



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



# Biogeografía de los vectores de la enfermedad de Chagas : influencia de las variables ambientales sobre la distribución de los triatominos en América

**Medone, Paula**

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Rabinovich, Jorge E.

Co-dirección: Marti, Gerardo A.

Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
2015

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20161014001474>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons  
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
FCNyM - UNLP



Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

**Biogeografía de los vectores  
de la enfermedad de Chagas:  
influencia de las variables  
ambientales sobre la distribución  
de los triatominos en América.**

**Paula Medone**  
Trabajo de tesis doctoral

Jorge E. Rabinovich  
Gerardo A. Marti  
Directores



**2015**

*A mis abuelos y abuelas:*

*Carlos y Betty, Omi y Opi,*

*que me abrieron las puertas de su mundo*

*y despertaron en mí las ganas de descubrir más.*

## **Agradecimientos**

La realización de este trabajo de esta tesis fue un largo proceso en el que crecí tanto profesional como personalmente. En lo profesional, el aprendizaje fue inmenso no solo en cuanto a lo teórico sino también en cuanto a la experiencia día a día, debatir puntos de vista, enriquecerme en el intercambio de ideas, experimentar y buscar activamente las respuestas a las preguntas que surgían. Este proceso de construcción de conocimiento no hubiera sido posible sin mis asesores Jorge E. Rabinovich y Gerardo A. Marti, y sin mis compañeros de todos los días Soledad Ceccarelli, María Zubillaga, María Laura Susevich y Agustín Balsalobre. Gracias por la paciencia que me tuvieron siempre, siempre tan generosos conmigo, ayudándome en todo (¡hasta para orientarme en las diagonales de La Plata!).

Si hay algo que me queda después de estos años de trabajo son las jugosas discusiones (mates de por medio, normalmente muy lavados por lo prolongado de las jornadas de trabajo), en las que la motivación siempre era obtener una respuesta más precisa. Siempre el énfasis estuvo en hacer las cosas lo mejor posible, y en esos intentos hubo cosas que salieron bien, otras más o menos, y otras que habrá que seguir pensando hasta encontrar la respuesta. Si hay algo que aprendí en estos años es que es el intercambio con otros es lo que nos enriquece y potencia, porque nos despierta preguntas o respuestas que desde la soledad difícilmente hubiéramos planteado. Por eso agradezco la libertad que tuve para poder trabajar, la libertad que es fundamental para mantener la creatividad que nos permite encontrar respuestas, porque ese es el rol que quiero cumplir como científica: ayudar a construir respuestas a las preguntas que la sociedad necesita responder.

Quiero agradecer especialmente a los colegas ya que sin su colaboración este trabajo de tesis no hubiera sido posible: Dora Feliciangeli, Andreina Figuera, Claudia

Magaly Sandoval, Diego Alexander Jaimes, Elsa Evelia Nieves, Nelcy Ortiz, Delmi Canale, Raúl Stariolo y Elena Visciarelli. Gracias por haber trabajado en colaboración permitiendo generar nuevos conocimientos, que nos llevan a más preguntas que merecen ser respondidas.

Quiero agradecer a los investigadores que contribuyeron en mi formación profesional, permitiéndome trabajar a la par y, sobretodo, proponiéndome desafíos para seguir encontrando respuestas: David Gorla, Waldo Hasperué, Carlos M. Hernández-Suárez, Gerardo de la Vega, Pablo Schilman, Fred Menu, Roberto Saénz, Elis Aldana, Anthony Tongen, José A. Martínez Ibarra, Paul Parham, y Abdallah M. Samy. Agradecer también a los revisores anónimos que a lo largo de estos años fueron revisando las publicaciones realizadas, llevándome en algunas ocasiones a replantear y cuestionar mis propios métodos, y en otras a mejorar los argumentos expuestos, para mejorar el contenido y conclusiones de los trabajos. A los revisores de este trabajo de tesis que con sus comentarios y críticas me dieron la oportunidad de mejorar el trabajo final.

Quiero agradecer a las instituciones que permitieron el trabajo en colaboración:

- ✓ Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT) del Ministerio de Ciencia y Técnica de Argentina
- ✓ Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores, CONICET-UNLP, La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- ✓ Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Univ. de Buenos Aires, IBBEA-CONICET-UBA, Argentina.

- ✓ Departamento de Salud Pública y Políticas, Facultad de Ciencias de Salud y la Vida, Universidad de Liverpool, Liverpool L69 3GL, Reino Unido.
- ✓ Instituto de Investigaciones Biomédicas (BIOMED), Universidad de Carabobo, Sede Aragua, Maracay, Venezuela
- ✓ Instituto Grantham para el Cambio Climático, Departamento de Enfermedades Infecciosas, Epidemiología, Colegio Imperial de Londres, St. Mary's Campus, Norfolk Place, Londres W2 1PG, Reino Unido.
- ✓ Laboratorio de Entomología “Herman Lent”, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Venezuela.
- ✓ Laboratorio de Parasitología Experimental, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela
- ✓ Laboratorio de Biomatemática, Facultad de Ciencias de la Universidad de Colima, Colima, México.
- ✓ Laboratorio de Biometría y Biología Evolutiva, Unidad de Investigación Mixta (UMR), Universidad de Lyon1, Universidad de Lyon, F-69622 Villeurbanne, Francia.

En este proceso recorrí nuevos espacios, lugares, saberes y principalmente conocí grandes compañeros y compañeras que sin duda van a quedar grabados en mi vida. Quiero mencionar también a tod@s mis compañer@s del grupo ¿De qué hablamos cuando hablamos de Chagas?, porque con ellos aprendí que una misma pregunta puede tener infinitas respuestas, solo hay que dejar lugar a los saberes que el otro tiene. Gracias a Mariana Sanmartino por abrirme la puerta a mí, como a tant@s otr@s, para (re)pensar la problemática del Chagas desde otra mirada, que desafía las respuestas que surgen desde la mirada biomédica hegemónica.

Y para el final dejé los agradecimientos más importantes, los que me permitieron llegar hasta acá. Un gracias enorme, enorme, enorme (no tengo palabras para definirlo) para toda mi FAMILIA, porque cada uno de ellos hizo posible que yo llegara hasta acá, acompañándome, escuchándome y sobretodo dándome confianza en mis decisiones. Quiero agradecerles a mamá, papá, Edith, Néstor, mis hermanas (Marti, Leti y Male), mis sobrin@s (Ioannis, Celina, Felipe y Camila), que me llenan de amor cuando más lo necesito. A mi tía Silvia, que desde hace muchos años me acompaña en cada momento. A Emi, por ser mi compañero muchos años, por haber crecido juntos y haber estado ahí, acompañándome en mis decisiones.

Gracias infinitas a mis AMIGAS! Gracias Ana, por ser mi amiga hermana de la vida. Gracias Eli por el amor y el aguante incondicional. Gracias Flor, Jose, Meli, Paulita, Pau, Sofi y Viole, porque somos la banda de biólogas más renegadas que conozco y celebro esa rebeldía cada vez que nos veo crecer eligiendo los espacios que nos hacen bien.

Gracias a tod@s los que formaron parte de este proceso,

¡Sepan que estuvieron, están y estarán en mi corazón!

# Índice

|   |           |
|---|-----------|
| Resumen .....   | i         |
| Abstract .....  | vi        |
| <b>1 Introducción general .....</b>   | <b>1</b>  |
| <b>1.1 La enfermedad de Chagas.....</b>   | <b>1</b>  |
| <b>1.2 Triatomíneos: origen, relaciones filogenéticas y diversidad de sus características ecológicas.....</b>             | <b>8</b>  |
| <b>1.3 Teoría de historias de vida y <i>trade-offs</i> .....</b>  | <b>21</b> |
| 1.3.1 Tiempo de desarrollo pre-adulto, longevidad de adulto y <i>lifespan</i> .....                                       | 25        |
| 1.3.2 Estrategias Reproductivas .....   | 26        |
| 1.3.3 Mortalidad específica por edad y senescencia.....   | 35        |
| <b>1.4 Rasgos de historias de vida y variables ambientales .....</b>  | <b>38</b> |
| <b>1.5 Distribución geográfica de especies y modelado de nicho ecológico .....</b>  | <b>41</b> |
| <b>2 Hipótesis y objetivos .....</b>  | <b>45</b> |
| <b>2.1 Hipótesis.....</b>   | <b>46</b> |
| <b>2.2 Objetivos .....</b>  | <b>46</b> |
| 2.2.1 Objetivo general .....  | 46        |
| 2.2.2 Objetivos específicos .....   | 46        |
| <b>2.3 Relevancia de la investigación .....</b>   | <b>48</b> |
| <b>3 Capítulo: Rasgos de historias de vida y parámetros demográficos de triatomíneos: análisis interespecíficos .....</b> | <b>50</b> |
| <b>3.1 Introducción .....</b>   | <b>50</b> |
| <b>3.2 Rasgos de historia de vida, parámetros demográficos y especies a analizar</b>                                      | <b>51</b> |
| <b>3.3 Tiempos de desarrollo y parámetros demográficos .....</b>  | <b>55</b> |
| 3.3.1 Materiales y métodos.....   | 55        |
| 3.3.2 Resultados.....   | 58        |
| <b>3.4 Características reproductivas .....</b>  | <b>62</b> |
| 3.4.1 Materiales y métodos.....   | 62        |
| 3.4.2 Resultados.....   | 64        |
| <b>3.5 Relaciones entre rasgos de historias de vida .....</b>   | <b>70</b> |
| 3.5.1 Materiales y métodos.....   | 70        |
| 3.5.2 Resultados.....   | 70        |
| <b>3.6 Mortalidad instantánea y fecundidad específica por edad .....</b>  | <b>73</b> |

|             |   |            |
|-------------|---|------------|
| 3.6.1       | Materiales y métodos .....  | 73         |
| 3.6.2       | Resultados.....   | 74         |
| <b>3.7</b>  | <b>Rasgos de historias de vida asociados con aspectos reproductivos y mortalidad pre-reproductiva .....</b>           | <b>78</b>  |
| 3.7.1       | Materiales y métodos .....  | 78         |
| 3.7.2       | Resultados.....   | 79         |
| <b>3.8</b>  | <b>Fecundidad acumulada y mortalidad instantánea acumulada.....</b>   | <b>79</b>  |
| 3.8.1       | Materiales y métodos .....  | 79         |
| 3.8.2       | Resultados.....   | 80         |
| <b>3.9</b>  | <b>Fecundidad promedio y mortalidad promedio .....</b>  | <b>85</b>  |
| 3.9.1       | Materiales y métodos .....  | 85         |
| 3.9.2       | Resultados.....   | 86         |
| <b>3.10</b> | <b>Discusión .....</b>  | <b>88</b>  |
| <b>4</b>    | <b>Capítulo: Patrones de Senescencia.....</b>   | <b>95</b>  |
| <b>4.1</b>  | <b>Introducción .....</b>   | <b>95</b>  |
| <b>4.2</b>  | <b>Patrones de senescencia en base al incremento de la mortalidad instantánea.....</b>                                | <b>96</b>  |
| 4.2.1       | Materiales y métodos .....  | 96         |
| 4.2.2       | Resultados.....   | 98         |
| 4.2.3       | Discusión .....   | 101        |
| <b>4.3</b>  | <b>Tasa de senescencia en base a la declinación de la fecundidad .....</b>  | <b>102</b> |
| 4.3.1       | Materiales y métodos .....  | 102        |
| 4.3.2       | Resultados.....   | 103        |
| 4.3.3       | Discusión .....   | 106        |
| <b>5</b>    | <b>Capítulo: Respuesta de los rasgos de historias de vida y parámetros demográficos a variables ambientales .....</b> | <b>108</b> |
| <b>5.1</b>  | <b>Introducción .....</b>   | <b>108</b> |
| <b>5.2</b>  | <b>Parámetros demográficos y variables macroclimáticas .....</b>  | <b>112</b> |
| 5.2.1       | Materiales y métodos .....  | 112        |
| 5.2.2       | Resultados.....   | 113        |
| <b>5.3</b>  | <b>Rasgos de historias de vida y estocasticidad ambiental.....</b>  | <b>115</b> |
| 5.3.1       | Materiales y métodos .....  | 115        |
| 5.3.2       | Resultados.....   | 119        |
| <b>5.4</b>  | <b>Discusión .....</b>  | <b>121</b> |

|          |  |            |
|----------|--|------------|
| <b>6</b> | <b>Capítulo: Conservación de relaciones entre rasgos de historia de vida .....</b>   | <b>124</b> |
| 6.1      | Introducción .....   | 124        |
| 6.2      | Rasgos de historia de vida adimensionales y estocasticidad ambiental ..  | 125        |
| 6.2.1    | Materiales y Métodos .....   | 125        |
| 6.2.2    | Resultados.....  | 126        |
| 6.3      | Discusión .....  | 130        |
| <b>7</b> | <b>Capítulo: Respuesta de los rasgos de historias de vida y parámetros demográficos a variables ambientales: un análisis intraespecífico .....</b> | <b>131</b> |
| 7.1      | Respuesta de los rasgos de historias de vida de <i>Triatoma infestans</i> en relación a variables bioclimáticas.....                               | 131        |
| 7.1.1    | Introducción.....  | 131        |
| 7.1.2    | Materiales y métodos.....  | 134        |
| 7.1.3    | Resultados.....  | 139        |
| 7.1.4    | Discusión .....  | 144        |
| 7.2      | Respuesta de los rasgos de historias de vida de <i>T. infestans</i> y <i>Belminus ferroae</i> en relación a la fuente de alimento .....            | 147        |
| 7.2.1    | <i>Triatoma infestans</i> alimentado en sangre humana y de gallina.....  | 147        |
| 7.2.2    | <i>Belminus ferroae</i> alimentado en hemolinfa de artrópodos y sangre de mamífero   | 158        |
| <b>8</b> | <b>Capítulo: Impacto del cambio climático en la distribución geográfica potencial de <i>T. infestans</i> y <i>R. prolixus</i> .....</b>            | <b>177</b> |
| 8.1      | Introducción .....   | 177        |
| 8.2      | Materiales y Métodos.....  | 179        |
| 8.2.1    | Áreas de estudio .....   | 179        |
| 8.2.2    | Datos de presencia de <i>T. infestans</i> y <i>R. prolixus</i> .....   | 179        |
| 8.2.3    | Variables bioclimáticas.....   | 180        |
| 8.2.4    | Análisis de multicolinealidad .....  | 182        |
| 8.2.5    | Modelado de nicho ambiental en condiciones climáticas actuales y futuras   | 182        |
| 8.3      | Resultados.....  | 186        |
| 8.3.1    | Variables bioclimáticas predictoras de la adecuabilidad climática de <i>R. prolixus</i> y <i>T. infestans</i> para el año 2050 .....               | 186        |
| 8.3.2    | Evaluación del modelo de nicho ambiental.....  | 187        |
| 8.3.3    | Transiciones en la adecuabilidad climática .....   | 191        |
| 8.4      | Discusión .....  | 193        |
| <b>9</b> | <b>Discusiones generales y conclusiones .....</b>  | <b>199</b> |

|   |  |            |
|---|--|------------|
| <b>9.1</b>  | <b>Análisis a nivel interespecífico .....</b>  | <b>199</b> |
| <b>9.2</b>  | <b>Análisis a nivel intraespecífico.....</b>   | <b>206</b> |
| 9.2.1   | <i>T. infestans</i> .....  | 206        |
| 9.2.2   | <i>B. ferroae</i> .....  | 208        |
| <b>9.3</b>  | <b>Cambios en la distribución geográfica potencial de especies bajo<br/>escenarios de cambio climático .....</b> | <b>211</b> |
| <b>9.4</b>  | <b>Perspectivas .....</b>  | <b>217</b> |
| <b>10</b>   | <b>Bibliografía.....</b>   | <b>218</b> |
| <b>Anexo 1: Procedencia y datos de origen de las cohortes analizadas .....</b>  |  | <b>I</b>   |
| <b>Anexo 2: Modelo energético .....</b>   |  | <b>III</b> |
| <b>Anexo 3: Base de datos geográfica y variables ambientales .....</b>  |  | <b>VI</b>  |
| <b>Anexo 4: Características ambientales de tres localidades de <i>T. infestans</i> .....</b>  |  | <b>IX</b>  |
| <b>Anexo 5: Comparación de la adecuabilidad climática predicha para el 2050 entre<br/>tres escenarios de emisión de gases .....</b> |  | <b>XI</b>  |

## Resumen

La enfermedad de Chagas o Tripanosomiasis americana, causada por el parásito protozoario *Trypanosoma cruzi*, es una de las principales causas de muerte por enfermedades parasitarias en las Américas según la Organización Mundial de la Salud. Esta organización estima que existen al menos ocho millones de personas infectadas, principalmente en los 21 países de Latinoamérica considerados tradicionalmente como áreas endémicas. El ciclo de transmisión de *T. cruzi* constituye una zoonosis compleja, que involucra diversos reservorios vertebrados y a los triatomíneos, insectos vectores que participan en la transmisión del parásito.

Los triatomíneos pertenecen al Orden Hemíptera, Infraorden Cimicomorpha, Superfamilia Reduvidae, Familia Reduviidae, Subfamilia Triatominae, la que está constituida por más de 140 especies, agrupadas en 18 géneros y cinco tribus. Presentan una gran variabilidad en los ciclos de vida y en los hábitats que ocupan. Si bien en los últimos años diferentes países han certificado la interrupción de la transmisión vectorial mediante el control de las principales especies vectoras, varios autores han cuestionado la certificación de la interrupción vectorial, señalando que la situación actual podría verse modificada frente a diferentes escenarios climáticos. Los escenarios epidemiológicos podrían verse modificados, entre otros factores, por la aparición de especies secundarias o bien, por cambios en las variables ambientales.

En este contexto, y sumado a que la transmisión vectorial de la enfermedad de Chagas sigue siendo uno de los principales problemas de salud pública en América Latina, analizar la diversidad de las estrategias de vida de los triatomíneos en relación a las variables ambientales, y evaluar los cambios potenciales de la distribución geográfica frente al cambio climático, resultaría un aporte fundamental para entender las áreas de distribución de los triatomíneos, tanto en condiciones climáticas actuales como

futuras. Los resultados que se desprenden de este trabajo de tesis aportarían no solo a un mayor entendimiento de los cambios en la distribución geográfica potencial de los triatomíneos, sino que también permitirían inferir cambios epidemiológicos frente a las condiciones climáticas futuras.

El objetivo de este trabajo de tesis fue analizar la diversidad de estrategias de vida de los triatomíneos, a nivel inter- e intraespecífico, en respuesta a las variables ambientales dentro del marco conceptual de la teoría de historias de vida, *trade-offs* y nicho ecológico; con la finalidad de evaluar los cambios potenciales de la distribución geográfica frente al cambio climático. Así, a nivel inter-específico, se caracterizaron las estrategias de historias de vida de 27 especies de triatomíneos mediante un análisis comparativo (entre géneros y entre especies) de los principales rasgos de historias de vida asociados con tiempos de desarrollo, mortalidad y con aspectos reproductivos, y de los principales parámetros demográficos resultantes. Se analizaron relaciones de tipo *trade-off* entre rasgos de historia de vida, y los patrones de fecundidad. Como resultado se observó una gran diversidad de estrategias de vida en las especies de triatomíneos analizadas, se recogieron pocas evidencias a favor de la existencia de *trade-offs* entre rasgos de historia de vida, y se observó una gran heterogeneidad en las curvas de fecundidad estimadas.

Asimismo, se analizaron los patrones de senescencia manifestados tanto en el incremento de la mortalidad instantánea como en la declinación de la fecundidad, para las 27 especies de triatomíneos analizadas. Para ello los valores de mortalidad instantánea de cada especie fueron ajustados a tres modelos de mortalidad (Gompertz, Logístico y Gavrilovs & Gavrilova), y el modelo con mejor ajuste se utilizó como descriptor de la mortalidad en función de la edad. A partir de las curvas de mortalidad se identificaron tres patrones de senescencia que permitieron agrupar a las especies en

tres grupos: senescencia aguda tardía, senescencia gradual media y senescencia gradual baja.

La tasa de senescencia, estimada en base a la declinación de la curva de fecundidad específica por edad, muestra que las especies que inician la reproducción tempranamente presentan una mayor tasa de senescencia. Adicionalmente, la relación inversa entre la tasa de senescencia y el rango de semanas reproductivas sugiere que las especies con mayor grado de iteroparidad presentan una declinación de las oviposturas más gradual y progresiva, lo cual podría deberse a la distribución más espaciada de las oviposturas.

Se analizó la relación entre los parámetros demográficos y las variables macroclimáticas, y se observó que la mayor parte de las variables climáticas significativamente asociadas son los parámetros demográficos son las derivadas de las precipitaciones. Por otra parte, se analizó la relación entre estos rasgos de historia de vida y la estocasticidad ambiental, para lo cual se construyó un índice de entropía que captura el grado de incertidumbre de temperatura y precipitaciones en una localidad dada. Se encontraron relaciones significativas entre algunos rasgos de historia de vida y la estocasticidad ambiental, principalmente la de las precipitaciones.

A nivel intraespecífico, se estimaron los rasgos de historia de vida y se caracterizaron las estrategias de historias de vida de una misma especie bajo diferentes condiciones (e.g. por el efecto de variables macroclimáticas de diferente origen geográfico, o por diferentes tipos de alimento). Se llevó a cabo la identificación de relaciones tipo *trade-off* entre rasgos de historia de vida y en relación a las variables macro-climáticas. Se analizó el fenómeno de senescencia y la contribución individual al *fitness* dentro de una misma especie en base a rasgos de historias de vida medidos

individualmente. Se llevó a cabo la estimación de los rasgos de historias de vida y parámetros demográficos de cohortes de *T. infestans* procedentes de tres orígenes geográficos diferentes: Argentina, Bolivia y Brasil. Se analizaron relaciones de *trade-offs* entre rasgos de historia de vida y en respuesta a variables macroclimáticas de temperatura y precipitaciones.

Asimismo, se llevó a cabo la estimación de los rasgos de historias de vida y parámetros demográficos de dos cohortes de *T. infestans* alimentadas con dos fuentes de alimento diferente: sangre humana y sangre de gallina. También se llevó a cabo la estimación de los rasgos de historias de vida y parámetros demográficos de tres cohortes de *Belminus ferroae* alimentadas con tres fuentes de alimento diferente: hemolinfa de cucaracha, hemolinfa de *Rhodnius prolixus* y sangre de ratón. Los resultados muestran una alta plasticidad de los rasgos en función de las variables ambientales y macroclimáticas. Asimismo, en *B. ferroae* en condiciones energéticas restrictivas (i.e. alimentado sobre sangre de ratón) los resultados sugieren la presencia de *trade-offs* entre el tiempo de desarrollo pre-adulto y la fecundidad.

Debido a la alta plasticidad fenotípica identificada a lo largo del desarrollo de este trabajo de tesis, la incompleta información de respuesta de los rasgos frente a un gradiente ambiental y la gran escala geográfica seleccionada (i.e. continental) para el análisis de la distribución geográfica de las especies, se decidió llevar a cabo un análisis del cambio en la distribución geográfica potencial bajo tres escenarios distintos de cambio climático global para el año 2050, en base a variables bioclimáticas, y utilizando un modelo de distribución geográfica correlativo. Esto se llevó a cabo para las dos especies con mayor relevancia epidemiológica: *R. prolixus* y *T. infestans*. Como resultado de este modelo se observa un aumento de la adecuabilidad climática para *R. prolixus*, sugiriendo un desplazamiento (*shift*) en la distribución geográfica de esta

especie que parece aumentar la distribución potencial hacia zonas en las que actualmente la adecuabilidad climática es baja. Por el contrario para *T. infestans* se observa mayoritariamente una disminución de la adecuabilidad climática en las áreas del norte y oeste de Argentina, consideradas en la actualidad como zonas de alto riesgo de transmisión vectorial de *T. cruzi*.

Los resultados obtenidos indican que las condiciones climáticas futuras afectan la distribución geográfica potencial de las especies, por lo que estimar los cambios potenciales en la distribución de las especies de triatomíneos podría proveer un aporte para la identificación de potenciales nuevas áreas de presencia de la especie. El modelado de nicho ecológico en base a variables macro-climáticas es un primer paso para la caracterización de potenciales nuevas áreas de distribución de la especie, y se requieren posteriores análisis para incorporar la plasticidad de los rasgos de historia de vida frente a un gradiente ambiental a un modelo mecanístico. Se espera que, a futuro, el modelado de la distribución geográfica potencial en base a modelos de este tipo pueda ser usado como herramienta para el diseño de estrategias de control vectorial y de campañas de promoción de la salud, acordes a cada situación particular.

Palabras clave: Triatomíneos, rasgos de historia de vida, distribución geográfica, cambio climático.

## Abstract

Chagas disease or American Trypanosomiasis, caused by parasitic protozoarian *Trypanosoma cruzi*, is considered one of the most important parasitic diseases in Latin America by the World Health Organization (WHO). WHO estimates that at least eight million people is infected, inhabiting mainly the 21 endemic Latin American countries. Chagas disease transmission constitutes a complex zoonotic cycle which involves several vertebrate reservoirs as well as triatomines, insect vectors of *T. cruzi*.

Triatomines are insects belonging to Order Hemiptera, Suborder Heteroptera, Family Reduviidae, Subfamily Triatominae, composed by more than 140 species, grouped into 18 genera and five tribes. Although recently several countries have certified the interruption of Chagas disease transmission after vector control, several authors have questioned this certificate pointing out that current situation may be modified facing different climatic change scenarios. Epidemiologic scenarios could also be modified by secondary species or changing environmental variables, among other factors.

In this context, coupled with Chagas disease as a major public health concern in Latin America, a deeper understanding of triatomine life history strategies in relation to environmental variables and the assessment of potential changes on geographic distribution facing climate change, may contribute not only to identify new geographic distribution areas but also to the understanding of new epidemiological scenarios. Therefore, the main results of this work attempt to contribute to a deeper understanding of the links among life history traits and environmental variables, to then model the geographic distribution of triatomines.

The major goal of this work was to assess triatomine life history strategies, at interspecific and intraspecific levels, in response to environmental variables using Life History Theory, trade-off and ecological niche modeling as theoretical frames; in order to assess potential changes on geographic distribution of triatomine species facing climate change scenarios. At an interspecific level, life history strategies were characterized by comparative analyses (among genera and species) of main life history traits associated with development time, mortality, reproductive characteristics and their effects on demographic parameters. We searched for relationships between traits looking for trade-off and fecundity patterns. Results show a great diversity of life history strategies among 27 triatomine species, and no conclusive evidences were found about trade-offs among life history traits.

Senescence patterns, based on age-specific mortality patterns and decreasing fecundity trends, were compared among 27 triatomine species. For each species, age-specific mortality values were fitted to three mortality models (Gompertz, Logístico y Gavrillovs & Gavrillova), and the best fitted model was used to describe the main age-specific mortality trend. Age-specific mortality fitted curves showed three well-differentiated senescence patterns: late spiky, gradual medium and gradual low. Senescence rate, estimated as the decreasing slope of age-specific fecundity, showed that early reproductive species present higher senescence rate as compared to late reproductive species. The negative relationship between senescence rate and number of reproductive weeks suggests that species with higher iteroparity present a smaller decrease in age-specific fecundity which may be caused by the intermittence among reproductive bouts.

The relationship among demographic parameters and macroclimatic variables were analyzed, showing that variables associated with precipitation were the most

significantly influential variables. Relationships among life history traits and environmental stochasticity were also carried out. In order to estimate environmental stochasticity an entropy index was constructed summarizing the uncertainty related to temperature and precipitation at locality level. Significant relationships were found among different life history traits and environmental stochasticity, mainly stochasticity associated to precipitation.

At the intraspecific level, life history traits were estimated to characterize the plasticity response under different conditions (e.g. geographic origin, macroclimatic variables, food source). Relationships between traits and macroclimatic factors as well as other traits looking for trade-offs were carried out. Senescence and individual fitness contributions within a species fed on three different food sources, followed individually, were developed. Life history traits for *T. infestans* from three different geographic origins (Argentina, Bolivia and Brazil) were estimated. Relationships between traits and macroclimatic factors related to temperature and precipitation were carried out.

Life history traits and demographic parameters for *T. infestans* fed on two different food sources, human blood and hens, were also estimated. Life history traits and demographic parameters of *Belminus ferroae* fed on three different blood sources (cockroach hemolymph, mouse blood and *Rhodnius prolixus* hemolymph) were analyzed. Results showed a strong plasticity response of traits in relation to environmental and macroclimatic variables. Negative relationships among life history traits observed in *B. ferroae* feeding on restrictive conditions (i.e. on mouse blood) suggest the presence of trade-offs that deserve further studies.

Because of the great plasticity of life history traits identified through the course of this work, the incomplete data about life history traits responding to an environmental

gradient, and the large spatial scale (i.e. continental) selected for the analyses of geographic distribution of triatomine species, the geographic distribution was modeled based on correlative models under three different climatic scenarios. The potential geographic distribution changes for 2050 were modeled based on bioclimatic variables, for two of the main species from an epidemiological point of view: *R. prolixus* y *T. infestans*. Results showed an increasing climatic suitability for *R. prolixus* suggesting for 2050 a geographic distribution shift leading to new potential distribution areas that currently are not suitable. On the other hand, *T. infestans* showed decreasing climatic suitability at North and West areas in Argentina, considered currently at high vectorial risk transmission.

These results suggest that future climatic variables may affect geographic distribution of triatomine species, so that the potential changes on their geographic distribution may contribute to the identification of new geographic distribution areas. Environmental niche modeling based on bioclimatic variables is a first step towards the characterization of potential new distribution areas of species, and further studies are required to include life history plasticity under environmental gradients. We hope that in the future the potential geographic distribution predicted by mechanistic models may be used as a tool to develop improved vectorial control strategies and health campaigns, according to each situation.

Key-words: Triatomines, life history traits, geographic distribution, climate change.



Capítulo 1  
Introducción general



# 1 Introducción general

## 1.1 La enfermedad de Chagas

La enfermedad de Chagas, causada por el parásito protozoario *Trypanosoma cruzi*, lleva el nombre del médico brasileño Carlos Chagas quien la descubrió hace ya más de 100 años (Chagas 1909). La infección por este parásito puede causar una enfermedad crónica y también es conocida como Tripanosomiasis americana. La Organización Mundial de la Salud estima que existen al menos ocho millones de personas infectadas, principalmente en los 21 países de Latinoamérica considerados tradicionalmente como áreas endémicas (World Health Organization 2013), y es una de las principales causas de muerte por enfermedades parasitarias en las Américas (World Health Organization 2010). Se estima que en 2008 esta enfermedad causó la muerte de más de 10.000 personas (World Health Organization 2010). En Argentina alrededor de 1,6 millones de personas se encuentran infectadas (Organización Panamericana de la Salud 2006) por *T. cruzi* el cual produce una infección hemática e hística, y al menos 300000 sufren afecciones cardíacas (cardiopatías) asociadas con el parásito.

El *T. cruzi* es un protozoo flagelado que pertenece a la súper clase Kinetoplastea, orden Trypanosomatida, familia Trypanosomatidae, género *Trypanosoma* (Fig. 1.1-1). Este parásito se caracteriza por cuerpo alargado de extremo posterior corto y puntiagudo de 12 a 20  $\mu\text{m}$  de largo, con una red compacta y compleja denominada kinetoplasto que se sitúa en el extremo posterior del cuerpo (Cortez *et al.* 2007). Cuenta con una única mitocondria y en su forma flagelada presenta un único flagelo. Es un parásito intracelular con un ciclo de vida que involucra vertebrados e invertebrados, y adquiere diferentes tipos morfológicos y funcionales que se alternan entre hospederos. Por un lado, cuando se encuentra dentro los insectos hematófagos de la subfamilia Triatominae

(Hemiptera, Reduviidae), conocidos vulgarmente en Argentina con el nombre de “vinchucas<sup>1</sup>”, se multiplica de manera extracelular por la replicación de epimastigotes.

Por otro lado, cuando *T. cruzi* se encuentra dentro de un hospedero vertebrado, se multiplica intracelularmente en la forma amastigote. Los reservorios del parásito son, además del ser humano, animales silvestres como los primates, armadillos, roedores, marsupiales, y animales domésticos como gatos y perros. Los mamíferos son susceptibles al parásito, mientras que las aves son refractarias a *T. cruzi* (Storino 2010). En cuanto a las formas infectivas se encuentran: tripomastigotes metacíclicos en el insecto hospedero y tripomastigotes sanguíneos en la corriente circulatoria de los hospederos vertebrados (armadillos, comadrejas, roedores, perros, gatos, etc.).



Fig. 1.1-1: *T. cruzi*, parásito causante de la enfermedad de Chagas. Fuente: Centers for Disease Control (CDC) and Prevention's Public Health Image Library/ Dr. Myron G. Schultz.

El ciclo de transmisión de *T. cruzi* constituye una zoonosis compleja, que involucra diversos vertebrados reservorios e insectos vectores que participan en la transmisión, lo cual dificulta su erradicación. La transmisión al ser humano se inicia cuando un triatomino infectado se alimenta y deposita sus heces contaminadas con tripomastigotes metacíclicos inmediatamente después de la alimentación (Fig.1.1-2). Así las formas infectivas del parásito (tripomastigotes) ingresan al hospedero a través de la herida causada por el insecto hematófago o por contacto con las membranas mucosas.

---

<sup>1</sup>Vinchuca es una palabra de origen *quechua* cuyo significado es *que se deja caer*

Una vez dentro del organismo, los tripomastigotes sanguíneos se diseminan por la sangre alcanzando distintos órganos, y se alojan principalmente en corazón, músculos, sistema nervioso, aparato digestivo y el sistema fagocítico mononuclear (o reticuloendotelial). En estos tejidos, se reproducen por fisión binaria, se multiplican rápidamente y pasan de la forma flagelada a la no flagelada (amastigotes) (Lana & Tafuri 2000).

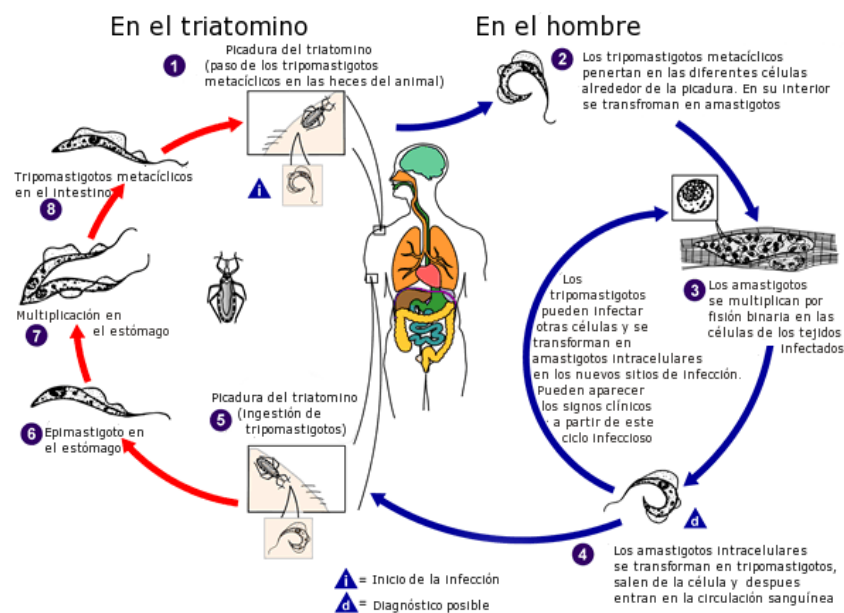


Fig.1.1-2: Ciclo de *T. cruzi* en el triatomino y el hombre. Fuente: [http://www.dpd.cdc.gov/dpdx/html/imagelibrary/trypanosomiasisamerican\\_il.htm](http://www.dpd.cdc.gov/dpdx/html/imagelibrary/trypanosomiasisamerican_il.htm)

En el ser humano la enfermedad puede cursar tres períodos o fases (Dias 1995) que dependen de la biología del parásito y del hospedero y presentan, cada una de ellas, características clínicas, criterios diagnósticos y terapias diferentes:

1) La primera fase, denominada fase aguda, dura entre 15 y 60 días luego que el *T. cruzi* entra al torrente sanguíneo y se caracteriza por la presencia de gran cantidad de parásito circulante en la sangre del hospedero. Generalmente es una fase asintomática, con algunas excepciones ya que alrededor del 8% de las personas infectadas, en días posteriores al ingreso del parásito en el organismo, presentan manifestaciones clínicas

inespecíficas como fiebre, diarrea, dolor de cabeza, cansancio, irritabilidad, vómitos, malestar general.

No obstante, debido a lo inespecífico de estos síntomas y su similitud con los causados por otras afecciones, generalmente no se los asocia con la enfermedad de Chagas. Otra característica de la fase aguda es el ojo en compota (o Signo de Romaña), que ocurre en algunos casos en los que las heces de la vinchuca infectada tienen contacto con las mucosas del ojo, lo cual causa la hinchazón del ojo y la coloración morada típica. En menor frecuencia, y en general en niños, existen expresiones clínicas graves dentro de la fase aguda asociadas a lesiones en el corazón (miocarditis) y/o en el sistema nervioso (meningoencefalitis).

2) La fase indeterminada o crónica asintomática deviene a continuación de la anterior y puede durar varios años o incluso toda la vida. No presenta síntomas y solamente se puede detectar a través de un análisis de sangre. Es importante mencionar que la mayoría de las personas que tienen Chagas (alrededor de un 70%) se encuentran en esta situación.

3) Aproximadamente tres de cada diez personas que tienen Chagas entran en la llamada fase crónica sintomática, manifestando algún cuadro clínico, entre veinte y treinta años después de haber contraído el parásito (Storino & Milei 1986). El porcentaje de personas que desarrollará algún cuadro clínico depende, entre otras cosas, de la edad, el estado nutricional y el estado del sistema inmune. Muchos autores proponen que en la gran mayoría de los casos, después de un período de incubación, se instala la fase aguda de la enfermedad, luego una fase crónica que puede permanecer indeterminada o evolucionar hacia las formas crónicas definidas, cardíacas y/o digestiva, afectando sobre todo al esófago y/o colon (Prata 2001, Carlier *et al.* 2002). El

músculo cardíaco es uno de los tejidos más frecuentes donde se aloja la forma no flagelada del parásito, la cual luego de un largo período evolutivo puede producir lesiones cardíacas irreversibles en aproximadamente un 15 a 40 % de los afectados (Storino & Milei 1994, Lorca 2002, Gascón *et al.* 2008, Rassi & Marin-Neto 2010). Entre un 20% a 30% de los individuos afectados, sufren cardiopatías severas, afecciones al megaesófago o al megacolon, que en muchos casos pueden ser mortales (Organización Panamericana de la Salud 2006).

Esta etapa presenta las manifestaciones clínicas más graves dentro del proceso de infección que son ocasionadas por los nidos o pseudoquistes, producidos luego de sucesivas multiplicaciones de los amastigotes alojados en las células infectadas. Los nidos o pseudoquistes producen complejos fenómenos inmunopatológicos que determinan la patogenia de las lesiones ya prolongación de la enfermedad (Storino *et al.* 2003). Tras una serie de ciclos de replicación la forma amastigote se convierte en la forma flagelada (tripomastigote), lo que genera la lisis celular y la liberación a la circulación sanguínea.

De este modo, nuevas células del organismo hospedero pueden ser invadidas, repitiéndose el ciclo de multiplicación. Estos ciclos generan una parasitemia persistente en el hospedero, el cual dependiendo de su sistema inmune limitará en diferente grado la cantidad de parásito circulante en sangre, pero no será capaz de erradicar por completo la infección (Storino & Milei 1986). Los parásitos circulantes en los hospederos infectados pueden ser, eventualmente, ingeridos por los triatominos, donde sufren una transformación a esferomastigotes dentro del estómago del vector. Los esferomastigotes son los responsables de la persistencia de la infección en el insecto, allí se diferenciarán a epimastigotes, se multiplicarán en su progresión por el tubo digestivo hacia la ampolla rectal y es ahí donde se diferenciarán en tripanosomas metacíclicos. El

triatomino parasitado será capaz de transmitir las formas infectivas del parásito cuando deposite sus heces sobre el hospedero al momento de alimentarse, y de esa manera se reiniciará el ciclo evolutivo natural de la enfermedad (Centers for Disease Control and Prevention 2015).

Si bien la principal vía de transmisión es vectorial, mediante la transmisión indirecta de las formas infectantes del parásito que son vehiculizadas en las heces de los vectores y que ingresan al ser humano por medio de las mucosas o heridas de la piel, el parásito también puede transmitirse por vía:

✓**Transfusional:** la sangre del donante infectado es incorporada en forma directa al torrente circulatorio del receptor sano (World Health Organization 2013).

✓**Congénita:** la madre infectada con *T. cruzi* puede infectar al hijo durante la gestación a través de la placenta o en el momento del parto (World Health Organization 2013). El riesgo de transmisión congénita se extiende más allá de las áreas endémicas del vector, y se vincula con los mapas de migraciones internas y externas.

✓**Oral:** alimentos contaminados por deyecciones de vectores infectados con *T. cruzi* (World Health Organization 2013).

✓**Otras vías:** accidentes de laboratorio, por manejo inadecuado de instrumental o animales contaminado con *T. cruzi*; que pueden llevar a la infección en el experimentador a través de las escoriaciones o pequeñas heridas en las manos (World Health Organization 2013).

Si bien la vía vectorial en América Latina es una de las principales formas de transmisión, la infección por *T. cruzi* depende no solo de la convergencia en tiempo y lugar del agente etiológico, el insecto vector, el hospedero (animal o humano) e individuos susceptibles, sino también de complejos factores históricos y socioculturales.

La urbanización de la enfermedad de Chagas en América Latina se ha intensificado en la segunda mitad del Siglo XX, esto sumado a las crecientes migraciones humanas ha modificado el perfil epidemiológico de esta enfermedad. Los movimientos migratorios desde los países endémicos han posibilitado que la enfermedad de Chagas sea diagnosticada en zonas donde la infección no es endémica (World Health Organization 2013). Actualmente, la distribución geográfica de la enfermedad de Chagas se extiende a todo el mundo, con prevalencia creciente en los Estados Unidos de América donde se estima que hay entre 80000 y 120000 personas infectadas (Kirchoff 2011), y al menos otras 100.000 se encuentran infectadas en Europa, Canadá, Australia y Japón.

España se ha convertido en uno de los países europeos que recibe más cantidad de inmigrantes procedentes de América Latina. La reunión de la OPS (Organización Panamericana de la Salud 2006) se hizo eco de esta realidad, y en su informe final hace alusión a las necesidades que tienen los países receptores de inmigrantes originarios de áreas endémicas para hacer frente a la enfermedad de Chagas y atender adecuadamente a las personas afectadas, así como para evitarla transmisión de *T. cruzi* por vía congénita y sanguínea (Apt Baruch *et al.* 2005) (Fig. 1.1 3).

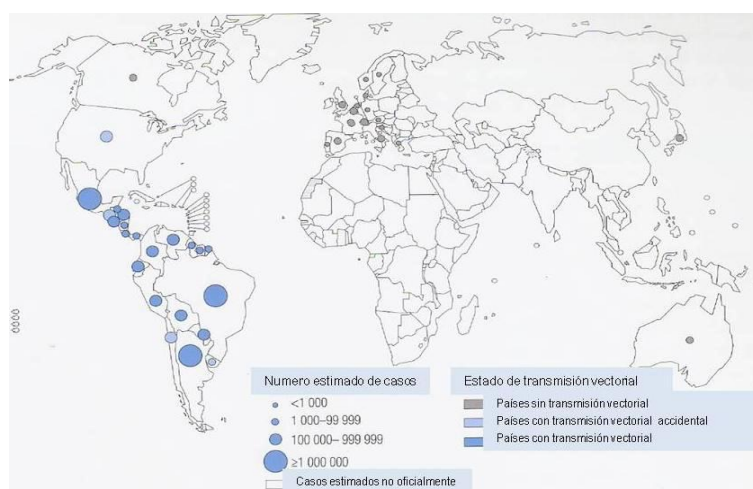


Fig. 1.1-3. Distribución de casos de infección por *T. cruzi* basado en estimaciones oficiales. Fuente: World Health Organization (World Health Organization 2010).

## 1.2 Triatominos: origen, relaciones filogenéticas y diversidad de sus características ecológicas

Los triatominos pertenecen al Orden Hemiptera, Infraorden Cimicomorpha, Superfamilia Reduvidae, Familia Reduviidae, Subfamilia Triatominae (Grimaldi & Engel 2005), y cuentan con más de 140 especies, agrupadas en 18 géneros y cinco tribus (Galvão *et al.* 2003, Schofield & Galvão 2009), las cuales presentan una gran variabilidad en los ciclos de vida y en los hábitats que ocupan. Esta subfamilia es de gran interés tanto ecológico, por ser uno de los pocos grupos de heterópteros que se alimentan sobre sangre de vertebrados; como médico, por presentar una gran cantidad de especies implicadas en la transmisión de la enfermedad de Chagas.

Son insectos hematófagos obligados, que al menos deben realizar una comida a repleción en cada uno de los cinco estadios ninfales para completar su ciclo de vida. El ciclo de vida de los triatominos puede dividirse en tres fases: huevo, cinco estadios inmaduros (estadios ninfales) y adulto. En cada estadio ninfal, después de que se ha alimentado, dependiendo del estado de desarrollo del insecto y otras variables ambientales, ocurre la sustitución del exoesqueleto viejo por el nuevo (i.e. muda o ecdisis), permitiendo de esta manera el crecimiento corporal del triatomo. La última muda culmina con la metamorfosis, cuando las ninfas sufren transformaciones morfológicas incompletas y adquieren las características del adulto: insectos hemimetábolos (Azambuja & Garcia 1997). Si bien todos los individuos nacen sanos, pueden contraer el parásito al alimentarse sobre la sangre de un hospedero infectado o por contacto con las heces de otros triatominos infectados (Sanmartino *et al.* 2015).

En cuanto al origen de este grupo existen controversias: algunos autores soportan la hipótesis polifilética del grupo (Schofield & Dujardin 1999, Schaefer & Coscarón 2001), sugiriendo que los triatominos derivan de diferentes linajes de

ancestros redúvidos predadores y que su adaptación a la hematofagia pudo haber ocurrido en diferentes momentos en los diferentes linajes (Bargues *et al.* 2000). Una de las características más importantes de los triatominos es su alimentación ecléctica, lo que les permite invadir nuevos hábitats y colonizar ecotopos artificiales (Alencar 1987, Costa & Lorenzo 2009). En condiciones de laboratorio algunas especies de triatominos han demostrado ser capaces de reproducirse con altas fecundidad y alto éxito de eclosión aun alimentándose sobre una fuente de alimento diferente a la asociada naturalmente (Costa & Lorenzo 2009). No obstante, bajo la hipótesis polifilética la modificación del hábito alimenticio basal (i.e. hemolinfa de insectos) a la hematofagia (i.e. sangre de diferentes tipos vertebrados) debería haber evolucionado en forma paralela entre grupos y repetidas oportunidades, lo cual resulta poco probable.

