLOWAGORA – SZUMLEWICZ, A. 1975. Laboratory colonies of *Triatominae*. Biology and population dynamics. *Rev. Panam Health Org. Scient. Publ.* **318**: 63 - 82.
- PERLOWAGORA – SZUMLEWICZ A.; H. N. CRUZ. 1972. Triatominae (Hemiptera: Reduviidae): sex identification in immature forms of vector of Chagas disease. *Rev. Inst. Med. Trop.* **14** (1): 6 - 11.
- PERLOWAGORA – SZUMLEWICZ, A.; H. N. CRUZ; J. A. NABUCO DE ARAÜJO. 1973. Species and stage interaction in the feeding behaviors of vectors of Chagas disease (The importance of determinants in planning for greater efficacy and standardization of xenodiagnostic procedures). *Rev Inst. Med. Trop.* **15** (3): 139 - 150.
- PIANKA, E. R. 1982. Ecología evolutiva. *Omega*.
- PINTO SOARES, R. P; L. DAS GRAÇAS EVANGELISTA; L. SOARES LARANJA; L. DIOTAIUTI. 2000. Population Dynamics and Feeding Behavior of *Triatoma brasiliensis* and *Triatoma pseudomaculata*, main vectors of Chagas disease in northeastern Brazil. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. **95** (2): 151 - 155.
- PRESSAT, R. 1985. *The Dictionary of Demography*. Bell and Bain.
- RABINOVICH, J. E. 1972b. Valor Reproductivo: un Parámetro Poblacional útil en el Control de Insectos Perjudiciales. *Acta Biol. Venezolana*. **8** (1): 25 - 34.
- RABINOVICH, J. E. 1972a. Vital statistics of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions. I. *Triatoma infestans* Klug. *J. Med. Entomol.* **9**: 351 - 70.
- RABINOVICH, J. E. 1985. Ecología poblacional de los triatominos. En Factores Biológicos y ecológicos en la enfermedad de Chagas. I: Epidemiología – vectores. (eds. Carcavallo R. U., J. E. Rabinovich, R. J. Tonn), pp 121 – 147. Servicio Nacional de Chagas (Argentina).
- RABINOVICH, J. E; J. R. DORTA. 1973. Simulación de Poblaciones de Insectos en

- Computadoras Digitales: Programa e implementación de información biológica. *Rev. Esc. Nac. Cienc. Biol.* **20**: 53 - 87.
- RABINOVICH, J. E.; R. E. GÜRTLER; Y D. FELICIANGELI. 1995. Density estimates of the domestic vector of Chagas disease, *Rhodnius prolixus*. Stål (Hemiptera: Reduviidae), in rural houses in Venezuela. *Bull World Health Org.* **73** (3): 347 - 357.
 - RABINOVICH, J. E.; C. WISNIVESKY- COLLI; N. D. SOLARZ; R. E. GÜRTLER. 1990. Probability of transmission of Chagas disease by *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) in an endemic area of Santiago del Estero, Argentina. *Bull World Health Org.* **68** (6): 737 - 746.
 - RICHARDS, O. W.; N. WALOFF. 1954. Studies on the biology and populations dynamics of British grasshoppers. *Anti – Locust Bull.* **17**: 1 - 182.
 - ROCHA DS, D. 2001. Influência da temperatura e umidade no desenvolvimento ninfal de *Rhodnius robustus*. *Rev. Saúde Pública*. **35** (4): 400 - 406.
 - ROCHA DS, D.; J. JURBERG; R. U. CARCAVALLO; V. CUNHA; C. GALVÃO. 2001. Influência da temperatura e umidade na biologia de *Rhodnius neglectus* Lent, 1954 em laboratório (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Rev. Soc. Bras. Med Trop.* **34** (4): 357 - 363.
 - ROCHA PIERS, H. H.; S. E. BARBOSA; C. MARGONARI; J. JUBERG; L. DIOTAIUTI. 1998. Variations of the external male genitalia in three populations of *Triatoma infestans*. Klug, 1834. *Mem. Ints. Oswaldo Cruz*. **93** (4): 479 - 483.
 - ROJAS DE ARIAS, A. 2001. Chagas disease prevention through improved housing using an ecosystem approach to health. *Saúde Pública*. **17**: 89 – 97.
 - RONDEROS, R. A., J. A. SCHNACK; J. M. GHILINI Y R. SPINELLI. 1981. Estudio ecológico sobre una población domiciliaria de *Triatoma infestans* Klug de la provincia biogeográfica chaqueña. *Ecosur*. **8** (15): 1 - 24.
 - RYKMAN, R. E. 1951. Recent observations of cannibalism in *Triatoma* (Hemiptera: Reduviidae). *J. Parasitol.* **37**: 210 - 214.
 - SCHOFIELD, C. J. 1980. Density regulation of domestic populations of *Triatoma infestans* in Brazil. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* **74** (6): 761 - 769.
 - SCHOFIELD, C. J. 1985. Control of Chagas' disease vectors. *British Med. Bull.* **41** (2): 187 - 194.
 - SCHOFIELD, C. J. 1982. The role of blood intake in density regulation of populations of *Triatoma infestans* (Klug) (Hemiptera: Reduviidae). *Bull. Entomol. Res.* **72**: 617 - 629.