En este sentido, la evolución del hábito alimenticio desde la hemolinfagia hasta la hematofagia ha sido acompañada por la evolución de un conjunto de factores desde morfológicos y fisiológicos hasta comportamentales, asociados a la nueva forma de alimentación sobre hospederos vertebrados (Alves *et al.* 2011, Otálora-Luna *et al.* 2015). Como evidencia de este complejo proceso evolutivo se puede destacar la evolución de la antitrombina, la cual disminuye la coagulación de la sangre al mismo tiempo que reduce la respuesta del hospedero frente a las picadas del insecto, permitiendo así una mayor duración del proceso de alimentación (Alves *et al.* 2011). En este contexto, y junto con evidencias citogenéticas y moleculares, hoy en día existe un consenso mayoritario sobre el origen monofilético de este grupo (Perez *et al.* 1992, Hypša *et al.* 2002).

Las tres tribus más numerosas de Triatominae son Bolboderiini, Rhodniini y Triatomini. Dentro de Bolboderiini se encuentra el linaje Belminus, el cual presenta varios representantes en el sistema Amazonas- Orinoco; algunas especies trasandinas y

otras endémicas del bosque Atlántico de Brasil (Abad-Franch & Monteiro 2007). Debido a la amplia extensión geográfica de algunas especies de este linaje, cuyo centro de origen y diversificación cae más allá de la región del Amazonas, es posible que las especies de *Belminus* hayan ocupado esta región de manera secundaria (Abad-Franch & Monteiro 2007).

La tribu Rhodniini se encuentra naturalmente desde América Central (15° Latitud) hasta el Noreste de Argentina (-33° Latitud), y ha sido registrada en 68 eco regiones que abarcan desde los bosques húmedos de Centroamérica hasta las sabanas del noreste de Argentina en la Mesopotamia, y desde las eco regiones muy húmedas (bosques húmedos del Napo) hasta las zonas áridas (bosques secos del Perú) (Abad-Franch *et al.* 2009). La tribu Rhodniini es monofilética (Hypša *et al.* 2002), conformada por un ensamble de 19 especies mayormente arborícolas de dos géneros: *Psammolestes* y *Rhodnius* (Lent & Wygodzinsky 1979, Galvão *et al.* 2003). Todas las especies dentro del grupo "robustus" (*R. robustus*, *R. prolixus*, *R. nasutus*, *R. neglectus*, *R. milesi*, *R. dalessandroi*, *R. domesticus*, incluyendo a *Psammolestes*) están del lado amazónico de los Andes (*cis*- Andes), excepto *R. neivai* que es endémico de los bosques secos del este de la provincia biogeográfica transicional de Maracaibo (*sensu* Morrone 2006) y presenta poblaciones a ambos lados de los Andes (Abad-Franch *et al.* 2009).

La asociación ecológica cercana entre la mayoría de las especies de *Rhodnius* y diferentes especies de palmeras parece reflejar un largo proceso de co-evolución (quizás >90 millones de años) (Gaunt & Miles 2002). Las palmeras primero evolucionaron en los bosques tropicales más húmedos, y posteriormente ocuparon de manera secundaria las zonas más secas (Cox & Moore 2000). Por lo tanto, se cree que Rhodniini siguió su ecotopo a lo largo de este paso evolutivo, y por lo tanto, las especies de esta tribu habrían aparecido por primera vez en los bosques húmedos. Asimismo, el rango

exclusivamente Neotropical de esta tribu sugiere que probablemente ha evolucionado en los bosques húmedos ecuatoriales del oeste de Gondwana (Abad-Franch & Monteiro 2007).

Una de las especies más relevantes desde el punto de vista epidemiológico es *R. prolixus*, nativa de los bosques más secos de la cuenca del Orinoco (principalmente los Llanos) y que eventualmente coloniza ambientes húmedos. Existen registros esporádicos de esta especie en algunas localidades amazónicas en Brasil, Guyanas y Colombia, y los límites sur de las poblaciones selváticas aún no han sido definidos (Abad-Franch & Monteiro 2007). Esta especie ocupa áreas *trans*-Andes ya que ha sido introducida artificialmente en Colombia, Centro América, y sudeste de México (Dujardin *et al.* 1998, Monteiro *et al.* 2003). Su capacidad de adaptación a los géneros de palmeras ampliamente distribuidos en Amazonia (ejemplo: *Attalea*) está bien documentada y establece un potencial riesgo de dispersión hacia el sur. En los llanos Venezolanos- Colombianos las poblaciones silvestres de *R. prolixus* que habitan en *Attalea* contribuyen a la infestación y reinfestación de los domicilios y peridomicilios.

*Rhodnius neglectus*, inicialmente confundida con *R. prolixus* (Lent 1954), es encontrada en palmas de la especie *Acromia aculeata*, en la región central de Brasil y particularmente en el Cerrado (Barreto 1979, Teixeira *et al.* 2001, Gurgel-Gonçalves *et al.* 2003, Gurgel-Gonçalves *et al.* 2004). A pesar de su amplia distribución y su comportamiento sinantrópico (coloniza corrales de gallina y depósitos), no es considerada una de las principales especies vectoras de la enfermedad de Chagas ya que es principalmente ornitófila, y solo ocasionalmente se alimenta de mamíferos (Diotaiuti & Dias 1984). Dado que *R. neglectus* es una de las especies colectadas más frecuentemente por los agentes sanitarios en Brasil (Dias 2002) se cree que juega un rol importante en el mantenimiento del ciclo silvestre de transmisión de *T. cruzi* (Gurgel-

Gonçalves *et al.* 2004). *Rhodnius neglectus* es una especie ecológicamente versátil capaz de explotar diversos hábitats de palmas y hospederos vertebrados, principalmente aves, en ambientes silvestres.

Respecto de *R. nasutus*, su distribución geográfica está restringida al noreste de Brasil incluyendo algunos estados del Norte (Galvão *et al.* 2003). El área central de su distribución corresponde al Caatinga semiárido, probablemente el bioma de Brasil menos estudiado. Si bien el principal ecotopo natural de *R. nasutus* son las palmeras *Copernicia prunifera*, también se la encuentra asociada a *A. speciosa* y otras tres especies de palmeras, y puede infestar nidos de furnáridos construidos en árboles en la región del Caatinga donde se alimenta de aves (Lent & Wygodzinsky 1979, Sarquis *et al.* 2004). Al igual que *R. neglectus*, esta especie coloniza esporádicamente estructuras peridomésticas, principalmente gallineros y otras estructuras para gallina (Sarquis *et al.* 2004, Sarquis *et al.* 2006). A pesar de que se la considera una especie de relevancia menor en cuanto a la transmisión de *T. cruzi* al humano, se ha encontrado que el 27% de *R. nasutus* puede estar infectado con *T. cruzi*, lo que es significativamente más elevado que otras especies sinantrópicas como *Triatoma brasiliensis* (15%) o *Triatoma pseudomaculata* (18%) (Sarquis *et al.* 2004, Sarquis *et al.* 2006). Asimismo, el porcentaje de infección con *T. cruzi* alcanzó entre el 17% y el 21.5% en individuos de *R. nasutus* colectados en otras localidades de Brasil, presentando más del 46% de muestras reactivas contra el suero de comadrejas (*Didelphis spp.*).

En cuanto a la tribu Triatomini, está conformada por 68 especies, pertenecientes a cuatro géneros: *Dipetalogaster*, *Eratyryus*, *Pastronylus* y *Triatoma* (Galvão & Justi 2015). Dentro del género *Eratyryus*, se encuentra *E. mucronatus* que habitualmente ocupa cuevas de mamíferos y huecos de los árboles a lo largo de la cuenca Amanozas-Orinoco (Molina *et al.* 2000, Abad-Franch *et al.* 2001, Vivas *et al.* 2007). Si bien esta

especie ha sido reportada como selvática en Ecuador, existen reportes de colonias domésticas en Bolivia y adultos ocasionales en domicilios en Colombia y Venezuela (Molina *et al.* 2000, Abad-Franch *et al.* 2001, Vivas *et al.* 2007). En cuanto al género *Dipetalogaster*, está conformado por una única especie: *D. maxima* encontrada habitualmente debajo de rocas (Lent & Wygodzinsky 1979) en estrecha asociación con lagartijas en ambientes desérticos del Hemisferio Norte.

En cuanto al género *Pastrongylus*, *P. geniculatus* se encuentra ampliamente distribuido y es una especie fenotípicamente diversa. Sobrevive en zonas áridas explotando hábitats protegidos y muy húmedos bajo tierra (particularmente cuevas de armadillos) (Lent & Wygodzinsky 1979). Esta estrategia posiblemente permitió que se dispersara desde el Amazonas hacia zonas más secas en el Noreste de Sudamérica. Una vez en los bosques húmedos tropicales del Amazonas, *P. geniculatus* habría colonizado ambientes menos protegidos como los huecos de árboles, árboles caídos, copas de las palmas, y esporádicamente corrales de cerdos peridomésticos (Abad-Franch & Monteiro 2007).

*Pastrongylus geniculatus* ha sido reportada en vías de domiciliación en Brasil. Asimismo, se encuentra ampliamente distribuida desde Argentina hasta México, a ambos lados de la cordillera de los Andes con algunas diferencias en la coloración entre poblaciones. Esta especie ha sido involucrada en la transmisión en el Amazonas ecuatorial (Aguilar *et al.* 1999), parece particularmente atraída por la luz eléctrica (Lent & Wygodzinsky 1979) y las velas de aceite (Abad-Franch *et al.* 2001). Si bien en el Amazonas de Brasil se han reportado colonias peridomésticas (Valente 1999), los reportes de domiciliación en Ecuador requieren confirmación (Chico H *et al.* 1997).

Por su parte, *P. herreri* (sinonimia con *P. lignarius*) pertenece a un pequeño grupo monofilético de especies arborícolas que ocupa los bosques húmedos tropicales en Centro América y el Amazonas (Abad-Franch & Monteiro 2007). Existen poblaciones sinantrópicas de *P. herreri* en los bosques secos del valle del Marañón en el Noreste del Perú, el cual probablemente representa un derivado parapátrico de las poblaciones de *P. herreri* de las tierras bajas del Amazonas. Si bien esta especie presenta focos selváticos, en el norte de Perú está domiciliada es considerada la principal transmisora de *T. cruzi* (Calderón *et al.* 1985).

Dentro del género *Triatoma* la mayor parte de las especies se distribuyen por debajo de los 10° Latitud, lo que podría estar dado por la tolerancia limitada de las especies a las condiciones ecológicas de la región central del Amazonas. Por lo tanto, la presencia de especies de *Triatoma*, tal es el caso de *T. maculata* que presenta abundantes poblaciones nativas dentro del gran Amazonas, se restringe a áreas confinadas relativamente pequeñas. Las especies amazónicas del género *Triatoma* están asociado principalmente con formaciones rocosas (Gaunt & Miles 2000), sin embargo, dos especies son exclusivamente arborícolas: *T. sordida* (encontrada en bromelias y huecos de los árboles en peridomicilios del la región del Cerrado en Brasil) y *T. pseudomaculata* (frecuentemente colectada dentro de domicilios en las regiones semiáridas de Brasil (Costa *et al.* 2003, Sarquis *et al.* 2004) y debajo de la corteza de los árboles en el ambiente selvático (Freitas *et al.* 2005).

*Triatoma infestans*, se extiende actualmente desde -11° a -46° Latitud, y desde -76° a -51° Longitud. Al noreste de Bolivia, se encuentran poblaciones silvestres en los valles interandinos que drenan hacia el Amazonas; las poblaciones introducidas artificialmente en Brasil alcanzaron el límite sur del Amazonas y posteriormente fueron eliminadas. Evidencias empíricas y modelos eco- geográficos (Gorla 2002) sugieren que

*T. infestans* tiene una habilidad limitada para sobrevivir en condiciones cálidas y húmedas, tales como las condiciones climáticas de las regiones forestales del Amazonas. Contrariamente, se han encontrado poblaciones naturales de *T. dimidiata* ampliamente distribuidas en eco regiones extremadamente diversas, que van desde la península de Yucatán (México) hasta Ecuador, incluyendo bosques húmedos y secos, y posiblemente con la capacidad de colonizar estructuras artificiales en el Amazonas. *Triatoma dimidiata* es el principal vector de *T. cruzi* en el Ecuador, es responsable de la endemidad urbana en Guayaquil y del mantenimiento de la transmisión en otras áreas y, aún se desconocen los ecotopos silvestres en ese país (Dorn *et al.* 2007). En el resto de los países donde se distribuye es considerada un potencial vector secundario.

En un trabajo reciente, Galvão & Justi (2015) resumen los principales ecotopos a los que se encuentran asociadas las diferentes especies. *Triatoma eratyrusiformis* se encuentra asociada a muros de piedra y rocas (Lent & Wygodzinsky 1979). Para *T. matogrossensis* se desconocen sus ecotopos silvestres aunque ocasionalmente es encontrado en viviendas humanas (Noireau *et al.* 2002). Por su parte, *T. mazzottii* es encontrada en cuevas de armadillos y de ratas de la madera (Lent & Wygodzinsky 1979), y recientemente ha sido reportada en viviendas humanas (Ramsey *et al.* 2000).

Similarmente, *T. pallidipennis* es encontrada en nidos de rata de la madera y, ocasionalmente, en viviendas humanas; *T. protracta* es encontrada en nidos de roedores y, ocasionalmente, se encuentran adultos en viviendas humanas; *T. pseudomaculata* es encontrada en huecos de los árboles, nidos de aves y asociada a cactus (*Cereus jamacaru*), como así también dentro de viviendas humanas y estructuras peridomésticas; y *T. rubida* es encontrada en nidos de ratas de la madera (Lent & Wygodzinsky 1979). Por último, *T. vitticeps* se encuentra asociada a cuevas de marsupiales y roedores, gallineros y corrales; y se han reportado adultos invadiendo

ocasionalmente las viviendas humanas, que pueden llegar a formar pequeñas colonias (Santos *et al.* 2005).

En cuanto a la transmisión vectorial de *T. cruzi* a los humanos, en general, está dada por las especies adaptadas a ambientes domiciliarios, aunque existen especies secundarias que ocasionalmente invaden las viviendas humanas, atacan a los trabajadores forestales o contaminan el alimento (Aguilar *et al.* 2007). En los triatomíneos se observan diferentes grados de sinantropismo que van desde la mera invasión de una vivienda por un adulto, hasta el establecimiento definitivo de la infestación en las viviendas humanas. Al menos siete especies de triatomíneos han sido identificadas como especies altamente domiciliadas, entre las que se encuentran *T. infestans*, *T. brasiliensis*, *T. dimidiata*, *T. sordida*, *P. megistus*, *R. prolixus* y *R. pallescens*. No obstante, dos de ellas presentan la mayor relevancia epidemiológica, *T. infestans* y *R. prolixus*, debido a su amplia área de distribución geográfica y la mayor capacidad vectorial en relación a las otras especies (Noireau *et al.* 1997).

En cuanto a los factores evolutivos de la domiciliación, la selección natural de algún rasgo que pudiera favorecer específicamente la adaptación a ecotopos artificiales (construidos por humanos) podría haber operado solo durante los últimos 10 a 12 mil años (edad aproximada de los primeros asentamientos en el continente americano). De modo que es poco probable que el proceso de domiciliación haya ocurrido por selección natural, ya que para que ocurriera en los tiempos mencionados debería haber ocurrido una fuerte presión direccional. No obstante, algunos autores sugieren que los organismos adaptados a cuevas de animales habrían sido seleccionados a lo largo de millones de años, lo cual les conferiría una ventaja adaptativa en el proceso de adaptación a ambientes domésticos (Martins *et al.* 2015).

Los organismos adaptados a cuevas de animales silvestres presentan una pérdida de la habilidad de dispersión, un achatamiento del cuerpo, como así también una disminución de la tasa metabólica relacionada con las fluctuaciones del micrositio, entre otras. Martins *et al.* (2015) sugieren precisamente que dichas adaptaciones podrían ser favorables en los ambientes domiciliarios, lo cual permitiría explicar el fenómeno de domiciliación que varía a lo largo de las diferentes especies de triatominos.

La domiciliación en *Rhodnius* podría haber surgido en varios linajes, los cuales podrían haber sido naturalmente seleccionados a las condiciones de microclimas secos a lo largo del gradiente de comportamiento sinantrópico. Por lo tanto, todas las poblaciones de *Rhodnius spp.* que han colonizado exitosamente ambientes artificiales (principalmente *R. prolixus*, pero también *R. neglectus* y *R. nasutus*) derivan de poblaciones ancestrales adaptadas a los climas áridos o semiáridos mucho antes de que los humanos poblaran América. Inclusive dentro del Amazonas, los focos domésticos de *T. maculata* y *P. herreri*, se encuentran en regiones con menor precipitación media anual o mayor duración de períodos secos (cf. Sombroek 2001). Este patrón puede de hecho ser más general, afectando otros triatominos de bosques húmedos, tal es el caso de *T. dimidiata* que parece colonizar las viviendas humanas solo fuera de los bosques húmedos de la región de Yucatán- Petén (Dorn *et al.* 2007).

Un ensamble de cinco especies de *Triatoma* constituye el complejo Phyllosoma: *T. pallidipennis*, *T. mazzottii*, *T. picturata*, *T. longipennis* y *T. phyllosoma*. Estas especies, cuya distribución se restringe al Hemisferio Norte, presentan tan baja divergencia genética que sería posible la aparición de híbridos fértiles y, por lo tanto, solo deberían ser consideradas subespecies (Bargues *et al.* 2008). En este sentido, en triatominos se ha observado que los cambios morfológicos asociados con las

adaptaciones ecológicas son más rápidos que los cambios que involucran una barrera reproductiva.

El subcomplejo “sordida” está formado por especies isomórficas cercanamente emparentadas, confirmado por técnicas citogenéticas e isoenzimáticas: *T. sordida*, *T. guasayana*, *T. patagonica* y *T. garciabesi* (Schofield & Galvão 2009). Estas especies representan un gradiente de especialización desde el cerrado de Brasil hacia el sur de Argentina, dentro del cual *T. sordida* sería la especie más antigua y *T. patagonica* la más reciente (Gorla *et al.* 1993). *Triatoma sordida* ocupa un amplio rango de distribución geográfica desde el cerrado Brasileiro hasta la región central de Argentina, normalmente es encontrada en huecos de los árboles, nidos de aves, palmeras y pilas de madera, así como también estructuras peridomésticas, y ocasionalmente en viviendas humanas (Carcavallo *et al.* 1999).

Por su parte, *T. guasayana* se encuentra en la región centro- norte de Argentina, sur de Bolivia y Paraguay, frecuentemente encontrada debajo de la corteza de los árboles, debajo de piedras y árboles caídos y nidos de aves. Asimismo, es frecuentemente encontrada en estructuras peridomiciliarias como gallineros, corrales de cerdos y cabras (Lent & Wygodzinsky 1979). En cuanto a *T. patagonica* se encuentra tanto en ecotopos silvestres (e.g. debajo de corteza de árboles, cuevas, debajo de piedras) como en viviendas humanas y peridomicilios (Lent & Wygodzinsky 1979, Ferrero *et al.* 1999), y está ampliamente distribuida, desde 28° hasta 46° latitud sur el cual representa, a su vez, el límite más austral de distribución de los triatominos en general (Carcavallo & Martínez 1985, Galvão *et al.* 2003). Por su parte, *T. garciabesi* se encuentra debajo de las cortezas de los árboles y asociada a una gran diversidad de estructuras peridomésticas (Canale *et al.* 2000).

Las especies hermanas del complejo *sordida* podrían inicialmente haber sido dos morfo-especies diferentes que convergieron por adaptación al mismo ecotopo (actualmente ambas se encuentran en hábitats peridomésticos y bromelias). La idea de que las especies crípticas en Triatominae reflejan la convergencia morfológica estaría soportada por la observación de cambios morfológicos y genéticos en la transición desde el hábitat silvestre al domiciliario (Dujardin 1998, Dujardin *et al.* 1998).

Se han observado una serie de cambios morfológicos a medida que aumenta la estabilidad del hábitat. Por ejemplo, en *T. infestans* se observó una simplificación en la densidad del sistema antenal (Catalá 1997), y una reducción del tamaño del cuerpo (Dujardin *et al.* 1997, Dujardin *et al.* 1999). Dado que la morfología está modulada por factores ecológicos, se puede asumir que estos mismos factores podrían producir morfologías divergentes dentro de una misma especie, o entre especies cercanamente emparentadas. Un ejemplo claro son *T. infestans*, *T. platensis* y *T. delpontei*. Mientras que *T. infestans* se encuentra principalmente en grietas de viviendas rurales, emergiendo en las noches para alimentarse; *T. platensis* y *T. delpontei* son principalmente especies arbóreas ornitófilas, menos importantes en cuanto al ciclo de transmisión humana de *T. cruzi* (Salvatella 1986). *Triatoma platensis* es comúnmente encontrada en nidos tejidos de palos de furnáridos (*Anumbius spp.*) en el norte de Argentina, Paraguay, Uruguay y Brasil (Salvatella *et al.* 1991), pero rara vez es encontrado en hábitats peridomésticos como los gallineros. Por su parte, *T. delpontei* parece más restringida ecológicamente, se la encuentra casi exclusivamente en nidos tejidos de palos de los loros (*Myopsitta monarcha*) (Noireau *et al.* 2000), pero ocupando un rango geográfico similar con *T. platensis*.

En cuanto a la plasticidad fenotípica de *T. infestans* se han encontrado morfo oscuros en huecos de árboles del Chaco boliviano (Noireau *et al.* 1997, Ceballos *et al.*

2009). Los individuos colectados presentan un patrón cromático intermedio entre *T. infestans* y *T. melanosoma*, por lo que se cree que este morfo podría estar asociado a roedores salvajes. A pesar de la alta plasticidad fenotípica reflejada en los análisis morfométricos, las diferencias enzimáticas y por aislamiento reproductivo no son suficientes como para poder diferenciar a los morfo oscuros en otra especie.

Considerando que el desarrollo de la hematofagia y las adaptaciones a hábitats más estables habrían sido las fuerzas que homogeneizaron la morfología externa (Schofield & Dujardin 1999), algunas especies aparentemente similares podrían haber evolucionado de predadores bien diferenciados y por lo tanto, podrían presentar más diferencias genéticas que las esperadas. Por ejemplo, las especies de *Rhodnius* de hábitat arbóreos no tienen caracteres discretos que permitan una clara diferenciación morfológica, aunque sí se diferencian por una gran distancia genética (Chavez *et al.* 1999). Estas diferencias podrían implicar una separación relativamente reciente entre estas especies que ocupan diferentes áreas geográficas; pero también podrían reflejar las diferencias genéticas adquiridas de sus ancestros predadores antes del desarrollo de la hematofagia, y por lo tanto antes de la convergencia morfológica.

### 1.3 Teoría de historias de vida y *trade-offs*

La teoría clásica de historias de vida, resumida en Roff (2002) y Stearns (1992), está basada en los modelos de optimización según los cuales la evolución de los rasgos de historia de vida (en especial el tiempo de desarrollo, la fecundidad y la mortalidad) es moldeada por la interacción de factores intrínsecos y extrínsecos. Los factores extrínsecos son aquellos factores ecológicos que afectan la supervivencia y la reproducción, mientras que los factores intrínsecos son las relaciones de balance (*trade-offs*) entre rasgos de historias de vida y las restricciones (*constraints*) específicas de cada linaje sobre la expresión de variación genética (Stearns 2000). Desde este enfoque se busca, por un lado, entender cómo el ambiente afecta la supervivencia y la reproducción de los organismos a diferentes edades, estadios o tamaños; y por otro, entender cómo estos rasgos se conectan entre sí y cuáles son las restricciones sobre las variaciones de estos rasgos.

Desde un enfoque evolutivo resulta interesante comparar las diferencias entre especies, entre poblaciones, entre individuos; y se intenta responder por qué existen esas diferencias y cuáles son las causas de la diversidad observada en las estrategias de vida de las especies (Stearns 1992). Las estrategias de historias de vida de las diferentes especies pueden ser caracterizadas mediante los principales rasgos de historias de vida que se asocian directamente con la reproducción y la supervivencia (Stearns 1992). Los rasgos de historia de vida (e.g. edad a la madurez reproductiva, la cantidad de crías, la fecundidad y mortalidad específicas por edad) son moldeados por la selección natural a lo largo de la evolución en respuesta a las variables ambientales, tanto bióticas (fuente de alimento, temperatura, etc.) como abióticas (competencia, disponibilidad de recursos, etc.).

La variabilidad de los rasgos de historias de vida puede estar constreñida no solo por la constitución genética de los individuos que limita la variación del rasgo en sí mismo (e.g. genes relacionados con el *bauplan*), sino además por las relaciones de compromiso (*trade-offs*) establecidas entre rasgos (Stearns 2000). Los *trade-offs* pueden ocurrir entre rasgos fisiológicos expresados al mismo tiempo o en distintos momentos del ciclo de vida (Chippindale *et al.* 1996, Zera *et al.* 1998, Stevens *et al.* 1999), y pueden resultar de la variación en factores genéticos (e.g. pleiotropía), ambientales, o combinación de ambos tipos de factores. Si ambos rasgos están relacionados mediante un *trade-off*, entonces el cambio evolutivo a corto plazo de un rasgo constriñe el cambio del otro rasgo.

Los factores ecológicos como la predación (Reznick *et al.* 1990), o el comportamiento (Marler & Moore 1988, Marler *et al.* 1995) pueden ser las fuentes primarias de los *trade-offs* de historias de vida. Generalmente, los rasgos de historia de vida implicados en un *trade-off* están negativamente correlacionados unos con otros (Clutton-Brock *et al.* 1982, Reznick 1985, Stearns 1989, 1992, Rose *et al.* 1996, Roff 2002). Un ejemplo de *trade-off* clásicamente estudiado es el establecido entre la reproducción y el tiempo de adquisición de los nutrientes de los individuos, que pueden presentar dos estrategias: *income breeders* y *capital breeders* (Zera & Harshman 2001, Stephens *et al.* 2009). Los *income breeders* se caracterizan por incorporar los recursos energéticos para la reproducción durante el período reproductivo, mientras que los *capital breeders* se caracterizan por almacenar reservas energéticas durante un tiempo que posteriormente serán empleadas en la reproducción (Drent & Daan 1980, Jönsson 1997, Bonnet *et al.* 1998). La relación entre el tiempo de adquisición de los nutrientes y su uso en reproducción tiene importantes implicancias sobre la identificación de las causas ecológicas de los *trade-offs*: se ha observado que un retraso prolongado entre la

ingesta de nutrientes y su uso en la reproducción tiende a dificultar la influencia específica de la disponibilidad de recursos y el *output* reproductivo (Doughty & Shine 1997, 1998).

Los *trade-offs* han jugado un rol preponderante en la teoría e interpretación de las historias de vida, son un supuesto clave de los modelos de optimalidad de historias de vida, y podrían proveer una explicación a la variabilidad de los rasgos de historias de vida ampliamente extendida (Reznick 1985, Stearns 1992, Roff 2002). No obstante, el término *trade-off* ha sido aplicado a la asociación entre rasgos para los cuales se disponía de poca o ninguna información de cómo estos rasgos podían interactuar entre sí. Algunos autores sugieren que son necesarios estudios fisiológicos para determinar un *trade-off*, y no alcanza con correlaciones genéticas o fenotípicas (Zera & Harshman 2001). La validación de *trade-off* funcionales requiere evidencias fisiológicas, y en caso de establecerse análisis de correlaciones genéticas o fenotípicas los términos más adecuados para referirse son "correlaciones negativas" o "*trade-off* potencial". Dado que las interacciones entre rasgos son dinámicas y flexibles, es posible que la relación entre dos rasgos pueda cambiar invertirse (i.e. de positiva a negativa, o *viceversa*) a lo largo de un rango de condiciones ambientales.

Numerosos estudios han encontrado relaciones positivas entre rasgos posiblemente involucrados en un *trade-off* (Charlesworth 1990, Houle 1991, Roff 2002), lo cual podría obedecer a que un tercer rasgo esté involucrado en dicho *trade-off*. Asimismo, es posible encontrar relaciones positivas entre rasgos cuando la variabilidad en la ingesta de nutrientes de un individuo (por variación genética en los *loci* que controlan la adquisición de nutrientes o por variables ambientales) es mayor que la variabilidad en la disposición de recursos (van Noordwijk & Jong 1986, Houle 1991, de Jong & Noordwijk 1992, de Jong 1993).

Los *trade-off* también podrían verse afectados por la cantidad total de nutrientes ingeridos: una menor disponibilidad de nutrientes podría magnificar el *trade-off*, mientras que una disponibilidad de nutrientes no limitante podría disminuir o no evidenciar el *trade-off* (Zera & Brink 2000). Esta respuesta plástica de un *trade-off* está determinada por reglas de prioridad, las cuales gobiernan la disposición de recursos a los procesos del organismo en función de la ingesta de nutrientes. Experimentos de laboratorio y de campo, han demostrado para un amplio grupo de taxones que en condiciones de baja disponibilidad de nutrientes la energía dispuesta para mantenimiento y reparación somática es prioritaria sobre la energía dispuesta para la reproducción (Rogowitz 1996, Zera & Harshman 2001).

Asimismo, dado que las variables ambientales pueden afectar diferencialmente a los rasgos implicados en un *trade-off*, la correlación fenotípica entre dos rasgos también se verá afectada diferencialmente a lo largo de los ambientes y alterará los gradientes de selección (Stearns 1989). Por lo tanto, las correlaciones fenotípicas y/o genéticas entre rasgos deberían ser medidas a través de un rango de los ambientes naturalmente encontrados, antes de poder aseverar si existe (o no) un costo a lo largo del gradiente de selección. De este modo, la posibilidad de observar un *trade-off* depende de las condiciones ambientales a las que los individuos y/o poblaciones han sido expuestos.

Los *trade-off*, tanto intraindividuales como intergeneracionales, son usualmente concebidos como algo estático, relaciones dependientes en las que valores más elevados de un rasgo, implican un menor valor del otro. A nivel de población los *trade-offs* difieren cualitativamente respecto de las funciones de *trade-off* a nivel individual. Por lo tanto, cuando se analiza la relación entre rasgos a nivel de población (i.e. no individuos) es preferible emplear el término "conexión dinámica" en lugar de *trade-off* como descriptor de los mecanismos subyacentes.

### 1.3.1 Tiempo de desarrollo pre-adulto, longevidad de adulto y *lifespan*

En insectos, uno de los rasgos de historias de vida más estudiado ha sido el *lifespan* de los individuos. A diferencia de otros aspectos que pueden medirse directamente a partir de las tablas de vida clásicas, como la expectativa de vida, la supervivencia de la cohorte o la mortalidad específica por edad, el término *lifespan* ha sido utilizado de manera ambigua y definido de manera vaga. Sin embargo, en una completa revisión Carey (2001) definió el *lifespan* como la duración del curso de vida de las especies desde el nacimiento hasta la muerte. Es decir que el *lifespan* total de un individuo está conformado por la suma del tiempo requerido por un individuo desde huevo hasta la emergencia del adulto (i.e tiempo de desarrollo pre-adulto) y el tiempo transcurrido en el estadio adulto (i.e. longevidad de adulto).

Por su parte, el *lifespan* máximo de una especie corresponde con el tiempo de vida más prolongado que se haya registrado para una especie, más allá del cual los individuos no son capaces de sobrevivir aun en condiciones favorables (Arking 2006). El *lifespan* máximo es estimado a partir de los registros de longevidad de las especies (i.e. la mayor edad registrada para una dada especie), y no es un valor fijo sino que depende de las condiciones ambientales, ecológicas y el contexto evolutivo, de modo que no puede ser entendido sin considerar estos aspectos (Carey 2001).

En este sentido, se ha observado que las especies adaptadas a ambientes más inciertos (i.e. menos predecibles) presentan un mayor *lifespan* respecto de aquellas que se encuentran adaptadas a ambientes más estables y predecibles (Carey 2001). Existen evidencias empíricas y de modelos matemáticos en otros grupos de organismos (i.e. no insectos) que concuerdan con la hipótesis de que una mayor duración del *lifespan* en ambientes inciertos y/o adversos resultaría en un incremento del *fitness*, ya que aumenta la probabilidad de que algunos individuos sean capaces de sobrevivir largos períodos

impredecibles y puedan asegurar el reemplazo de la población (Tinkle 1969, Tuljapurkar 1989).

Otro aspecto interesante respecto de la duración del *lifespan*, es que se ha observado que las especies que tienen que buscar su alimento activamente sobre hospederos escasos o ampliamente distribuidos tienden a ser más longevas que aquellas especies que tienen una disponibilidad de recursos más inmediata y menos impredecible (Carey 2001). En este sentido, la prolongada longevidad observada en diferentes especies dentro de la Familia Reduviidae (generalmente >18 meses) podría ser la respuesta de este grupo de insectos frente a ambientes en los que la disponibilidad de recursos presenta gran incertidumbre y/o las condiciones ambientales son mayoritariamente adversas (Carey 2001).

### 1.3.2 Estrategias Reproductivas

Las estrategias reproductivas de los organismos que son capaces de reproducirse en más de una oportunidad (i.e. iteróparos), pueden ser abordadas desde tres niveles de análisis:

- ✓ Patrones básicos de la reproducción específica por edad ( $m_x$ ), los cuales son seleccionados por los patrones de heterogeneidad ambiental que caracterizan a la población o la especie (Mertz 1971a, b).

- ✓ El polimorfismo genético de los tiempos de desarrollo que da lugar, por ejemplo, a la variación en la edad a la madurez reproductiva.

- ✓ Las formas de distribución de la fecundidad dentro de las poblaciones.

Estos últimos dos niveles aportan variabilidad adaptativa a la estructura demográfica de la población, y posibilitan la plasticidad de la respuesta frente a las condiciones ambientales que no sería posible de no existir tal polimorfismo (Giesel

1976). En este marco, resulta interesante profundizar sobre los principales rasgos de historias de vida asociados con aspectos reproductivos (e.g. edad de primera reproducción, iteroparidad, esfuerzo reproductivo, la fecundidad específica por edad) que se analizarán a lo largo de este estudio.

### 1.3.2.1 *Edad de primera reproducción*

Un rasgo de historia de vida largamente estudiado ha sido la edad de primera reproducción ( $\alpha$ ) en una cohorte (Stearns 2000). En general, se sabe que dos poblaciones con igual tasa neta de reemplazo ( $R_0$ ) (o fecundidad total: huevos puestos por hembra por vida) se diferenciarán en el crecimiento poblacional en función de las diferencias en la edad de primera reproducción: así la población con mayor edad de primera reproducción, presentará mayor tiempo generacional ( $T_g$ ) y, por lo tanto, una menor tasa de crecimiento natural ( $r_0$ ) (Lewontin 1957). Esto se desprende de la relación:

$$r_0 = \frac{\ln R_0}{T_g} \quad (1)$$

Teniendo en cuenta que *fitness* poblacional se incrementa cuanto menor es la edad de primera reproducción, y dado que el aporte que realiza la reproducción al crecimiento poblacional decrece en un factor  $e^{-rx}$  a medida que se incrementa la edad  $x$ , se espera que la presión de selección a favor de la alta reproducción en las edades tardías sea baja. Sin embargo, se ha observado que algunas especies se reproducen en edades tardías, disminuyendo de la inversión energética en las edades tempranas, presentando una mayor cantidad de intervalos reproductivos. Este fenómeno podría estar relacionado con una estrategia adaptativa frente a ambientes con alta estocasticidad ambiental, lo cual podría ponerse a prueba al analizar si las especies con picos de fecundidad en edades tardías presentan, al mismo tiempo, rasgos de historia de vida que evidencien una adaptación a ambientes con alta impredecibilidad (Roff 2002).

En cuanto a la relación entre la edad de primera reproducción y otros rasgos de historia de vida, se ha propuesto una relación positiva entre la edad de primera reproducción y la duración del *lifespan*. Dentro de un modelo de presupuesto energético, en el que los organismos disponen de una cantidad de recursos limitados que deben repartirse entre diferentes funciones vitales (mantenimiento somático, crecimiento) y reproductivas, se espera que los organismos que presentan una menor edad de primera reproducción presenten una menor duración del *lifespan*. En este marco, la reproducción implica un gasto energético que disminuye la probabilidad de supervivencia de los individuos en las edades tardías (Giesel 1976). Por lo tanto, las especies que inician antes la reproducción presentarían una menor duración del *lifespan*, respecto de las lo hacen más tardíamente.

Algunos resultados clásicos también señalan la importancia de la relación entre la mortalidad específica por edad y la edad de primera reproducción. Se ha sugerido que en las especies con altas tasas de mortalidad en las edades adultas, la evolución tendería a maximizar el *fitness* poblacional mediante un inicio temprano de la reproducción (Stearns 2000). Mientras que, por el contrario, en las especies sujetas a altas tasas de mortalidad en las edades tempranas, la evolución tendería a maximizar el *fitness* poblacional mediante un inicio tardío de la reproducción.

### **1.3.2.2 Iteroparidad**

La iteroparidad (i.e. capacidad de un organismo para reproducirse en más de una oportunidad) es otra característica reproductiva estudiada en el marco de historias de vida. Los primeros análisis sugerían que la semelparidad (i.e. distribución de la reproducción en un único evento a lo largo de la vida) era evolutivamente ventajosa respecto de la iteroparidad (i.e. concentración de la reproducción en más de un evento a lo largo de la vida) (Cole 1954, Gadgil & Bossert 1970, Charnov & Schaffer 1973). No

obstante, estudios recientes sugieren que la iteroparidad sería una estrategia evolutivamente ventajosa en ambientes variables al azar (Bulmer 1985, Orzack & Tuljapurkar 1989, Ranta *et al.* 2002), sugiriendo así que las especies adaptadas a ambientes más impredecibles (i.e. más estocásticos) presentarían una mayor cantidad de eventos reproductivos a lo largo de la vida (i.e. mayor iteroparidad), que las adaptadas a ambientes menos impredecibles.

Las especies adaptadas a ambientes más estocásticos presentan estrategias de distribución de los riesgos (*bet-hedging*) en las que el aumento de la iteroparidad (i.e. distribución de los eventos reproductivos en mayor cantidad de oportunidades) permitiría contrarrestar la incertidumbre ambiental. En general se espera que, a igualdad del resto de los rasgos de historias de vida, en ambientes fluctuantes al azar las poblaciones con mayor cantidad de edades reproductivas sean menos tendientes a la extinción que aquellas con la distribución de la fecundidad específica neta más compacta (Murphy 1968, Orzack & Tuljapurkar 1989, Hautekète *et al.* 2001).

En otro orden de cosas, la iteroparidad ha sido relacionada con las tasas de mortalidad extrínsecas y la probabilidad del éxito reproductivo de las poblaciones. Se ha propuesto que la selección natural podría favorecer la mayor iteroparidad (i.e. mayor dispersión en las oviposturas) en las especies que presentan altas tasas de mortalidad en las edades tempranas, o bien, que presentan baja probabilidad de éxito reproductivo (Schaffer 1974a, b). De este modo, se espera que las especies con mayores tasas de mortalidad en las edades tempranas de la vida presenten una distribución de las oviposturas más dispersa (i.e. mayor iteroparidad) que las especies adaptadas a ambientes más predecibles.

### ***1.3.2.3 Costo demográfico de la reproducción***

El *costo* demográfico de la reproducción puede ser entendido como el *trade-off* entre diferentes componentes de la historia de vida de los organismos (i.e. la reproducción actual y la supervivencia o reproducción futura) (Stearns 1992, Harshman & Zera 2007). El *trade-off* entre estos rasgos actuaría como el principal limitante de la evolución de los patrones de rasgos de historia de vida (Stearns 1992, Harshman & Zera 2007), y ha sido analizado en profundidad desde diferentes perspectivas dentro de la biología (Zera & Harshman 2001, Williams 2005, Partridge & Gems 2006).

Desde el punto de vista fisiológico, se ha propuesto que la *causa funcional del costo reproductivo* está dada por la disponibilidad limitada de energía: debido a que las reservas de energía de un organismo son limitadas, la *reproducción actual* sería compensada mediante un *decrecimiento de la supervivencia futura* y/ o un *decrecimiento de la reproducción futura* (Rose & Bradley 1998, Zera & Harshman 2001). Desde un punto de vista ecológico, el *costo reproductivo* no necesariamente implica la división competitiva de recursos sino que se ve afectado por las interacciones con factores ambientales externos (Resnick 1992), como por ejemplo las actividades asociadas a la reproducción en las que los organismos quedan potencialmente expuestos a riesgos a fuentes de mortalidad extrínsecos (e.g. enfermedades, predación, etc.).

Para estimar el costo reproductivo es necesario obtener un indicador del *esfuerzo reproductivo*, el cual ha sido definido clásicamente como la proporción de energía que un organismo destina a las funciones reproductivas en una dada unidad de tiempo (Hirshfield & Tinkle 1975, Tuomi *et al.* 1983). Así, el *esfuerzo reproductivo* representa la energía destinada a reproducción en detrimento de la energía destinada a otras funciones vitales (e.g. mantenimiento somático, crecimiento). La relación tipo *trade-off* entre el esfuerzo reproductivo y la energía almacenada ha sido poco estudiada debido a que la variación en el almacenamiento de reservas enmascara la relación entre ambos

rasgos (Doughty & Shine 1997). El costo fisiológico de la reproducción actual sobre la reproducción futura podría ser mitigado si las reservas de nutrientes pudieran ser repuestas antes o durante la reproducción. Sin embargo, estudios de campo indican que hasta el 90% de la energía usada para producir huevos proviene de reservas lipídicas almacenadas más que a los nutrientes recientemente ingeridos (Karasov & Anderson 1998). Asimismo, se ha demostrado que la variación en la ingesta de nutrientes puede afectar la variación en el almacenamiento de lípidos y el output reproductivo futuro (Doughty & Shine 1998). Por lo tanto, los grandes retrasos entre el momento de adquisición de recursos y la reproducción, dificultan aún más el estudio de los *trade-offs*.

Algunas de las formas usuales de estimar el esfuerzo reproductivo es utilizando indicadores de fecundidad, del tamaño de puesta (*clutch size*) o la relación entre el peso de los ovarios y el peso del cuerpo, principalmente en aves y mamíferos (Tinkle 1969; Tinkle & Hadley 1973; Resnick 1992, Fabian & Flatt 2012). No obstante, todas estas medidas carecen de comparabilidad entre especies ya que individuos de diferentes especies podrían disponer la misma proporción de energía a la reproducción para un mismo tamaño corporal, pero podrían diferir en el tiempo durante el cual los individuos realizan dicho esfuerzo. Por lo tanto, la verdadera proporción de energía destinada a reproducción (i.e. esfuerzo reproductivo) sería diferente entre individuos, a pesar de que la relación *peso de la puesta o calorías/peso corporal* fueran idénticas.

Además, aún si los presupuestos energéticos de ambas especies fueran idénticos, la relación *peso de la puesta o calorías/peso corporal* no sería comparable entre especies debido a que éstas podrían diferir en el número de *puestas* producidas en una misma estación reproductiva (i.e. podrían diferir en la cantidad de eventos reproductivos). Por todo lo anterior y debido a que en muchas ocasiones resulta

difícil medir empíricamente la cantidad de energía ingerida por el organismo, la cantidad de energía destinada a reproducción, e indirectamente, estimar la energía destinada a las funciones vitales, resulta útil diseñar un estimador del esfuerzo reproductivo que permita captar el patrón de disposición de energía para la reproducción y la comparación entre especies.

Un estimador que permitiría comparar el esfuerzo reproductivo entre especies es el área debajo de la curva de proporción de oviposuras acumuladas. La proporción de oviposuras acumuladas describe la velocidad de acumulación de los eventos reproductivos a lo largo de la edad reproductiva, de modo que cuanto mayor sea la velocidad a la que ocurren los eventos reproductivos, mayor será el área bajo la curva, y por ende, mayor el esfuerzo reproductivo. Los organismos que presenten una estrategia de oviposuras constante a lo largo del tiempo presentarán una proporción de oviposuras acumuladas descrita por la recta identidad, y por lo tanto, presentarían un esfuerzo reproductivo (i.e. el área bajo la curva) igual a 0.5. Por otra parte, los organismos que presenten una estrategia de oviposuras decreciente a lo largo del tiempo, presentarán una proporción de oviposuras acumuladas por encima de la recta identidad, y por ende, un esfuerzo reproductivo superior a 0.5. Mientras que los organismos que presenten una estrategia de oviposuras acumuladas creciente, a lo largo del tiempo, presentarán una proporción de oviposuras acumuladas por debajo de la recta identidad, y por ende, un esfuerzo reproductivo inferior a 0.5.

En las especies iteróparas, la estrategia de asignación de energía para la reproducción dependerá del grado de predictibilidad ambiental (Giesel 1976, Hirshfield & Tinkle 1975, Stearns 2000). En ambientes constantes, en los que la variación en la supervivencia pre-adulta entre años es baja, el esfuerzo reproductivo podría ser alto (aún si el *costo* fuera alto). La selección en este tipo de ambientes podría favorecer a los

alelos que llevarán a un alto esfuerzo reproductivo en las edades más tempranas, lo cual produciría un acortamiento del tiempo generacional y un incremento de la tasa a la cual estos alelos se incorporan a la población (Hirshfield & Tinkle 1975). Así, la selección en ambientes constantes podría resultar en especies con *lifespan* breve, mostrando altos esfuerzos reproductivos y presentando rasgos de historias de vida más similares a los observados en especies con altas tasas de mortalidad extrínsecas. Por otra parte, se espera que los organismos adaptados a ambientes altamente impredecibles (estocásticos), presenten estrategias con esfuerzos reproductivos bajos y variables, y un *lifespan* prolongado, lo cual aumentaría la probabilidad de supervivencia de los juveniles (Hirshfield & Tinkle 1975).

Dado que los individuos son capaces de regular el esfuerzo reproductivo y asignar recursos en respuesta a las variaciones en los niveles de nutrientes y otras condiciones ambientales, la plasticidad de los patrones reproductivos podría reflejar la incertidumbre ambiental. Se ha propuesto que la entropía de las estrategias reproductivas debería estar positivamente correlacionada con la entropía ambiental (estocasticidad ambiental), por lo que las especies adaptadas a ambientes altamente impredecibles presentarían mayor variabilidad en los esfuerzos reproductivos que las especies adaptadas a ambientes más predecibles (menos estocásticos) (Demetrius 1975). Asimismo, más recientemente se han analizado diferentes *trade-offs* entre el esfuerzo reproductivo y otros rasgos de historias de vida (Wedell & Karlsson 2003, Ardia 2005)

#### **1.3.2.4 Fecundidad específica por edad**

Las curvas de fecundidad han sido ampliamente estudiadas en un gran rango de especies y grupos taxonómicos. La forma en la que se distribuyen los eventos reproductivos a lo largo de la vida de un organismo puede responder a una estrategia de tipo *bet-hedging* para dispersar el riesgo ambiental. Frente a ambientes riesgosos, la

evolución de los rasgos hacia una reducción de la varianza en el *fitness* puede ser beneficiosa, aun si como resultado se obtuviera una disminución del valor del *fitness*. Una de las formas en las que los organismos buscan lidiar con el riesgo es mediante el incremento del número de eventos reproductivos (ver 1.3.2.2 Iteroparidad), los ambientes impredecibles promueven la evolución de la plasticidad en el desarrollo y estrategias de historias de vida alternativas (Marcus & Weeks 1997, Pfenning & McGee 2010).

Estas condiciones impredecibles podrían hacer asomar las estrategias de *bet-hedging*, que reducen el riesgo de falla de eclosión de todas las crías mediante la producción de crías con un tiempo de desarrollo variable (Stearns 2000). Las tasas de desarrollo asincrónicas e historias de vida alternativas aseguran, potencialmente, que alguna parte de la progenie sea capaz de completar el desarrollo cuando las condiciones se vuelvan favorables. Frente a fuertes presiones de selección en ambientes fluctuantes al azar, algunas especies presentan una alta plasticidad fenotípica (e.g. tasa de desarrollo más rápida, menor tamaño a la eclosión, y mayores reservas de grasas y maduración más temprana). Sin embargo, algunos rasgos, como la fecundidad, no presentan diferencias, lo que sugiere ciertas limitaciones de la plasticidad fenotípica de los mismos. Por lo tanto, tanto las variaciones estacionales como las variaciones estocásticas ambientales moldean los rasgos de historias de vida de los organismos (Vanschoencwinkel 2010).

Las variaciones estocásticas ambientales seleccionan tanto las respuestas fenotípicas altamente plásticas como las estrategias de *bet-hedging* (Stearns 2000). Las vías de desarrollo alternativas posibilitan diferentes estrategias de historias de vida que no se diferencian necesariamente en los rasgos morfológicos, sino principalmente en la bimodalidad de los rasgos de historias de vida. Existen evidencias de este tipo en una

variedad de grupos taxonómicos (Storz 2011), por ejemplo, en peces se ha reportado que la rápida tasa de desarrollo no representa un costo sobre el desarrollo ni la fecundidad, pero sí disminuye la duración del *lifespan*. La relación negativa entre la tasa de desarrollo individual y el *lifespan*, podría explicarse desde la teoría del envejecimiento oxidativo, la cual predice que la duración del *lifespan* se vería reducida debido a un costo de la rápida tasa de desarrollo, a causa del incremento de la acumulación de daño metabólico (e.g. Almroth *et al.* 2012).

### 1.3.3 Mortalidad específica por edad y senescencia

La relación entre la mortalidad específica por edad y las estrategias reproductivas ha sido ampliamente estudiada desde hace muchos años. Las grandes variaciones reportadas en las curvas de mortalidad entre especies de diferentes taxones, desafía los marcos teóricos actuales de envejecimiento que no logran explicar la diversidad de las trayectorias de senescencia (Jones *et al.* 2014). Estos autores sugieren que los *trade-offs* entre rasgos de historia de vida, originados a partir de la división de recursos energéticos entre procesos somáticos (i.e. mantenimiento y reparación) y la reproducción, serían un factor clave que influye sobre las diferentes formas de las curvas de mortalidad, y por tanto, los diferentes patrones de envejecimiento.

La Teoría del Soma Desechable (TSD) (en inglés *Disposable Soma Theory*) propuesta por Kirkwood (1977) predice patrones de mortalidad generalmente crecientes originados por *trade-offs* entre rasgos relacionados con la supervivencia y la fecundidad. El proceso de envejecimiento de una población afectaría las tasas de supervivencia sino también la fecundidad, de modo que tanto un incremento en las tasas de mortalidad como un decrecimiento en las tasas reproductivas netas, evidenciarían el proceso de envejecimiento de una población (Stearns 2000). Desde los primeros intentos para explicar el envejecimiento de los organismos realizados por Wismann (1891, citado en

Kirkwood & Holliday 1979), la senescencia ha sido uno de los grandes tópicos de la biología evolutiva, tanto empírica como teórica.

El proceso de senescencia puede ser visto tanto desde el punto de vista fisiológico como demográfico. Desde el punto de vista fisiológico, la senescencia es entendida como aquellos cambios relacionados con la edad que afectan las células y tejidos de un organismo y sus funciones, y sus efectos sobre el organismo como un todo (*senescencia somática*). Por otro lado, desde el punto de vista demográfico (*senescencia actuarial*) la senescencia es entendida como el decrecimiento de la probabilidad de supervivencia de la población en función de la edad (Promislow 1991, Tatar *et al.* 1993). Esta definición más general de senescencia no implica necesariamente la senescencia somática (o deterioro fisiológico), ya que el organismo puede sufrir un incremento de la mortalidad específica por edad debido a un incremento en el esfuerzo reproductivo (Roff 2002). En este capítulo, nos centraremos en la senescencia desde el segundo punto de vista, adhiriendo a la definición de Rose (1991, citado en Roff 2002): "un decrecimiento persistente en los componentes del *fitness* debido al deterioro fisiológico interno".

De acuerdo a Charlesworth & Partridge (1997) hay dos teorías principales que intentan explicar los procesos de senescencia: (1) la selección natural es menos efectiva reduciendo la frecuencia de mutaciones que actúan en edades tardías, y por lo tanto, se espera que el envejecimiento evolucione, lo cual es conocido como teoría del envejecimiento por "acumulación de mutaciones"; (2) las mutaciones que incrementan el *fitness* en las edades tempranas (tal vez porque incrementan la fecundidad) disminuyen el *fitness* en las edades tardías (tal vez porque incrementan la tasa de muerte), y pueden ser incorporadas a la población ya que la selección natural actúa más fuertemente sobre las edades tempranas en las que el efecto es benéfico. Este último

razonamiento está detrás de la teoría de envejecimiento desde el efecto pleiotrópico antagonista o *trade-off* (Williams 1957).

La tasa de senescencia de las diferentes especies refleja el balance entre la selección directa e indirecta entre caracteres: selección directa contra caracteres desfavorables, como el decrecimiento de la probabilidad reproductiva; e indirecta a favor de genes con efectos beneficiosos en edades tempranas, pero con efectos negativos en las edades tardías (pleiotropía) (Williams 1957). Según esta teoría, por ejemplo, la morfogénesis rápida de un organismo debería estar asociada a una senescencia rápida, la cual debería ser generalizada como un deterioro de varios órganos y sistemas, y el período post reproductivo debería ser breve y poco frecuente en las poblaciones silvestres.

Abrams & Ludwig (1995), basados en una extensión del modelo de la Teoría del Soma Desechable (TSD, Kirkwood & Holliday 1979), plantearon explícitamente la idea de *trade-off* que postula el conflicto entre la disposición de recursos a la reproducción y a la reparación del daño en el tejido somático. Una reducción en la reparación del daño somático a una dada edad puede causar un aumento en la tasa de mortalidad en todas las edades subsiguientes. Debido a la relación funcional entre los recursos destinados a la reparación del daño somático y la fecundidad específica por edad, los organismos presentan un patrón de fecundidad por edad que maximiza el éxito reproductivo a lo largo de la vida *balanceando* ambos rasgos (reparación somática vs. reproducción), y que produce, en consecuencia, un patrón de mortalidad específico (Charlesworth & Partridge 1997).

Los patrones de longevidad y senescencia en mamíferos son muy variables de acuerdo a la teoría de historia de vida de estos organismos (Gaillard *et al.* 2004), y es esperable encontrar variación dentro y entre *phyla*. A pesar de que la similitud

filogenética es recíproca con el nivel taxonómico de parentesco (Cheverud *et al.* 1985), es posible que aún las especies cercanamente emparentadas muestren diferentes patrones de senescencia y/ o longevidad. Los estudios comparativos en insectos son escasos en relación a otros grupos como mamíferos y aves (Gaillard *et al.* 1989, Gaillard *et al.* 2004). Dentro de los insectos, los análisis demográficos de senescencia han sido llevado a cabo principalmente en los órdenes Diptera (Styer *et al.* 2007, Curtsinger *et al.* 1992, Carey *et al.* 1992, Carey *et al.* 2005, Fukui *et al.* 1993) y Coleoptera (Tatar *et al.* 1993), y muy pocos estudios han considerado especies hemimetábolos (Dingle 1966, Chaves *et al.* 2004a, b; Rabinovich *et al.* 2010). Por lo tanto, un análisis comparativo de la frecuencia de la senescencia en especies cercanamente emparentadas, podría contribuir al conocimiento sobre los procesos de senescencia de los organismos, en general, y de los triatominos, en particular

#### **1.4 Rasgos de historias de vida y variables ambientales**

Los límites de la distribución geográfica en el cual se extienden los organismos, ya sean plantas o animales, está constreñido por sus adaptaciones fisiológicas a los factores ambientales bióticos y abióticos (Bozinovic *et al.* 2011). Entre los abióticos, la humedad ambiental y la temperatura han sido descritas como los principales factores limitantes de la distribución de los organismos terrestres. La temperatura presenta cambios estacionales y gradientes en relación a diversas condiciones geográficas (e.g. altitud, latitud). La temperatura afecta el comportamiento de los individuos, lo cual afecta los rasgos de historia de vida y, en consecuencia, el *fitness* demográfico (Luz *et al.* 1999, Schilman & Lazzari 2004).

A nivel individual, se ha observado que la temperatura juega un rol crítico en la mayor parte de los procesos fisiológicos y de comportamiento de los insectos (Chown & Nicolson 2004), y por lo tanto, podría determinar los límites de distribución de una

especie. Los incrementos recientes de la temperatura global han sido asociados a cambios en la distribución geográfica de los organismos tanto terrestres como acuáticos (e.g. Root *et al.* 2003), y a pesar de que la variación geográfica de los rasgos fisiológicos ha sido largamente investigada en ectotermos (Addo-Bediako *et al.* 2000, Hoffmann *et al.* 2005, Ghalambor *et al.* 2006), no se han llevado a cabo suficientes estudios que demuestren con evidencias la conexión entre las temperaturas ambientales y los cambios en la biogeografía de las especies (e.g. Pörtner & Knust 2007).

Se ha propuesto que las especies que evolucionaron hacia una tolerancia térmica mayor lo han hecho a expensas de una menor capacidad de aclimatación (Stillman 2003). Bajo esta hipótesis, el *trade-off* evolutivo en la adaptación térmica explicaría la distribución de las especies (Pörtner *et al.* 2006). Por lo tanto, las relaciones de *trade-off* entre rasgos de historia de vida, podrían proveer un marco para entender las bases biológicas de respuesta a los cambios en la temperatura (Stillman 2003, Calosi *et al.* 2007).

La relación entre los rasgos de historia de vida y las variables ambientales ha sido estudiada para una gran diversidad de organismos, tanto en condiciones constantes como fluctuantes (Sultan *et al.* 2000, Stenseth & Mysterud 2002, Nylin & Gotthard 1998, Luz *et al.* 1999, Guarneri *et al.* 2003). A su vez el grado de impredecibilidad ambiental (estocasticidad) podría afectar diferenciablemente los rasgos de historias de vida de las especies, como así también sus parámetros demográficos (Menu *et al.* 2010).

En general, se ha observado que las especies adaptadas a ambientes estocásticos presentan diferentes estrategias de historias de vida en respuesta a la incertidumbre ambiental (Yoshimura & Clark 1993). La teoría de historias de vida desde un punto de vista estocástico (Menú *et al.* 2000, Tuljapurkar & Orzack 1980, Yoshimura & Clark

1993) sugiere que en ambientes impredecibles, las especies presentan estrategias de dispersión de riesgo reproductivo (*bet-hedging*) que permiten contrarrestar la incertidumbre ambiental (Slatkin 1974, King & Masel 2007). El *bet-hedging* ha sido abordado desde diferentes áreas, incluyendo la evolución de las historias de vida (Cohen 1968, Tuljapurkar 1990a) y la demografía (Tuljapurkar 1989), y las bases teóricas de este tipo de estrategias han sido establecidas hace varias décadas (Seger & Brockman 1987, y referencias allí).

Este tipo de estrategias reduce la variación del *fitness* entre generaciones, a expensas de una disminución del *fitness* promedio (Seger & Brockman 1987). Algunos de los rasgos de historia de vida que se han estudiado en relación a la estocasticidad ambiental son el tiempo de desarrollo pre-adulto y la cantidad de eventos reproductivos. Se ha observado que los organismos adaptados a ambientes estocásticos pueden presentar un alargamiento del tiempo de desarrollo (con o sin dormancia) (Hanski 1988, Menu *et al.* 2000), clásicamente estudiado en semillas (Cohen 1966) aunque también se ha analizado en algunas especies de triatomíneos (Menu *et al.* 2010). Por otro lado, el aumento de la iteroparidad (i.e. repetidos eventos reproductivos) ha sido descrito como una adaptación de los organismos frente a ambientes estocásticos, ya que la distribución de los eventos reproductivos en mayor número de oportunidades podría contrarrestar la incertidumbre de ambientes aleatorios. Se espera que, si el resto de los rasgos de historias de vida se mantienen iguales, las poblaciones con mayor número de edades reproductivas tienen menos posibilidades de extinción (i.e. tasas de crecimiento demográfico menos negativas) que las especies con la distribución de la fecundidad específica neta más compacta (Roff 2002).

Asimismo, se ha propuesto que la estocasticidad ambiental no solo se relaciona con las estrategias reproductivas, sino también con la duración del *lifespan* total.

Algunos autores han sugerido que las especies adaptadas a ambientes aleatorios y adversos (e.g. impredecible disponibilidad de alimento) deberían evidenciar un *lifespan* prolongado (Carey 2001). Si bien numerosas especies de triatomíneos se encuentran adaptadas a microambientes que podrían amortiguar las fluctuaciones de las variables macroclimáticas, las fluctuaciones ambientales aleatorias tanto climáticas como relacionadas con la disponibilidad de alimento, la predación, entre otras variables, podrían explicar la diversidad de estrategias de historias de vida observadas en las diferentes especies en respuesta frente a la estocasticidad ambiental.

### **1.5 Distribución geográfica de especies y modelado de nicho ecológico**

Las áreas de distribución de las especies representan los patrones espaciales y temporales en los que los individuos o poblaciones de una especie son observados (Mackey & Lindenmayer 2001, Gaston 2003). Los factores ecológicos subyacentes que determinan los patrones de distribución pueden agruparse en tres clases: (i) la capacidad de dispersión y movimiento de los organismos; (ii) las condiciones del ambiente que favorecen el establecimiento, supervivencia y reproducción de los individuos, y que determinan los límites extremos de la distribución; (iii) el componente biótico del ambiente (incluyendo relaciones interespecíficas e intraespecíficas) que determinan el grano fino de la estructura de la distribución espacial e incluso pueden modificar los límites de la distribución.

Por lo tanto, las áreas de distribución de especies pueden ser definidas como áreas con una alta probabilidad de presencia de individuos o poblaciones, a una dada resolución espacial y temporal, que normalmente es más gruesa que las escalas (espaciales y temporales) de los procesos ecológicos (Soberón 2007). La relación entre el área de distribución de una especie y los factores subyacentes puede representarse mediante la interrelación entre los factores subyacentes (Fig. 1.5-1).

Las regiones del diagrama *BAM* están constituidas por factores bióticos (*B*), abióticos (*A*) y de movimiento de los organismos (*M*); y representan una visión estática de un modelo complejo, espacialmente explícito y multiespecífico (Soberón 2007).

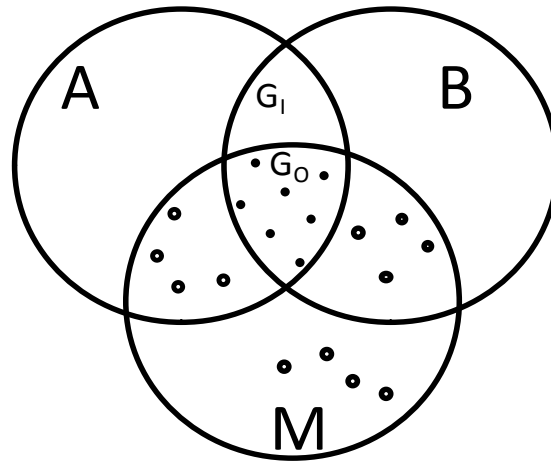


Fig. 1.5-1. Diagrama *BAM* que representa la interrelación de factores bióticos (*B*), abióticos (*A*) y de movimiento de los organismos (*M*). Puntos negros: verdaderas presencias observadas de una especie. Puntos vacíos: verdaderas ausencias de la especie.  $G_O$ : área donde la especie efectivamente se encuentra.  $G_I$ : área de distribución potencial, que podría ser invadida si el área *M* se viera modificada. Fuente: Soberón (2007)

Desde esta perspectiva, la región *A* del diagrama *BAM* (Fig. 1.5-1) representa el área en la que se extiende el  $N_F$  de una especie, la región *B* representa el área donde las condiciones biológicas (e.g. organismos competidores, predadores, patógenos) son favorables para la especie, mientras que la región *M* representa el área donde la especie puede acceder por dispersión. La región  $G_O$  representa el área donde la especie efectivamente se encuentra ( $N_R$ ), tanto porque las condiciones bióticas y abióticas son favorables como porque son regiones accesibles a la dispersión de los individuos; mientras que la región  $G_I$  es un área de distribución potencial, que podría ser invadida si la región *M* se viera modificada.

En un trabajo reciente, Soberón & Nakamura (2009) discuten en profundidad el concepto de nicho ecológico. La concepción moderna del nicho ecológico se basa en la idea de Hutchinson (1957), quien definió el nicho ecológico como un hipervolumen definido por las dimensiones ambientales dentro de las cuales la especie puede

sobrevivir y reproducirse. Asimismo, distinguió el nicho realizado ( $N_R$ ) que incluye las interacciones bióticas (e.g. competencia, predación) del nicho fundamental ( $N_F$ ) que está dado por la respuesta de las especies frente al ambiente en ausencia de interacciones bióticas (Hutchinson 1978).

El nicho fundamental ( $N_F$ ) coincide con el concepto de nicho propuesto por Grinnell (1917), quien lo definió como un espacio multidimensional determinado por variables no consumibles y variables ambientales macroclimáticas (i.e. variables escenopoéticas) (James *et al.* 1984, Austin 2002). Estas variables adquieren relevancia cuando se analiza la distribución geográfica de una especie con una baja resolución y un grano grueso (Peterson 2011). Mientras que el concepto de nicho realizado ( $N_R$ ) coincide con el concepto de nicho propuesto por Elton (1927), quien lo definió como un espacio multidimensional determinado por las variables bióticas y la dinámica de consumo de recursos (i.e. variables bionómicas).

Las técnicas de modelado de nicho ecológico de especies (ENM, del inglés *Environmental Niche Modelling*), tienen como objetivo predecir los sitios adecuados para la supervivencia de las poblaciones de una especie en base a sus requerimientos ambientales. Estas técnicas pueden estimar la distribución geográfica donde efectivamente se encuentra la especie, o bien las áreas potenciales de distribución (i.e. conjunto de hábitats favorables para la presencia de una especie), basándose en datos de presencias observadas y, eventualmente, de ausencias (Soberón & Nakamura 2009). De este modo, las ENM relacionan los nichos ecológicos con las áreas de distribución, a pesar de la dificultad para establecer un consenso de los principales conceptos involucrados (e.g. nicho, hábitat, áreas de distribución) (Soberón 2007).

Como ya se mencionó, los efectos de las variables ambientales, como la temperatura y la precipitación, sobre los procesos fisiológicos y comportamentales han

sido ampliamente demostrados para diferentes especies de triatomíneos. En particular, la temperatura ha sido relacionada con la preferencia térmica (Lazzari 1991, Schilman & Lazzari 2004) así como de búsqueda del hospedero, alimentación, rasgos de historia de vida (e.g. fecundidad, tasa de eclosión, tiempo de desarrollo pre-adulto) y numerosos procesos metabólicos (Lazzari & Núñez 1989, Ferreira *et al.* 2007, Fresquet & Lazzari 2011, Luz *et al.* 1999, Okasha 1968a, Okasha 1968b). Por lo tanto, el cambio climático podría tener efectos sobre los procesos vitales y, en consecuencia, sobre la distribución potencial de ambas especies, afectando de manera última las áreas de transmisión de *T. cruzi*.

Debido a la influencia de las variables climáticas sobre la distribución de los insectos vectores de enfermedades, recientemente ha crecido el interés por comprender la conexión entre el calentamiento global o cambio climático y las enfermedades transmitidas por vectores (Bernstein *et al.* 2007). El cambio climático afecta no solo las interacciones entre patógenos y humanos, sino entre patógenos y vectores u otros hospederos intermediarios (Gage *et al.* 2008, Mills *et al.* 2010). La magnitud y dirección de los cambios en las variables climáticas sobre las poblaciones del hospedero y el vector son localmente variables y dependen de las interacciones con el medio físico (e.g. temperatura, precipitaciones) y biológico (e.g. predadores, competidores) (Mills 2005).

En la última década, los ENM han sido ampliamente utilizados para comprender diferentes aspectos de la transmisión de la enfermedad de Chagas, incluyendo la caracterización de los nichos de las especies vectoras bajo condiciones climáticas actuales y futuras (Costa *et al.* 2014, Garza *et al.* 2014), y la relación entre la distribución del vector y los reservorios naturales del parásito (Gurgel- Gonçalves 2012, Peterson *et al.* 2002, Mendes Pereira *et al.* 2013).



Capítulo 2  
Hipótesis y objetivos



## 2 Hipótesis y objetivos

La relación entre los rasgos de historia de vida y las variables ambientales ha sido estudiada desde hace décadas para diferentes especies de triatomíneos (e.g. por Carcavallo & Martínez 1972, Luz *et al.* 1999, Guarneri *et al.* 2003). En general, se ha analizado el efecto de variables como la temperatura y la humedad relativa, en condiciones constantes y fluctuantes (García da Silva & García da Silva 1990, García da Silva & García da Silva 1989, García da Silva & García da Silva 1989, Martínez-Ibarra 2008, Luz *et al.* 1999).

Dentro de este marco, se considera que los rasgos de historias de vida de las especies responden de manera plástica (plasticidad fenotípica) a la estocasticidad ambiental y al cambio climático global, lo que permitiría que las especies mantengan (o incluso incrementen) su *fitness* demográfico, lo que a su vez modificaría las áreas potenciales de su distribución (Menu *et al.* 2010, Costa *et al.* 2014, Garza *et al.* 2014, Moran *et al.* 2016, Oney *et al.* 2013). No obstante, el grado de plasticidad de los rasgos de historias de vida en respuesta a las variables ambientales está limitado tanto por el *plan somático* (en el sentido de *bodyplan* o *Bauplan*) como por las relaciones de compromiso (*trade-offs*) entre los rasgos de las historias de vida.

La identificación de posibles *trade-off* entre rasgos de historia de vida podría proveer un marco para entender las bases biológicas de la respuesta adaptativa de los organismos a los cambios en las variables ambientales (Stillman 2003; Calosi *et al.* 2007). Dentro de este marco teórico, en esta tesis se plantea la siguiente hipótesis:

## 2.1 Hipótesis

- ✓ Las estrategias de historias de vida de las especies de triatomíneos responden a las variables ambientales, influyendo sobre la distribución geográfica de este grupo de insectos en América.

## 2.2 Objetivos

### 2.2.1 Objetivo general

- ✓ Analizar la diversidad de estrategias de vida de los triatomíneos, a nivel inter- e intra-específico, en respuesta a las variables ambientales dentro del marco conceptual de la teoría de historias de vida, *trade-offs* y nicho ecológico; con la finalidad de evaluar los cambios potenciales de la distribución geográfica frente al cambio climático.

### 2.2.2 Objetivos específicos

- ✓ Estimar los principales rasgos de historias de vida y parámetros demográficos de diferentes especies de triatomíneos (Fig. 2.2-1).
- ✓ Caracterizar las estrategias de vida e identificar posibles relaciones de *trade-offs* entre rasgos de historia de vida a nivel interespecífico (Fig. 2.2-1).
- ✓ Analizar la relación entre los rasgos de historia de vida y las principales variables macroambientales a nivel interespecífico (Fig. 2.2-1).



Fig. 2.2-1. Esquema de análisis de las estrategias de historias de vida a nivel interespecífico.

- ✓ Estimar y analizar la plasticidad de los rasgos de historia de vida en función de diferentes variables macroclimáticas y fuente de alimento, a nivel intraespecífico (Fig. 2.2-1).
- ✓ Evaluar los cambios potenciales de la distribución geográfica de las especies con mayor relevancia epidemiológica frente a escenarios de cambio climático global, en base a modelos de nicho ecológico (Fig. 2.2-2).

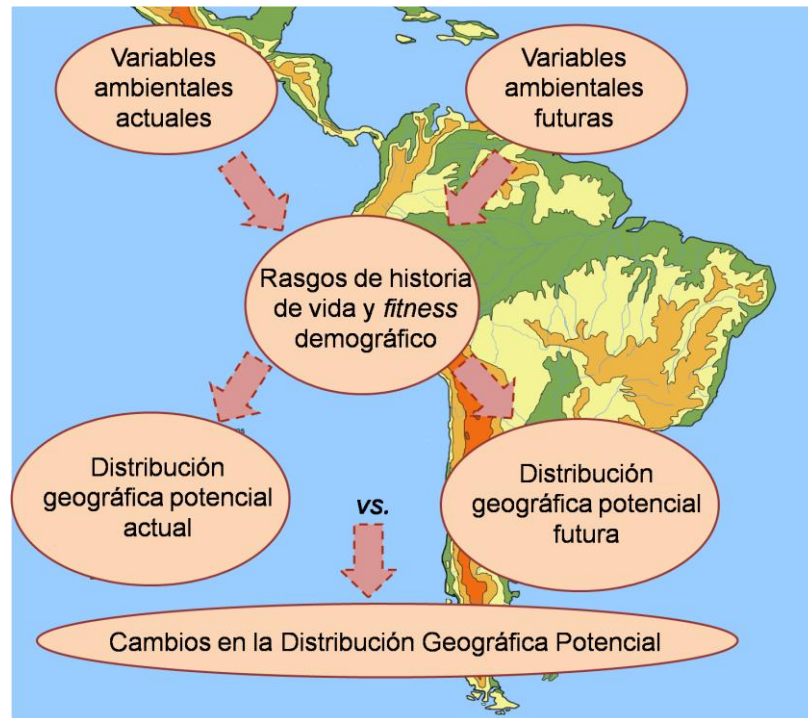


Fig. 2.2-2. Esquema del modelado de distribución geográfica para evaluar los cambios de la distribución geográfica potencial de las especies con mayor relevancia epidemiológica, frente a escenarios de cambio climático global.

### 2.3 Relevancia de la investigación

Los resultados de este trabajo de tesis se enmarcan dentro un proyecto de análisis evolutivo adaptativo de triatominos, que desde el año 2008 se viene realizando el laboratorio de triatominos del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE). Este proyecto marco tiene como objetivo integrar las diferentes escalas de análisis que van desde los rasgos de historias de vida, los aspectos fisiológicos hasta los patrones de distribución geográfica tanto a nivel de especie como de comunidad (i.e. riqueza y diversidad) de los triatominos.

Si bien en los últimos años diferentes países han certificado la interrupción de la transmisión vectorial mediante el control de las principales especies vectoras, varios autores han cuestionado la certificación de la interrupción vectorial, señalando que la situación actual podría verse modificada frente a diferentes escenarios climáticos (Abad-Franch *et al.* 2013). Los escenarios epidemiológicos podrían verse modificados,

entre otros factores, por la aparición de especies secundarias (Añez *et al.* 2004, Schofield *et al.* 2006) o bien, por cambios en las variables ambientales (Costa *et al.* 2014, Garza *et al.* 2014).

En este contexto, y sumado a que la transmisión vectorial de la enfermedad de Chagas sigue siendo uno de los principales problemas de salud pública en América Latina (World Health Organization 2013), analizar la diversidad de las estrategias de vida de los triatomíneos en relación a las variables ambientales, y evaluar los cambios potenciales de la distribución geográfica frente al cambio climático resultaría un aporte fundamental para entender las áreas de distribución de los triatomíneos, tanto en condiciones climáticas actuales como futuras. Los resultados desprendidos de este trabajo de tesis aportarían no solo a un mayor entendimiento de los cambios en la distribución geográfica potencial de los triatomíneos, sino también permitirían inferir cambios epidemiológicos frente a las condiciones climáticas futuras.



## Capítulo 3

Rasgos de historias de vida y  
parámetros demográficos de  
triatominos: análisis  
interespecíficos



### 3 Capítulo: Rasgos de historias de vida y parámetros demográficos de triatomíneos: análisis interespecíficos

#### 3.1 Introducción

Las estrategias de historias de vida de las diferentes especies pueden ser caracterizadas mediante los principales rasgos de historias de vida que se asocian directamente con la reproducción y la supervivencia (Stearns 1992). Los rasgos de historia de vida (e.g. edad a la madurez reproductiva, la cantidad de crías, la fecundidad y mortalidad específicas por edad) son moldeados por la selección natural a lo largo de la evolución en respuesta a las variables ambientales, tanto bióticas (fuente de alimento, temperatura, etc.) como abióticas (competencia, disponibilidad de recursos, etc.).

La variabilidad de los rasgos de historias de vida puede estar constreñida no solo por la constitución genética de los individuos que limita la variación del rasgo en sí mismo (e.g. genes relacionados con el *bauplan*), sino además por las relaciones de compromiso (*trade-offs*) establecidas entre rasgos (Stearns 2000). Los *trade-offs* pueden ocurrir entre rasgos fisiológicos expresados al mismo tiempo o en distintos momentos del ciclo de vida (Chippindale *et al.* 1996, Zera *et al.* 1998, Stevens *et al.* 1999), y pueden resultar de la variación en factores genéticos (e.g. pleiotropía), ambientales, o combinación de ambos tipos de factores. Si ambos rasgos están relacionados mediante un *trade-off*, entonces el cambio evolutivo a corto plazo de un rasgo constriñe el cambio del otro rasgo.

Los factores ecológicos como la predación (Reznick *et al.* 1990), o el comportamiento (Marler & Moore 1988, Marler *et al.* 1995) pueden ser las fuentes primarias de los *trade-offs* de historias de vida. Generalmente, los rasgos de historia de vida implicados en un *trade-off* están negativamente correlacionados unos con otros (Clutton-Brock *et al.* 1982, Reznick 1985, Stearns 1989, 1992, Roff 1992, Rose *et al.*

1996). Por lo tanto, a continuación se analizarán los principales rasgos de historias de vida y parámetros demográficos de las diferentes especies de triatomíneos, y se analizará la relación entre rasgos desde un marco conceptual de *trade-off*, lo cual permitiría establecer en términos generales, similitudes y diferencias entre especies, que aportarían un mayor conocimiento de la gran diversidad de estrategias de historias de vida de los triatomíneos.

### **3.2 Rasgos de historia de vida, parámetros demográficos y especies a analizar**

Se elaboró una base de datos a partir de la recopilación exhaustiva de las tablas de vida de triatomíneos disponible en la bibliografía junto con una compilación de datos de tablas de vida disponibles en el laboratorio de Parásitos y Patógenos de Triatomíneos del CEPAVE, aún no publicadas. La mayor parte de las tablas de vida- publicadas y no publicadas- consistían en cohortes seguidas grupalmente desde la emergencia de los huevos hasta la muerte del último individuo (ver detalles de procedencia en Anexo 1: Procedencia y datos de origen de las cohortes analizadas). Se realizó una preselección de aquellas tablas de vida que tuvieran información de la función de supervivencia por edad ( $l_x$ ) y de fecundidad por edad ( $m_x$ ), o bien que tuvieran información necesaria para construir ambas funciones (i.e. cantidad de individuos vivos y muertos en cada estadio, y los huevos puestos en cada edad), de modo que se pudieran estimar los principales rasgos de historias de vida y parámetros demográficos.

Posteriormente, se estableció un segundo criterio de selección de especies en base a la homogeneidad en las condiciones de cría ya que factores como la temperatura, la humedad relativa y la fuente y frecuencia de alimentación, suelen influir sobre el *fitness* por sus efectos en la fecundidad, el tiempo de desarrollo, la probabilidad de supervivencia, etc. Se seleccionaron aquellas especies con tablas de vida llevadas a cabo

a temperatura constante (entre 25°C y 28°C), frecuencia de alimentación semanal y que usaron como fuente de alimento ave (gallina, paloma).

La base de datos disponible incluía 534 casos de tablas de vida de triatominos, que representaban 71 especies criadas en diferentes condiciones de temperatura, humedad relativa, frecuencia y fuente de alimentación, entre otras. Se seleccionaron 27 especies que fueron criadas en condiciones controladas, dentro de un rango de temperatura entre 25°C y 28°C, con una frecuencia de alimentación semanal en ave (gallina o paloma). En la Tabla 3.2-1 se resumen las condiciones de cría de laboratorio (temperatura, humedad relativa, fuente de alimentación), junto con la procedencia geográfica y el número inicial de individuos de la cohorte de cada una de las 27 especies seleccionadas.

Las comparaciones estadísticas entre géneros se realizaron mediante la comparación de los principales rasgos de historia de vida y parámetros demográficos de los tres géneros que estuvieran representados por más de una especie: *Rhodnius* (N=5), *Pastrongylus* (N=3) y *Triatoma* (N=17).

Table 3.2-1. 27 especies de triatominos analizadas. Área de distribución potencial y ubicación modal (i.e. moda de la latitud y moda de la longitud) (Carcavallo *et al.* 1999). Temperatura y Precipitación promedio anual para toda el área de distribución potencial de la especie. H.R. (%): humedad relativa (%). \*: agrupamiento de varias cohortes. Fuentes publicadas: <sup>a</sup> Rabinovich & Nieves (2010), <sup>b</sup> Rabinovich (1972), <sup>c</sup> Feliciangeli & Rabinovich (1985). Datos originales, analizados y publicados parcialmente en colaboración en Medone *et al.* 2012: *T. patagonica* cedidos por Dra. Elena Visciarelli; los restantes por Delmi Canale. CeReVe: Centro de Referencia de Vectores (Argentina); IVIC: Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC); UNS: Laboratorio de Zoología de Invertebrados II, Universidad Nacional del Sur (Argentina).

| Especie                                | País de origen | Área de distribución potencial (km <sup>2</sup> ) | Ubicación modal (grados decimales) |          | Temperatura promedio (°C) | Precipitación promedio (mm/año) | Condiciones de cría |         | Fuente de alimento | Nº inicial de huevos | Lugar del desarrollo experimental |
|--|----------------|---|------------------------------------|----------|---------------------------|---------------------------------|---------------------|---------|--------------------|----------------------|-----------------------------------|
|  |                |   | Latitud                            | Longitud |                           |                                 | Temp.(°C)           | H.R.(%) |                    |                      |                                   |
| <i>Dipetalogaster maxima</i>           | México         | 36074   | 24.7                               | -111     | 22.2                      | 198.42                          | 28                  | 70      | paloma             | 35                   | CeReVe                            |
| <i>Eratyrus mucronatus</i>             | Venezuela      | 6257724   | 0.5                                | -69.9    | 25.69                     | 2340.64                         | 26                  | 60      | gallina            | 200*                 | IVIC                              |
| <i>Panstrongylus geniculatus</i>       | Venezuela      | 12040606  | -4.6                               | -66.9    | 24.45                     | 1843.01                         | 26                  | 60      | gallina            | 100                  | IVIC                              |
| <i>Panstrongylus herreri</i>           | Peru           | 354387  | -7.3                               | -76.8    | 21.46                     | 1764.42                         | 28                  | 70      | paloma             | 105                  | CeReVe                            |
| <i>Panstrongylus megistus</i>          | Brasil         | 3739358   | -14.4                              | -50.3    | 22.55                     | 1281.21                         | 28                  | 70      | paloma             | 96*                  | CeReVe                            |
| <i>Rhodnius nasutus</i>                | Brasil         | 403797  | -5.9                               | -40.6    | 25.49                     | 989.55                          | 26                  | 60      | gallina            | 96*                  | IVIC                              |
| <i>Rhodnius neglectus</i> <sup>a</sup> | Brasil         | 2381373   | -14.9                              | -47.4    | 23.3                      | 1318.39                         | 26                  | 60      | gallina            | 250*                 | IVIC                              |
| <i>Rhodnius neivai</i>                 | Venezuela      | 155568  | 9.9                                | -71.4    | 24.73                     | 1347.3                          | 26                  | 60      | gallina            | 100                  | CeReVe                            |
| <i>Rhodnius prolixus</i>               | Colombia       | 5281236   | -1.2                               | -73.8    | 25.46                     | 2286.3                          | 28                  | 70      | paloma             | 102                  | CeReVe                            |
| <i>Rhodnius robustus</i>               | Venezuela      | 3133393   | -3.8                               | -61.2    | 25.68                     | 2132.36                         | 26                  | 60      | gallina            | 250*                 | IVIC                              |
| <i>Triatoma delpontei</i>              | Argentina      | 705366  | -26.3                              | -62.2    | 20.58                     | 733.59                          | 28                  | 70      | paloma             | 108*                 | CeReVe                            |
| <i>Triatoma dimidiata</i>              | Ecuador        | 2176134   | 9.3                                | -79.6    | 24.26                     | 1807.86                         | 28                  | 70      | paloma             | 45                   | CeReVe                            |
| <i>Triatoma eratyrusiformis</i>        | Argentina      | 540,347   | -33.8                              | -66.4    | 16.72                     | 407.53                          | 28                  | 70      | paloma             | 112*                 | CeReVe                            |
| <i>Triatoma garciabesi</i>             | Argentina      | 930966  | -28.8                              | -63.8    | 19.11                     | 668.67                          | 28                  | 70      | paloma             | 132*                 | CeReVe                            |
| <i>Triatoma guasayana</i>              | Argentina      | 1412079   | -27.1                              | -62.8    | 19.38                     | 747.88                          | 28                  | 70      | paloma             | 108*                 | CeReVe                            |
| <i>Triatoma infestans</i> <sup>b</sup> | Chile          | 5198083   | -26.7                              | -55.7    | 19.26                     | 957.3                           | 26                  | 60      | gallina            | 250*                 | IVIC                              |
| <i>Triatoma maculata</i> <sup>c</sup>  | Venezuela      | 152506  | -18.5                              | -55.9    | 24.26                     | 1421.51                         | 26                  | 60      | gallina            | 50*                  | IVIC                              |
| <i>Triatoma matogrossensis</i>         | Argentina      | 205,258   | 21.3                               | -101.5   | 22.3                      | 815.29                          | 28                  | 70      | paloma             | 108*                 | CeReVe                            |
| <i>Triatoma mazzottii</i>              | México         | 267872  | 20.6                               | -101.5   | 20.82                     | 876.65                          | 28                  | 70      | paloma             | 56                   | CeReVe                            |
| <i>Triatoma pallidipennis</i>          | México         | 1631377   | -32.9                              | -64      | 16.29                     | 621.44                          | 28                  | 70      | paloma             | 138*                 | CeReVe                            |
| <i>Triatoma patagonica</i>             | Argentina      | 53047   | 17.2                               | -97      | 20.5                      | 915.06                          | 28                  | 65      | paloma             | 45                   | UNS                               |
| <i>Triatoma platensis</i>              | Argentina      | 1653623   | -30.7                              | -62.9    | 18.22                     | 734                             | 28                  | 70      | paloma             | 126*                 | CeReVe                            |
| <i>Triatoma protracta</i>              | EE.UU.         | 2082288   | 31.7                               | -110.3   | 16.27                     | 404.55                          | 28                  | 70      | paloma             | 68*                  | CeReVe                            |
| <i>Triatoma pseudomaculata</i>         | Brasil         | 2650721   | -13.2                              | -47.1    | 23.7                      | 1198.89                         | 28                  | 70      | paloma             | 225*                 | CeReVe                            |
| <i>Triatoma rubrovaria</i>             | Argentina      | 470659  | -29.1                              | -54.8    | 18.57                     | 1472.36                         | 28                  | 70      | paloma             | 201*                 | CeReVe                            |
| <i>Triatoma sordida</i>                | Brasil         | 4408479   | -21.1                              | -53.3    | 22.25                     | 1170.12                         | 28                  | 70      | paloma             | 120*                 | CeReVe                            |
| <i>Triatoma vitticeps</i>              | Brasil         | 524660  | -19.8                              | -44.3    | 21.06                     | 1352.76                         | 28                  | 70      | paloma             | 135*                 | CeReVe                            |

Para cada especie se estimaron los principales rasgos de historia de vida y parámetros demográficos, resumidos en las Tabla 3.2- 2 y Tabla 3.2-3, respectivamente.

La metodología se encuentra detallada en las secciones subsiguientes.

Tabla 3.2-2. Notación y descripción de los rasgos de historia de vida estimados a partir de las tablas de vida (ver metodología detallada en secciones subsiguientes)

| Rasgo de Historia de Vida (notación)         | Descripción y fórmula  |
|--|--|
| Tiempo de desarrollo pre-adulto              | Tiempo promedio transcurrido desde el inicio del estadio huevo hasta la finalización de ninfa 5  |
| Longevidad adulto                            | Tiempo promedio transcurrido desde el inicio del estadio adulto hasta la muerte  |
| <i>Lifespan</i> máximo ( $L$ )               | Edad a la que se registra la muerte del último individuo vivo  |
| Supervivencia ( $l_x$ )                      | $\frac{N_x}{N_0}$ <p>donde <math>N_x</math> es el número de individuos vivos a la edad <math>x</math>, <math>N_0</math> es el número de individuos iniciales</p>   |
| Supervivencia específica por edad ( $p_x$ )  | $\frac{l_{x+1}}{l_x}$  |
| Mortalidad instantánea por edad ( $\mu_x$ )  | $\mu_x = -\ln(p_x)$  |
| Fecundidad específica por edad ( $m_x$ )     | $\frac{0.5 h_x}{N_{\square}}$ <p>donde <math>h_x</math> son los huevos puestos a la edad <math>x</math>, y <math>N_{\square}</math> es el total de hembras de la cohorte</p>   |
| Edad adulta de reproducción promedio         | $\frac{\sum_0^L xh}{\sum_{x=0}^L h} - \text{Tiempo de desarrollo preadulto}$ <p>donde <math>h</math> son los huevos puestos desde la primera edad (<math>x = 0</math>) hasta la última edad de la cohorte (<math>x = L</math>)</p> |
| Edad de primera reproducción ( $\alpha'$ )   | Edad a la que se registra el primer evento de ovipostura   |
| Edad de última reproducción ( $\omega'$ )    | Edad a la que se registra el último evento de ovipostura   |
| Rango de semanas reproductivas de la cohorte | Total de semanas desde el primer evento de oviposturas hasta el último ( $\omega' - \alpha'$ )   |
| Fecundidad total                             | $\frac{\text{Total de huevos puestos por una cohorte}}{\text{Total de hembras adultas de dicha cohorte}}$  |

Tabla 3.2-3. Notación y descripción de los parámetros demográficos estimados a partir de las tablas de vida (ver metodología detallada en secciones subsiguientes)

| Parámetro demográfico (notación)            | Descripción y fórmula   |
|---|---|
| Mortalidad promedio                         | $1/e_0$<br>donde $e_0$ es la expectativa de vida al nacimiento  |
| Expectativa de vida al nacimiento ( $e_0$ ) | $\frac{1}{2} + \frac{\sum_0^L l_{x+1}}{l_x}$  |
| Tasa de crecimiento natural ( $r$ )         | $1 = \frac{\sum l_x m_x e^{-rx}}{\sum l_x m_x}$   |
| Tiempo generacional ( $T_g$ )               | $\frac{\ln(R_o)}{r}$  |
| Tasa neta de reemplazo ( $R_o$ )            | $R_o = F * N = f_1 t_1 + \dots + f_6 t_6$<br>donde $f_i$ es la fecundidad promedio del estadio $i$ , y $t_i$ es el tiempo promedio de residencia de un individuo en dicho estadio |

Para cada rasgo de historia de vida y parámetro demográfico, se estimó el promedio entre especies, los valores mínimos y máximos, el coeficiente de variación porcentual (CV%) y la distribución de frecuencias (Statpoint Technologies Inc.). Asimismo, se puso a prueba el ajuste de cada variable a una distribución normal mediante la prueba de Shapiro-Wilk (la hipótesis nula asume la normalidad de la variable) usando la función *shapiro.test()* del lenguaje R (R Core Team. 2012). Por otro lado, se realizó un análisis a nivel de género, para lo cual se estimaron las mismas estadísticas básicas recién mencionadas para cada uno de los tres géneros que estuvieran representados por más de una especie.

### 3.3 Tiempos de desarrollo y parámetros demográficos

#### 3.3.1 Materiales y métodos

La estimación del tiempo de desarrollo pre-adulto y la duración de la longevidad del estadio adulto, junto con los principales parámetros demográficos se realizó mediante un Modelo de Matrices Poblacionales (MPM), que permite realizar estas

estimaciones en poblaciones estructuradas por estadios con seguimiento grupal, en las que no es posible identificar a los individuos.

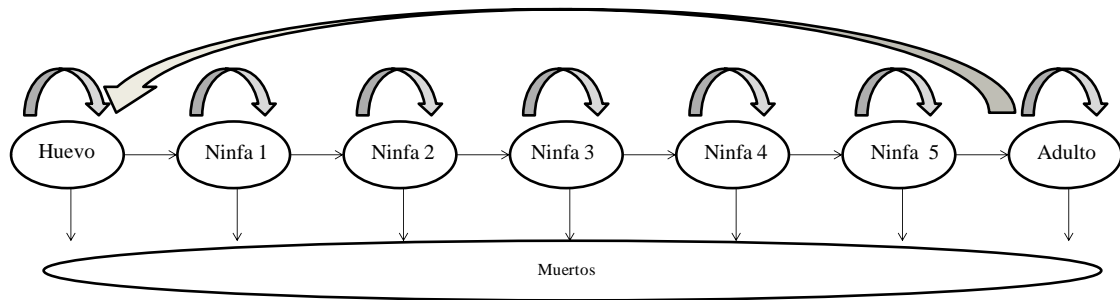


Fig. 3.3-1. Ciclo de vida de triatominos, las flechas indican las transiciones posibles de un individuo en un estadio  $i$ .