- SCHOFIELD, C. J. 1988. Biosystematics of the Triatominae. *Systematics Association Special*. **37**: 284 - 312.
- SCHOFIELD, C. J. 1991. Vector population responses to control interventions. *Ann. Soc. Belg. Méd. Trop.* **71** (1): 201 - 217.
- SCHOFIELD, C. J.; P. D. MARSDEN. 1982. Efecto del revoque de las paredes sobre una población doméstica de *Triatoma infestans*. *Bol. Sanit. Panam.* **93** (1): 3 - 8.
- SCHOFIELD, C. J.; G. B. WHITE. 1984. Engineering against insect – borne diseases in the domestic environment: house design and domestic vectors of disease. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* **78**: 285 - 92.
- SHRYOCK, H. S.; J. S. SIEGEL; E. G. STOCKWELL. 1976. The Methods and Materials of Demography. Academic press.
- SILVA DG, I. 1985. Influência da temperatura na biología de triatomíneos. I. *Triatoma rubrovaria* (Blanchard, 1843) (Hemiptera, Reduviidae). *Rev. Goina Med.* **31**: 1 - 37.
- SLOBODKIN I. B. 1966. Crecimiento y regulación de las poblaciones animales. EUDEBA.
- STEARNS, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford. University. Press.
- TROPICAL DISEASE RESEARCH. 1997. Progress 1995 – 96. *World Health Org. (WHO)*. **9**: 112 -123.
- VIANNA BRAGA, M.; Z. TEIXEIRA PINTO; M. M. LIMA. 1998. Life cycle and reproductive Patterns of *Triatoma rubrofasciata* (De Geer, 1773) (Hemiptera: Reduviidae), under Laboratory conditions. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* **93** (4): 539 - 542
- WISNIVESKY- COLLI, C.; R. E. GÜRTLER; N. D. SORLARZ; N. J. SCHWEIGMANN; S. M. PIETROKOVSKY; A. ALBERTI; J. FLO. 1993. Dispersive flight and house invasion by *Triatoma Guasayana* and *Triatoma Sordida* in Argentina. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* **88** (1): 27 - 32.
- WORLD HEALTH ORGANIZATION. 1991. Control of Chagas Disease. (WHO) *Technical Report Series*.
- 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. Entomol.* **20**: 485 –497.
- ZELEDÓN, R. 1983. Vectores de la Enfermedad de Chagas y sus características ecofisiológicas. *Rev. Interciencia.* **8** (6): 384 - 395.

- ZELEDÓN, R; V. M. GUARDIA; A. ZUÑIGA; J. C. SWARTZWELDER. 1970. Biology and ethology of *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811). I Life cycle, amount of blood ingested, resistance to starvation, and size of adults. *J. Med. Entomol.* **7**: 313 - 319.