Los MPM han sido clásicamente usados para proyectar el tamaño y la estructura de una población al tiempo  $t$ , en base al modelo:

$$x(t + 1) = \mathbf{A} x(t) \quad (2)$$

donde  $x(t)$  es el vector de abundancia poblacional de cada estado  $i$ , y  $\mathbf{A} = \mathbf{U} + \mathbf{F}$  es una matriz de transición entre estados  $i$ , donde  $\mathbf{U}$  es una matriz de transición con  $p_i$  como la probabilidad de transición entre los estadios no absorbentes (i.e. se excluyen los estados *muertos*):

$$\mathbf{U} = \begin{bmatrix} p_{11} & \cdots & p_{17} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{71} & \cdots & p_{77} \end{bmatrix} \quad (\text{Matriz 1})$$

y  $\mathbf{F}$  es la matriz de fecundidad, donde  $f_i$  es la cantidad de crías promedio que produce un individuo en el estadio  $i$ :

$$\mathbf{F} = \begin{bmatrix} f_1 & \cdots & f_7 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 \end{bmatrix} \quad (\text{Matriz 2})$$

Para la estimación de tiempo de desarrollo por estadio y longevidad de adultos, la matriz  $\mathbf{U}$  debe ser interpretada como una matriz de Markov, donde los elementos que la

conforman indican la probabilidad de que un individuo que se encuentra en el estado  $i$  complete una transición hasta  $i + 1$  en la siguiente unidad de tiempo  $t$ . Por lo tanto, de la *matriz fundamental*  $\mathbf{N} = (\mathbf{I} - \mathbf{U})^{-1}$  (Iosifescu 1980, Caswell 2001):

$$\mathbf{N} = \begin{bmatrix} t_{11} & \cdots & t_{17} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ t_{71} & \cdots & t_{77} \end{bmatrix} \quad (\text{Matriz 3})$$

se obtiene  $t_{ij}$  que corresponde con el tiempo promedio que un individuo permanecerá en el estado  $i$  antes de morir, dado que ha comenzado en el estado  $j$ . Los elementos de la diagonal de  $\mathbf{N}$  representan el tiempo promedio de residencia de un individuo en un estadio  $i$  dado que ha sobrevivido al estadio anterior.

La duración del tiempo de desarrollo pre-adulto se estimó como la suma de los elementos de la diagonal de la matriz  $\mathbf{N}$  menos el último elemento, que corresponden con los tiempos de permanencia en cada estadio desde huevo hasta ninfa 5 inclusive (Matriz 4).

La duración de la longevidad de adulto se estimó como el tiempo transcurrido desde el inicio del estadio adulto hasta la muerte (i.e. corresponde con el último elemento de la diagonal de la matriz  $\mathbf{N}$ ). Mientras que la duración del *lifespan* total se estimó como la suma del tiempo de desarrollo pre-adulto y la longevidad de adulto. El *lifespan* máximo de la cohorte se estimó como la edad de muerte del último individuo vivo de cada cohorte, contabilizando desde el estadio huevo.

Se estimaron los siguientes parámetros demográficos: expectativa de vida al nacimiento ( $e_0$ ), mortalidad promedio ( $1/e_0$ ), tasa intrínseca de crecimiento natural ( $r$ ), tiempo generacional ( $T_g$ ) y tasa neta de reemplazo ( $R_0$ ), cuya fórmula y descripción se encuentra en la Tabla 3.2-3. La tasa neta de reemplazo ( $R_0$ ) se estimó como el total de huevos puestos por una cohorte respecto del total de huevos que iniciaron dicha cohorte,

siguiendo la metodología desarrollada en un trabajo en colaboración Hernández- Suárez *et al.* (2015).

Para aquellas especies de las que solo se disponía la función de supervivencia por edad ( $l_x$ ) y la fecundidad por edad ( $m_x$ ), la estimación de la tasa neta de reemplazo ( $R_o$ ) se estimó como:

$$R_o = \sum_{x=\alpha}^L l_x m_x \quad (3)$$

donde  $x$  es la edad de cohorte,  $\alpha$  es la edad de primera reproducción,  $L$  es el máximo *lifespan* de la cohorte,  $l_x$  es la probabilidad de supervivencia a la edad  $x$ , y  $m_x$  es la fecundidad específica por edad.

### 3.3.2 Resultados

El análisis entre las 27 especies muestra que el tiempo de desarrollo desde huevo hasta el fin del estadio ninfa 5 (i.e. tiempo de desarrollo pre-adulto) presenta un valor promedio de 35.28 semanas (Tabla 3.3-1), con una distribución normal (*test* Shapiro-Wilk,  $W= 0.9343$ ,  $p= 0.0972$ ) (Fig. 3.3-2).

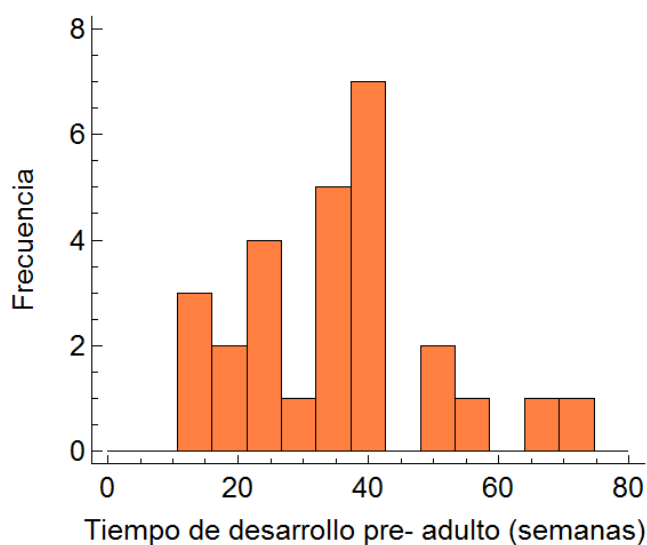


Fig. 3.3-2. Distribución de frecuencias del tiempo de desarrollo pre-adulto (semanas) de las 27 especies de triatomines analizadas

Tabla 3.3-1. Rasgos de historia de vida asociados con el tiempo de desarrollo. Prom.: indica el promedio. CV (%): coeficiente de variación (%). Mín- Máx: indican los valores mínimos y máximos, para las 27 especies y los tres géneros de triatomos analizados (ver detalles en Anexo 1: Procedencia y datos de origen de las cohortes analizadas).

| Rasgo                           | 27 especies<br>Prom.<br>(CV%) | <i>Pastrongylus</i> |                 | <i>Rhodnius</i> |                 | <i>Triatoma</i> |                  |
|---------------------------------|-------------------------------|---------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|
|                                 |                               | Prom.<br>(CV%)      | Mín.-<br>Máx.   | Prom.<br>(CV%)  | Mín.-<br>Máx.   | Prom.<br>(CV%)  | Mín.-<br>Máx.    |
| Tiempo de desarrollo pre-adulto | 35.28<br>(42.96)              | 28.75 (28.76)       | 21.90-<br>38.05 | 15.97 (16.56)   | 13.58-<br>20.36 | 41.8 (33.04)    | 22.96-<br>71.52  |
| Longevidad de adulto            | 35.80<br>(45.99)              | 38.28 (58.63)       | 21.09-<br>58.63 | 31.84 (34.44)   | 21.78-<br>45.16 | 34.3 (49.34)    | 8.63-<br>63.98   |
| <i>Lifespan</i> total           | 71.09<br>(29.12)              | 67.15<br>(23.85)    | 56.71-<br>85.58 | 47.82 (26.07)   | 37.07-<br>62.50 | 76.11 (26.09)   | 31.59-<br>113.06 |

El menor tiempo de desarrollo pre-adulto se observa en *Rhodnius*, con un mínimo de 13.58 semanas en *R. robustus* y un máximo de 20.36 semanas en *R. prolixus*. Luego, *Pastrongylus* presenta un valor promedio intermedio de 28.75 semanas, con un mínimo de 21.90 semanas en *P. herreri* y un máximo de 38.05 semanas en *P. geniculatus*. Mientras que el mayor tiempo de desarrollo pre-adulto promedio se observa en *Triatoma*, con un mínimo de 22.96 semanas en *T. infestans* y un máximo de 71.52 semanas en *T. eratyrisiformis*.

La duración promedio de la longevidad de adulto (i.e. tiempo promedio de permanencia de un individuo en el estadio adulto) es de 35.80 semanas para todas las especies (Fig. 3.3-3) y se rechaza la hipótesis de normalidad de esta variable (*test* Shapiro-Wilk,  $W= 0.9012$ ,  $p= 0.0144$ ). La especie que presentó la menor longevidad de adulto fue *T. infestans* (8.63 semanas) y la que presentó mayor duración fue *T. vitticeps* (63.98 semanas).

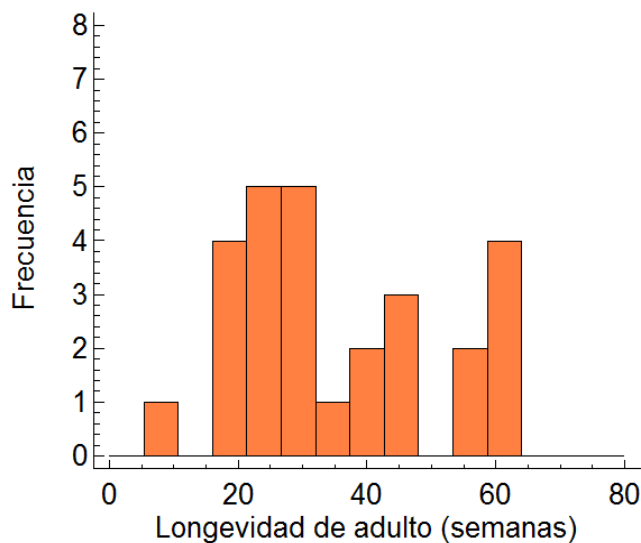


Fig. 3.3-3. Distribución de frecuencias de la longevidad de adulto de las 27 especies de triatomíneos analizadas

El análisis por género muestra en promedio la menor longevidad de adulto en *Rhodnius*, con un mínimo de 21.78 semanas en *R. neivai* y un máximo de 45.16 semanas en *R. neglectus* (Tabla 3.3-1). En tanto, el género *Triatoma* muestra una longevidad de adulto promedio intermedia respecto de *Rhodnius* y *Pastrongylus*, con un mínimo de 8.63 semanas en *T. infestans* y un máximo de 63.98 semanas en *T. vitticeps*. Finalmente, la mayor duración de la longevidad de adulto promedio se observó en *Pastrongylus*, con un mínimo de 21.09 semanas en *P. geniculatus* y un máximo de 58.63 semanas en *P. herreri*.

En la Tabla 3.3-2 se resumen los valores de mortalidad promedio y la tasa intrínseca de crecimiento natural para las 27 especies, y sus valores por género. La mortalidad promedio de los tres géneros muestra valores muy similares. No obstante, la tasa de crecimiento natural promedio de *Triatoma* fue la más baja en comparación con los géneros *Rhodnius* y *Pastrongylus*, que presentaron valores hasta un 75% superiores.

Tabla 3.3-2. Parámetros demográficos promedio entre 27 especies de triatominos y por género. Prom.: indica el promedio. CV (%): coeficiente de variación (%). Mín- Máx: indican los valores mínimos y máximos observados (ver detalles en Anexo 1: Procedencia y datos de origen de las cohortes analizadas).

| Parámetros demográficos                | 27 especies       | <i>Pastrongylus</i> |                     | <i>Rhodnius</i>   |                   | <i>Triatoma</i>   |                   |
|--|-------------------|---------------------|---------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
|  | Prom.<br>(CV%)    | Prom.<br>(CV%)      | Mín.-<br>Máx.       | Prom.<br>(CV%)    | Mín.-<br>Máx.     | Prom.<br>(CV%)    | Mín.-<br>Máx.     |
| Mortalidad promedio<br>( $1/e_0$ )     | 0.0269<br>(40.72) | 0.0210<br>(31.36)   | 0.0165-<br>0.0286   | 0.0298<br>(35.85) | 0.0178-<br>0.0462 | 0.0272<br>(43.87) | 0.013-<br>0.0524  |
| Tasa de crecimiento<br>natural ( $r$ ) | 0.0966<br>(44.62) | 0.1335<br>(33.69)   | 0.0816-<br>0.160342 | 0.1445<br>(27.77) | 0.0997-<br>0.1941 | 0.0807<br>(37.41) | 0.0328-<br>0.1452 |
| Tiempo generacional<br>( $T_g$ )       | 44.39<br>(27.35)  | 35.17<br>(17.27)    | 30.88-<br>42.12     | 29.26<br>(12.71)  | 26.75-<br>35.52   | 48.79<br>(20.27)  | 29.87-<br>64.21   |
| Tasa neta de reemplazo<br>( $R_0$ )    | 90.72<br>(117.10) | 212.14<br>(61.14)   | 62.57-<br>289.94    | 152.25<br>(124.6) | 14.87-<br>478.39  | 59.23<br>(67.74)  | 3.57-<br>138.86   |

La tasa neta de reemplazo ( $R_0$ ) presenta un valor promedio de 90.71 (CV 117.15%) (Fig. 3.3-4), con un valor mínimo de 3.57 en *T. mazzottii* y un máximo de 478.39 en *R. prolixus*. A nivel de género, *Pastrongylus* presentó el mayor valor de  $R_0$ , seguido por *Rhodnius* y *Triatoma* (Tabla 3.3-2).

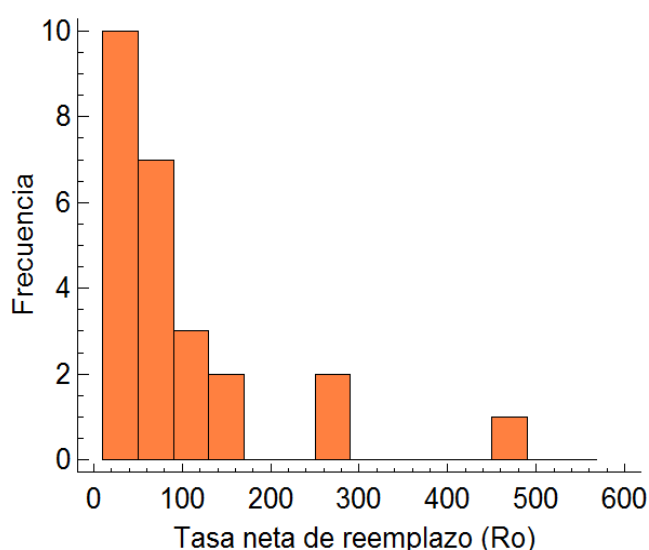


Fig. 3.3-4. Distribución de frecuencias de la tasa neta de reemplazo de las 27 especies de triatominos. El máximo valor de  $R_0$  corresponde con *R. prolixus* (478).

### 3.4 Características reproductivas

#### 3.4.1 Materiales y métodos

La *edad adulta de reproducción promedio* se estimó como el promedio de edades reproductivas, ponderado por la proporción de huevos puestos a cada edad, a la cual se le descontó el tiempo de desarrollo pre- adulto (ver descripción y fórmula en Tabla 3.2-). Esta variable refleja la edad adulta en la que se concentran la mayor proporción de oviposturas de una cohorte, y es por eso que se la denomina *edad adulta de reproducción*.

La *edad de primera reproducción* ( $\alpha'$ ), en cambio, se registró como la edad en la que ocurrió el primer evento de oviposturas de la cohorte (Tabla 3.2-), mientras que la *edad de última reproducción* ( $\omega'$ ) se estimó como la edad en la que ocurrió el último evento de oviposturas de la cohorte. El total de semanas reproductivas (i.e. rango de semanas reproductivas) de una cohorte fue estimado como la diferencia entre el primer evento de ovipostura de la cohorte y el último evento de ovipostura de la cohorte ( $\omega' - \alpha'$ ).

La *fecundidad total* de las hembras se estimó como el total de huevos puestos por la cohorte divididos a lo largo de la vida, dividido por el total de hembras de la cohorte, lo cual expresa el promedio de huevos puestos por hembra por vida (Tabla 3.2-2).

##### 3.4.1.1 Esfuerzo reproductivo

El esfuerzo reproductivo se estimó como la *proporción de oviposturas acumuladas* en función de la edad reproductiva escalada. Para ello se procedió a sumar los huevos puestos en las sucesivas edades ( $Ov_x$ ), desde el inicio de la cohorte hasta la muerte de la última hembra viva ( $OvAc_L = \sum_{x=0}^L Ov_x$ , donde  $L$  es el máximo *lifespan* de la hembra más longeva de la cohorte). Luego, cada valor de oviposturas acumuladas

$OvAc_x$  fue dividido por el total de huevos puestos por la cohorte al finalizar el período reproductivo. Por su parte, las edades reproductivas de la cohorte fueron escaladas respecto de la longevidad de la hembra más longeva, de modo que tanto la edad reproductiva como la proporción de oviposiciones acumuladas quedaron expresadas entre 0 y 1.

Los valores de  $OvAc_x$  observados, fueron ajustados al modelo logístico descrito por la siguiente ecuación:

$$OvAc_x = \frac{1}{1 + e^{b_0 + b_1 * x}} \quad (4)$$

donde  $b_0$  y  $b_1$  son coeficientes de la regresión, y  $x$  indica la edad reproductiva escalada respecto del máximo *lifespan* de hembra de la cohorte, y oscila entre 0 y 1. Luego, el *esfuerzo reproductivo* se estimó como el *área bajo la curva de la función logística*, descrita por la siguiente ecuación:

$$E_{rep} = \frac{b_1 + \ln(1 + e^{b_0}) - \ln(1 + e^{(b_0 + b_1)})}{b_1} \quad (5)$$

donde  $b_0$  y  $b_1$  son los coeficientes del modelo logístico, y  $\ln$  indica el logaritmo natural. El modelo logístico de proporción de oviposiciones acumuladas permite obtener un estimador del esfuerzo reproductivo ya que cuanto mayor sea la tasa de acumulación de las oviposiciones en función de la edad de la cohorte, mayor será el área bajo la curva y, por lo tanto, mayor será el gasto energético. Para la descripción detallada del modelo energético ver Anexo 2: Modelo energético.

### 3.4.1.2 Sesgo de las edades reproductivas

Se estimó el sesgo de las edades reproductivas en base a la estimación de la asimetría (sesgo, o *skewness* en inglés) de la distribución de las edades reproductivas ponderadas por la proporción de huevos puestos. Para ello se generó una base de datos con las edades reproductivas de cada especie, y cada edad reproductiva fue multiplicada por la cantidad de eventos reproductivos registrados en dicha edad. Finalmente para cada especie, se estimó el coeficiente de asimetría (i.e. sesgo) ( $s$ ) de la distribución de esta variable mediante el comando *skewness* del *software* Matlab (The MathWorks, 2012):

$$s = \frac{E(x - \mu)^3}{\sigma^3} \quad (6)$$

donde  $\mu$  es la media de la variable  $x$ ,  $\sigma$  es el desvío estándar de  $x$ , y  $E(t)$  representa el valor esperado de la cantidad  $t$ .

### 3.4.2 Resultados

La Tabla 3.4-1 resume los valores promedio, mínimo y máximo de los principales rasgos de historias de vida asociados con aspectos reproductivos de las 27 especies de triatomíneos analizadas.

Tabla 3.4-1. Rasgos de historia de vida asociados con aspectos reproductivos. Prom.: valor promedio del rasgo entre 27 especies (ver Tabla 3.2-1 y Anexo 1 Procedencia y datos de origen de cohortes analizadas). CV (%): coeficiente de variación (%). Mín. y Máx: indican los valores mínimos y máximos observados.

| Rasgo                                      | Prom.<br>(CV%)   | Especie (Mín.)   | Especie (Máx.)            |
|--|------------------|--|---------------------------|
| Edad adulta de reproducción promedio       | 16.29<br>(61.03) | <i>T. guasayana</i> 0.45   | <i>T. platensis</i> 39.56 |
| Edad de primera reproducción ( $\alpha'$ ) | 27.70<br>(38.90) | <i>R. nasutus</i> , <i>R. neglectus</i> ,<br><i>R. robustus</i> 15 | <i>T. patagonica</i> 53   |
| Rango de semanas reproductivas             | 68.00<br>(47.04) | <i>T. infestans</i> 14   | <i>T. delpontei</i> 167   |

La edad adulta de reproducción promedio se ajusta a una distribución normal (prueba Shapiro-Wilk,  $W= 0.9537$ ,  $p= 0.2858$ ) (Fig. 3.4-1).

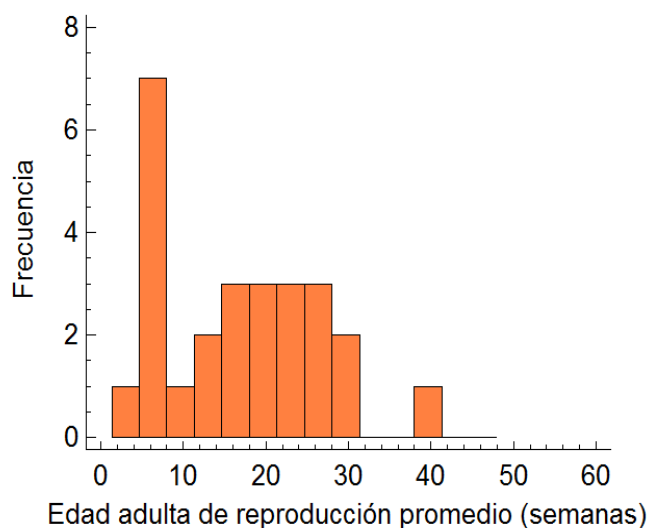


Fig. 3.4-1. Distribución de frecuencias de la edad adulta de reproducción promedio (semanas) de las 27 especies de triatominos

Por su parte, la edad de primera reproducción de la cohorte ( $\alpha'$ ), no se ajusta a una distribución normal (*test* Shapiro-Wilk,  $W= 0.8698$ ,  $p= 0.0025$ ) (Fig. 3.4-2). Las especies que inician la reproducción más tempranamente son *R. nasutus*, *R. neglectus* y *R. robustus*, mientras que la especie que lo hace más tardíamente es *T. patagonica*.

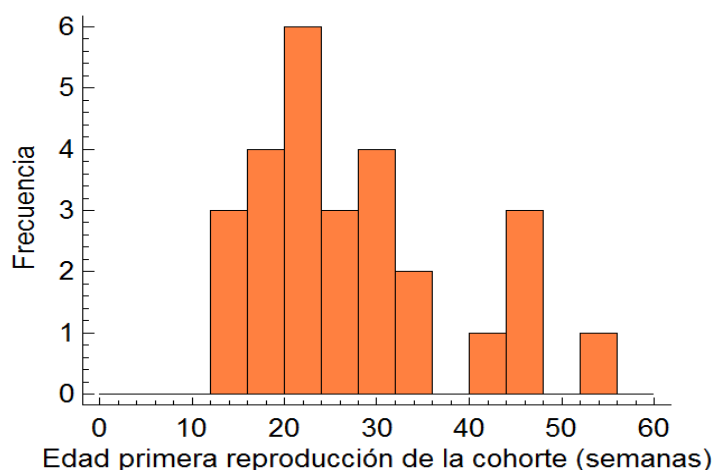


Fig. 3.4-2. Distribución de frecuencias de la edad de primera reproducción (semanas) de las 27 especies de triatominos

Asimismo, se analizó la relación entre la edad adulta de reproducción promedio y la edad de primera reproducción de la cohorte ( $\alpha'$ ). Se observa una regresión significativa con una pendiente positiva de 0.514 (ANOVA,  $F= 28.48$ ,  $p < 0.05$ ).

El rango de semanas reproductivas se ajusta a una distribución normal (*test* Shapiro-Wilk,  $W= 0.9496$ ,  $p= 0.2229$ ) (Fig. 3.4-3). El rango de semanas reproductivas más breve se observa en *T. infestans* y el más prolongado en *T. delpontei*. Se identificaron dos valores atípicos hacia la derecha (Prueba de Dixon, Estadístico= 0.4027,  $p < 0.05$ ) de 132 y 167 semanas en *T. vitticeps* y *T. delpontei*, respectivamente.

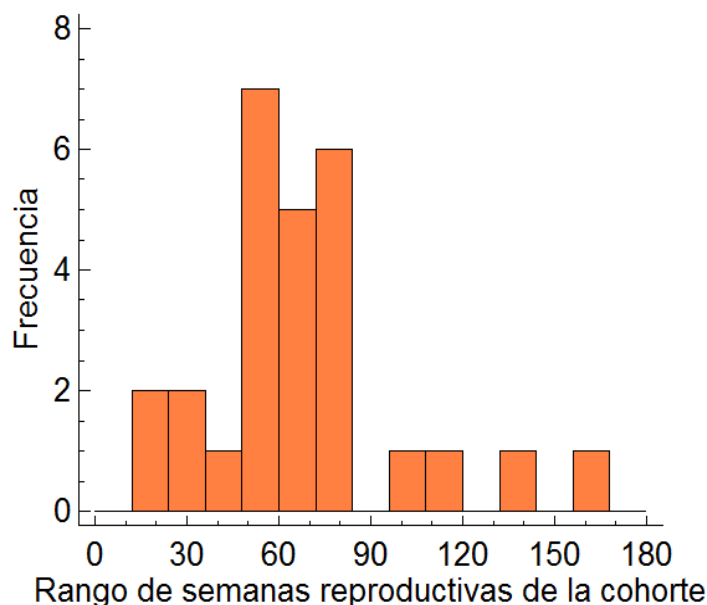


Fig. 3.4-3. Distribución de frecuencias del rango de edades reproductivas de las 27 especies de triatominos

La fecundidad total presenta un valor promedio de 308.38 huevos puestos por hembra por vida entre las 27 especies, con un coeficiente de variación del 80% (Tabla 3.4-2). El valor mínimo se observa en *T. mazzottii* (40 huevos/♀/vida) y el máximo en *R. prolixus* (1060.78 huevos/♀/vida). El género con menor fecundidad total en promedio es *Triatoma*, seguido por *Rhodnius*, y luego *Pastronylus* con la mayor fecundidad promedio.

Tabla 3.4-2. Fecundidad promedio (Prom.) por hembra por vida. CV (%): coeficiente de variación (%).  
Mín.- Máx.: indican los valores mínimos y máximos observados; entre las 27 especies y por género.

| Fecundidad Total                  | 27 especies       | <i>Pastrongylus</i> |                  | <i>Rhodnius</i>    |                    | <i>Triatoma</i>   |                  |
|-----------------------------------|-------------------|---------------------|------------------|--------------------|--------------------|-------------------|------------------|
|                                   | Prom. (CV%)       | Prom.               | Mín.-Máx.        | Prom.              | Mín.-Máx.          | Prom.             | Mín.-Máx.        |
| Promedio de huevos por ♀ por vida | 308.38<br>(80.00) | 559.27<br>(43.00)   | 305.4-<br>783.74 | 381.16<br>(105.43) | 101.62-<br>1060.78 | 263.70<br>(66.52) | 40.00-<br>653.00 |

La fecundidad total no se ajusta a una distribución normal entre las 27 especies de triatomíneos analizadas (*test* Shapiro-Wilk,  $W = 0.8607$ ,  $p = 0.0019$ ) (Fig. 3.4-4).

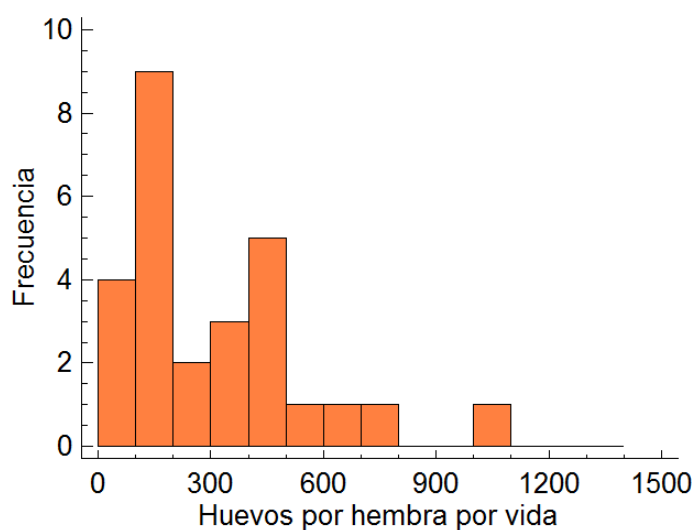


Fig. 3.4-4. Distribución de frecuencias de la fecundidad total (i.e. huevos puestos por hembra por vida) de las 27 especies de triatomíneos.

### 3.4.2.1 Esfuerzo reproductivo

El esfuerzo reproductivo ( $E_{Rep}$ ), medido como el área bajo la curva de *proporción de oviposturas acumuladas*, se ajusta a una distribución normal (*test* Shapiro Wilk,  $W = 0.9569$ ,  $p = 0.3142$ ), con media 0.629 y desvío estándar 0.075 (Fig. 3.4-5).

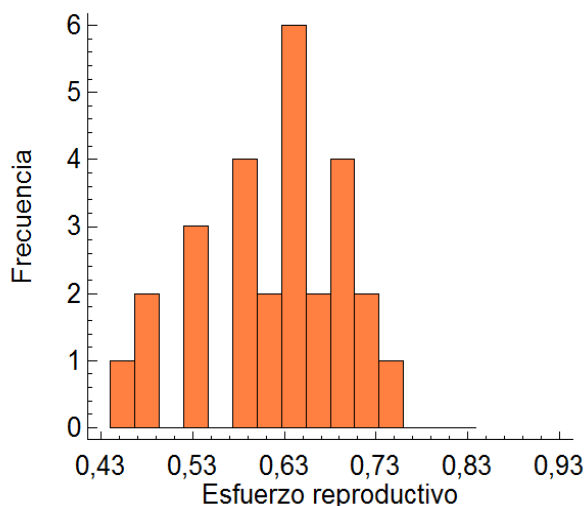


Fig. 3.4-5. Distribución de frecuencias del esfuerzo reproductivo de las 27 especies de triatominos

La especie que presentó el mayor esfuerzo reproductivo fue *T. vitticeps* (0.734) y el menor fue *T. protracta* (0.457), en la Fig. 3.4-6 se presenta la *proporción de oviposturas acumulada* observada y predicha para ambas especies. Se puede observar que *T. vitticeps* presenta una mayor velocidad de acumulación de oviposturas (i.e. mayor área bajo la curva), y por lo tanto, un mayor esfuerzo reproductivo respecto de *T. protracta*, la cual presenta una proporción acumulada de oviposturas que se mantiene por debajo de recta identidad hasta recién alcanzado el 60% de las edades reproductivas escaladas.

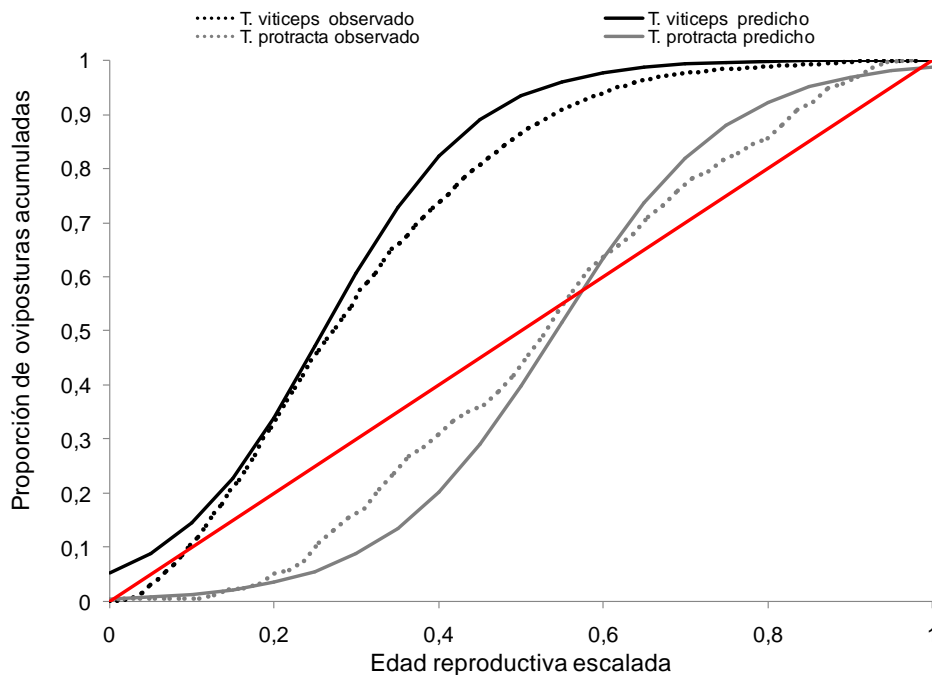


Fig. 3.4-6. Proporción de oviposaduras acumuladas observada (líneas punteadas) y predicha por el modelo logístico (líneas completas), para las especies con mayor esfuerzo reproductivo *T. vitticeps* (en negro) y con menor esfuerzo reproductivo *T. protracta* (en gris). La recta identidad (en rojo) representa una tasa de acumulación de oviposaduras constante, y por lo tanto, equivale a un esfuerzo reproductivo de 0.5.

La proporción de oviposaduras acumuladas descrita por la recta identidad representaría una tasa de acumulación de oviposaduras constante (i.e. estrategia de oviposaduras constante a lo largo de la edad).

### 3.4.2.2 Sesgo de las edades reproductivas

La mayoría de las especies presenta un sesgo positivo de la distribución de las edades reproductivas (i.e. asimetría hacia la derecha), lo cual indica una mayor concentración de la reproducción a la izquierda de la edad adulta de reproducción promedio. El sesgo máximo se observa en *T. rubrovaria* (1.20), y no presentan sesgo *T. infestans* (-0.01) y *T. protracta* (0.03). Solo tres especies presentan un sesgo negativo, indicando una mayor concentración de la reproducción a la derecha de la edad adulta de reproducción promedio: *D. maxima*, *E. mucronatus* y *T. dimidiata*.

### 3.5 Relaciones entre rasgos de historias de vida

#### 3.5.1 Materiales y métodos

Se realizó un análisis exploratorio de las regresiones entre los principales rasgos de historia de vida (RHV). Para ello se establecieron regresiones lineales entre los RHV *asociados con el tiempo de desarrollo* (tiempo de desarrollo pre-adulto, longevidad de adulto y *lifespan* total) y los RHV *asociados con los aspectos reproductivos* (edad promedio de reproducción, rango de semanas reproductivas, esfuerzo reproductivo, sesgo de la distribución de edades reproductivas). Las variables continuas fueron transformadas mediante el logaritmo decimal. En todos los casos los análisis se realizaron mediante el *software* Statgraphics (Statpoint Technologies Inc. 2010).

#### 3.5.2 Resultados

No se observa una relación significativa entre la longevidad de adulto respecto y el tiempo de desarrollo pre-adulto, transformados logarítmicamente (Tabla 3.5-1) (Fig. 3.5-1).

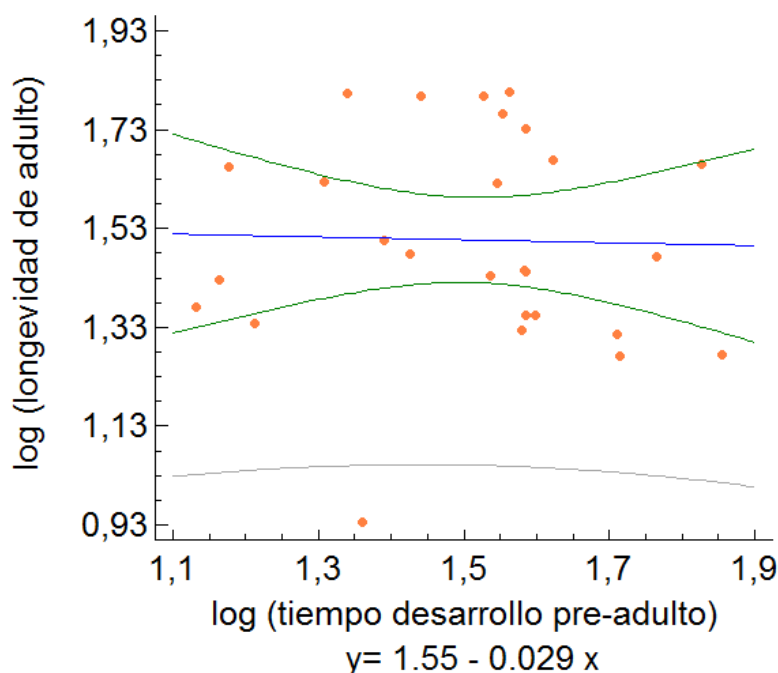


Fig. 3.5-1. Regresión lineal entre el tiempo de desarrollo pre-adulto y la longevidad de adulto, en escala logarítmica, donde cada punto corresponde con una de las 27 especies de triatomos analizadas.

Tabla 3.5-1. Relaciones lineales analizadas entre rasgos de historia de vida y características reproductivas. F: F- ratio de la regresión,  $p$ : valor de la prueba estadística. Sig.:  $p < 0.05$ : \*\*\*,  $p < 0.05$ : \*\*,  $p = 0.05$ : \*,  $p > 0.05$ : -)

| Rasgo independiente                              | Rasgo dependiente                          | F     | p      | Sig. |
|--|--|-------|--------|------|
| log (tiempo desarrollo pre-adulto)               | log (edad adulta promedio de reproducción) | 8.10  | 0.0087 | ***  |
|  | log (longevidad adulto)                    | 0.02  | 0.8939 | -    |
|  | sesgo distribución de edades reproductivas | 0.04  | 0.8420 | -    |
|  | total huevos/♀ vida                        | 0.66  | 0.4234 | -    |
| log (edad adulta de reproducción promedio)       | log (longevidad adulto)                    | 19.13 | 0.0002 | ***  |
|  | log (rango de semanas reproductivas)       | 7.85  | 0.0097 | ***  |
|  | log (edad primera reproducción)            | 1.84  | 0.1865 | -    |
| sesgo de la distribución de edades reproductivas | log (rango de semanas reproductivas)       | 4.16  | 0.0522 | .    |
|  | total huevos/♀ vida                        | 2.29  | 0.1429 | -    |
|  | esfuerzo reproductivo                      | 24.47 | 0.0000 | ***  |
|  | log (longevidad adulto)                    | 3.57  | 0.0705 | .    |
|  | log ( <i>lifespan</i> total)               | 1.84  | 0.1868 | -    |
|  | log ( <i>lifespan</i> máximo)              | 0.26  | 0.1457 | -    |
|  | log (edad promedio de reproducción)        | 0.12  | 0.7357 | -    |
| esfuerzo reproductivo                            | log (edad promedio de reproducción)        | 0.12  | 0.7299 | -    |
|  | log (tiempo desarrollo pre-adulto)         | 0.04  | 0.8381 | -    |
|  | log ( <i>lifespan</i> total)               | 0.34  | 0.5679 | -    |
|  | log (longevidad adulto)                    | 1.11  | 0.3023 | -    |
| total huevos/♀ vida                              | log (longevidad adulto)                    | 7.77  | 0.0100 | **   |

La longevidad de adulto muestra una relación significativa con la edad adulta de reproducción promedio, y con el rango de semanas reproductivas (Tabla 3.5-1).

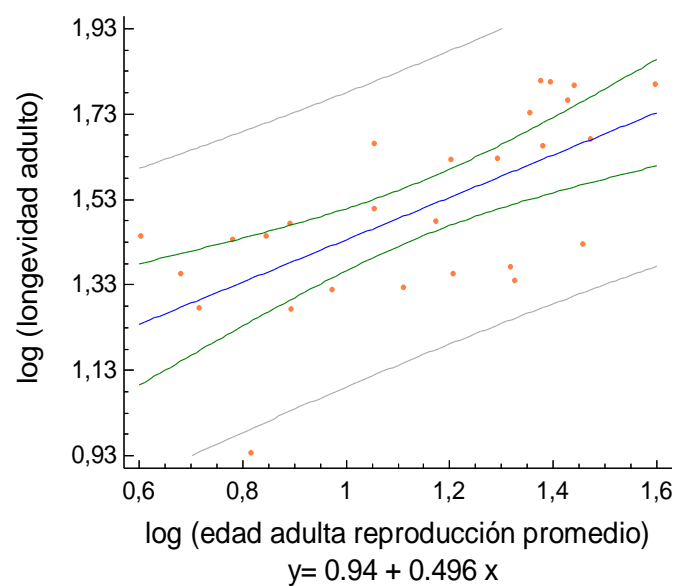


Fig. 3.5-2. Regresión entre la longevidad de adulto y la edad adulta de reproducción promedio, transformadas logarítmicamente.

El sesgo de la distribución de las edades reproductivas solo muestra una relación significativa y positiva respecto del esfuerzo reproductivo de la cohorte (Tabla 3.5-1), y levemente significativa respecto del rango de semanas reproductivas y la longevidad de adulto (Tabla 3.5-1).

La relación entre el esfuerzo reproductivo y la edad adulta de reproducción promedio no fue significativa (Tabla 3.5-1), lo que sugiere que las especies pueden desarrollar esfuerzos reproductivos bajos, intermedio o altos, independientemente de la edad de reproducción. El esfuerzo reproductivo no presentó una relación significativa con ninguno de los rasgos de historia de vida analizados (Tabla 3.5-1).

### 3.6 Mortalidad instantánea y fecundidad específica por edad

#### 3.6.1 Materiales y métodos

La mortalidad instantánea ( $\mu_x$ ) fue estimada como:

$$\mu_x = -\ln(p_x) \quad (7)$$

donde  $p_x$  es la supervivencia específica (i.e. cociente entre la supervivencia  $l_{x+1}$  respecto de  $l_x$ ) y  $\ln$  es el logaritmo natural (ver descripción y fórmula en Tabla 3.2-2).

La *fecundidad específica por edad* ( $m_x$ ) se estimó como el total de huevos puestos en la edad  $x$  respecto del total de hembras vivas en dicha edad. Luego este valor fue afectado por la proporción de sexos 0.5, dado que se asume que la proporción de sexos es ♀:♂ (Tabla 3.2-2). De este modo,  $m_x$  expresa el promedio de huevos hembra puestos por una hembra a la edad  $x$ .

En base a la mortalidad ( $\mu_x$ ) y fecundidad específica por edad ( $m_x$ ), se analizaron las principales tendencias entre las especies de triatomíneos analizadas.

### 3.6.2 Resultados

Los valores de la tasa instantánea de mortalidad ( $\mu_x$ ) y fecundidad específica por edad de las 27 especies analizadas se presentan de manera gráfica (Fig. 3.6-1). Debido a la gran variabilidad en la duración del ciclo de vida de las especies analizadas, se dividieron las edades de la cohorte de cada especie por su respectiva edad máxima alcanzada ( $x_n / \text{lifespan máximo}$ ). De este modo el eje de las abscisas representa la proporción de tiempo vivido por cada cohorte (e.g. 0 es el inicio de la cohorte, 0.5 corresponde a la mitad del tiempo total vivido por la cohorte, y 1 corresponde con la muerte del último individuo).

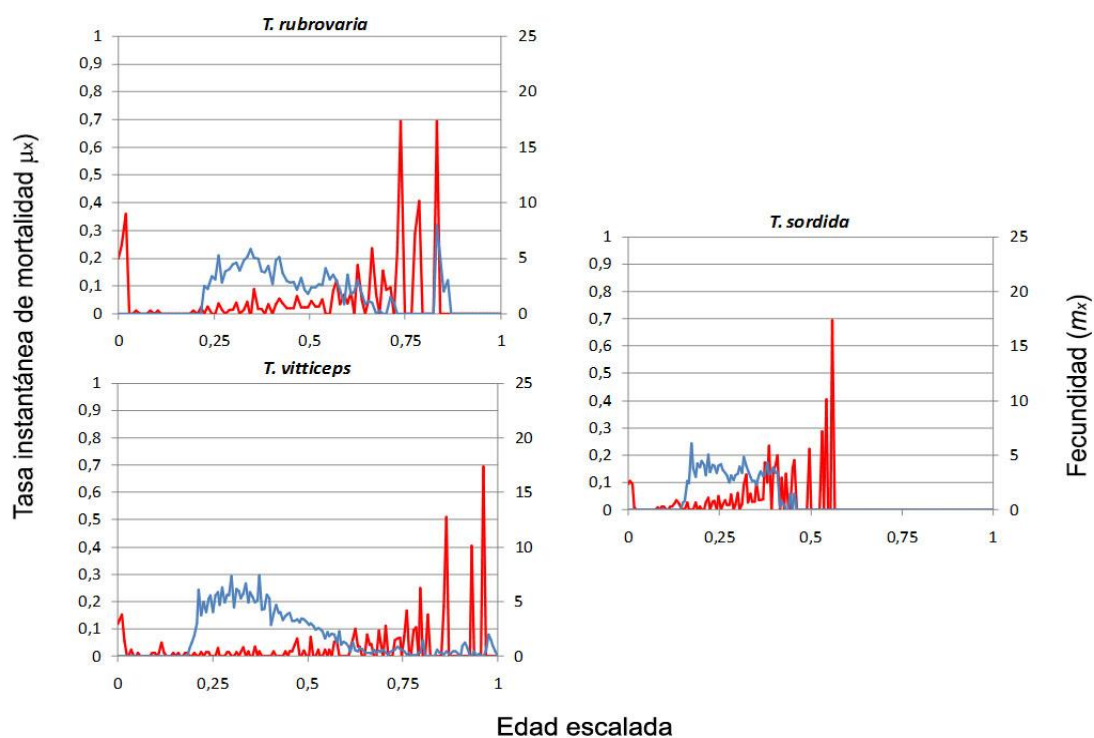


Fig. 3.6-2. Mortalidad instantánea (en rojo) y fecundidad específica (en azul) por edad, para cada una de las 27 especies analizadas. El eje de las abscisas representa la proporción de tiempo vivido por una cohorte.

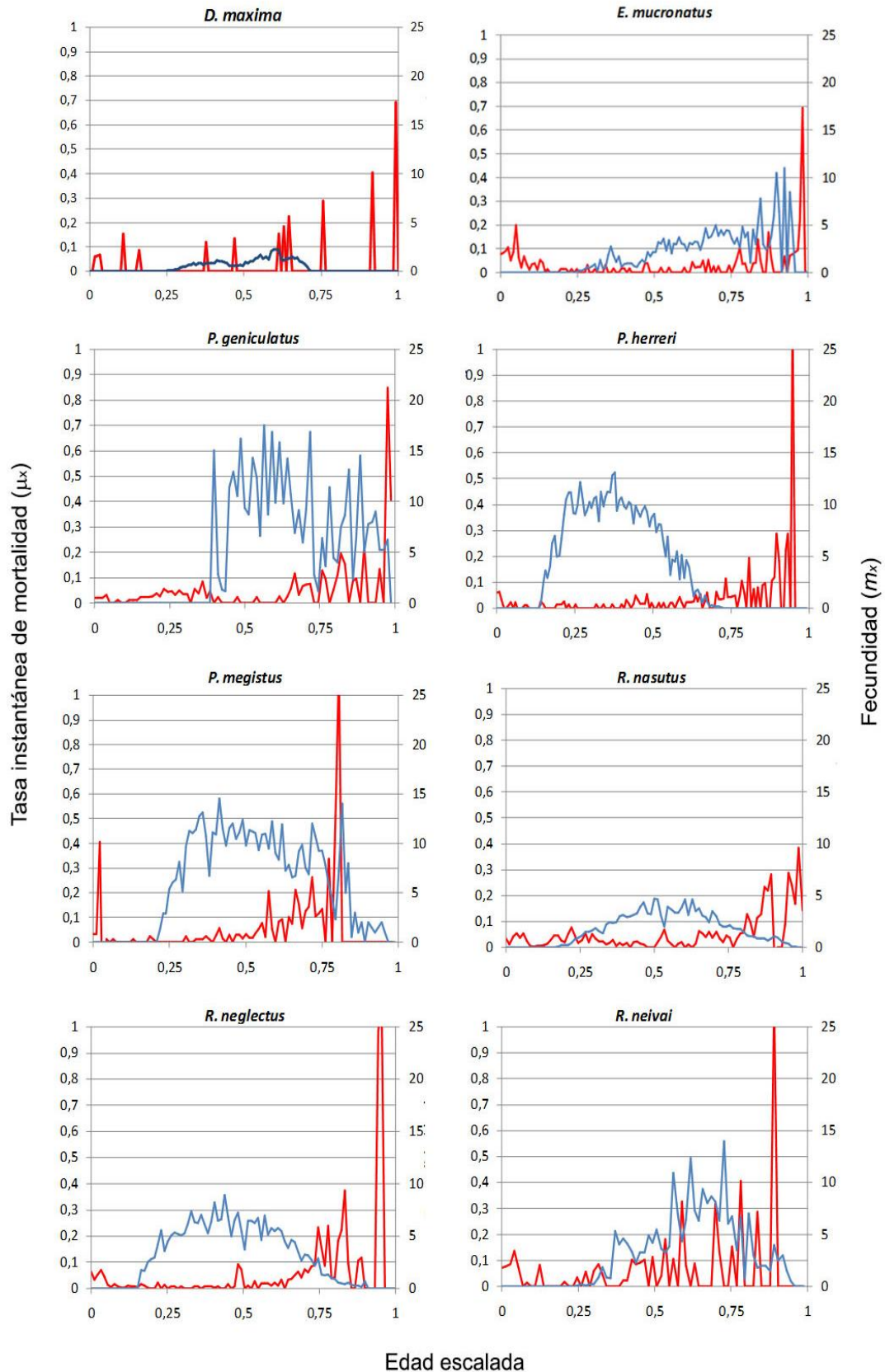


Fig. 3.6-1 (continuación). Mortalidad instantánea (en rojo) y fecundidad específica (en azul) por edad, para cada una de las 27 especies analizadas. El eje de las abscisas representa la proporción de tiempo vivido por una cohorte.

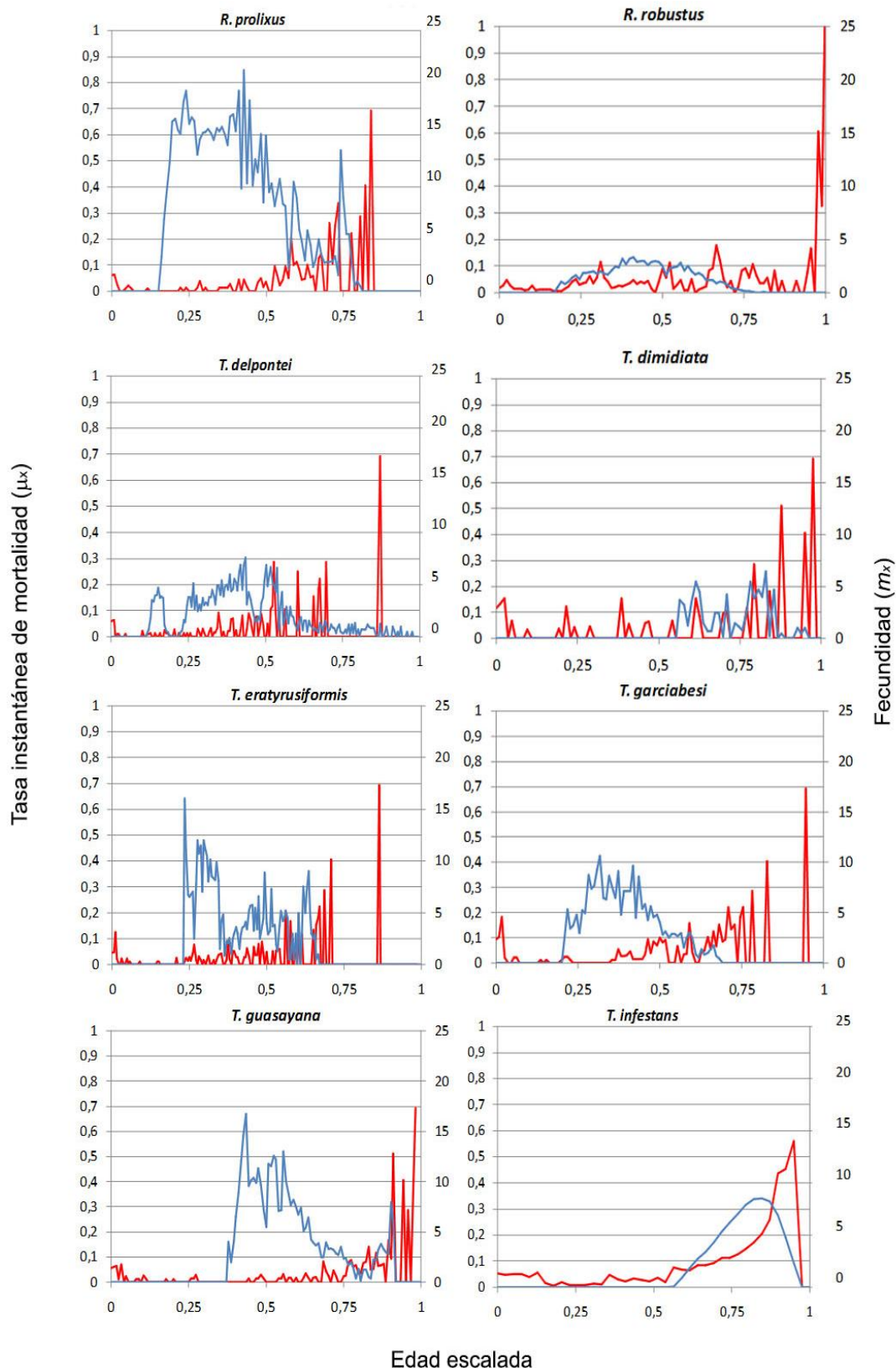


Fig. 3.6-2 (continuación). Mortalidad instantánea (en rojo) y fecundidad específica (en azul) por edad, para cada una de las 27 especies analizadas. El eje de las abscisas representa la proporción de tiempo vivido por una cohorte.

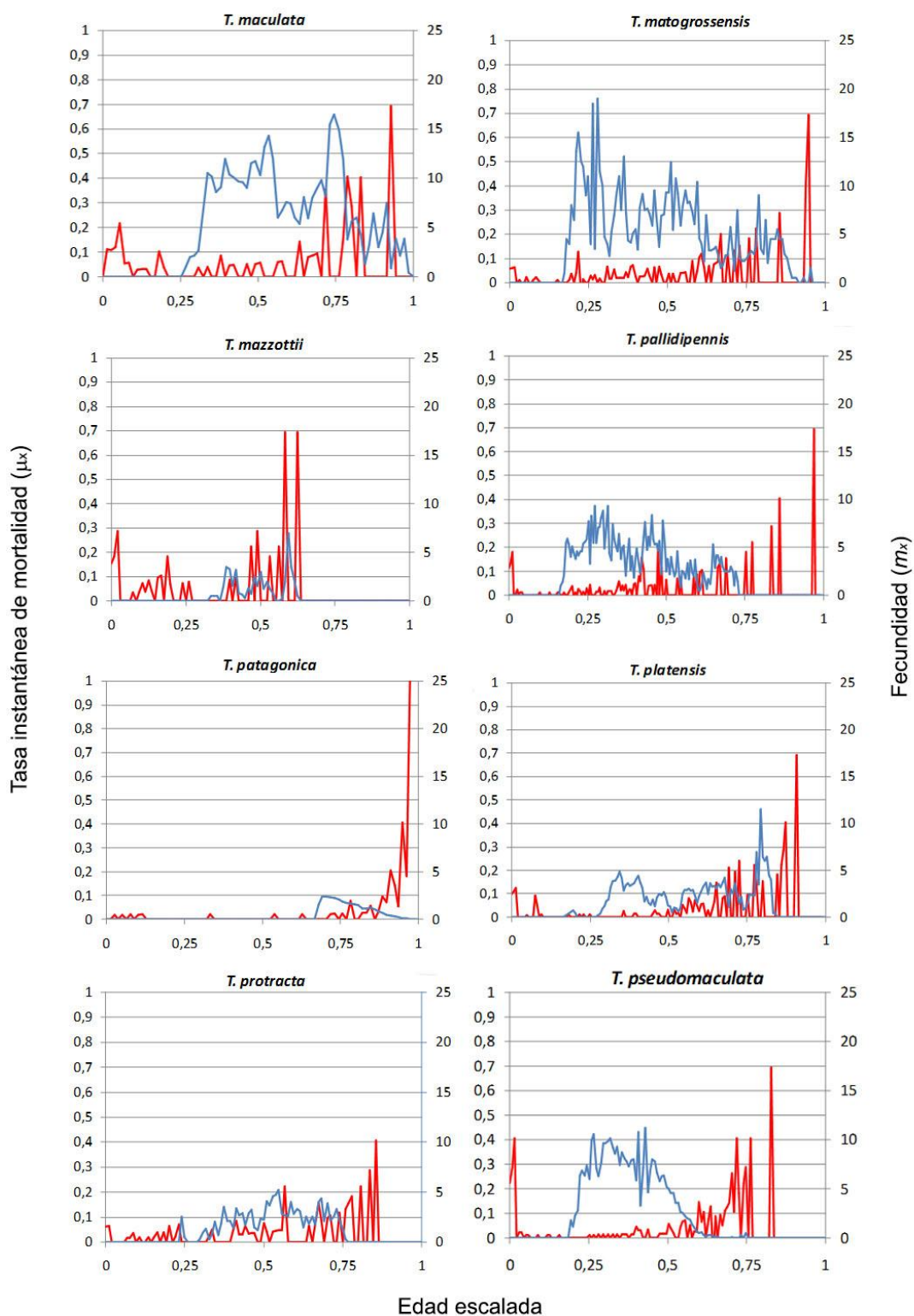


Fig. 3.6-2 (continuación). Mortalidad instantánea (en rojo) y fecundidad específica (en azul) por edad, para cada una de las 27 especies analizadas. El eje de las abscisas representa la proporción de tiempo vivido por una cohorte.

El patrón de mortalidad es claro, independientemente de la variabilidad observada, la tasa de mortalidad instantánea permanece en niveles extremadamente bajos durante la mayor parte de los estadios juveniles (excepto en el estadio huevo para algunas especies) y durante el inicio de la vida adulta, incrementándose progresivamente hacia las edades tardías de la cohorte (i.e. para las hembras más longevas).

Las curvas de fecundidad muestran una gran variación entre especies, no solo en su forma, lo cual refleja la gran heterogeneidad de estrategias de distribución de oviposturas sino también en la magnitud total de huevos puestos por hembra promedio por edad. La mayor parte de las especies (22 de 27 especies) iniciaron la reproducción antes de transcurrido el 33% de la vida de la cohorte, las cinco restantes lo hicieron luego de haber transcurrido el 40% de vida de la cohorte, observándose el inicio más tardío de la reproducción en *T. patagonica* (70%). El máximo valor de fecundidad específica por edad ( $m_x$ ) fue muy variable entre especies, observándose el valor mínimo en *D. maxima* (2.5 huevos ♀ por ♀ por semana), y el valor máximo en *R. prolixus* (20 huevos ♀ por ♀ por semana). La mayoría de las especies presentan una distribución de la fecundidad específica por edad en forma de campana simétrica o levemente asimétrica hacia la derecha, mientras que solo tres especies presentan mayores valores de fecundidad concentrados hacia el final de la vida (*D. maxima*, *E. mucronatus* y *T. dimidiata*).

### **3.7 Rasgos de historias de vida asociados con aspectos reproductivos y mortalidad pre-reproductiva**

#### **3.7.1 Materiales y métodos**

Se analizó la relación entre la edad de primera reproducción de la cohorte ( $\alpha'$ ) (i.e. edad a la que se registra el primer evento de ovipostura realizado por la hembra más

precoz), la edad adulta de reproducción promedio y la cantidad de semanas reproductivas en función de la mortalidad pre-reproductiva. Para ello la mortalidad instantánea por edad ( $\mu_x$ ) fue acumulada desde la edad de inicio de la cohorte hasta la edad de primera reproducción de la cohorte ( $\sum_{x=0}^{a'} \mu_x$ ).

### 3.7.2 Resultados

En la Tabla 3.7-1 se resumen los resultados de las regresiones entre la mortalidad pre-reproductiva ( $\sum_{x=0}^{a'} \mu_x$ ) y los principales rasgos de historia de vida analizados. No se observan relaciones significativas, excepto respecto de la edad de primera reproducción ( $a'$ ) que muestra una tendencia positiva con la mortalidad pre-reproductiva (Tabla 3.7-1).

Tabla 3.7-1. Regresiones entre la mortalidad pre-reproductiva acumulada y rasgos de historias de vida. F: F-ratio.  $p$ : valor de la prueba estadística.

| Variable independiente                | Variable dependiente                | F    | $p$    |
|---------------------------------------|-------------------------------------|------|--------|
|                                       | log (edad promedio de reproducción) | 3.17 | 0.0873 |
| Mortalidad pre-reproductiva acumulada | log (edad primera reproducción)     | 4.18 | 0.0515 |
|                                       | log (rango semanas reproductivas)   | 1.54 | 0.2255 |
|                                       | log (longevidad de adulto)          | 2.16 | 0.1542 |

## 3.8 Fecundidad acumulada y mortalidad instantánea acumulada

### 3.8.1 Materiales y métodos

Se analizó la relación entre la fecundidad específica acumulada por edad ( $\sum_{x=0}^L m_x$ ) y la mortalidad instantánea acumulada por edad ( $\sum_{x=0}^L \mu_x$ ), utilizando las funciones de fecundidad ( $m_x$ ) y mortalidad ( $\mu_x$ ) estimadas previamente (Tabla 3.2-2). Ambas variables se acumularon mediante la suma de sus valores desde el inicio de la cohorte hasta la muerte del 95% de los individuos de la cohorte. La estimación de  $\mu_x$  no se realizó hasta la muerte del último individuo vivo ya que algunos autores sugieren que el bajo número de individuos vivos en las últimas edades de la cohorte podría mostrar interferir en la interpretación del patrón de mortalidad observado (Carey

2003). Posteriormente, dichos valores acumulados fueron escalados dividiéndolos por su máximo valor. De este modo ambas variables quedaron estandarizadas entre 0 y 1, lo que facilita su comparación entre especies.

### 3.8.2 Resultados

A partir de la relación entre la fecundidad ( $\sum m_x$ ) y la mortalidad ( $\sum \mu_x$ ), ambas acumuladas desde el inicio de cohorte hasta la edad del último individuo vivo, se identificaron tres patrones principales: a) especies con una mortalidad pre-reproductiva menor al 25% (Fig. 3.8-1 a Fig. 3.8-3); b) especies con una mortalidad pre-reproductiva intermedia (entre 25% y 50%) (Fig. 3.8-4); y c) especies con una mortalidad pre-reproductiva mayor al 50% (Fig. 3.8-5). A continuación se describen con más detalle estos patrones:

a) Un total de 22 de las 27 especies con una mortalidad pre-reproductiva menor al 25% y la curva de fecundidad acumulada se mantiene por encima de la bisectriz.

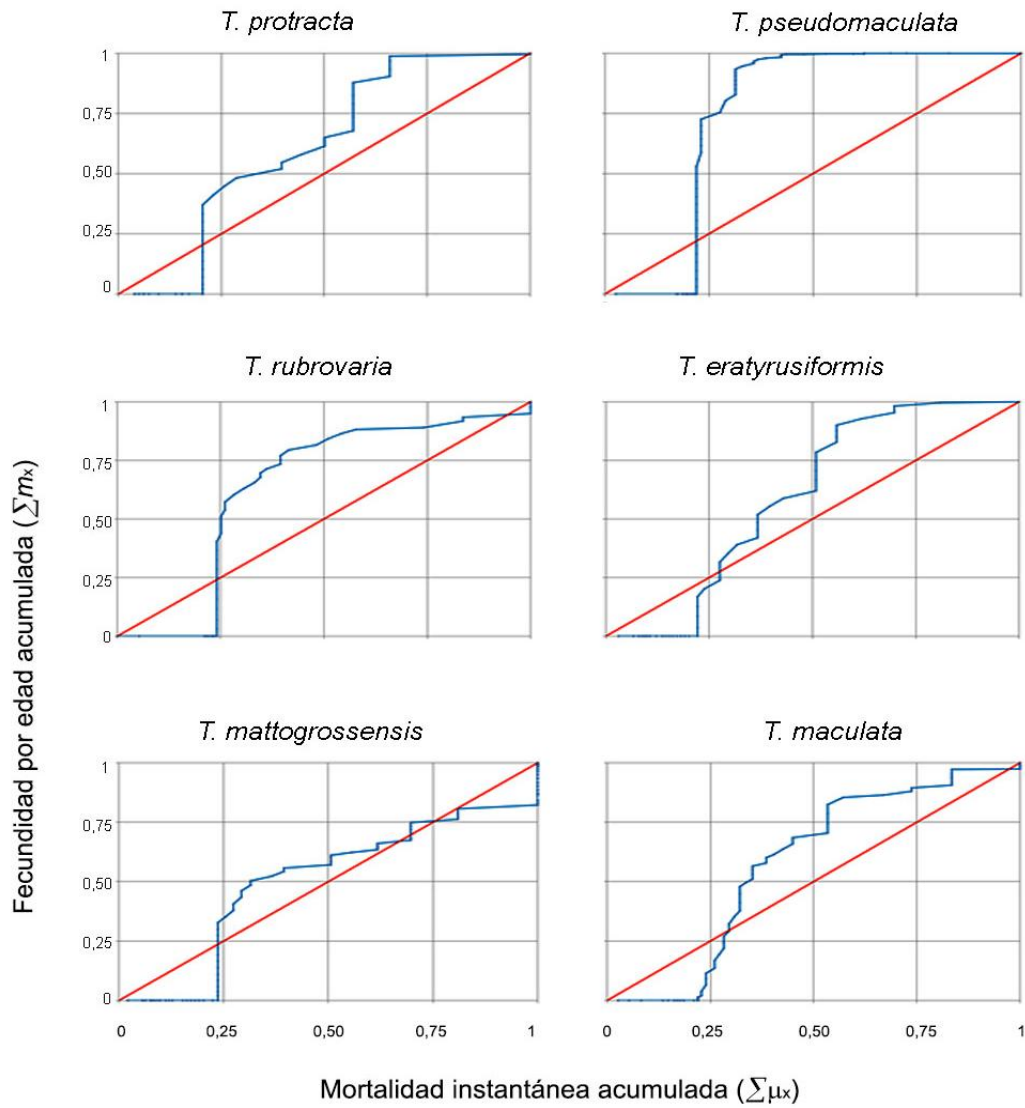


Fig. 3.8-1. Relación entre la fecundidad acumulada y la mortalidad instantánea acumulada (línea azul), ambas escaladas por su valor máximo tomando valores entre 0 y 1. La bisectriz (línea roja) fue ilustrada para simplificar la comparación entre especies.

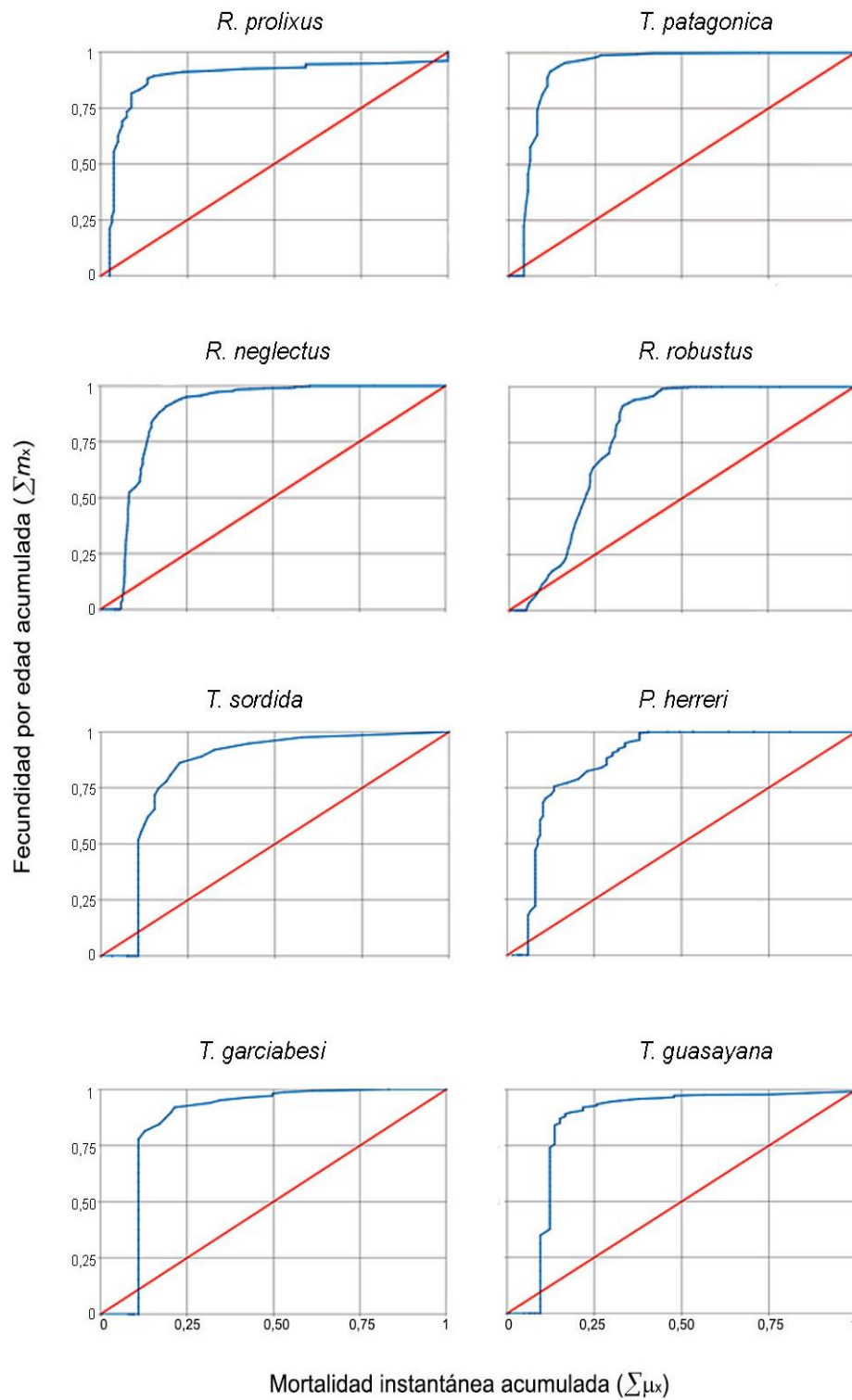


Fig. 3.8-2. Relación entre la fecundidad acumulada y la mortalidad instantánea acumulada (línea azul), ambas escaladas por su valor máximo tomando valores entre 0 y 1. La bisectriz (línea roja) fue ilustrada para simplificar la comparación entre especies (continuación).

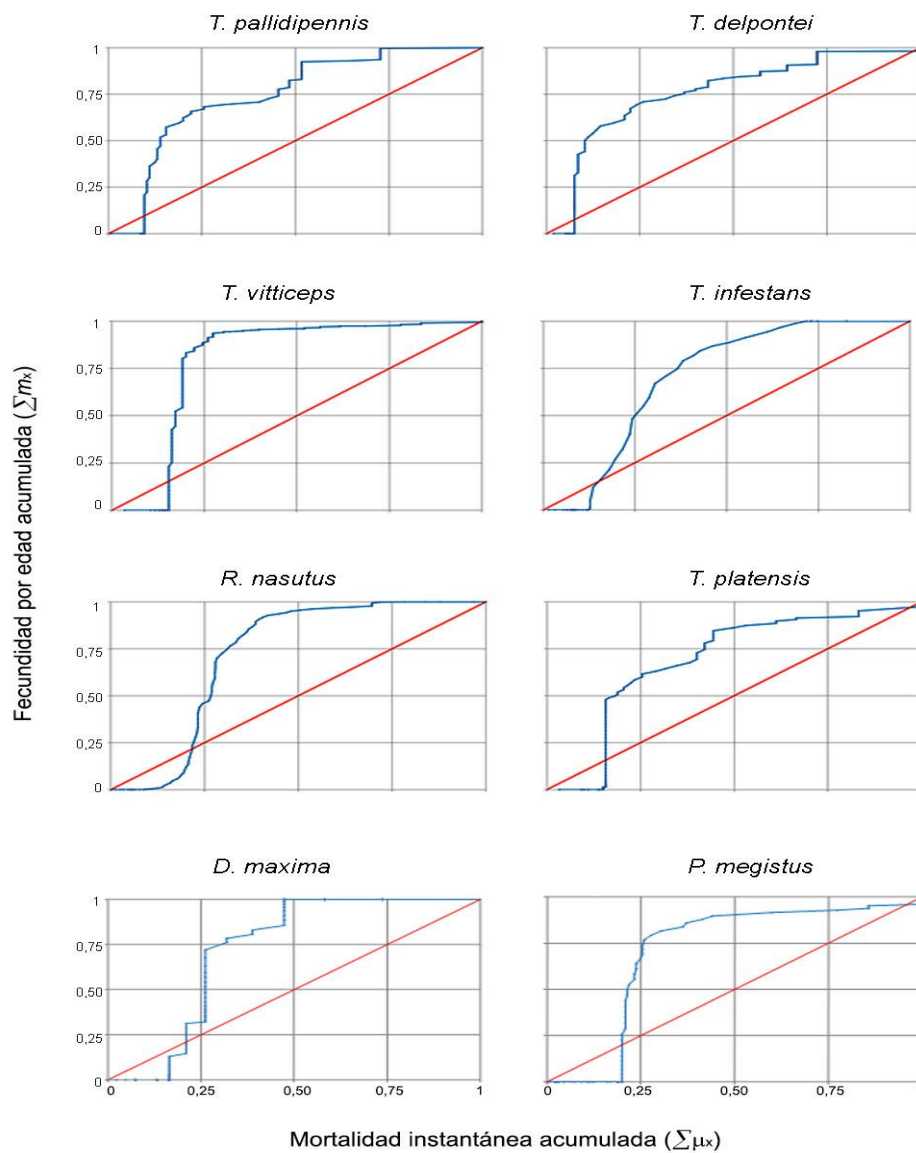


Fig. 3.8-3. Relación entre la fecundidad acumulada y la mortalidad instantánea acumulada (línea azul), ambas escaladas por su valor máximo tomando valores entre 0 y 1. La bisectriz (línea roja) fue ilustrada para simplificar la comparación entre especies.

Un total de 19 de estas 22 especies con baja mortalidad pre-reproductiva alcanzaron entre el 50% y el 98% de sus oviposturas con menos del 25% de la mortalidad acumulada. Solo *T. eratyrusiformis*, *T. matto grossensis* y *T. maculata* alcanzaron el 50% de sus oviposturas con una mortalidad levemente superior al 25% (de 31% a 36%).

b) Solo tres de las 27 especies (*E. mucronatus*, *T. mazzottii* y *P. geniculatus*) iniciaron la reproducción luego de acumular entre el 25% y el 50% de la mortalidad de la cohorte (Fig. 3.8-4).

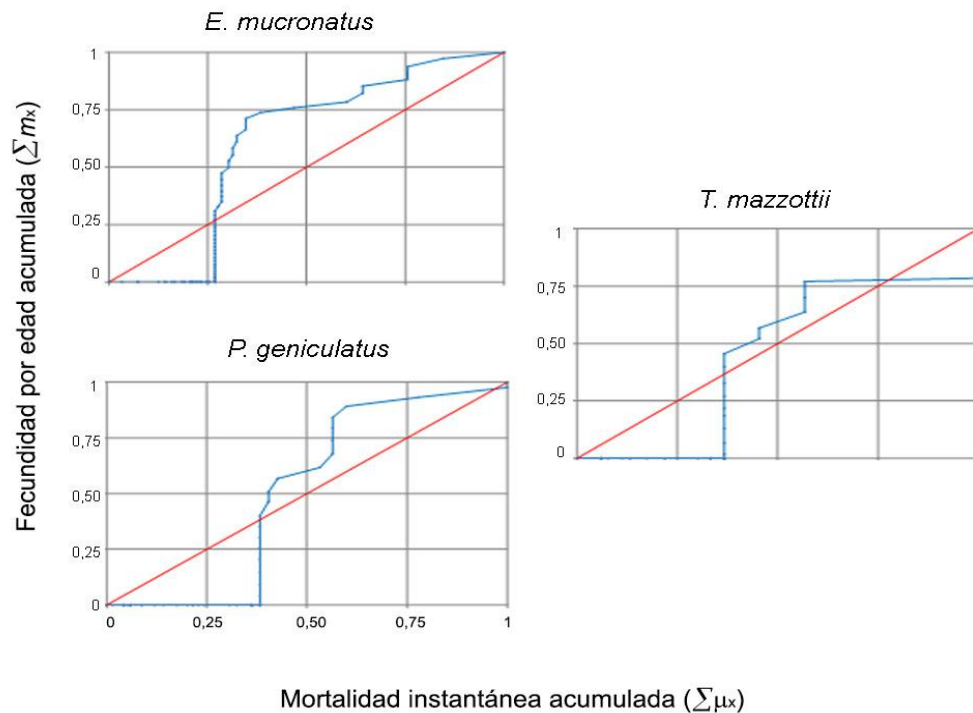


Fig. 3.8-4. Relación entre la fecundidad acumulada y la mortalidad instantánea acumulada, ambas escaladas por su valor máximo tomando valores entre 0 y 1. La bisectriz (línea roja) fue ilustrada para simplificar la comparación entre especies.

Estas tres especies mostraron patrones similares de acumulación de oviposturas, alcanzando el 50% de sus oviposturas con valores de mortalidad acumulada entre 30% y 40%.

c) Las únicas especies que mostraron un patrón invertido entre la fecundidad y la mortalidad acumuladas (i.e. la función se mantiene debajo de la bisectriz por lo que la mortalidad se acumula más rápido que las oviposturas) fueron *R. neivai* y *T. dimidiata*. Esta última fue la única especie que presentó un valor de mortalidad pre-reproductiva superior al 50% (Fig. 3.8-5), alcanzando el 50% de sus oviposturas con el 55% de mortalidad acumulada.

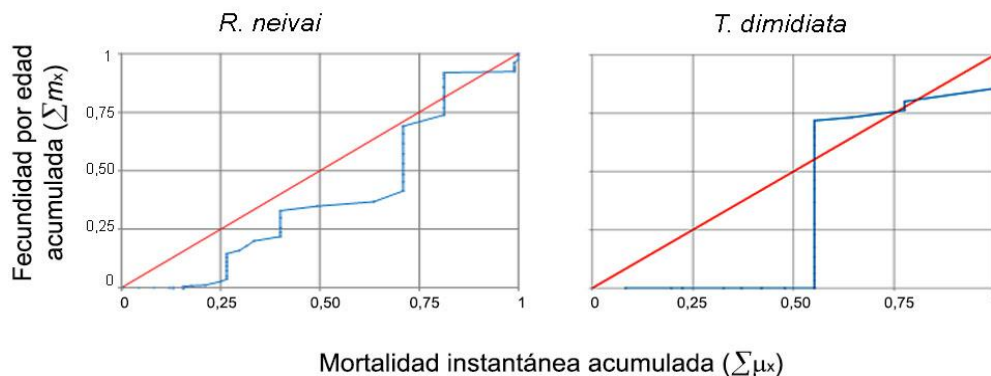


Fig. 3.8-5. Relación entre la fecundidad acumulada y la mortalidad instantánea acumulada, ambas escaladas por su valor máximo tomando valores entre 0 y 1. La bisectriz (línea roja) fue ilustrada para simplificar la comparación entre especies.

### 3.9 Fecundidad promedio y mortalidad promedio

#### 3.9.1 Materiales y métodos

Se analizó la relación entre la fecundidad promedio ( $\bar{m}_t$ ) y la mortalidad instantánea ( $\bar{\mu}_t$ ) promedio por diferentes segmentos del período reproductivo, que de aquí en más se identificarán como *tramos*. Para ello se dividieron las semanas reproductivas en dos, tres y cuatro tramos de igual longitud, y luego se estimaron los valores promedio de fecundidad y mortalidad instantánea en cada *tramo*. Se realizaron regresiones lineales con correcciones filogenéticas entre la fecundidad promedio y la mortalidad instantánea promedio por tramo, con y sin retraso, tanto acumuladas como sin acumular (ver ejemplo en Tabla 3.9-1).

Tabla 3.9-1. Se ejemplifica el tipo de relaciones analizadas entre la fecundidad y la mortalidad promedio, tanto con y sin retraso, como acumuladas y sin acumular, para el período reproductivo dividido en tres tramos ( $t = 3$ )

| Regresión lineal          | Variable Independiente<br>Mortalidad instantánea<br>promedio por tramo | Variable Dependiente<br>Fecundidad promedio por<br>tramo |
|---------------------------|--|--|
| Sin acumular, sin retraso | $\bar{\mu}_t 1/3$  | $\bar{m}_t 1/3$  |
| Sin acumular, con retraso | $\bar{\mu}_t 2/3$  | $\bar{m}_t 1/3$  |
| ...                       | $\bar{\mu}_t \dots$  | $\bar{m}_t \dots$  |
| Acumulada sin retraso     | $\bar{\mu}_t 2/3$  | $\bar{m}_t 1+2/3$  |
| Acumulada con retraso     | $\bar{\mu}_t 3/3$  | $\bar{m}_t 1+2/3$  |

El método de Contrastes Filogenéticos Independientes (CFI) (Paradis 2006) permite corregir la no independencia de las especies debido a su parentesco filogenético. La aplicación de este método requiere la topología de un árbol filogenético, y un estimador del grado de parentesco filogenético, generalmente expresado como el largo de las ramas del árbol filogenético. Para ello se empleó el árbol filogenético propuesto por Silva De Paula *et al.* (2007), los análisis se hicieron alineando los grupos de secuencias usando el *software* Clustal-X bajo la penalización de *gaps* y extensiones, tratando a los *gaps* como faltantes. Los cálculos fueron llevados a cabo mediante el paquete “ape” en el *software* R (R Core Development Team 2012).

Para los análisis cladísticos se usaron los *softwares* PAUP y MacClade para derivar los árboles basados tanto en el principio de máxima parsimonia como de máxima verosimilitud (*maximum likelihood*). Para el caso de máxima parsimonia se llevaron a cabo 100 réplicas de *bootstrap* usando las facilidades del *software* PAUP. La reducción de los árboles de consenso estricto (soporte de Bremer) fueron obtenidos usando los comandos de decaimiento desarrollado por el *software* MacClade con el comando de búsqueda heurística activado, y ejecutado con PAUP. Este árbol filogenético cubrió 57 especies de Triatominae, e incluyó a todas las especies aquí analizadas (Silva De Paula *et al.* 2007).

### **3.9.2 Resultados**

No se observa una regresión significativa entre la fecundidad promedio total y la mortalidad instantánea promedio total (Tabla 3.9-2). Sin embargo, se observa una regresión positiva entre la fecundidad promedio del último tramo del período reproductivo y la mortalidad promedio de ese mismo tramo (es decir, la mortalidad de la segunda mitad de la vida de las hembras respecto de la fecundidad de ese mismo tramo;

la mortalidad del tercer tercio respecto de la fecundidad de ese mismo tramo; y la mortalidad del último cuarto respecto de la fecundidad de ese mismo tramo).

Tabla 3.9-2. Coeficientes de la regresiones entre la fecundidad promedio ( $\bar{m}_t$ ) y la mortalidad promedio ( $\bar{\mu}_t$ ) por tramos, con y sin retraso, empleando el método de contrastes filogenéticos independientes para corregir por el parentesco filogenético entre las 27 especies. Los valores seguidos por \* indican un ajuste significativo ( $p < 0.05$ )

| Variable Independiente | Variable Dependiente | Coefficiente | Error estándar | t      | p        |
|------------------------|----------------------|--------------|----------------|--------|----------|
| $\bar{\mu}_t 1/1$      | $\bar{m}_t 1/1$      | 0.00021      | 0.001126       | 0.187  | 0.85354  |
| $\bar{\mu}_t 1/2$      | $\bar{m}_t 1/2$      | -0.00556     | 0.00047        | -11.96 | 7.7E-12* |
| $\bar{\mu}_t 2/2$      | $\bar{m}_t 2/2$      | 0.01840      | 0.00501        | 3.67   | 0.00115* |
| $\bar{\mu}_t 1/3$      | $\bar{m}_t 1/3$      | -0.00266     | 0.00027        | -9.75  | 5.3E-10* |
| $\bar{\mu}_t 2/3$      | $\bar{m}_t 2/3$      | -0.00696     | 0.00212        | -3.29  | 0.00300* |
| $\bar{\mu}_t 3/3$      | $\bar{m}_t 3/3$      | 0.02206      | 0.00813        | 2.71   | 0.01190* |
| $\bar{\mu}_t 2/3$      | $\bar{m}_t 1/3$      | -0.00437     | 0.00062        | -7.00  | 2.0E-07* |
| $\bar{\mu}_t 3/3$      | $\bar{m}_t 2/3$      | 0.01603      | 0.00327        | 4.91   | 4.7E-05* |
| $\bar{\mu}_t 1/4$      | $\bar{m}_t 1/4$      | -0.00216     | 0.00022        | -9.60  | 7.3E-10* |
| $\bar{\mu}_t 2/4$      | $\bar{m}_t 2/4$      | -0.01076     | 0.00103        | -10.41 | 1.4E-10* |
| $\bar{\mu}_t 3/4$      | $\bar{m}_t 3/4$      | 0.00910      | 0.00678        | 1.34   | 0.37520  |
| $\bar{\mu}_t 4/4$      | $\bar{m}_t 4/4$      | 0.02308      | 0.00877        | 2.63   | 0.01438* |
| $\bar{\mu}_t 2/4$      | $\bar{m}_t 1/4$      | -0.00769     | 0.00066        | -11.73 | 1.2E-11* |
| $\bar{\mu}_t 3/4$      | $\bar{m}_t 2/4$      | 0.01196      | 0.00148        | 8.07   | 2.0E-08* |
| $\bar{\mu}_t 4/4$      | $\bar{m}_t 3/4$      | 0.00822      | 0.00607        | 1.35   | 0.23480  |

Por otra parte, se observan regresiones significativas, con pendiente negativa, entre la fecundidad promedio de los primeros tramos del período reproductivo y la mortalidad promedio del mismo tramo (i.e. sin retraso), lo cual sugiere que en los primeros tramos de la vida la fecundidad es mayor y se acumula rápidamente, y la mortalidad instantánea se mantiene en niveles bajos. Mientras que hacia el final del período reproductivo los valores crecientes de fecundidad se encuentran asociados a valores crecientes de mortalidad. Dado que el coeficiente de correlación de las regresiones ( $R^2$ ) fue cercano a cero, la correlación entre la fecundidad y mortalidad promedio por tramos es de moderada a leve.

La relación entre la fecundidad promedio acumulada en diferentes tramos de la vida de las hembras, respecto de la mortalidad instantánea promedio por tramos, muestra mayoritariamente regresiones lineales positivas y significativas (Tabla 3.9-3).

Tabla 3.9-3. Coeficientes de las regresiones entre la fecundidad promedio acumulada ( $\bar{m}_t$ ) y la mortalidad promedio acumulada ( $\bar{\mu}_t$ ) por tramos, con y sin retraso, empleando el método de contrastes filogenéticos independientes.

| Variable Independiente | Variable Dependiente  | Coefficiente | Error estándar | t      | p        |
|------------------------|-----------------------|--------------|----------------|--------|----------|
| $\bar{\mu}_t 2/2$      | $\bar{m}_t 1/2$       | 0.00528      | 0.00121        | 4.38   | 0.00019* |
| $\bar{\mu}_t 2/2$      | $\bar{m}_t 1+2/2$     | 0.01071      | 0.00197        | 5.45   | 1.2E-05* |
| $\bar{\mu}_t 2/3$      | $\bar{m}_t 1+2/3$     | -0.00583     | 0.00102        | -5.73  | 5.7E-06* |
| $\bar{\mu}_t 3/3$      | $\bar{m}_t 1+2/3$     | 0.00960      | 0.00203        | 4.73   | 7.5E-05* |
| $\bar{\mu}_t 3/3$      | $\bar{m}_t 2+3/3$     | 0.02390      | 0.00489        | 4.89   | 4.9E-05* |
| $\bar{\mu}_t 3/3$      | $\bar{m}_t 1+2+3/3$   | 0.01430      | 0.00276        | 5.18   | 2.3E-05* |
| $\bar{\mu}_t 2/4$      | $\bar{m}_t 1+2/4$     | -0.00903     | 0.00079        | -11.37 | 2.3E-11* |
| $\bar{\mu}_t 3/4$      | $\bar{m}_t 1+2/4$     | 0.00970      | 0.00128        | 7.56   | 6.5E-08* |
| $\bar{\mu}_t 3/4$      | $\bar{m}_t 2+3/4$     | 0.02099      | 0.00267        | 7.85   | 3.3E-08* |
| $\bar{\mu}_t 4/4$      | $\bar{m}_t 2+3/4$     | 0.00450      | 0.00436        | 1.03   | 0.21760  |
| $\bar{\mu}_t 3/4$      | $\bar{m}_t 1+2+3/4$   | 0.01455      | 0.00176        | 8.25   | 1.3E-08* |
| $\bar{\mu}_t 4/4$      | $\bar{m}_t 1+2+3/4$   | 0.00231      | 0.00301        | 0.77   | 0.47810  |
| $\bar{\mu}_t 4/4$      | $\bar{m}_t 1+2+3+4/4$ | 0.00374      | 0.00383        | 0.98   | 0.31270  |

### 3.10 Discusión

La estimación de los rasgos de historia de vida y de los parámetros demográficos, junto con los análisis de las trayectorias de mortalidad instantánea y de fecundidad ponen en evidencia la gran diversidad de estrategias de vida de las 27 especies de triatomíneos analizadas en este estudio. Si bien estas diferencias podrían estar dadas por las distintas condiciones de cría ya que los rasgos de historia de vida son afectados por las condiciones ambientales, Jones *et al.* (2014) sostienen que las tendencias generales y los patrones emergentes de sus análisis se mantienen.

Estos autores analizaron la diversidad de las historias de vida de 46 especies de diversos taxones y concluyeron que, independientemente de las diferencias en las condiciones de cría, es posible establecer comparaciones entre especies y extraer conclusiones sobre los patrones observados. Por lo tanto, dado que gran parte de las especies de triatomíneos analizadas en este estudio (22 de las 27 de especies) fueron criadas en las mismas condiciones de laboratorio y sumado a lo propuesto por Jones *et al.* (2014), es posible considerar que las diferencias observadas en las estrategias de historia de vida responden a la variabilidad interespecífica y no son causa de las condiciones de cría.

En base al análisis del tiempo de desarrollo pre-adulto y la longevidad de adulto, se observa que todas las especies del género *Rhodnius* muestran la menor duración del *lifespan* total en relación a las especies de los otros géneros. Por su parte, las especies del género *Pastrongylus* presentan una duración promedio del *lifespan* total intermedia respecto a los otros dos géneros, mientras que las especies del género *Triatoma* presentaron la mayor duración promedio del *lifespan* total. En general, los resultados obtenidos en las 27 especies analizadas en este estudio coinciden con lo reportado en estudios previos (Dias 1955, Cabello *et al.* 1987, Rabinovich & Nieves 2011, Garcia da Silva & Garcia da Silva 1989a, Garcia da Silva & Garcia da Silva 1989b).

Por ejemplo, en *R. neivai*, criado en condiciones similares a las de este estudio, se estimó un *lifespan* total de aproximadamente 40 semanas, semejante a las 38 semanas estimadas en este estudio (Cabello *et al.* 1987). Similarmente, en *R. neglectus* se estimó un *lifespan* total de 76 semanas (con un mínimo de 61 y un máximo de 89 semanas) similar a las 69 semanas estimadas en este estudio (Rabinovich & Nieves 2011). En *P. megistus* se estimó un *lifespan* total de 56 semanas (Dias 1955), lo cual coincide con las 57 semanas estimadas en este estudio. En el caso de *T. infestans* se estimó un *lifespan* total de 35 semanas (Guarneri *et al.* 2000), similar a las 31 semanas estimadas en este estudio.

El tiempo de desarrollo pre-adulto presenta un valor promedio de 35.28 semanas, con un mínimo de 13.58 semanas en *R. robustus* inferior al reportado en bibliografía para esta especie en condiciones similares de cría (Braga *et al.* 1999, Jurberg *et al.* 1970); y un máximo de 71.52 semanas en *T. eratyrisiformis*, del cual no se encontraron datos en bibliografía para comparar. La longevidad de adulto presenta un valor promedio de 35.80 semanas, con un mínimo de 8.63 semanas en *T. infestans*, el

cual es inferior al reportado en bibliografía para esta especie en condiciones similares de cría (Nattero *et al.* 2011), y un máximo de 63.98 semanas en *T.vitticeps*, superior a las 53 semanas reportadas por Gonçalves *et al.* (1988).

En cuanto a los aspectos reproductivos, la fecundidad de las hembras presenta un mínimo de 40 huevos/♀/vida en *T. mazzottii* y un máximo de 1060.78 huevos/♀/vida en *R. prolixus*, ambas especies presentaron la mínima y la máxima tasa neta de reemplazo ( $R_o$ ), respectivamente. El inicio de la reproducción de las 27 especies también presentó una gran variabilidad, con algunas especies iniciando la reproducción a las 15 semanas (e.g. *R. nasutus*, *R. neglectus* y *R. robustus*) y otras luego de transcurridas más de 40 semanas (e.g. *T. platensis*, *T. guasayana* y *T. patagonica*). En este sentido, se observa que todas las especies del género *Rhodnius* y *Pastrongylus* presentaron un inicio más temprano de la reproducción a nivel de cohorte respecto de todos los demás géneros analizados *Dipetalogaster*, *Eratyrus* y *Triatoma*.

El rango de semanas reproductivas a nivel de cohorte fue muy similar entre los géneros *Rhodnius* y *Pastrongylus* ( $\approx$  63 semanas), aunque con valores extremos de 72 y 78 semanas en *R. prolixus* y *P. herreri*, respectivamente. Por su parte, el género *Triatoma* presentó la mayor cantidad de semanas reproductivas en promedio, con valores extremos de hasta 167 semanas reproductivas en *T. delpontei*. Mientras que *E. mucronatus* también presentó una gran cantidad de semanas reproductivas alcanzando 81 semanas. Es interesante destacar que los géneros *Rhodnius* y *Pastrongylus*, presentaron al mismo tiempo la menor edad de inicio de la reproducción de la cohorte y la menor cantidad de semanas reproductivas. Las principales diferencias entre géneros en términos de parámetros demográficos se observan en la tasa intrínseca de

crecimiento natural ( $r$ ) y la tasa neta de reemplazo ( $R_o$ ), con los valores más bajos en el género *Triatoma*.

La relación encontrada entre la longevidad de adulto y la edad adulta de reproducción promedio, sugiere que las especies que presentan un inicio temprano de la reproducción presentan una menor duración de la longevidad de adulto. Estos resultados concuerdan con el modelo de presupuesto energético, según el cual los individuos disponen de una cantidad fija de energía que deben asignar a funciones de mantenimiento somático, crecimiento y reproducción, por lo que la asignación temprana de recursos a las funciones reproductivas podría ir en detrimento de la supervivencia futura de los organismos.

En el mismo sentido, la relación directa entre la edad adulta de reproducción promedio y el rango de semanas reproductivas de la cohorte sugiere que las especies que presentan un inicio temprano de la reproducción, compensan la disposición de recursos destinados a funciones reproductivas mediante una disminución de la cantidad de semanas reproductivas. Este resultado podría expresar una compensación del gasto energético debido al inicio temprano de la reproducción, mediante una disminución del período reproductivo (i.e. un inicio temprano de la reproducción implica una inversión reproductiva temprana que sería compensada mediante un acortamiento de las semanas reproductivas).

El esfuerzo reproductivo (determinado por la forma en la que las especies distribuyen sus oviposturas en relación a la edad) no muestra una relación significativa con la edad adulta de reproducción promedio. Nuestros resultados tampoco muestran una relación significativa entre la duración del *lifespan* total y el esfuerzo reproductivo, contrariamente a lo esperado desde la perspectiva de una cantidad fija (o limitante) de recursos disponibles que los individuos deben repartir entre mantenimiento somático,

crecimiento y reproducción. Más aún, la relación entre el esfuerzo reproductivo y la longevidad del adulto muestra una relación opuesta a la esperada desde el punto de vista de un *trade-off*.

La especie con mayor esfuerzo reproductivo, *T. vitticeps*, presentó al mismo tiempo una mayor longevidad de adulto, una mayor cantidad de semanas reproductivas y una mayor fecundidad total que la especie con menor esfuerzo reproductivo, *T. protracta*. Desde el punto de vista teórico, se esperaba una relación negativa entre el esfuerzo reproductivo y la longevidad de adulto, no obstante algunos autores ya han encontrado relaciones positivas contrariamente a lo esperado bajo el concepto de *trade-offs*.

Las curvas de mortalidad instantánea por edad mostraron patrones similares entre especies, con una tendencia clara hacia el incremento en las últimas edades de la cohorte y, en ocasiones, con valores elevados en las edades más tempranas. Estos resultados coinciden con lo descrito por el clásico trabajo de Gompertz (1835), quien describió patrones de mortalidad crecientes hacia las edades tardías. Las tasas de mortalidad instantánea permanecen en niveles bajos durante la mayor parte de los estadios juveniles (excepto el estadio huevo de algunas especies) y durante la primera parte del estadio adulto, y luego se incrementan significativamente en las edades tardías en la mayoría de las especies.

Las curvas de fecundidad por edad fueron el rasgo de historia de vida que mostró la mayor heterogeneidad entre especies, pudiéndose identificar patrones de oviposturas en forma de campana con diferente grado de asimetría en su distribución a lo largo de las edades reproductivas. Asimismo, se observa una gran diferencia en los valores de fecundidad por semana alcanzados por cada especie, oscilando entre 2.4 huevos ♀ por ♀ por edad y 21.84 huevos ♀ por ♀ por edad. En la mayoría de las especies la

fecundidad específica por edad presenta una distribución en forma de campana simétrica o levemente asimétrica hacia la derecha, con solo tres especies presentan mayores valores de fecundidad concentrados hacia el final de la vida (*D. maxima*, *E. mucronatus* y *T. dimidiata*) lo cual coincide con los menores valores de sesgo de la distribución de edades reproductivas registradas en estas especies.

A pesar de la gran heterogeneidad observada en la fecundidad específica por edad entre las 27 especies, al analizar la curva de fecundidad acumulada en relación a la mortalidad acumulada la mayor parte de las especies presentaron un patrón similar: 23 de las 27 especies analizadas logra completar entre el 50% y el 98% de sus oviposturas, presentando niveles bajos de mortalidad acumulada (inferiores al 25%). Todas las especies excepto *T. dimidiata* y *R. neivai* presentaron un patrón similar: mayor tasa de acumulación de oviposturas respecto de la mortalidad acumulada, lo cual se manifiesta en que la curva de acumulación de oviposturas se mantiene por encima de la bisectriz. Los niveles mortalidad pre-reproductiva superiores fueron inferiores al 25% en todas las especies excepto en *E. mucronatus*, *P. geniculatus*, *T. mazzotti*, *T. dimidiata* y *R. neivai*.

La mayoría de las especies de triatomos analizadas completa la mayor parte de sus oviposturas (entre el 50% y el 98%), sin manifestar de manera inmediata un incremento en la probabilidad instantánea de muerte ( $\mu_x$ ). Este resultado, junto con la relación negativa observada entre la fecundidad promedio de los primeros tramos del período reproductivo ( $\bar{m}_t$ ) y la mortalidad instantánea promedio de los primeros tramos del período reproductivo ( $\bar{\mu}_t$ ), sugiere que el incremento de la mortalidad se encuentra retrasado respecto del incremento de la fecundidad en las etapas tempranas de la vida reproductiva. Mientras que hacia el final de la vida dicha relación se invierte volviéndose positiva, lo cual indica que hacia el final de la vida la velocidad de

acumulación de oviposturas decrece y la fuerza de la mortalidad instantánea se incrementa.

La regresión positiva entre la edad de primera reproducción de la cohorte y la mortalidad pre-reproductiva acumulada, sugiere que las especies que inician la reproducción más tempranamente presentan una mayor probabilidad de muerte en las edades adultas. Estudios previos en el escarabajo *Callosobruchus maculatus* señalan que cuanto menor es la edad de inicio de reproducción, mayor es la mortalidad registrada en las edades adultas (Tatar *et al.* 1993), es decir, existe un incremento de la mortalidad a largo plazo. El inicio temprano de la reproducción estaría asociado con una menor duración del *lifespan* total debido a que el costo energético asociado con la reproducción implicaría una menor disponibilidad de energía para el mantenimiento somático, y por lo tanto, una menor probabilidad de supervivencia de los individuos (Carey 2001, Stearns 2000). El incremento en la mortalidad a largo plazo podría estar relacionado con el proceso de envejecimiento o senescencia.

El envejecimiento es un estado de decrecimiento interno, manifestado en una reducción poblacional de la supervivencia y las fecundidades en las edades tardías. Entonces el envejecimiento no solo afecta las tasas de supervivencia sino también la fecundidad, y los efectos del envejecimiento se ven normalmente reflejados en una declinación de la fecundidad y la supervivencia en función de la edad (Stearns 2001). La evolución de los principales rasgos de historia de vida tales como la edad de inicio de la reproducción, el esfuerzo reproductivo, la cantidad de semanas reproductivas y el *lifespan* adulto, podría estar relacionada con los procesos de envejecimiento.



Capítulo 4  
Patrones de Senescencia



## 4 Capítulo: Patrones de Senescencia

### 4.1 Introducción

La relación entre la mortalidad instantánea por edad y las estrategias reproductivas ha sido muy estudiada. Las grandes diferencias reportadas en las curvas de mortalidad entre especies de muy distintos taxones, desafía los marcos teóricos actuales de envejecimiento que no logran explicar la diversidad de las trayectorias de senescencia (Jones *et al.* 2014). Estos autores sugieren que los *trade-offs* entre rasgos de historia de vida, originados a partir de la división de recursos energéticos entre procesos somáticos (i.e. mantenimiento y reparación) y la reproducción, serían un factor clave que influye sobre las diferentes formas de las curvas de mortalidad, y por tanto, los diferentes patrones de envejecimiento.

La Teoría del Soma Desechable (TSD) propuesta por Kirkwood (1977) predice patrones de mortalidad generalmente crecientes originados por *trade-off* entre rasgos relacionados con la supervivencia y la fecundidad. Debido a la relación de *trade-off* funcional entre los recursos destinados a la reparación del daño somático y la fecundidad específica por edad, los organismos presentan un patrón de fecundidad por edad que maximiza el éxito reproductivo a lo largo de la vida *balanceando* ambos rasgos (reparación somática *vs.* reproducción), y que produce, en consecuencia, un patrón de mortalidad específico (Charlesworth & Partridge 1997). A continuación, se llevará a cabo la estimación e identificación de los principales patrones de senescencia manifestados tanto en el incremento de la mortalidad instantánea como una declinación de la fecundidad, para las 27 especies de triatomíneos analizadas.

## 4.2 Patrones de senescencia en base al incremento de la mortalidad instantánea

### 4.2.1 Materiales y métodos

A partir de los valores de mortalidad instantánea por edad ( $\hat{i}_x$ ) estimados en la sección 3.6 (Mortalidad instantánea y fecundidad específica por edad), se analizaron los patrones de mortalidad instantánea y senescencia. Se realizó un análisis de mortalidad instantánea en lugar de un análisis de supervivencia ya que, si bien la mortalidad y la supervivencia están íntimamente relacionadas, la muerte puede ser considerada un *evento*, mientras que la supervivencia es simplemente un “*no- evento*” (i.e. es la ausencia de mortalidad) (Carey 2001).

Para el análisis del patrón específico de mortalidad instantánea de las 27 especies de triatomíneos se utilizaron los siguientes modelos con la formulación propuesta por Carey (2001):

- ✓ El modelo de Gompertz:

$$\mu_x = ae^{bx} \quad (8)$$

- ✓ El modelo logístico:

$$\mu_x = \frac{nx^{n-1}}{g^n + x^n} \quad (9)$$

✓ El modelo basado en la teoría de la confiabilidad propuesto por Gavrilov & Gavrilova (2001), el cual fue simplificado a dos parámetros y que, por simplicidad será denominado "Gavrilovs":

$$\mu_x = nk^n x^{n-1} \quad (10)$$

En todos los análisis  $x$  indica la edad en unidades de tiempo semanales. En estos modelos uno de los parámetros usualmente representa la tasa de mortalidad “base” y los otros (en caso de haber más de uno) representan la forma de la curva de mortalidad y está más relacionado con la tasa de incremento de la mortalidad en función de la edad, un ejemplo de esto último es el coeficiente  $b$  del modelo de Gompertz también conocido como *coeficiente de senescencia*. La elección de estos tres modelos para analizar los patrones de la mortalidad instantánea obedece a que estos tres modelos presentaron el mejor ajuste en un estudio previo realizado sobre la mortalidad de triatomos (Rabinovich *et al.* 2010).

Debido a la gran irregularidad de los patrones de la mortalidad instantánea por edad se llevó a cabo la suavización de los datos mediante el paquete de suavización adaptativa Kolmogorov-Zurbenko (kza) en lenguaje R (usado con el parámetro  $q=2$ ) (Zurbenko *et al.*, 1996). Luego, los ajustes a los diferentes modelos se realizaron mediante una variedad de herramientas y procedimientos: (i) se utilizó el *software* R (R Development Core Team, 2007), (ii) el *software* Statistica (StatSoft, 2009), (iii) el ajuste en línea "*Online Curve Fitting and Surface Fitting Web Site*" (disponible en <http://ZunZun.com/>) (Christopoulos & Lew 2000), y (iv) la herramienta Solver, que es un complemento de Microsoft Excel® para Windows®. En los casos en que el ajuste fue satisfactorio, se obtuvieron los coeficientes de cada parámetro del modelo ajustado, con su desvío estándar, y el estimador  $p$  que indica la significación estadística de cada uno de los coeficientes del modelo.

En los casos en los que más de un modelo ajustó significativamente a los valores de mortalidad instantánea de una misma especie, se calculó la suma de cuadrados mínimos entre los datos observados y las predicciones del modelo ( $SSQ = \sum(\mu_{obs} -$

$\mu_{mod})^2$ ) y se seleccionó el modelo con menor SSQ. Si bien es recomendable ponderar cada elemento de la SSQ por la varianza del valor promedio observado, no se disponía de los datos de esas varianzas.

Se utilizó el parámetro  $b$  del modelo de Gompertz como el *coeficiente de senescencia*, este modelo ya ha sido previamente utilizado como un indicador adecuado del envejecimiento (Nusbaum *et al.* 1996). Dado que solo 18 de las 27 especies (Tabla 3.2-1) mostraron un ajuste significativo al modelo de Gompertz, las regresiones entre el coeficiente de senescencia de Gompertz y los rasgos de historia de vida se realizaron para las 18 especies con ajuste significativo a este modelo (ver Tabla 4.2-1): *D. maxima*, *E. mucronatus*, *P. geniculatus*, *P. herreri*, *P. megistus*, *R. nasutus*, *R. neglectus*, *R. prolixus*, *R. robustus*, *T. eratyrisiformis*, *T. garciabesi*, *T. infestans*, *T. maculata*, *T. matogrossensis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. rubrovaria*, *T. vitticeps*. Debido a que la cantidad de especies fue menor que en el análisis general basado en las 27 especies de la Tabla 3.2-1, los análisis de regresión corregidos filogenéticamente se basaron en el árbol filogenético de Silva De Paula *et al.* (2007) reducido exclusivamente a las 18 especies con ajuste significativo a Gompertz.

#### 4.2.2 Resultados

Las tasas instantáneas de mortalidad ( $\mu_x$ ), suavizadas mediante el kza, se ajustaron a los modelos de Gavrilovs, Gompertz, y Logístico. La Tabla 4.2-1 presenta los coeficientes de los parámetros, la significación estadística y la suma de cuadrados mínimos (SSQ) de cada modelo. A pesar de haber estimado los valores iniciales mediante el *software* Solver para realizar los ajustes, algunos modelos no lograron ajustarse a los datos de mortalidad de algunas especies. Asimismo, no se encontró un único modelo que presentara el mejor ajuste (es decir, menor SSQ) en todas las especies. El ajuste fue estadísticamente significativo para 14 de 15 ajustes satisfactorios

al modelo de Gavrillovs; 10 de 18 ajustes satisfactorios al modelo de Gompertz; y 20 de 21 ajustes satisfactorios al modelo Logístico.

Tabla 4.2-1. Valor de los parámetros de los modelos de mortalidad de Gavrillov, Gompertz y Logístico, ajustados a la tasa instantánea de mortalidad ( $\mu_x$ ). El “\*” indica la significación estadística del coeficiente ( $p < 0.05$ ).  $SSQ = \sum(\mu_{observado} - \mu_{predicho})^2$ . El “-” indica que los datos no pudieron ajustarse a los modelos.

| Especies                  | Modelo de Gavrillov |         |         | Modelo de Gompertz |          |         | Modelo Logístico |        |         |
|---------------------------|---------------------|---------|---------|--------------------|----------|---------|------------------|--------|---------|
|                           | k                   | n       | SSQ     | a                  | b        | SSQ     | n                | g      | SSQ     |
| <i>D. maxima</i>          | 6.7E-03*            | 18.78*  | 1.7E-01 | 1.5E-09*           | 1.6E-01* | 1.7E-01 | 18.94*           | 149.8* | 1.7E-01 |
| <i>E. mucronatus</i>      | -                   | -       | -       | 1.6E-06*           | 1.4E-01* | 1.8E-01 | 11.76*           | 115.3* | 1.7E-01 |
| <i>P. geniculatus</i>     | 6.7E-03*            | 18.78*  | 5.1E-02 | 1.1E-02*           | 9.3E-02* | 4.8E-02 | 0.57             | 3310.3 | 5.0E-02 |
| <i>P. herreri</i>         | -                   | -       | -       | 7.4E-03*           | 1.6E-02* | 7.2E-02 | -                | -      | -       |
| <i>P. megistus</i>        | 1.1E-02*            | 8.18*   | 3.1E-01 | 7.9E-05*           | 1.4E-01* | 3.3E-01 | 8.52*            | 85.7*  | 3.0E-01 |
| <i>R. nasutus</i>         | 4.9E-03*            | 3.46*   | 9.4E-02 | 3.6E-03*           | 4.5E-02* | 8.7E-02 | 3.56*            | 200.1* | 9.4E-02 |
| <i>R. neglectus</i>       | -                   | -       | -       | 5.0E-03*           | 3.9E-02* | 7.6E-02 | 2.64*            | 260.3* | 7.1E-02 |
| <i>R. neivai</i>          | 2.0E-03             | 0.82    | 4.6E-01 | -                  | -        | -       | 0.93*            | 374.1* | 4.6E-01 |
| <i>R. prolixus</i>        | 8.5E-03*            | 6.32*   | 7.2E-02 | 2.6E-04            | 9.7E-02* | 1.7E-01 | 6.49*            | 115.8* | 1.6E-01 |
| <i>R. robustus</i>        | -                   | -       | -       | 2.1E-02*           | 1.6E-02* | 3.2E-01 | -                | -      | -       |
| <i>T. delpontei</i>       | 6.1E-03*            | 29.39*  | 3.2E-01 | -                  | -        | -       | 29.59*           | 162.7* | 3.2E-01 |
| <i>T. dimidiata</i>       | 1.2E-02*            | 28.09*  | 6.1E-01 | -                  | -        | -       | -                | -      | -       |
| <i>T. eratyrisiformis</i> | -                   | -       | -       | 1.3E-03            | 5.1E-02* | 1.3E-01 | 3.65*            | 225.2* | 1.4E-01 |
| <i>T. garciabesi</i>      | 1.2E-02*            | 8.49*   | 7.8E-02 | 4.1E-05            | 1.5E-01* | 8.7E-02 | 8.72*            | 85.6*  | 7.6E-02 |
| <i>T. guasayana</i>       | 8.9E-03*            | 88.89*  | 7.4E-02 | -                  | -        | -       | 89.28*           | 111.7* | 7.4E-02 |
| <i>T. infestans</i>       | 2.3E-02*            | 11.85*  | 5.8E-02 | 6.0E-06            | 3.3E-01* | 5.4E-02 | -                | -      | -       |
| <i>T. maculata</i>        | 4.2E-03*            | 2.10*   | 1.3E-01 | 1.0E-02*           | 4.0E-02* | 1.3E-01 | 2.18*            | 222.8* | 1.3E-01 |
| <i>T. matogrossensis</i>  | -                   | -       | -       | 2.6E-03*           | 4.1E-02* | 7.7E-02 | 3.07*            | 270.4* | 7.9E-02 |
| <i>T. mazzottii</i>       | -                   | -       | -       | 2.8E-08            | 3.3E-01* | 7.9E-02 | 15.69*           | 63.6*  | 7.7E-02 |
| <i>T. pallidipennis</i>   | -                   | -       | -       | 5.8E-05            | 7.0E-02* | 4.3E-01 | -                | -      | -       |
| <i>T. patagonica</i>      | 1.3E-02*            | 137.98* | 2.0E-02 | -                  | -        | -       | -                | -      | -       |
| <i>T. platensis</i>       | 5.8E-03*            | 7.71*   | 7.9E-02 | -                  | -        | -       | 7.78*            | 172.5* | 7.9E-02 |
| <i>T. protracta</i>       | -                   | -       | -       | -                  | -        | -       | 2.96*            | 192.7* | 1.5E-01 |
| <i>T. pseudomaculata</i>  | -                   | -       | -       | -                  | -        | -       | 5.64*            | 163.4* | 1.2E-01 |
| <i>T. rubrovaria</i>      | 1.1E-02*            | 10.33*  | 1.8E-01 | 8.2E-06            | 1.7E-01* | 1.8E-01 | 10.59*           | 86.6*  | 1.8E-01 |
| <i>T. sordida</i>         | -                   | -       | -       | -                  | -        | -       | 146.65*          | 60.1*  | 4.3E-02 |
| <i>T. vitticeps</i>       | -                   | -       | -       | 1.9E-03            | 2.8E-02* | 2.0E-01 | 3.29*            | 406.0* | 1.9E-01 |

A partir de los resultados de los ajustes, se definieron tres grupos de especies caracterizados según su patrón de mortalidad (Fig. 4.2-1). El Grupo I, llamado *Senescencia aguada tardía*, presenta un largo período en el que las tasas de mortalidad permanecen bajas y estables, y aumentan de manera aguda hacia el final de la vida de la cohorte.

El Grupo II, llamado *Senescencia gradual media*, en el que  $\lambda_x$  se incrementa de manera gradual y progresivamente desde las edades tempranas, manteniéndose en niveles intermedios. En estos dos primeros grupos, no se observó una estabilización de la mortalidad en las edades tardías.

El Grupo III, denominado *Senescencia gradual baja*, en el que  $\lambda_x$  se incrementa progresivamente desde las edades más tempranas, manteniéndose en niveles bajos. En este grupo, particularmente en *R. neivai*, parece observarse una estabilización de la mortalidad en las edades tardías. El patrón de senescencia no resultó homogéneo dentro de un mismo género, es decir, diferentes especies del mismo género presentaron patrones de senescencia de los tres grupos identificados.

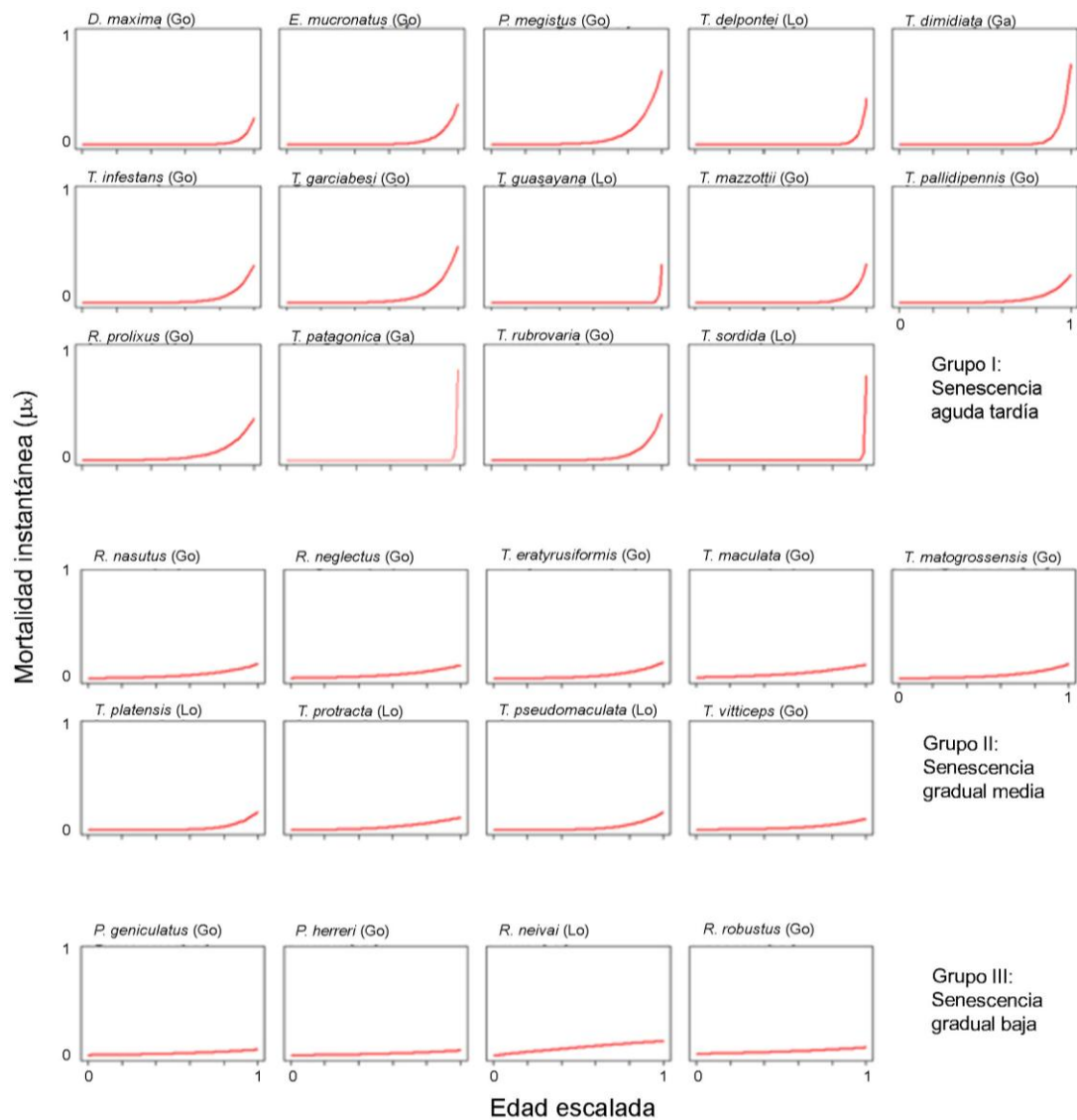


Fig. 4.2-1. Patrones de mortalidad específica por edad para 27 especies de triatomos. Entre paréntesis se indica el modelo al que mejor ajustaron los datos (Go= Gompertz, Lo= Logístico, y Ga= Gavrillovs). El eje de las ordenadas presenta una escala común que va entre 0 y 1, mientras que el eje de las abscisas presenta una escala común que va de 0 a 100, incluyendo desde el estadio huevo hasta la muerte del último adulto vivo.

El coeficiente senescencia (coeficiente  $b$  del modelo de Gompertz) muestra una regresión negativa y significativa con la cantidad de semanas reproductivas ( $R^2 = 59.23$ , coeficiente de correlación = -0.78), la longevidad de adulto ( $R^2 = 20.91$ , coeficiente de correlación = -0.51) y el esfuerzo reproductivo ( $R^2 = 20.67$ , coeficiente de correlación = -0.50). La Tabla 4.2-2 muestra los valores de significación de esas regresiones.

Tabla 4.2-2. Regresiones entre rasgos de historia de vida. F: f- ratio de la regresión y el coeficiente de senescencia ( $b$  de gompertz).  $P$ : valor de la prueba estadística. Sig.:  $p < 0.05$ : \*\*\*,  $p < 0.05$ : \*\*,  $p = 0.05$ : \*,  $p > 0.05$ : -)

| Variable independiente   | Variable dependiente                             | F    | $p$    | Sig. |
|--|--|------|--------|------|
| Coeficiente de senescencia (parámetro $b$ del modelo Gompertz) | log (edad primera reproducción)                  | 1.53 | 0.2334 | -    |
|  | log (edad adulta de reproducción promedio)       | 1.28 | 0.2746 | -    |
|  | log (rango de semanas reproductivas)             | 25.7 | 0.0001 | ***  |
|  | log (tiempo de desarrollo pre-adulto)            | 0.47 | 0.5021 | -    |
|  | log (longevidad de adulto)                       | 5.5  | 0.0323 | **   |
|  | log ( <i>lifespan</i> total)                     | 1.49 | 0.2401 | -    |
|  | total huevos/♀ vida                              | 2.94 | 0.1059 | -    |
|  | esfuerzo reproductivo                            | 5.43 | 0.032  | **   |
|  | Sesgo de la distribución de edades reproductivas | 0.77 | 0.3943 | -    |

### 4.2.3 Discusión

Nuestros resultados muestran que las 27 especies de triatomíneos analizadas presentan un patrón de senescencia creciente manifestado en el incremento de la mortalidad instantánea hacia finales de la vida, lo que señala un deterioro del estado fisiológico de los individuos. Se observaron tres patrones de senescencia bien diferenciados: *senescencia aguda tardía*, *senescencia gradual media* y *senescencia gradual baja*. Esto sugiere que, si bien las 27 especies de triatomíneos estuvieron criadas en condiciones homogéneas, los patrones de mortalidad varían con la edad inclusive en especies cercanamente emparentadas (dentro de un mismo género). Las diferencias en los patrones de mortalidad podrían responder a la heterogeneidad de una población en cuanto a las estrategias que siguen los individuos (Le Cunff *et al.* 2014), y a las presiones ambientales que actúan sobre la distribución de las estrategias de los individuos (Sgró & Partridge 2000).

A pesar de que la mayoría de las especies estudiadas muestra el patrón *senescencia aguda tardía* (N= 14) o *senescencia gradual media* (N= 9), cuatro especies ubicadas dentro del patrón *senescencia gradual baja*, particularmente *R. neivai*, parecen mostrar un *plateau* débil en la mortalidad hacia el final de la vida. Algunos autores señalan la existencia de un *plateau* de la mortalidad hacia el final de la vida en algunas especies de dípteros (Mueller & Rose 1996), aunque existen controversias al respecto (Mueller *et al.* 2003). El *plateau* o achatamiento de la curva de mortalidad señalaría una desaceleración y estabilización de la tasa de mortalidad hacia el final de la vida (Rausser *et al.* 2006).

### 4.3 Tasa de senescencia en base a la declinación de la fecundidad

#### 4.3.1 Materiales y métodos

En base a las curvas de fecundidad específica por edad ( $m_x$ = huevos ♀ por ♀ por semana), se estimó la tasa de senescencia como la pendiente de la función de decrecimiento de la fecundidad. Debido a la gran irregularidad de las curvas de fecundidad por edad, en primer lugar se llevó a cabo la suavización de los datos mediante el paquete GAM (del inglés *Generalized Additive Model*) (Hastie & Tibshirani 1990), con un método de suavización de cuatro valores vecinos colindantes, usando el *software* R (R Core Development Team 2012). A partir de los datos ajustados al modelo GAM, se determinó el valor máximo, y la edad reproductiva a la cual se alcanzó dicho valor. Posteriormente, se tomaron los valores de fecundidad a partir de la edad en la que se registró el valor máximo hasta el final de la vida reproductiva y se estimó una regresión lineal, cuya pendiente corresponde con la tasa de senescencia ( $b'$ ) en base a la declinación de la fecundidad.

### 4.3.2 Resultados

La tasa de senescencia ( $b'$ ) ajustada a un modelo aditivo generalizado desde el valor máximo ( $m_{x\text{ máx}}$ ) hasta la última edad de la cohorte, presentó un valor promedio en valor absoluto de 0.127 (CV 96.20%) para las 27 especies (Fig. 4.3-1). Dado que el valor de  $b'$  es siempre negativo, por ser la pendiente de la curva de declinación de la fecundidad, se estimó el valor absoluto para permite reflejar más fácilmente la magnitud de la senescencia.

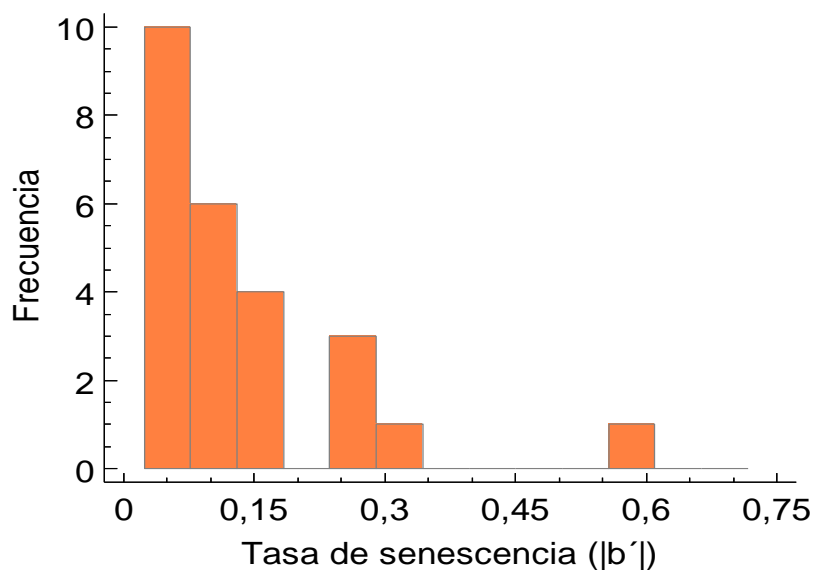


Fig. 4.3-1. Distribución de frecuencias de la tasa de senescencia en valor absoluto ( $|b'|$ ) para las 27 especies de triatomíneos analizadas. Dado que el valor de  $b'$  es siempre negativo por ser la pendiente de la curva de declinación de la fecundidad, se estimó el valor absoluto para reflejar más fácilmente la magnitud de la senescencia.

El valor máximo de la tasa de senescencia  $b'$  se observa en *T. infestans* ( $|0.578|$ ) y el mínimo en *E. mucronatus* ( $|0.0077|$ ). Se observa una relación positiva entre la tasa de senescencia  $b'$  en valor absoluto y el máximo valor de fecundidad alcanzado ( $m_{x\text{ máx}}$ ) (Fig. 4.3-2).

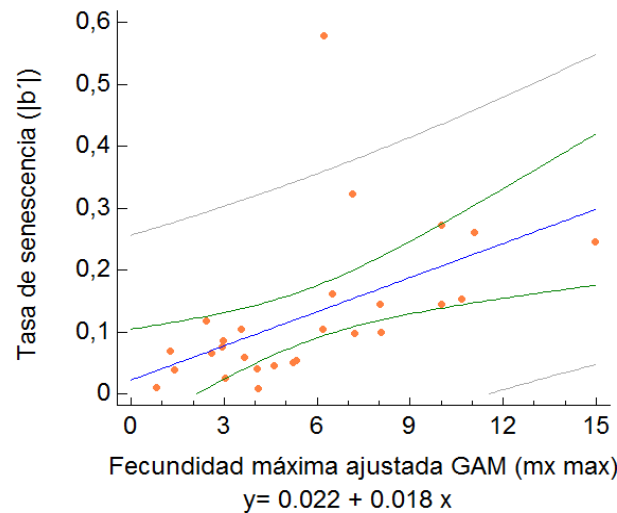


Fig. 4.3-2. Relación entre la tasa de senescencia en valor absoluto ( $|b'|$ ) y la fecundidad máxima ( $m_{x\text{ máx}}$ ) alcanzada para las 27 especies de triatominos. Cuanto mayor es el valor absoluto de la tasa de senescencia, mayor es la velocidad de este proceso.

La tasa de senescencia muestra una relación significativa con gran parte de los rasgos de historias de vida analizados (Tabla 4.3-1).

Tabla 4.3-1. Regresiones entre rasgos de historia de vida y la tasa de senescencia en base al decrecimiento de la fecundidad. F: F- ratio de la regresión.  $p$ : valor de la prueba estadística. Sig.:  $p < 0.05$ : \*\*\*,  $p < 0.05$ : \*\*,  $p = 0.05$ : \*,  $p > 0.05$ : -

| Rasgo dependiente              | Rasgo independiente                              | F    | p      | sig. |
|--------------------------------|--|------|--------|------|
|                                | log (edad primera reproducción)                  | 0.01 | 0.9318 | -    |
|                                | log (edad adulta de reproducción promedio)       | 0.33 | 0.5736 | -    |
|                                | log (rango de semanas reproductivas)             | 7.85 | 0.0097 | ***  |
|                                | log (tiempo desarrollo pre-adulto)               | 4.83 | 0.0375 | **   |
| Tasa de senescencia ( $ b' $ ) | log ( <i>lifespan</i> total)                     | 16.2 | 0.0005 | ***  |
|                                | log (longevidad adulto)                          | 7.92 | 0.0094 | ***  |
|                                | total huevos/♀ vida                              | 1.18 | 0.2883 | -    |
|                                | esfuerzo reproductivo                            | 0.23 | 0.6389 | -    |
|                                | Sesgo de la distribución de edades reproductivas | 0.88 | 0.3564 | -    |

La tasa de senescencia muestra una regresión negativa y significativa con el rango de semanas reproductivas (Fig. 4.3-3), el tiempo de desarrollo pre-adulto (Fig. 4.3-4) y la longevidad de adulto (Fig. 4.3-5).

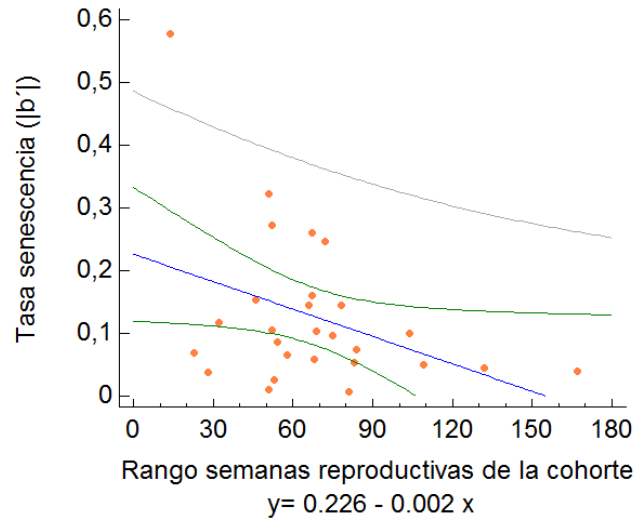


Fig. 4.3-3. Relación entre la tasa de senescencia y el rango de semanas reproductivas para 27 especies de triatominos, donde cada punto corresponde a una especie. Cuanto mayor es el valor absoluto de la tasa de senescencia, mayor es la velocidad de este proceso.

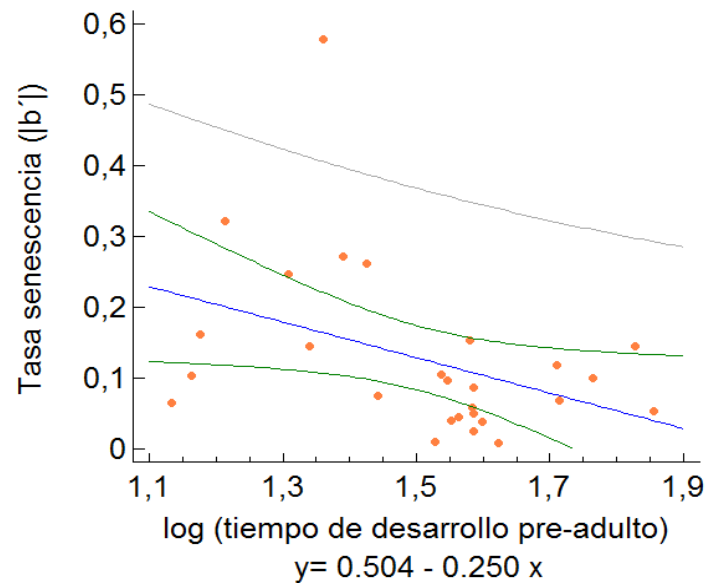


Fig. 4.3-4. Relación entre la tasa de senescencia y el tiempo de desarrollo pre-adulto para 27 especies de triatominos, donde cada punto corresponde a una especie. Cuanto mayor es el valor absoluto de la tasa de senescencia, mayor es la velocidad de este proceso.

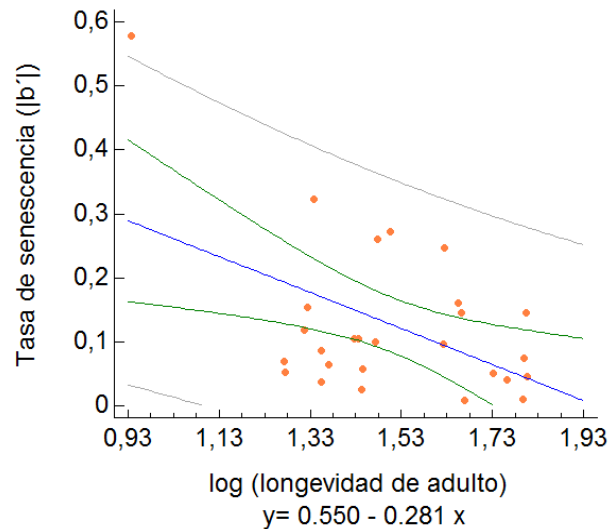


Fig. 4.3-5. Regresión entre la tasa de senescencia y la longevidad de adulto para 27 especies de triatominos, donde cada punto corresponde a una especie. Cuanto mayor es el valor absoluto de la tasa de senescencia, mayor es la velocidad de este proceso.

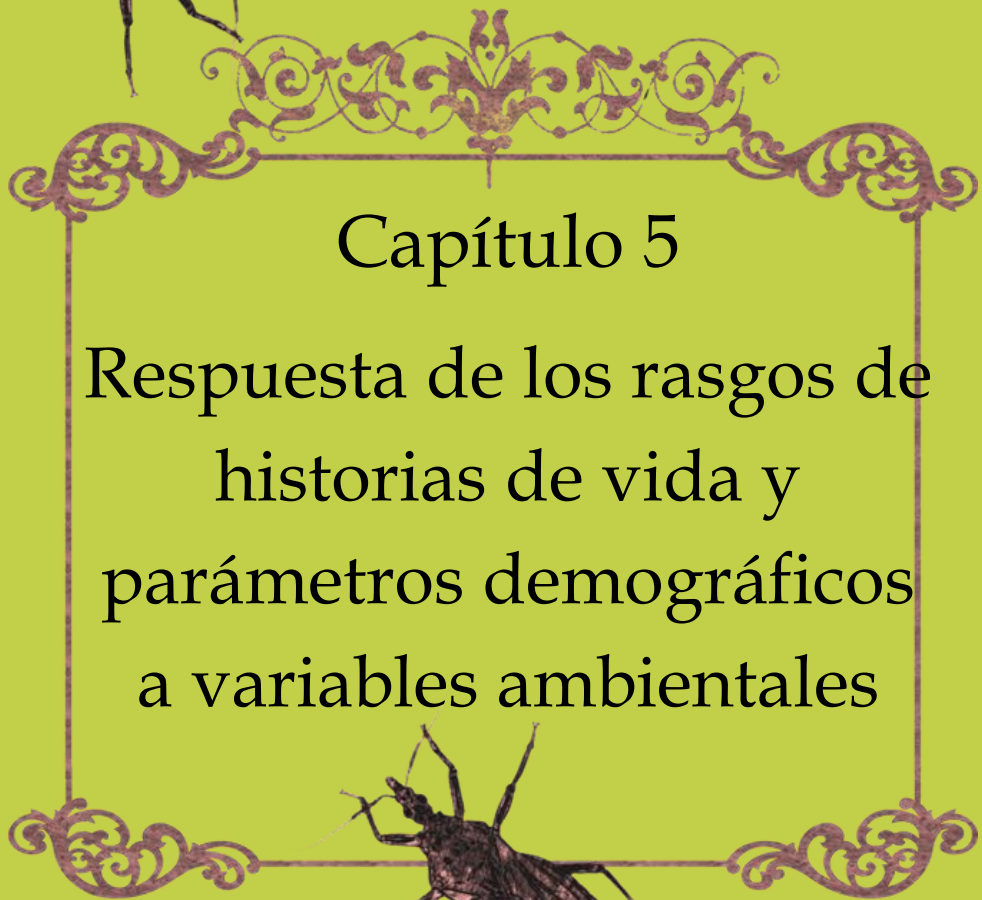
#### 4.3.3 Discusión

Las especies que inician la reproducción tempranamente presentan una tasa de senescencia mayor en valor absoluto, que las que la inician más tardíamente. Este resultado concuerda con lo esperado desde el punto de vista energético, ya que sugiere que las especies que destinan la energía a las funciones reproductivas en las edades tempranas compensan dicha inversión presentando una declinación abrupta de la fecundidad que podría deberse a la acumulación de daño somático, entre otros factores.

Asimismo, la relación inversa entre la tasa de senescencia y el rango de semanas reproductivas sugiere que las especies con mayor grado de iteroparidad presentan una declinación de las oviposturas más gradual y progresiva, lo cual podría deberse a la distribución más espaciada de las oviposturas. Se observó que entre dos especies con tasas netas de reemplazo similares, la que presentó mayor cantidad de edades reproductivas presentó al mismo tiempo una menor tasa de senescencia. Por ejemplo, si bien *P. herreri* y *P. megistus* presentaron valores similares de  $R_0$  ( $\cong 65$ ), esta última presentó menor cantidad de semanas reproductivas y una mayor tasa de senescencia en

valor absoluto respecto de la primera. Sería de interés contar con información detallada de las intermitencias entre eventos reproductivos de modo de poder poner a prueba la hipótesis de *trade-off* entre la tasa de senescencia y la los intervalos entre eventos reproductivos.

Se observa que las especies con menor tiempo de desarrollo pre- adulto presentan una mayor tasa de senescencia. Esto podría deberse a que los organismos que presentan un tiempo de desarrollo pre- adulto breve, presentan al mismo tiempo una mayor tasa de desarrollo pre- adulta (i.e. inversa del tiempo de desarrollo pre- adulto), por lo que la inversión energética asignada al crecimiento y desarrollo en las edades tempranas podría relacionarse con la declinación más marcada de su estado fisiológico interno en relación a la fecundidad respecto de los organismos con tiempo de desarrollo pre- adulto más prolongado.



## Capítulo 5

Respuesta de los rasgos de  
historias de vida y  
parámetros demográficos  
a variables ambientales



## **5 Capítulo: Respuesta de los rasgos de historias de vida y parámetros demográficos a variables ambientales**

### **5.1 Introducción**

La relación entre los rasgos de historia de vida con las variables ambientales ha sido estudiada desde hace décadas para diferentes especies de triatomíneos (Carcavallo & Martínez 1972, Luz *et al.* 1999, Guarneri *et al.* 2003). En general, se ha analizado el efecto de variables como la temperatura y la humedad relativa, en condiciones constantes y/ o fluctuantes (García da Silva & García da Silva 1990, García da Silva & García da Silva 1989a, García da Silva & García da Silva 1989b, Martínez-Ibarra *et al.* 2008, Luz *et al.* 1999). A su vez el grado de impredecibilidad ambiental (estocasticidad) podría afectar de manera diferencial los rasgos de historias de vida de las especies, como así también sus parámetros demográficos (Menu *et al.* 2010).

El calentamiento global podría tener diferentes efectos sobre los sistemas biológicos, tanto a nivel ecosistémico (incluyendo perturbaciones estacionales hasta cambios en la biogeografía y biodiversidad) como a nivel de organismos. En particular, entre los organismos ectotérmicos las especies terrestres se encuentran entre las más afectadas, debido a que los cambios en la temperatura ambiental de los hábitats terrestres son mayores que en los ambientes acuáticos. La temperatura afecta no solo el comportamiento sino también las características fisiológicas. La supervivencia de los individuos puede verse afectada en diferentes direcciones en función de la temperatura óptima de los individuos, y cuán cerca se encuentre la nueva temperatura de ésta (Rolandi & Schilman 2012).

La tasa metabólica de los ectotermos está fuertemente influenciada por la temperatura, se ha evidenciado que un aumento de 10°C de temperatura puede generar un incremento de la tasa metabólica al doble de su valor (Randall *et al.* 2001), lo cual

representaría un incremento al doble de la velocidad de las reacciones bioquímicas como de la tasa de transformación de nutrientes. Desde esta perspectiva, es de esperar que las especies de triatomíneos adaptadas a ambientes con mayores valores de temperatura presenten una mayor tasa metabólica lo cual aceleraría los tiempos de desarrollo e incrementaría la mortalidad promedio, debido a la disminución de la expectativa de vida al nacimiento. En ese mismo sentido, un incremento de la tasa metabólica generaría un incremento en la acumulación de daño somático, lo cual incidiría directamente sobre el coeficiente de senescencia. Por lo tanto, es de esperar que las especies adaptadas a ambientes con mayores valores de temperatura presenten un mayor coeficiente de senescencia.

En este marco, resulta interesante identificar y caracterizar la relación entre la mortalidad promedio y las variables climáticas relacionadas con la temperatura. La hipótesis subyacente supone que la velocidad incrementada de los procesos metabólicos aumentaría la acumulación de daño somático, aumentando la probabilidad de muerte de los individuos reflejándose en un incremento del coeficiente de senescencia, de modo que las especies adaptadas a ambientes con características climáticas más cálidas presentarían un incremento de la mortalidad y la senescencia en relación a las especies adaptadas a ambientes con temperaturas menores.

Por su parte, en cuanto a la relación de la mortalidad y el coeficiente de senescencia respecto de las variables climáticas relacionadas con las precipitaciones y los indicadores de productividad primaria (NDVI y AET), es de esperar que los ambientes con menor productividad presenten características menos favorables para la persistencia y desarrollo de los individuos debido a la menor disponibilidad de hospederos como así también de refugios (nidos de aves, cuevas de animales silvestres, etc.) y, por lo tanto, las especies allí adaptadas presenten mayores valores de mortalidad

y senescencia que las especies adaptadas a ambientes más productivos. La hipótesis subyacente se relaciona, por tanto, con la mayor disponibilidad de alimento y de refugio de los ambientes más productivos, lo cual contribuiría positivamente sobre la probabilidad de supervivencia de los organismos disminuyendo en última instancia la mortalidad promedio y el fenómeno de senescencia.

Se ha observado que las especies adaptadas a ambientes estocásticos presentan diferentes estrategias de historias de vida en respuesta a la incertidumbre ambiental (Yoshimura & Clark 1993). La teoría de historias de vida desde un punto de vista estocástico (Menu *et al.* 2000, Tuljapurkar & Orzack 1980, Yoshimura & Clark 1993) sugiere que en ambientes impredecibles, las especies presentan estrategias de distribución de los riesgos (*bet-hedging*) que permiten contrarrestar la incertidumbre ambiental (Slatkin 1974). El *bet-hedging* ha sido abordado desde diferentes áreas, incluyendo la evolución de las historias de vida (Cohen 1968, Tuljapurkar 1990) y la demografía (Tuljapurkar 1989), y las bases teóricas de este tipo de estrategias han sido establecidas hace varias décadas (Seeger & Brockman 1987, y referencias allí).

Este tipo de estrategias reduce la variación del *fitness* entre generaciones, a expensas de una disminución del *fitness* promedio (Seeger & Brockman 1987). Algunos de los rasgos de historia de vida que se han estudiado en relación a la estocasticidad ambiental son el tiempo de desarrollo pre-adulto y la cantidad de eventos reproductivos. Se ha observado que los organismos adaptados a ambientes estocásticos pueden presentar un alargamiento del tiempo de desarrollo (o dormancia) (Hanski 1988, Menu *et al.* 2000), clásicamente estudiado en semillas (Cohen 1968) aunque también se ha analizado en algunas especies de triatominos (Menu *et al.* 2010). Por otro lado, el aumento de la iteroparidad (i.e. cantidad de eventos reproductivos) ha sido descrito como una adaptación de los organismos frente a ambientes estocásticos, la distribución

de los eventos reproductivos en mayor cantidad de oportunidades podría contrarrestar la incertidumbre de ambientes fluctuantes al azar. Se espera que, a igualdad del resto de los rasgos de historias de vida, las poblaciones con mayor cantidad de edades reproductivas sean menos tendientes a la extinción (i.e. tasas de crecimiento demográfico menos negativas) que las especies con la distribución de la fecundidad específica neta más compacta (Roff 2002).

Asimismo, se ha propuesto que la estocasticidad ambiental no solo se relaciona con las estrategias reproductivas, sino también con la duración del *lifespan* total. Algunos autores han sugerido que las especies adaptadas a ambientes fluctuantes al azar y adversos (e.g. disponibilidad de alimento) presentarían un *lifespan* prolongado (Carey 2001). Si bien numerosas especies de triatomíneos se encuentran adaptadas a microambientes que podrían amortiguar las fluctuaciones de las variables macroclimáticas, las fluctuaciones ambientales aleatorias tanto climáticas como relacionadas con la disponibilidad de alimento, la predación, entre otras variables, podrían explicar la diversidad de estrategias de historias de vida observadas en las diferentes especies como respuesta frente a la estocasticidad ambiental.

En un contexto de calentamiento global en el que se espera un incremento del grado de incertidumbre ambiental (Childs *et al.* 2010), conocer la respuesta de los rasgos de historia de vida frente no solo a los valores de las variables climáticas sino también a los grados de estocasticidad ambiental sería un paso fundamental ya que podría ayudar a entender la distribución geográfica actual y futura de los triatomíneos en América. Por lo tanto, a continuación se presentan los análisis de relación entre los rasgos de historia de vida y los parámetros demográficos con las variables ambientales, lo que permitirá echar luz sobre la diversidad de historias de vida observada en los triatomíneos en relación a sus adaptaciones ambientales.

## 5.2 Parámetros demográficos y variables macroclimáticas

### 5.2.1 Materiales y métodos

Para las 27 especies analizadas (ver Tabla 3.2-1) se analizó la relación de la mortalidad promedio y el coeficiente de senescencia respecto de las variables macroclimáticas (Tabla 5.2-1). Para cada especie, se obtuvo el valor promedio de cada una de las variables macroclimáticas para todo el rango de distribución geográfica obtenido de la digitalización del Atlas de Carcavallo *et al.* (1999). Las variables macroclimáticas fueron obtenidas de la base de datos agroclimática de la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (disponibles en [ftp://ext-ftp.fao.org/SD/Reserved/Agromet/New\\_LocClim/](ftp://ext-ftp.fao.org/SD/Reserved/Agromet/New_LocClim/)), por medio del *software* New LocClim v.1.10 (Gommes *et al.* 2004).

Tabla 5.2-1. Variables macroclimáticas analizadas en relación a la mortalidad promedio ( $1/e_0$ ) y al coeficiente de senescencia (parámetro  $b$  del modelo de mortalidad de Gompertz).

|  |  |
|--|--|
| ✓Precip. promedio anual (mm)                   | ✓Precip. máxima del mes más lluvioso (mm)    |
| ✓Límite inferior de precip. 95% (mm)           | ✓Precip. mínima del mes más seco (mm)        |
| ✓Límite superior de Precip. 95% (mm)           | ✓Número de meses secos/ año                  |
| ✓Índice de Precip. de Colwell                  | ✓Número de meses húmedos/ año                |
| ✓Coeficiente de variación de la Precip. (%)    | ✓Número de meses súper húmedos/ año          |
| ✓Altitud promedio sobre el nivel del mar (msm) | ✓Amplitud térmica anual (°C)                 |
| ✓Promedio anual de temperatura (°C)            | ✓Coeficiente variación de la temperatura (%) |
| ✓Temp. anual mínima (°C)                       | ✓Promedio anual del NDVI                     |
| ✓Temp. mínima del mes más frío (°C)            | ✓Coeficiente de variación del NDVI (%)       |
| ✓Temp. máxima del mes más cálido (°C)          | ✓AET promedio (mm)                           |

Para ver una descripción detallada de la base de datos geográfica y climática utilizadas, junto con la metodología para estimar el valor promedio de cada una, ver Anexo 3: Base de datos geográfica y variables ambientales, allí se discuten fortalezas y debilidades de las mismas.

En todos los casos se estimaron regresiones lineales corregidas mediante el método de Contrastes Filogenéticos Independientes (CFI) empleando el paquete “ape”

del *software* R (R Core Development Team 2012) (ver detalle de metodología en sección 3.9 Fecundidad promedio y mortalidad promedio).

En cuanto al coeficiente de senescencia, solo 18 de las 27 especies analizadas presentaron un ajuste significativo al modelo de Gompertz (ver 4.2 Patrones de senescencia en base al incremento de la mortalidad instantánea): *D. maxima*, *E. mucronatus*, *P. geniculatus*, *P. herreri*, *P. megistus*, *R. nasutus*, *R. neglectus*, *R. prolixus*, *R. robustus*, *T. eratyrusiformis*, *T. garciabesi*, *T. infestans*, *T. maculata*, *T. matogrossensis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. rubrovaria*, *T. vitticeps*. Por tal motivo, las regresiones entre el coeficiente de senescencia de Gompertz fue analizado en relación a las variables macroclimáticas para las 18 especies con ajuste significativo a este modelo (ver Tabla 4.2-1). Debido a que la cantidad de especies fue menor que en el análisis general basado en las 27 especies de la Tabla 3.2-1, los análisis de regresión corregidos filogenéticamente se basaron en el árbol filogenético de Silva De Paula *et al.* (2007) reducido exclusivamente a las 18 especies con ajuste significativo a Gompertz.

### 5.2.2 Resultados

La mortalidad promedio ( $1/e_0$ ) muestra regresiones significativas con ocho variables relacionadas con las precipitaciones y el coeficiente de variación del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI, %) (Tabla 5.2-2).

Tabla 5.2-2. Coeficientes de las regresiones entre la mortalidad promedio ( $1/e_0$ ) respecto de diferentes variables climáticas, corregidas por el método de Contrastes Filogenéticos Independientes, para 27 especies de triatomíneos. Los valores de las variables climáticas utilizados en las regresiones corresponden con el promedio aritmético para todo el rango de la distribución potencial de la especie. NDVI: Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (%). AET: evapotranspiración real.

| Variable dependiente            | Variable independiente                        | Coefficiente de la regresión | Error estándar | Valor $t$ | $p$      |
|---------------------------------|---|------------------------------|----------------|-----------|----------|
| mortalidad promedio ( $1/e_0$ ) | Altitud promedio sobre el nivel del mar (msm) | 1.1E-05                      | 1.1E-05        | 1.05245   | 0.30266  |
|                                 | Promedio anual de temperatura (°C)            | -0.00060                     | 0.00180        | -0.33135  | 0.74315  |
|                                 | Temp. anual mínima (°C)                       | 0.00162                      | 0.00137        | 1.18693   | 0.24641  |
|                                 | Temp. anual máxima (°C)                       | 0.00225                      | 0.00210        | 1.07133   | 0.29425  |
|                                 | Precip. promedio anual (mm)                   | -1.5E-05                     | 4.2E-06        | -3.56725  | 0.00149* |
|                                 | Límite inferior de precip. 95% (mm)           | -2.6E-05                     | 7.7E-06        | -3.33849  | 0.00264* |
|                                 | Límite superior de Precip. 95% (mm)           | -9.3E-06                     | 2.7E-06        | -3.47074  | 0.00190* |
|                                 | Índice de precip. de Colwell                  | -0.15913                     | 0.04713        | -3.37684  | 0.00240* |
|                                 | Coeficiente de variación de la precip. (%)    | 0.00114                      | 0.00044        | 2.61404   | 0.01494* |
|                                 | Amplitud térmica anual (°C)                   | 0.00047                      | 0.00121        | 0.38703   | 0.70201  |
|                                 | Coeficiente variación de la temperatura (%)   | 0.00072                      | 0.00055        | 1.30837   | 0.20265  |
|                                 | Promedio anual del NDVI                       | -0.05010                     | 0.03350        | -1.49561  | 0.14727  |
|                                 | Coeficiente de variación del NDVI (%)         | 0.00804                      | 0.00263        | 3.06192   | 0.00520* |
|                                 | AET promedio (mm)                             | -0.00023                     | 0.00015        | -1.47877  | 0.15169  |
|                                 | Temp. mínima del mes más frío (°c)            | 0.00088                      | 0.00093        | 0.94976   | 0.35133  |
|                                 | Temp. máxima del mes más cálido (°c)          | -9.8E-05                     | 0.00272        | -0.03617  | 0.97144  |
|                                 | Precip. máxima del mes más lluvioso (mm)      | -0.00033                     | 0.00008        | -3.99956  | 0.00050* |
|                                 | Precip. mínima del mes más seco (mm)          | -0.00011                     | 3.2E-05        | -3.26415  | 0.00317* |
|                                 | Número de meses secos/año                     | 0.00197                      | 0.00108        | 1.83082   | 0.07907  |
|                                 | Número de meses húmedos/año                   | 0.00214                      | 0.00181        | 1.18209   | 0.24829  |
|                                 | Número de meses súper húmedos/año             | -0.00200                     | 0.00089        | -2.25957  | 0.03282* |

El coeficiente de senescencia (parámetro  $b$  del modelo de mortalidad de Gompertz) no muestra una relación significativa con ninguna de las variables geográficas y climáticas analizadas (Tabla 5.2-3).

Tabla 5.2-3. Regresiones lineales entre el parámetro  $b$  del modelo de mortalidad de Gompertz (indicador de senescencia) y algunas variables climáticas como variables predictoras. Los valores de las variables climáticas utilizados en las regresiones corresponden con el promedio aritmético para todo el rango de la distribución potencial de la especie. NDVI: índice de vegetación de diferencia normalizada

| Variable dependiente  | Variable independiente                      | Coefficiente de la regresión | Desvío estándar | Valor $t$ | $p$     |
|---|---|------------------------------|-----------------|-----------|---------|
| coeficiente de senescencia (parámetro $b$ del modelo de mortalidad de Gompertz) | Precip. Promedio Anual (mm)                 | 0.00027                      | 0.00023         | 1.19358   | 0.25004 |
|   | Límite inferior de precip. 95% (mm)         | 0.00029                      | 0.00043         | 0.66386   | 0.51623 |
|   | Límite superior de precip. 95% (mm)         | 0.00021                      | 0.00014         | 1.52282   | 0.14732 |
|   | Índice de Precip. de Colwell                | 2.40489                      | 2.66950         | 0.90088   | 0.38101 |
|   | Coefficiente de variación de la precip. (%) | 0.03058                      | 0.02010         | 1.52139   | 0.14768 |
|   | Coefficiente de variación del NDVI (%)      | -0.11072                     | 0.12554         | -0.88195  | 0.39086 |
|   | Precip. máxima en el mes más lluvioso (mm)  | 0.00405                      | 0.00520         | 0.77925   | 0.44721 |
|   | Precip. mínima en el mes más seco (mm)      | 0.00204                      | 0.00170         | 1.20070   | 0.24734 |

### 5.3 Rasgos de historias de vida y estocasticidad ambiental

#### 5.3.1 Materiales y métodos

Se analizó la relación entre los principales rasgos de historia de vida asociados con tiempo de desarrollo y aspectos reproductivos, y un índice de entropía construido especialmente para reflejar el grado de estocasticidad de las temperaturas ( $H_T$ ) y de las precipitaciones ( $H_P$ ). Cuanto mayor estocasticidad presenten alguna de estas dos variables, menos predecible será el ambiente, y por lo tanto, mayor será el valor del índice de entropía. Las regresiones entre rasgos de historias de vida y el índice de entropía se realizaron mediante el *software* Statgraphics (Statpoint Technologies Inc. 2010).

El índice de entropía de la temperatura ( $H_T$ ) y de las precipitaciones ( $H_P$ ) se construyó en base a una serie de 112 años (1901- 2013) de datos de temperaturas y precipitaciones promedios mensuales (Harris. *et al.* 2014), disponibles en [http://www.cru.uea.ac.uk/cru/data/hrg/cru\\_ts\\_3.22/ge/](http://www.cru.uea.ac.uk/cru/data/hrg/cru_ts_3.22/ge/), para la localidad de origen las cohortes de cada una de las especies analizadas. A esta fuente de datos se la identificará de ahora en más como CRU.

Para obtener las coordenadas geográficas de las 27 especies se llevó a cabo el proceso de georreferenciación, mediante el *software Google Earth* (<http://www.google.com/earth/download>). En el caso de las especies que solo contaban con información del origen geográfico a nivel país y no tenían datos más precisos sobre la localidad de colecta, se procedió a levantar todas las coordenadas de la distribución geográfica del Atlas de Carcavallo *et al.* (1999), en el *software QGIS* (Quantum GIS Development Team 2014). Una vez creadas las capas temáticas con la distribución de cada especie se procedió a extraer las coordenadas del país correspondiente mediante la herramienta *Consulta espacial*, que permite seleccionar los pares de coordenadas (i.e. latitud y longitud) contenidos dentro de un polígono (i.e. el país correspondiente). Para ello se emplearon las capas de información de los límites administrativos de los países de América, disponibles *Worldclim* (<http://www.worldclim.org/>). De este modo, una vez extraídos los valores de latitud y longitud contenidos dentro del polígono del país de origen, la herramienta *Estadísticas básicas* del *software QGIS* para obtener el valor medio de dichas coordenadas. Así, el valor medio de latitud y longitud de la distribución de una especie de un país dado fue utilizado para obtener los datos climáticos de la serie de 100 años CRU (Harris. *et al.* 2014).

Para el cálculo del índice de entropía tanto de temperatura ( $H_T$ ) como de las precipitaciones ( $H_P$ ), se dividió el año en *cuatro trimestres*: enero, febrero y marzo; abril, mayo y junio; julio, agosto y septiembre; y octubre, noviembre y diciembre. Si bien estos trimestres no corresponden exactamente con estaciones climáticas, se considera que son una buena aproximación a las mismas ya que presentan un desfase aproximado de solo 10 días. Por otra parte, se los identifica como *trimestres* en lugar de estaciones climáticas ya que es un término más general que no varía en función del hemisferio Sur o Norte.

Para el cálculo de la entropía de temperatura  $H_T$ , se estimaron los valores promedio de temperatura de una de los cuatro trimestres de cada año ( $x$ ) a lo largo de los 112 años de datos. Luego, los *trimestres* de cada uno de los 112 años de datos fueron *clasificados en cuatro tipos* comparándolos con el valor promedio de la temperatura ( $\bar{T}_x$ ) y su desvío estándar ( $\sigma$ ): *Tipo 1*, valores menores a la media ( $\bar{T}_{112}$ ) menos un desvío estándar ( $\sigma$ ) ( $\bar{T}_x < \bar{T}_{112} - \sigma$ ); *Tipo 2*, valores mayores a la media menos un desvío estándar y menores que la media ( $\bar{T}_{112} - \sigma < \bar{T}_x < \bar{T}_{112}$ ); *Tipo 3*, valores mayores a la media y menores que la media más un desvío estándar ( $\bar{T}_{112} < \bar{T}_x < \bar{T}_{112} + \sigma$ ); *Tipo 4*, valores mayores a la media más un desvío estándar ( $\bar{T}_{112} + \sigma < \bar{T}_x$ ).

Luego se estimó una serie de matrices de Markov en base a la probabilidad de transición entre estados, los que representan la probabilidad de transición entre un *trimestre i* (del tipo 1, 2, 3 o 4), y el trimestre  $i + 1$  (del tipo 1, 2, 3 o 4) (Fig. 5.3-1).

|             | Trimestre 1 |              |              |              | Trimestre 2  |              |              |              | Trimestre 3  |              |              |              | Trimestre 4  |              |              |              |
|-------------|-------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
|             | 1           | 2            | 3            | 4            | 1            | 2            | 3            | 4            | 1            | 2            | 3            | 4            | 1            | 2            | 3            | 4            |
| Trimestre 1 | 1           |              |              |              | $P_{11\ 21}$ | $P_{11\ 22}$ | $P_{11\ 23}$ | $P_{11\ 24}$ |              |              |              |              |              |              |              |              |
|             | 2           |              |              |              | $P_{12\ 21}$ | $P_{12\ 22}$ | $P_{12\ 23}$ | $P_{12\ 24}$ |              |              |              |              |              |              |              |              |
|             | 3           |              |              |              | $P_{13\ 21}$ | $P_{13\ 22}$ | $P_{13\ 23}$ | $P_{13\ 24}$ |              |              |              |              |              |              |              |              |
|             | 4           |              |              |              | $P_{14\ 21}$ | $P_{14\ 22}$ | $P_{14\ 23}$ | $P_{14\ 24}$ |              |              |              |              |              |              |              |              |
| Trimestre 2 | 1           |              |              |              |              |              |              |              | $P_{21\ 31}$ | $P_{21\ 32}$ | $P_{21\ 33}$ | $P_{21\ 34}$ |              |              |              |              |
|             | 2           |              |              |              |              |              |              |              | $P_{22\ 31}$ | $P_{22\ 32}$ | $P_{22\ 33}$ | $P_{22\ 34}$ |              |              |              |              |
|             | 3           |              |              |              |              |              |              |              | $P_{23\ 31}$ | $P_{23\ 32}$ | $P_{23\ 33}$ | $P_{23\ 34}$ |              |              |              |              |
|             | 4           |              |              |              |              |              |              |              | $P_{24\ 31}$ | $P_{24\ 32}$ | $P_{24\ 33}$ | $P_{24\ 34}$ |              |              |              |              |
| Trimestre 3 | 1           |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              | $P_{31\ 41}$ | $P_{31\ 42}$ | $P_{31\ 43}$ | $P_{31\ 44}$ |
|             | 2           |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              | $P_{32\ 41}$ | $P_{32\ 42}$ | $P_{32\ 43}$ | $P_{32\ 44}$ |
|             | 3           |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              | $P_{33\ 41}$ | $P_{33\ 42}$ | $P_{33\ 43}$ | $P_{33\ 44}$ |
|             | 4           |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              | $P_{34\ 41}$ | $P_{34\ 42}$ | $P_{34\ 43}$ | $P_{34\ 44}$ |
| Trimestre 4 | 1           | $P_{41\ 11}$ | $P_{41\ 12}$ | $P_{41\ 13}$ | $P_{41\ 14}$ |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              |
|             | 2           | $P_{42\ 11}$ | $P_{42\ 12}$ | $P_{42\ 13}$ | $P_{42\ 14}$ |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              |
|             | 3           | $P_{43\ 11}$ | $P_{43\ 12}$ | $P_{43\ 13}$ | $P_{43\ 14}$ |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              |
|             | 4           | $P_{44\ 11}$ | $P_{44\ 12}$ | $P_{44\ 13}$ | $P_{44\ 14}$ |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              |

Fig. 5.3-1. Esquema de las matrices de Markov que representan los estados del sistema, donde  $p_{(i).(m)}$  indica la proporción de transiciones observadas entre el trimestre  $i$  de cualquier tipo, a un trimestre  $(i + 1)$  de cualquier tipo.

La probabilidad de transición  $p_{(i).(m)}$  indica la transición entre el trimestre  $e=1, 2, 3, 4$  de cualquier tipo  $j=1, 2, 3, 4$ , y un trimestre posible  $m$  (con  $m = i + 1$ ) de

cualquier tipo  $j=1, 2, 3, 4$ . Por ejemplo, la transición  $p_{11\ 21}$  indica la probabilidad de que un primer *trimestre* de tipo 1, sea seguido por un segundo *trimestre* de tipo 1, mientras que  $p_{11\ 22}$  indica la probabilidad de que un primer *trimestre* del tipo 1 sea seguido por un segundo *trimestre* del tipo 2, y así sucesivamente.

Finalmente, se estimó la matriz estacionaria para obtener la proporción de cada una de las transiciones posibles en base a la cual se calculó la entropía siguiendo la fórmula de Shannon (Shannon & Weaver 1949):

$$H_T = - \sum_{i=1}^n p_{(i)(m.)} \log_2 p_{(i)(m.)} \quad (11)$$

donde  $p_{(i)(m.)}$  es la proporción observada de la transición del estado  $i=1, 2, 3, 4$  de cualquier tipo  $j=1, 2, 3, 4$  a un estado posible  $m$  (con  $m = i + 1$ ) de cualquier tipo  $j$ .

El índice de entropía de las precipitaciones ( $H_P$ ) se estimó mediante el mismo procedimiento que el  $H_T$ , a partir de la serie CRU de 112 años de precipitaciones promedio mensuales.

Finalmente, los índices de entropía de temperatura ( $H_T$ ) y precipitaciones ( $H_P$ ), estimados para localidad de origen de las 27 especies, fueron relativizados respecto del máximo valor posible de entropía ( $H_{MAX}$ ) de un ambiente clasificado en 16 estados (i.e. cuatro *trimestres* con cuatro tipos posibles cada uno) con transiciones equiprobables entre estados, lo cual produce un valor máximo posible de entropía de 1.98.

Los índices de entropía de temperatura ( $H_T$ ) y precipitaciones ( $H_P$ ) escalados respecto de su máximo, reflejan la proporción de entropía (estocasticidad) registrada en una localidad respecto del máximo valor posible que podría observarse en un ambiente clasificado en 16 estados. Estos índices de entropía relativizados fueron multiplicados

por 100, de modo que oscilaron entre 0 y 100, lo que indica la mínima y la máxima estocasticidad ambiental, respectivamente.

### 5.3.2 Resultados

La entropía de la temperatura relativizada ( $H_T$ ) solo se relacionó significativamente con la edad adulta de reproducción promedio (Tabla 5.3-1) (Fig. 5.3-2).

Tabla 5.3-1. Regresiones entre rasgos de historia de vida y la entropía de temperatura ( $H_T$ ) y de precipitaciones ( $H_P$ ). F: F- ratio de la regresión. p: valor de la prueba estadística. Sig.:  $p < 0.05$ : \*\*\*

| Variable independiente                        | Variable dependiente                       | F    | p      | Sig. |
|---|--|------|--------|------|
| Entropía Temperatura<br>(relativizada, %)     | log (edad adulta de reproducción promedio) | 4.37 | 0.047  | *    |
|   | log (edad primera reproducción)            | 2.08 | 0.1619 | -    |
|   | log (rango de semanas reproductivas)       | 0.00 | 0.9736 | -    |
|   | esfuerzo reproductivo                      | 0.03 | 0.8669 | -    |
|   | sesgo distribución edades reproductivas    | 1.98 | 0.1720 | -    |
|   | log (tiempo desarrollo pre-adulto)         | 3.92 | 0.0589 | .    |
|   | log (longevidad adulto)                    | 0.68 | 0.4185 | -    |
|   | log ( <i>lifespan</i> máximo)              | 0.27 | 0.6500 | -    |
|   | log (edad adulta de reproducción promedio) | 0.23 | 0.6337 | -    |
|   | log (edad primera reproducción)            | 0.05 | 0.8307 | -    |
| Entropía Precipitaciones<br>(relativizada, %) | log (rango de semanas reproductivas)       | 9.99 | 0.0041 | *    |
|   | esfuerzo reproductivo                      | 5.49 | 0.0274 | *    |
|   | sesgo edades reproductivas                 | 6.09 | 0.0208 | *    |
|   | log (tiempo desarrollo pre-adulto)         | 0.16 | 0.6948 | -    |
|   | log (longevidad adulto)                    | 2.72 | 0.1190 | -    |
|   | log ( <i>lifespan</i> máximo)              | 3.96 | 0.0576 | .    |

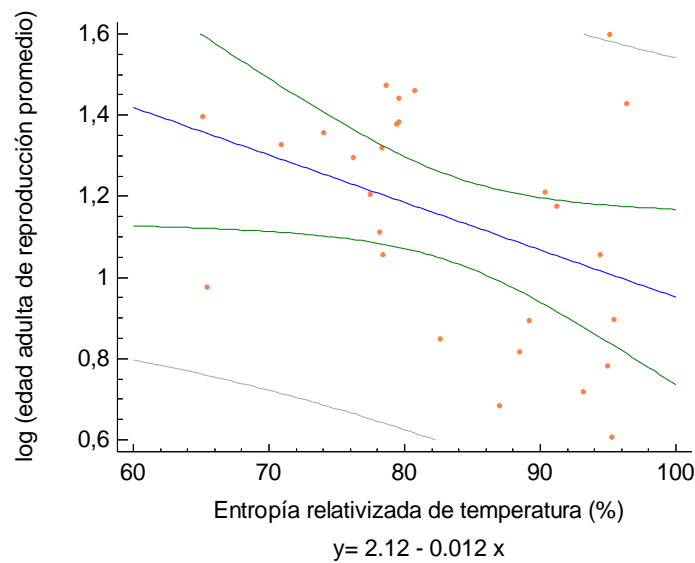


Fig. 5.3-2. Regresión entre la edad adulta de reproducción promedio (transformada logarítmicamente) y la entropía de la temperatura ( $H_p$ ) (relativizada, %).

La entropía de las precipitaciones relativizada ( $H_p$ ) muestra una regresión positiva y significativa con el rango de semanas reproductivas (transformadas logarítmicamente) (Fig. 5.3-3) (Tabla 5.3-1).

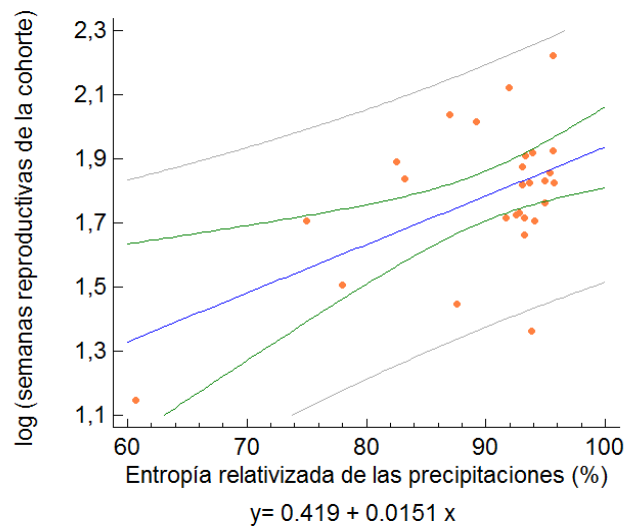


Fig. 5.3-3. Regresión entre el rango de semanas reproductivas (transformadas logarítmicamente) y la entropía de las precipitaciones ( $H_p$ ) (relativizada, %).

El rango de semanas reproductivas presenta una relación moderadamente fuerte con la entropía de las precipitaciones relativizada, con un coeficiente de correlación de 0.5343, y el modelo ajustado explica el 28.55% de la variabilidad observada.

La entropía de las precipitaciones relativizada ( $H_p$ ) muestra una regresión positiva y significativa con el esfuerzo reproductivo (Tabla 5.3-1). Se observa una relación débil con un coeficiente de correlación de 0.4243, y el modelo ajustado explica el 18.01% de la variabilidad observada (Fig. 5.3-4).

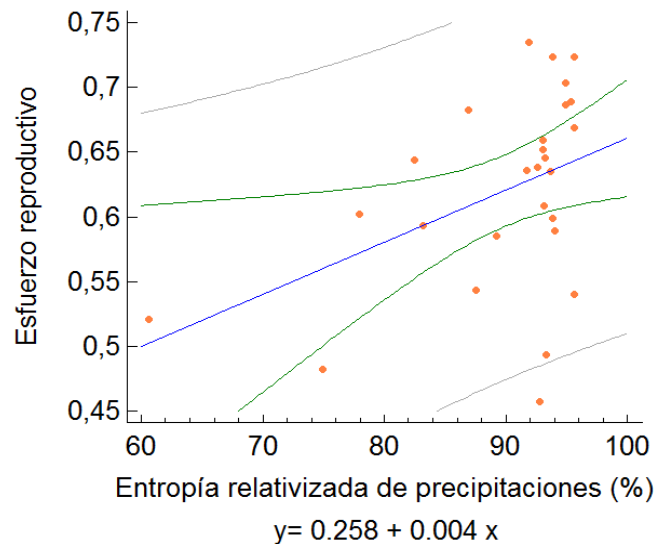


Fig. 5.3-4. Regresión entre el esfuerzo reproductivo y la entropía de las precipitaciones ( $H_p$ ) (relativizada, %).

La entropía de temperatura y de precipitaciones no muestran regresiones significativas con el tiempo de desarrollo pre-adulto y la longevidad de adulto respecto de (Tabla 5.3-1).

#### 5.4 Discusión

Los resultados muestran una tendencia negativa entre la mortalidad promedio de las diferentes especies de triatomíneos y algunas variables climáticas, principalmente relacionadas con las precipitaciones. Estos resultados parecen ir de acuerdo a lo esperado desde el punto de vista teórico ya que sugieren que las especies adaptadas a ambientes con mayores valores de precipitación, como así también con mayor productividad, presentan menores valores de mortalidad promedio. Es posible que los ambientes con mayor precipitación (i.e. mayor productividad) presenten una mayor

disponibilidad de recursos (hospederos, refugios), lo cual aumentaría la probabilidad de supervivencia de los individuos y, por lo tanto, disminuiría la mortalidad promedio. No obstante, se requieren estudios a futuro con parámetros demográficos obtenidos en condiciones de campo para investigar en mayor profundidad el efecto de las variables climáticas sobre las poblaciones de triatominos.

Si bien se esperaba una relación positiva de la mortalidad promedio y el coeficiente de senescencia (i.e.  $b$  del modelo de mortalidad de Gompertz) en relación con las variables térmicas del lugar geográfico al que las especies analizadas están adaptadas, ninguna de las relaciones fue significativa. Asimismo, tampoco se encontró una relación negativa entre el coeficiente de senescencia y las variables relacionadas con las precipitaciones. Por lo tanto, nuestros resultados sugieren que sería necesario indagar el efecto de variables microclimáticas sobre el fenómeno de senescencia, las cuales podrían incidir más directamente sobre la fisiología de los triatominos respecto de las variables macroclimáticas.

Se observa una regresión directa entre el rango de semanas reproductivas de la cohorte y la entropía de las precipitaciones, lo que sugiere que las especies adaptadas a ambientes con alta estocasticidad de las precipitaciones presentan una mayor cantidad de semanas reproductivas (i.e. mayor iteroparidad) que las especies adaptadas a ambientes más predecibles, lo cual estaría de acuerdo con lo esperado teóricamente (Carey 2001). Es interesante resaltar que *T. infestans* y *T. dimidiata*, dos de las especies analizadas más altamente domiciliadas, presentaron el menor rango de semanas reproductivas conjuntamente con la menor entropía de las precipitaciones. Estos resultados respaldarían la hipótesis de que las especies adaptadas a ambientes más predecibles (i.e. menor estocasticidad) presentarían una menor iteroparidad,

posiblemente explicada por la disminución de la incertidumbre del éxito reproductivo en ese tipo de ambientes.

La regresión positiva entre el esfuerzo reproductivo y la entropía de las precipitaciones sugiere que las especies adaptadas a ambientes inciertos en relación a las precipitaciones presentarían una estrategia de acumulación de oviposiciones más rápida que las adaptadas a ambientes más predecibles. Si bien estos resultados parecen opuestos a lo esperado, ya que en ambientes impredecibles sería de esperar una distribución de los eventos reproductivos distribuida a lo largo del tiempo (Carey 2001), la concentración de los eventos reproductivos en las edades más tempranas de la cohorte en las especies adaptadas a ambientes más impredecibles también sería una estrategia adaptativa que buscaría garantizar la reproducción de los individuos en el estadio adulto.

En cuanto a la relación entre el inicio de la reproducción y la entropía de la temperatura no fue posible identificar una tendencia diferenciada entre las especies domiciliadas y las silvestres. Por lo tanto, a futuro sería recomendable estimar la entropía ambiental en base a variables climáticas obtenidas en los micrositios a los cuales se encuentran adaptadas las especies domiciliadas. La estimación de la entropía ambiental en base a las variables microclimáticas podría reflejar más fielmente el efecto amortiguador de los micrositios sobre las condiciones ambientales, y por lo tanto, sería de esperar que los ambientes domésticos presenten menores valores de entropía que los ambientes silvestres.



## Capítulo 6

Conservación de  
relaciones entre rasgos  
de historia de vida



## 6 Capítulo: Conservación de relaciones entre rasgos de historia de vida

### 6.1 Introducción

Existen diversas formas de clasificar las estrategias de historias de vida, que van desde las estrategias basadas en la "selección r y K" hasta las que utilizan el triángulo de las historias de vida como un *continuum* (Pianka 2000). Estos enfoques analizan los rasgos de historias de vida en base a magnitudes dimensionales (e.g. edad, masa, etc.), y pueden llevar a interpretaciones contradictorias sobre la forma de operar de la selección natural en una especie según el enfoque adoptado (Pianka 2000). No obstante, algunos autores han propuesto que una clasificación adimensional de las historias de vida, analizando los rasgos de historias de vida en relación unos de otros (Charnov *et al.* 1991).

Charnov *et al.* (1991) demostraron que cuando se remueven las dimensiones de las variables se observan relaciones conservadas entre los rasgos de historias de vida, lo que podría servir para establecer comparaciones entre y dentro de grandes grupos taxonómicos. Estos autores sugieren que al remover las dimensiones de los rasgos de historias de vida aparecen patrones más similares en las estrategias de las especies. La hipótesis de Charnov *et al.* (1991; 2002; 2001a,b; 2003; 2005) es que las características de los *trade-off* se mantienen invariables dentro de los grandes grupos taxonómicos, con mayores diferencias entre grupos que dentro de grupos.

De este modo, la clasificación de las estrategias de vida en base a los rasgos adimensionales permitiría identificar la combinación de rasgos que lleva al *fitness* óptimo independientemente de las diferencias en la magnitud de los rasgos analizados. A continuación se llevará a cabo el análisis adimensional de las estrategias de historias de vida, para las 27 especies de triatomos, y se analizará su relación con la

estocasticidad ambiental (i.e. grado de incertidumbre de la temperatura y de las precipitaciones).

## 6.2 Rasgos de historia de vida adimensionales y estocasticidad ambiental

### 6.2.1 Materiales y Métodos

Para cada una de las 27 especies analizadas se estimó el cociente entre la longevidad de adulto y el tiempo de desarrollo pre-adulto que relaciona un rasgo “positivo” (i.e. vida adulta durante la que ocurre la reproducción) con uno “negativo” (i.e. la vida pre-adulta durante la cual no ocurren eventos reproductivos) (Charnov *et al.* 1991); al ser una razón entre variables con la misma dimensión (tiempo) la misma es adimensional.

Para cada especie se estimó la *proporción de vida pre-reproductiva* de una cohorte mediante el cociente entre la edad de primera reproducción ( $\alpha$ ) y el *lifespan* máximo. Se estimó la *proporción de vida reproductiva* de una cohorte mediante el cociente entre el rango de semanas reproductivas y el *lifespan* máximo de la cohorte, cuanto mayor sea este cociente mayor será la iteroparidad de la cohorte. Por último, la *proporción de vida post-reproductiva* se estimó como la diferencia entre uno y la suma de la proporción de vida pre-reproductiva y reproductiva (i.e. proporción post-reproductiva =  $1 - \text{proporción pre-reproductiva} - \text{proporción reproductiva}$ ).

Se establecieron regresiones lineales entre los rasgos de historia de vida adimensionales respecto del índice de entropía de temperatura ( $H_T$ ) y de precipitaciones ( $H_P$ ), calculados previamente en la sección 5.3 (Rasgos de historias de vida y estocasticidad ambiental). Los análisis fueron llevados a cabo utilizando el *software* Statgraphics (Statpoint Technologies Inc. 2010).

### 6.2.2 Resultados

El Índice *beneficio/ costo* (i.e. cociente entre la longevidad de adulto y el tiempo de desarrollo pre-adulto) presenta un valor promedio entre especies de 1.22 (CV 62.49%). Se observa que 12 de las 27 especies presentan un Índice menor a 1 (Fig. 6.2-1); mientras que las otras 15 especies presentan un cociente mayor a 1.

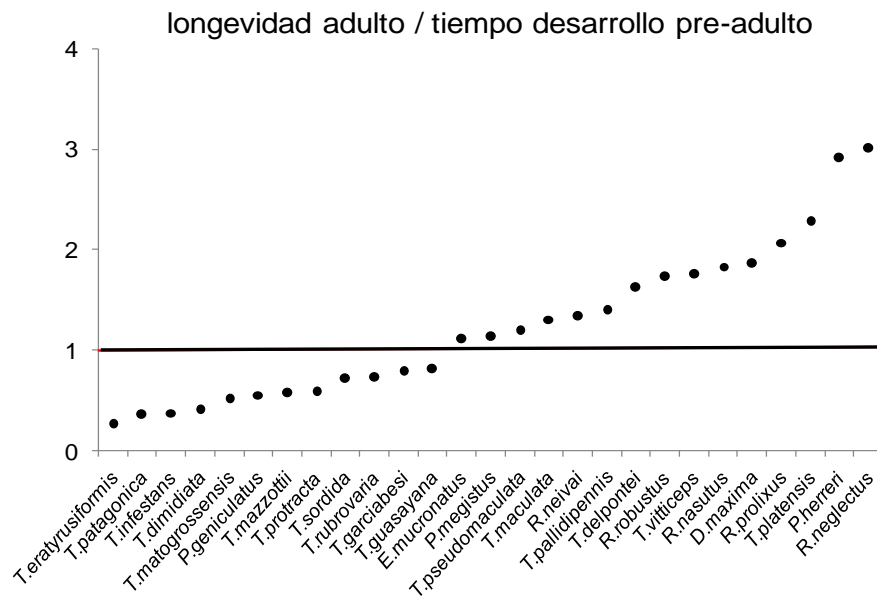


Fig. 6.2-1. Índice *beneficio/ costo* ordenado de manera creciente para las 27 especies de triatominos. La recta horizontal señala un valor igual a 1: valores por debajo de 1 señalan un *costo* mayor al *beneficio*, mientras que valores por encima de 1 señalan un *beneficio* mayor al *costo*.

Las 10 especies con Índice menor a 1 (i.e. tiempo de desarrollo pre-adulto mayor que la longevidad de adulto) son del género *Triatoma*, con excepción de una especie que pertenece al género *Pastrongylus*. Las 17 especies restantes presentaron un Índice mayor a 1 (i.e. longevidad de adulto mayor que el tiempo de desarrollo pre-adulto).

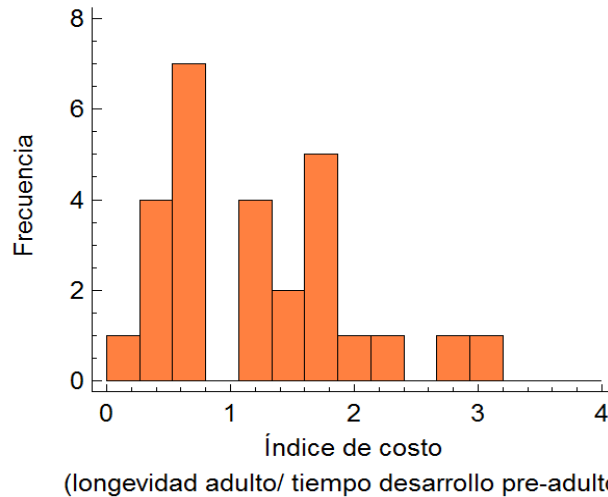


Fig. 6.2-2. Distribución de frecuencias del Índice *beneficio/ costo* (i.e. cociente entre la longevidad de adulto y el tiempo de desarrollo pre-adulto), de las 27 especies analizadas. Cuanto menor es el Índice mayor es el *costo* en relación al *beneficio*.

El Índice *beneficio/ costo* (i.e. cociente entre la longevidad de adulto y el tiempo de desarrollo pre-adulto) muestra una regresión negativa y significativa con la entropía de la temperatura relativizada (ANOVA,  $F= 4.36$ ,  $p= 0.0472$ ) (Fig. 6.2-3).

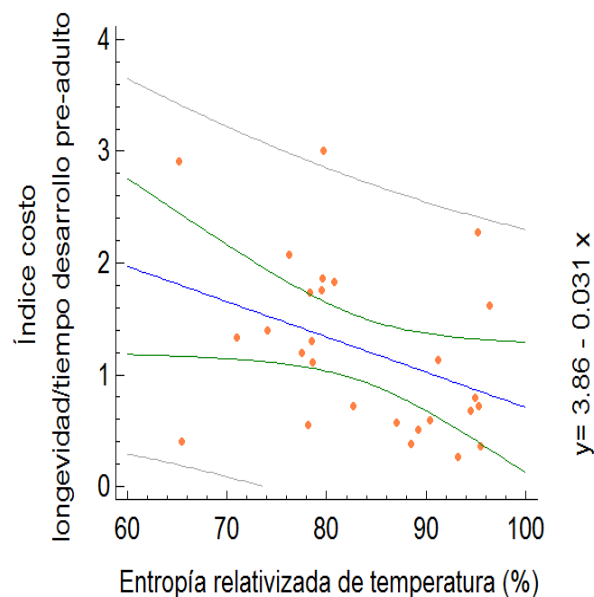


Fig. 6.2-3. Regresión entre el Índice *beneficio/ costo* (i.e. cociente entre la longevidad de adulto y el tiempo de desarrollo pre-adulto, respecto de la entropía de la temperatura (relativizada, %) ( $y= 3.86 - 0.031 x$ )

En la Fig. 6.2-4 se presentan la proporción de vida de la cohorte destinada a funciones pre- reproductivas, reproductivas y post- reproductivas para las 27 especies

analizadas. Las especies fueron ordenadas en base al *lifespan* máximo creciente para facilitar la interpretación. La especie con menor proporción *reproductiva* fue *T. patagonica* (0.292), y la especie con mayor proporción reproductiva fue *T. delpontei* (0.856). Cuatro especies tienen mayor proporción *pre-reproductiva* que *reproductiva* (*T. mazzottii*, *T. patagonica*, *T. infestans* y *T. dimidiata*); y dos tienen mayor proporción *post-reproductiva* que *reproductiva* (*T. sordida* y *D. maxima*).

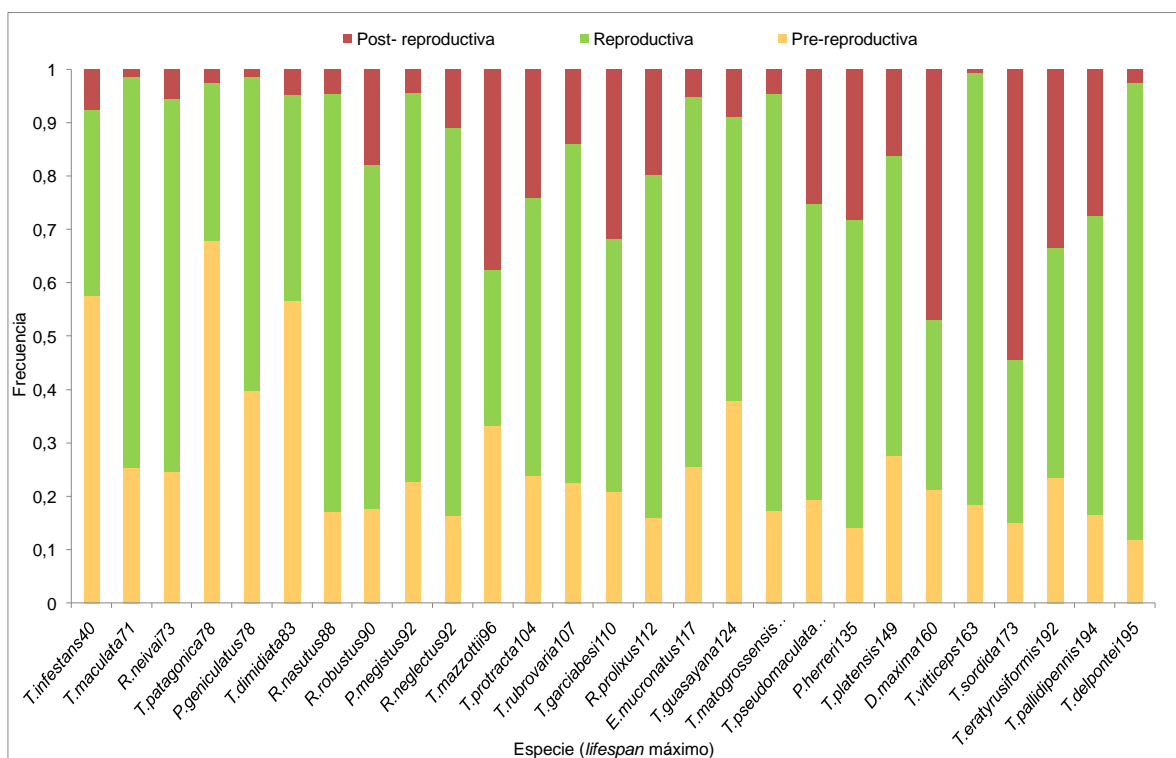


Fig. 6.2-4. Proporción de vida pre-reproductiva (ocre), reproductiva (verde) y post-reproductiva (morado), para las 27 especies analizadas. El eje X indica el nombre de la especie acompañado por el valor de *lifespan* máximo, el cual se utilizó para ordenarlas de manera creciente

No se observa una regresión significativa entre la proporción *reproductiva* y la duración del *lifespan* máximo de la cohorte (Fig. 6.2-5) (ANOVA,  $F=0.07$ ,  $p=0.7943$ ), ni la tasa neta de reemplazo ( $R_0$ ) (ANOVA,  $F=2.09$ ,  $p=0.1611$ ) para las 27 especies analizadas.

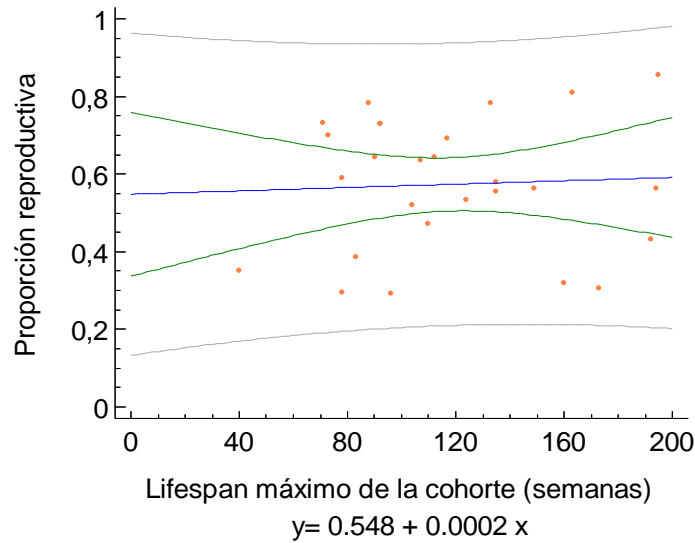


Fig. 6.2-5. Regresión entre la proporción de vida reproductiva y el *lifespan* máximo de la cohorte (semanas) para las 27 especies de triatominos.

La proporción de vida reproductiva no presenta una regresión significativa respecto de la entropía de la temperatura relativizada (ANOVA,  $F=0.17$ ,  $p=0.6813$ ), pero sí respecto de la entropía de las precipitaciones relativizada (Fig. 6.2-6) (ANOVA,  $F=5.04$ ,  $p=0.0339$ ).

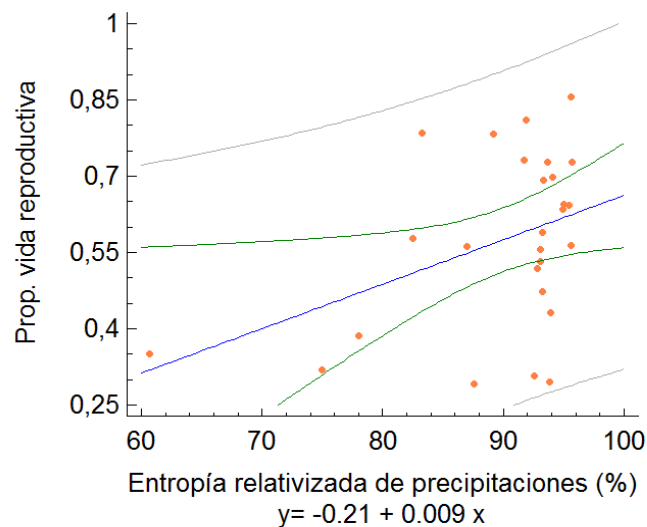


Fig. 6.2-6. Regresión entre la proporción de vida reproductiva y la entropía de las precipitaciones (relativizada, %)

La proporción de vida pre-reproductiva (i.e. edad de primera reproducción  $\alpha'$ , respecto del *lifespan* máximo) no muestra una regresión significativa con la entropía de

temperatura (ANOVA,  $F=0.37$ ,  $p= 0.5487$ ), pero sí con la entropía de las precipitaciones (ANOVA,  $F=4.5$ ,  $p= 0.044$ ) (Fig. 6.2-7).

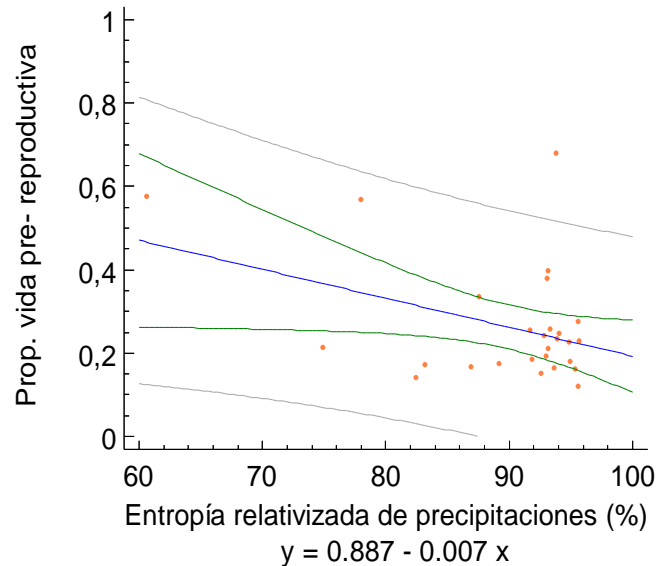


Fig. 6.2-7. Regresión entre la proporción de vida pre-reproductiva y la entropía de las precipitaciones (relativizada, %)

### 6.3 Discusión

Si bien en valores absolutos la edad de primera reproducción de la cohorte ( $\alpha'$ ) no muestra una relación con la entropía ambiental (ver sección 5.3 Rasgos de historias de vida y estocasticidad ambiental), al expresar  $\alpha'$  como una proporción del *lifespan* máximo de la cohorte (i.e. proporción de vida pre-reproductiva) se observa una regresión negativa y significativa con la entropía de las precipitaciones. Este resultado concuerda con lo propuesto por Carey (2001), quien sugiere que las especies adaptadas a ambientes más impredecibles presentan una mayor proporción de vida reproductiva (i.e. mayor iteroparidad). Desde esta perspectiva, la mayor iteroparidad observada en las especies de triatomos adaptadas a ambientes con mayor estocasticidad de las precipitaciones podría constituir una estrategia de distribución del riesgo reproductivo.



## Capítulo 7

Respuesta de los rasgos de  
historias de vida y  
parámetros demográficos a  
variables ambientales:  
análisis intraespecíficos



## **7 Capítulo: Respuesta de los rasgos de historias de vida y parámetros demográficos a variables ambientales: un análisis intraespecífico**

### **7.1 Respuesta de los rasgos de historias de vida de *Triatoma infestans* en relación a variables bioclimáticas**

#### **7.1.1 Introducción**

En ambientes estacionales los insectos presentan típicamente un conjunto de estrategias alternativas de desarrollo permitiendo el crecimiento y la reproducción en las etapas favorables de la estación, y los períodos de dormancia durante las condiciones desfavorables (Danks 1994). A su vez, la estacionalidad puede favorecer la plasticidad en el tiempo de desarrollo en una dada estrategia, lo cual explicaría por qué, en algunas especies, la dormancia ocurre únicamente en alguno de los estadios de desarrollo (Leimar 1996). La recolección detallada de historias de vida de una misma especie en diferentes poblaciones provenientes de diferentes lugares es dificultosa y existen pocos estudios que lo hagan (Gothard *et al.* 1998). No obstante, los pocos estudios que lo hacen han demostrado la variación geográfica de las estrategias reproductivas y la supervivencia específica por edad que a menudo no es revelada dentro de una especie (Frederiksen *et al.* 2005, Folk *et al.* 2007).

El interés reciente por la plasticidad de los rasgos de historia de vida está dado por la urgente necesidad de predecir el impacto del cambio global sobre las especies (Potvin & Tousignant 1996, Rehfeldt *et al.* 2001) y de las ideas emergentes sobre la importancia de la plasticidad de los rasgos para comprender las interacciones entre especies (Callaway *et al.* 2003). Los corrimientos en la distribución gatillados por el cambio climático son proyectados usando modelos bioclimáticos correlacionales, los cuales pueden sobreestimar la pérdida de especies debido a que ignoran aspectos clave como puede ser la plasticidad fenotípica (Thuiller *et al.* 2005). Si bien existe un consenso acerca de que el grado de cambio a través de ambientes difiere entre especies y entre

rasgos, y que la cantidad de cambio fenotípico observado depende del tipo de ambiente considerado (DeWitt & Scheiner 2004), el consenso no es tal respecto de la forma de cuantificar la plasticidad y la manera en la que la selección natural influye sobre las normas de reacción (Pigliucci 2001).

Las historias de vida difieren no solo entre especies sino también dentro de especies, entre poblaciones y linajes, frecuentemente como respuesta a variables ambientales (e.g. latitud, macroclima, etc.) (Wilson & Martin 2011). Para una variedad de especies se ha reportado que los rasgos de historia de vida, como la duración de la estación de crecimiento, la edad de primera reproducción y la cantidad de intentos reproductivos, varían en respuesta a los gradientes de latitud y altitud (Silverin 1995, Collister y Wilson 2007). Asimismo, comparaciones intra- e interspecíficas han señalado variaciones en la fecundidad (e.g. tamaño de la puesta, tamaño de las crías al nacer, etc.) a medida que varía la latitud (Lack 1947, Jetz *et al.* 2008).

Existen amplias evidencias que señalan que las poblaciones de una misma especie experimentan cambios en los caracteres fenotípicos y estructura genética frente a diferentes condiciones ambientales (Linhart & Grant 1996). En ectotermos se ha analizado en profundidad la variación de los rasgos de historia de vida, principalmente los cambios en las respuestas fisiológicas frente a variables geográficas y macroclimáticas (Addo-Bediako *et al.* 2000, Hoffmann *et al.* 2005, Ghalambor *et al.* 2006). No obstante, existen pocas evidencias sobre la conexión entre las variables macroclimáticas (temperatura y precipitaciones) y los cambios en la distribución de las especies (e.g. Pörtner & Knust 2007).

Algunos autores han ensayado la posibilidad de incluir la fenología como una respuesta plástica frente al cambio climático en los modelos de distribución de especies

(Chuine & Beaubien 2001), no obstante estos ensayos consideran que los individuos de todas las poblaciones responderían de la misma manera a la presión ambiental (Kawecki 2008, Banta *et al.* 2012). Desconociendo, así, que los individuos de diferentes poblaciones de una misma especie presentan diferentes respuestas fenotípicas frente a las condiciones ambientales (Sultan & Spencer 2002). En general, se sugiere que en los límites geográficos de la distribución de una especie las restricciones ambientales afectan algunos rasgos que indirectamente disminuyen el *fitness* respecto de las áreas centrales de la distribución (Kawecki 2008). Sin embargo, el grado de declinamiento del *fitness* depende de las adaptaciones locales de las poblaciones, lo abrupto del gradiente ambiental, el flujo génico, entre otros factores. (Kawecki 2008, Lenoir & Svenning 2013). Por lo tanto, los patrones de plasticidad de las poblaciones en los márgenes de la distribución influenciarán la respuesta de las especies al cambio climático, y serán importantes en determinar la distribución de las especies bajo nuevos escenarios climáticos.

Los modelos de nicho ecológico (ENM) proyectan la distribución geográfica potencial de las especies asumiendo que la respuesta de las especies frente a las variables ambientales es constante, ignorando la plasticidad fenotípica y la selección natural como moduladores de la respuesta de las especies frente a ambientes cambiantes (Reed *et al.* 2011). Recientemente, Valladares *et al.* (2014) sugirieron que los patrones de diferenciación intraespecíficos podrían ser utilizados para inferir la plasticidad y la amplitud del nicho de las especies. Por lo tanto, dado que los patrones de plasticidad fenotípica y adaptaciones locales de las poblaciones podrían influir en la distribución potencial de una especie frente al cambio climático, un primer paso necesario para poder incorporar estos factores en el modelado de nicho ecológico sería caracterizar la plasticidad fenotípica de una especie frente a diferentes variables macroclimáticas.

En *T. infestans* se observaron diferentes aspectos reproductivos en dos poblaciones provenientes de diferente origen geográfico (Espinoza *et al.* 2011). A continuación se analizarán comparativamente los principales rasgos de historias de vida y parámetros demográficos de tres poblaciones de *T. infestans* provenientes de tres orígenes geográficos diferentes con características ambientales bien diferenciadas. Asimismo, se analizó la relación de los rasgos de historias de vida y las principales variables macroclimáticas (térmicas y de precipitaciones), lo cual permitiría establecer una primera aproximación respecto de la plasticidad de respuesta de las tres poblaciones de *T. infestans* en un gradiente ambiental marcado.

Debido a la alta sensibilidad de los ectotermos frente a la temperatura es de esperar que los organismos adaptados a ambientes con mayor temperatura presenten una mayor tasa metabólica, lo cual acortaría el tiempo de desarrollo pre-adulto y la longevidad (Rolandi & Schilman 2012), como así también reduciría la edad de primera reproducción e incrementaría la velocidad de las oviposuras en las edades más tempranas de la cohorte. Por su parte, en relación a las variables de precipitaciones es de esperar los organismos adaptados a los ambientes más productivos presenten mayores tasas reproductivas netas junto con una mayor probabilidad de supervivencia, lo que se traduciría en tasas de crecimiento demográficas mayores.

## **7.1.2 Materiales y métodos**

### **7.1.2.1 Estimación de *RHV* y parámetros demográficos**

A partir de cinco lotes de *T. infestans* de 30 Ninfas 1 (0-72 hs) cada uno, criados en condiciones controladas ( $27\pm 1$  °C,  $70\pm 5\%$  HR, fotoperiodo 12:12 hs) y alimentados semanalmente sobre paloma, provenientes de Argentina, Brasil y Bolivia se construyeron las tablas de vida por edad. El desarrollo experimental fue llevado a cabo en el Centro de Referencia de Vectores (CeReVe, Punilla, Córdoba, Argentina), para

más detalles experimentales ver trabajo en colaboración Medone *et al.* (2012a). La procedencia geográfica de cada cohorte fue estimada a partir de la georreferenciación de la localidad de colecta mediante *Google Earth* (<http://www.google.com/earth/download>).

Las tres localidades analizadas se caracterizan por presentar un régimen ambiental bien diferenciado (ver Anexo 4: Características ambientales de tres localidades de *T. infestans*): las localidades de Argentina y Bolivia presentan una fuerte estacionalidad de las temperaturas, mientras que la localidad de Brasil presenta valores más o menos uniformes a lo largo del año. En cuanto a las precipitaciones, la localidad de Bolivia presenta dos meses húmedos que no superan los 60 mm de precipitación mensual, mientras la localidad de Brasil presenta un mes húmedo con valores cercanos a 100 mm mensuales, y la de Argentina presenta 5 meses húmedos con valores superiores a 90 mm en todos los casos. Asimismo, desde el punto de vista biogeográfico las tres localidades pertenecen a tres provincias biogeográficas diferentes: la localidad de Argentina pertenece a la provincia Pampeana, la de Bolivia a la Puna y la de Brasil a Caatinga.

Se estimaron los tiempos de desarrollo por estadio y los principales parámetros demográficos mediante el *software* Tablas de Vida, desarrollado en lenguaje Delphi en el laboratorio del CEPAVE, y previamente puesto a prueba con datos de triatominos (Medone *et al.* 2012b). Debido a que el seguimiento de las cohortes fue grupal, el *software* utilizado recurre a un proceso de virtualización basado en el supuesto de que el primer individuo que ingresa a un estadio, es el primero que muda al siguiente estadio.

El tiempo de desarrollo del estadio  $i$  se estimó como el tiempo promedio requerido por un individuo para mudar al estadio  $i + 1$  (esta estimación solo incluye a los individuos del estadio  $i$  que logran completar la muda al siguiente estadio).

La proporción de mortalidad por estadio se estimó como la relación entre el total de individuos al inicio del estadio  $i+1$  respecto del total de individuos al inicio del estadio  $i$  ( $N_{i+1}/N_i$ ), y luego fue multiplicada por 100 para quedar expresada como porcentaje. La proporción de huevos eclosionados del total de huevos puestos en cada cohorte, se utilizó para estimar la proporción de mortalidad del estadio huevo, a partir de la cual se estimó indirectamente el número de huevos de cada cohorte que originaron las 30 Ninfas 1 iniciales.

Los parámetros demográficos ( $r$ ,  $R_o$  y  $T_g$ ) se estimaron siguiendo a Carey (2001). El cálculo de la tasa intrínseca de crecimiento natural ( $r$ ) se llevó a cabo mediante la ecuación de Lotka:

$$1 = \sum_{x=0}^w e^{-rx} l_x m_x \quad (12)$$

donde  $x$  es la edad de cohorte,  $w$  es la edad máxima de la cohorte,  $e$  es la función exponencial,  $l_x$  es la supervivencia a la edad  $x$ , y  $m_x$  es la fecundidad específica por edad. Para converger a la solución se empleó la herramienta Solver de Microsoft Excel® para Windows®.

La tasa neta de reemplazo ( $R_o$ ) fue estimada como la relación entre el total de huevos puestos a lo largo de la cohorte y el total de huevos iniciales de la cohorte (ver trabajo en colaboración Hernández- Suárez *et al.* (2015). Así,  $R_o$  expresa en forma de proporción el total de individuos de la siguiente generación ( $N_{g+1}$ ) que reemplazará a un individuo promedio de la generación parental ( $N_g$ ):

$$R_o = \frac{N_{g+1}}{N_g} \quad (13)$$

El tiempo generacional ( $T_g$ ) fue estimado como:

$$T_g = \ln \frac{Ro}{r} \quad (14)$$

Para estimar la varianza de cada variable estimada, se llevó a cabo un *bootstrap* basado en 1000 repeticiones de las cohortes analizadas. Cada repetición consistió en el muestreo al azar de los individuos iniciales, con posibilidad de remuestreo, de manera que se obtuvieron 1000 estimadores de cada uno de los parámetros demográficos y, posteriormente, se estimaron los límites inferior y superior al 95% de confianza, dados por el “corte” de las primeras y últimas 250 repeticiones después de haber sido ordenadas de manera ascendente.

Para comparar la estrategia de distribución de ovisposturas en función del tiempo de cada una de las tres cohortes, se estimó el esfuerzo reproductivo. Para ello, se calculó la *proporción de ovisposturas acumuladas* ( $OvAc_x$ ) en función del período reproductivo escalado respecto del *lifespan* máximo de las hembras, ver sección 3.4.1.1 (Esfuerzo reproductivo), y luego dichos valores de  $OvAc_x$  fueron ajustados al modelo logístico descrito por la Ec. (5), estimándose el área bajo la curva del modelo logístico.

Para las tres cohortes de *T. infestans* se estimó la tasa de senescencia en base a la pendiente de la función de declinación de la fecundidad. Para ello la fecundidad específica por edad fue ajustadas a un modelo aditivo generalizado, se identificó su valor máximo, y a partir de ese punto se estimó la pendiente de la regresión entre la fecundidad y la edad (ver sección 4.3 Tasa de senescencia en base a la declinación de la fecundidad).

#### 7.1.2.2 Variables bioclimáticas

Las variables bioclimáticas (Hijmans *et al.* 2005) analizadas fueron obtenidas de la base de datos *WorldClim* (<http://www.worldclim.org/>) a una resolución de ~30 arc-

segundos, para las coordenadas geográficas de la localidad de origen de cada una de las tres poblaciones analizadas. Los datos georreferenciados de la localidad de origen de cada una de las tres poblaciones fueron convertidos en capas vectoriales de puntos en el *software* QGIS (Quantum GIS Development Team 2014). Posteriormente, a partir de las capas *raster* de cada una de las variables bioclimáticas a analizar (Tabla 7.1-1), se extrajeron los valores correspondientes a cada localidad mediante la herramienta *Point sampling tool* (Quantum GIS Development Team 2014).

Tabla 7.1-1. Variables bioclimáticas térmicas y de precipitaciones (sigla) obtenidas de la base de datos *Worldclim*, para cada localidad de origen de las tres poblaciones de *T. infestans*. °C: indica grados Celsius. mm: milímetros de lluvia. CV: coeficiente de variación.

| Variable bioclimática (sigla)                     |
|---|
| Temperatura media anual (°C) (Bio1)               |
| Temperatura máxima del mes más cálido (°C) (Bio5) |
| Temperatura mínima del mes más frío (°C) (Bio6)   |
| Precipitación mes más seco (mm) (Bio14)           |
| Estacionalidad de la Precipitación (CV%) (Bio15)  |

Las variables analizadas fueron seleccionadas en base las principales variables que influyen sobre la distribución de *T. infestans* reportadas en bibliografía (de la Vega *et al.* 2014). Se analizó la relación entre las variables bioclimáticas y los principales rasgos de historia de vida y parámetros demográficos de cada una de las tres cohortes de *T. infestans*, mediante regresiones lineales utilizando el *software* Statgraphics (Statpoint Technologies Inc. 2010).

### 7.1.2.3 Análisis estadísticos

Para analizar la significación estadística de los tiempos de desarrollo por estadios entre cohortes se realizó un análisis de varianza (ANOVA) mediante el *software* Statgraphics. Para analizar la significación de la proporción de mortalidad por estadio entre cohortes se llevó a cabo el *test* de Chi- cuadrado de comparación de proporciones independientes mediante el *software* MedCalc (MedCalc versión 12.7.5 2013). Ambas

pruebas estadísticas se realizaron con una significación estadística del 95% de confianza.

### 7.1.3 Resultados

Los diferentes lotes del mismo origen geográfico, fueron agrupados en una cohorte única por no presentar diferencias estadísticamente significativas en la supervivencia. De este modo, el número inicial de Ninfas 1 de cada cohorte fue de 90, 60 y 30 individuos para Argentina (3 lotes), Brasil (2 lotes) y Bolivia (1 lote), respectivamente.

La Tabla 7.1-2 muestra los tiempos de desarrollo y porcentaje de mortalidad por estadio. La mortalidad por estadio no difiere significativamente entre las cohortes de diferente origen geográfico en ninguno de los estadios ninfales (*test* Chi cuadrado  $p > 0.05$ ).

La eclosión de huevos fue mayor para la cohorte de Argentina (86%) respecto de los registrados en las cohortes de Brasil (75%) y Bolivia (71%), con una significación estadística de  $p=0.0003$  y  $p=0.0004$ , respectivamente. Se observaron diferencias en los tiempos de desarrollo de todos los estadios entre las cohortes de los tres orígenes geográficos, excepto para la ninfa 2. El menor tiempo de desarrollo pre-adulto (i.e. desde huevo hasta ninfa 5) lo presentó la cohorte originaria de Brasil (24.0 semanas) y el mayor fue en la cohorte originaria de Argentina (27.5 semanas), con una diferencia significativa entre las tres cohortes. Asimismo, la longevidad de las hembras de la cohorte originaria de Bolivia (14.1 semanas) fue menor que la originaria de Argentina (30.7 semanas,  $p<0.0001$ ) y que la originaria de Brasil (30.8 semanas,  $p<0.0001$ ), mientras que estas últimas dos no difirieron significativamente entre sí ( $p=0.7607$ ).

Tabla 7.1-2. Tiempo de desarrollo (TD, en semanas) por estadio para las cohortes de *T. infestans* originarias de Argentina, Brasil y Bolivia. N: número de individuos que ingresa en cada estadio. IC 95%: intervalo de confianza estimado mediante *bootstrap* (1000 iteraciones) con un  $\alpha= 0.05$

| Estadio | Argentina |       |              | Brasil |       |              | Bolivia |       |              | F      | p     |
|---------|-----------|-------|--------------|--------|-------|--------------|---------|-------|--------------|--------|-------|
|         | N         | TD    | IC 95%       | N      | TD    | IC 95%       | N       | TD    | IC 95%       |        |       |
| Huevo   | 105       | 3     | -            | 80     | 3     | -            | 42      | 3     | -            | -      | -     |
| Ninfa 1 | 90        | 2.02  | 1.99- 2.05   | 60     | 3.24  | 3.13- 3.35   | 30      | 2.48  | 2.3- 2.67    | 227.70 | 0.000 |
| Ninfa 2 | 89        | 3.17  | 2.51- 3.83   | 58     | 3.16  | 2.47- 3.85   | 29      | 3.76  | 3.2- 4.31    | 0.57   | 0.564 |
| Ninfa 3 | 83        | 3.33  | 3.16- 3.5    | 55     | 3.72  | 3.44- 4.01   | 29      | 4.38  | 4.07- 4.69   | 14.61  | 0.000 |
| Ninfa 4 | 82        | 8.14  | 7.39- 8.88   | 54     | 4.57  | 4.25- 4.88   | 29      | 3.48  | 3.25- 3.71   | 27.80  | 0.000 |
| Ninfa 5 | 80        | 8.57  | 7.94- 9.2    | 53     | 7.29  | 6.87- 7.7    | 29      | 8.14  | 7.3- 8.99    | 4.47   | 0.013 |
| Machos  | 43        | 43.16 | 40.22- 46.11 | 21     | 28.1  | 25.00- 31.19 | 13      | 28.31 | 22.26- 34.35 | 23.86  | 0.000 |
| Hembras | 32        | 30.69 | 28.51- 32.86 | 28     | 30.82 | 27.14- 34.5  | 15      | 14.13 | 13.42- 14.85 | 30.44  | 0.000 |

Las características reproductivas, resumidas en la Tabla 7.1-3, muestran en general una mayor similitud entre las cohortes originarias de Argentina y Brasil, respecto a la cohorte originaria de Bolivia.

Tabla 7.1-3. Rasgos de historias de vida asociados con aspectos reproductivos de las cohortes de *T. infestans* originarias de Argentina, Brasil y Bolivia.

| Rasgo de historia de vida                      | Argentina | Brasil  | Bolivia |
|--|-----------|---------|---------|
| <i>Lifespan</i> máximo (semanas)               | 105       | 103     | 77      |
| Edad adulta de reproducción promedio (semanas) | 16.07     | 14.2    | 8.57    |
| Edad de primera reproducción (semanas)         | 22        | 20      | 27      |
| Rango de semanas reproductivas                 | 83        | 77      | 22      |
| Sesgo distribución de edades reproductivas     | 1.06      | 1.19    | 0.87    |
| Esfuerzo reproductivo                          | 0.5633    | 0.6047  | 0.5626  |
| Tasa de senescencia                            | -0.1830   | -0.0710 | -0.0700 |

Del ajuste al modelo logístico entre la *proporción de oviposturas acumuladas* y el período reproductivo escalado, se observa que las tres cohortes completaron el 80% de las oviposturas antes de transcurrida la primera mitad del período reproductivo (PR) (Fig. 7.1-1). La cohorte originaria de Brasil alcanza el 80% de sus oviposturas una vez transcurrido el 34% del PR, mientras que las cohortes originarias de Argentina y Bolivia lo hacen una vez transcurrido el 40% y el 45% del PR, respectivamente.

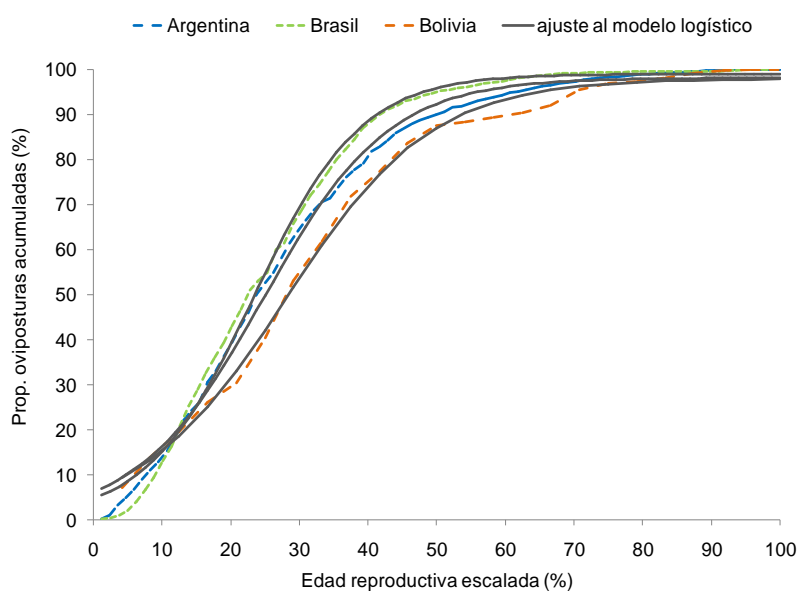


Fig. 7.1-1. Proporción de oviposaduras acumuladas observada (línea de puntos) y su ajuste al modelo logístico (línea completa) en función de la proporción del período reproductivo, para las tres cohortes de *T. infestans* originarias de Argentina, Brasil y Bolivia.

El esfuerzo reproductivo fue mayor en la cohorte originaria de Brasil, mientras que fue menor en las cohortes originarias de Argentina y Bolivia (Tabla 7.1-3). Los parámetros demográficos difieren significativamente entre las tres cohortes (Tabla 7.1-4).

Tabla 7.1-4. Parámetros demográficos para las cohortes de *T. infestans* de cada uno de las tres orígenes geográficos analizados. CI 95%: intervalo de confianza estimado mediante *bootstrap* (1000 iteraciones) con un  $\alpha=0.05$ .

| Parámetros demográficos                        | Argentina |               | Brasil   |               | Bolivia  |               | F        | p    |
|--|-----------|---------------|----------|---------------|----------|---------------|----------|------|
|  | Estimado  | IC 95%        | Estimado | IC 95%        | Estimado | IC 95%        |          |      |
| Tiempo generacional ( $T_g$ ) (Semanas)        | 45.32     | 44.87-45.77   | 40.22    | 39.71-40.73   | 34.82    | 34.47-35.17   | 63562.49 | 0.00 |
| Tasa neta de reproducción ( $R_0$ )            | 125.66    | 124.19-127.13 | 96.12    | 94.42-97.83   | 49.40    | 47.82-50.98   | 24595.54 | 0.00 |
| Tasa intrínseca de crecimiento natural ( $r$ ) | 0.1300    | 0.109-0.151   | 0.1317   | 0.1029-0.1605 | 0.1159   | 0.0775-0.1544 | 10984.14 | 0.00 |

El tiempo generacional de la cohorte originaria de Bolivia fue significativamente menor que el proveniente de Argentina y de Brasil. Estas dos últimas cohortes presentaron valores similares en la tasa intrínseca de crecimiento natural ( $r$ ). La tasa neta de reemplazo ( $R_0$ ) presentó grandes variaciones entre las tres cohortes, alcanzando el mayor valor en la cohorte de Argentina, intermedio en la de Brasil y menor en la de Bolivia.

En la Tabla 7.1-5 se presentan los valores de las variables bioclimáticas de cada localidad de origen analizada. La mayor parte de las regresiones entre rasgos de historia de vida y variables bioclimáticas (térmicas y de precipitaciones) fueron no significativas (Tabla 7.1 6 y Tabla 7.1 7). Sin embargo, se observa que la edad de primera reproducción ( $\alpha'$ ) está negativamente asociada con la temperatura media anual (Tabla 7.1 6). La longevidad de las hembras, el *lifespan* máximo y el rango de semanas reproductivas muestran una regresión negativa respecto de la estacionalidad de las precipitaciones (Tabla 7.1-7).

Tabla 7.1-5. Valores de las variables bioclimáticas analizadas para cada una de los tres orígenes geográficos de *T. infestans*, indicados con la latitud y longitud en sistema sexagesimal correspondientes al sitio de colecta.

| Variable bioclimática                           | Argentina           |          | Brasil              |          | Bolivia             |          |
|---|---------------------|----------|---------------------|----------|---------------------|----------|
|   | Localidad de origen |          | Localidad de origen |          | Localidad de origen |          |
|   | Latitud             | Longitud | Latitud             | Longitud | Latitud             | Longitud |
|   | -32.25              | -63.75   | -12.75              | -41.75   | -21.75              | -66.25   |
| Temp. media anual (°C) (Bio1)                   | 16.9                |          | 20                  |          | 8.5                 |          |
| Temp. máxima del mes más cálido (°C) (Bio5)     | 30.5                |          | 28                  |          | 26.7                |          |
| Temp. mínima del mes más frío (°C) (Bio6)       | 3.4                 |          | 12.5                |          | 9.1                 |          |
| Precip. mes más seco (mm) (Bio14)               | 14                  |          | 7                   |          | 0                   |          |
| Estacionalidad de la Precipitación (CV) (Bio15) | 60                  |          | 62                  |          | 113                 |          |

Tabla 7.1-6. Regresiones entre rasgos de historias de vida y variables bioclimáticas térmicas para tres poblaciones de *T. infestans* de diferente origen geográfico. °C: indica grados Celsius. F: F-ratio de la regresión. \*: indica diferencias estadísticamente significativas ( $p < 0.05$ )

| Variable independiente               | Variable dependiente                  | F    | p       |
|--------------------------------------|---------------------------------------|------|---------|
| Temperatura media anual (°C)         | Log (longevidad hembra)               | 7.71 | 0.2201  |
|                                      | Log (edad de primera reproducción)    | 3267 | 0.0111* |
|                                      | Log( <i>lifespan</i> máximo)          | 8.66 | 0.2086  |
|                                      | Esfuerzo reproductivo                 | 1.07 | 0.4896  |
|                                      | Tasa neta de reemplazo (Ro)           | 1.68 | 0.4187  |
|                                      | Rango de semanas reproductivas        | 7.37 | 0.2247  |
|                                      | Log (tiempo de desarrollo pre-adulto) | 0.08 | 0.8267  |
| Temp. máxima del mes más cálido (°C) | Log (longevidad hembra)               | 1.95 | 0.3958  |
|                                      | Log (edad de primera reproducción)    | 0.44 | 0.6271  |
|                                      | Log( <i>lifespan</i> máximo)          | 1.8  | 0.4074  |
|                                      | Esfuerzo reproductivo                 | 0.03 | 0.8944  |
|                                      | Tasa neta de reemplazo (Ro)           | 9.76 | 0.1972  |
|                                      | Rango de semanas reproductivas        | 2.01 | 0.3913  |
|                                      | Log (tiempo de desarrollo pre-adulto) | 8.46 | 0.2108  |
| Temp. mínima del mes más frío (°C)   | Log (longevidad hembra)               | 0.05 | 0.8554  |
|                                      | Log (edad de primera reproducción)    | 0.02 | 0.9133  |
|                                      | Log( <i>lifespan</i> máximo)          | 0.04 | 0.867   |
|                                      | Esfuerzo reproductivo                 | 1.51 | 0.4348  |
|                                      | Tasa neta de reemplazo (Ro)           | 0.36 | 0.6568  |
|                                      | Rango de semanas reproductivas        | 0.06 | 0.8509  |
|                                      | Log (tiempo de desarrollo pre-adulto) | 5.89 | 0.2488  |

Tabla 7.1-7. Regresiones entre rasgos de historias de vida y variables bioclimáticas de precipitaciones para tres poblaciones de *T. infestans* de diferente origen geográfico. °C: indica grados Celsius. F: F-ratio de la regresión. \*: indica diferencias estadísticamente significativas ( $p < 0.05$ ).

| Variable independiente                  | Variable dependiente                  | F       | p       |
|---|---------------------------------------|---------|---------|
| Precipitación mes más seco (mm)         | Log (longevidad hembra)               | 4.48    | 0.281   |
|   | Log (edad de primera reproducción)    | 0.93    | 0.5122  |
|   | Log( <i>lifespan</i> máximo)          | 4.08    | 0.2925  |
|   | Esfuerzo reproductivo                 | 0       | 0.9908  |
|   | Tasa neta de reemplazo (Ro)           | 59.04   | 0.0824  |
|   | Rango de semanas reproductivas        | 4.65    | 0.2765  |
|   | Log (tiempo de desarrollo pre-adulto) | 3.17    | 0.3256  |
| Estacionalidad de la Precipitación (CV) | Log (longevidad hembra)               | 417.84  | 0.0311* |
|   | Log (edad de primera reproducción)    | 9.46    | 0.2001  |
|   | Log( <i>lifespan</i> máximo)          | 1055.81 | 0.0196* |
|   | Esfuerzo reproductivo                 | 0.31    | 0.6786  |
|   | Tasa neta de reemplazo (Ro)           | 7.02    | 0.2297  |
|   | Rango de semanas reproductivas        | 317.6   | 0.0357* |
|   | Log (tiempo de desarrollo pre-adulto) | 0.41    | 0.6377  |

#### 7.1.4 Discusión

Los análisis de rasgos de historia de vida y parámetros demográficos de *T. infestans* proveniente de tres orígenes geográficos distintos muestran diferencias significativas en los tiempos de desarrollo y los principales parámetros demográficos. No obstante, se observa que la duración del tiempo de desarrollo pre-adulto presenta una variación relativamente baja dentro de *T. infestans*, presentando un valor mínimo de 24.16 semanas en la cohorte de Brasil y un máximo de 27.47 semanas en la cohorte de Argentina.

Las cohortes originarias de Brasil y Argentina presentaron características reproductivas más similares entre sí en relación a la cohorte originaria de Bolivia, excepto el esfuerzo reproductivo, que fue más similar entre las cohortes originarias de Argentina y Bolivia, y la tasa de senescencia que fue más similar entre las cohortes originarias de Brasil y Bolivia. Esta última presentó los valores más bajos de las tasas de crecimiento poblacional ( $R_o$  y  $r_0$ ), al mismo tiempo que presentó el mayor tiempo generacional ( $T_g$ ).

En las tres cohortes analizadas el 80% de las oviposturas se concentró en la primera mitad del período reproductivo. Esta disposición de las oviposturas podría sugerir una estrategia reproductiva común en *T. infestans* independientemente de la cantidad de huevos puestos, el total de hembras reproductivas de la cohorte, la duración del período reproductivo y el origen geográfico de los individuos.

En general, no se encontraron regresiones significativas entre los rasgos de historia de vida y las variables bioclimáticas (térmicas y de precipitaciones), lo cual podría deberse al efecto de amortiguación ambiental dado por los microclimas domésticos a los cuales se encuentra adaptada *T. infestans*. En triatominos, se ha

demostrado que los domicilios humanos presentan un alto grado de amortiguación climática en relación a otros micrositios como los nidos de aves o corrales de animales (Balsalobre 2016). Por lo tanto, la falta de relación entre los rasgos de historia de vida y las variables macroclimáticas podría deberse al efecto amortiguador de los micrositios lo que dificultaría la identificación del efecto de las variables macroclimáticas sobre la historia de vida de las especies de triatominos domiciliadas como lo es *T. infestans*.

No obstante, se encontró una correlación negativa y significativa entre la edad de primera reproducción y la temperatura media anual, lo cual indicaría un retraso en el inicio de la reproducción en las cohortes de *T. infestans* provenientes de localidades con menores valores de temperatura media anual. O lo que es lo mismo, sugeriría que las cohortes provenientes de ambientes más cálidos presentan un inicio de la reproducción más temprano que las adaptadas a ambientes más fríos. Si bien el inicio más temprano de la reproducción de las cohortes provenientes de ambientes con mayor temperatura media anual podría estar correlacionado con la disminución del tiempo de desarrollo pre-adulto, no se observó una regresión significativa entre éste y la temperatura media anual. Por lo tanto, estos resultados sugieren que el inicio temprano de la reproducción responde a una estrategia reproductiva en función de la temperatura media anual, más que a una consecuencia indirecta por la modificación de otro rasgo como podría ser un acortamiento del tiempo de desarrollo pre-adulto.

Se observó una disminución significativa de la longevidad de las hembras en función de la estacionalidad de las precipitaciones, lo cual sugiere que cuanto más marcada es la estacionalidad de las lluvias menor es la longevidad de las hembras. Asimismo, se observó un acortamiento significativo del *lifespan* máximo y del rango de semanas reproductivas en las cohortes provenientes de ambientes con mayor estacionalidad de las precipitaciones (i.e. más predecibles en las precipitaciones). En

este caso la localidad Casa Pintada (Bolivia) fue la que presentó mayor estacionalidad de las precipitaciones. Estos resultados estarían de acuerdo con la hipótesis de que los organismos adaptados a condiciones fluctuantes pero predecibles (i.e. mayor estacionalidad de las precipitaciones) presentarían una menor iteroparidad y una menor duración del *lifespan* máximo que los adaptados a ambientes más estocásticos.

A diferencia de las variables geográficas y climáticas analizadas en el capítulo previo que provenían de la FAO, los análisis del presente capítulo se basaron en la base de datos de *WorldClim* dado que esta dispone de variables bioclimáticas construidas a partir de las principales variables climáticas: temperatura promedio mensual y precipitación promedio, obtenidas de estaciones meteorológicas incluidas las de la FAO. Las variables bioclimáticas suelen tener un mayor valor biológico y son utilizadas a menudo en el modelado de nicho ecológico. Las variables bioclimáticas logran reflejar tendencias anuales, estacionalidad y factores ambientales extremos o limitantes. Asimismo, la base de datos *WorldClim* dispone de variables bioclimáticas no solo en las condiciones actuales, sino también proyectadas a futuro bajo diferentes modelos y escenarios de cambio climático. En este sentido, el potencial de esta base de datos es que hubiera permitido el modelado de la distribución geográfica potencial en condiciones climáticas actuales y futuras.

## 7.2 Respuesta de los rasgos de historias de vida de *T. infestans* y *Belminus ferroae* en relación a la fuente de alimento

### 7.2.1 *Triatoma infestans* alimentado en sangre humana y de gallina

#### 7.2.1.1 Introducción

Los triatominos muestran un hábito alimenticio muy ecléctico con un amplio rango de hospederos tanto silvestres (e.g. aves, roedores, comadrejas) como domésticos (e.g. perros, gatos, humanos) y peridomésticos (gallinas, cabras) (Rabinovich *et al.* 2011). Los animales domésticos como perros y gatos actúan como reservorio del parásito *T. cruzi*, mientras que las aves solo contribuyen al crecimiento poblacional dado que no son susceptibles a la infección (Cohen and Gürtler 2001, Gürtler *et al.* 2007). Un análisis de amplitud de nicho alimenticio para 30 especies de triatominos mostró que los humanos se encuentran entre las primeras cinco especies usadas como hospederos para *T. infestans* (Rabinovich *et al.* 2011).

La alimentación de *T. infestans* en sangre humana es relativamente frecuente (28%), aun en poblaciones silvestres (Buitrago *et al.* 2013). Un estudio reciente muestra que *T. infestans* se alimenta mayoritariamente en humano y en menor medida en gallina (Rabinovich *et al.* 2011). Debido a las diferencias en el contenido nutricional entre la sangre de mamífero y ave, podría esperarse que los rasgos de historia de vida de los triatominos sean afectados (Lehane 2005). La sangre de mamífero posee un menor contenido de ADN que la sangre de aves, por lo que es posible que los triatominos alimentados sobre sangre de mamífero presenten un menor costo metabólico y, por lo tanto, un aumento de la eficiencia energética en relación a su alimentación sobre sangre de aves (Lehane 2005).

Varios estudios han analizado el efecto de la fuente de alimento y el proceso de alimentación sobre la mortalidad y la fecundidad (de Souza Garcia *et al.* 1975, Lima

Gomes *et al.* 1990, Braga *et al.* 1998, Guarneri *et al.* 2000, Nattero *et al.* 2012), así como sobre el tiempo de desarrollo (Cabello *et al.* 1987, Martínez-Ibarra *et al.* 2003) de diferentes especies de triatominos. Particularmente, para *T. infestans* esos efectos fueron analizados por Guarneri *et al.* (2000) y Nattero *et al.* (2011). Hasta el momento, solo un estudio ha comparado los rasgos de historia de vida y los parámetros demográficos de una especie de triatomo alimentada sobre sangre de mamífero y sangre de aves: *R. neivai* (Cabello *et al.* 1988). Sin embargo, ningún estudio ha investigado la respuesta de los rasgos de historia de vida y parámetros demográficos, bajo las dos fuentes principales de alimento de *T. infestans*: la sangre humana y de gallina.

La mayoría de los estudios de laboratorio sobre triatominos en general, y *T. infestans* en particular, son llevados a cabo utilizando hospederos vivos (e.g. gallina, paloma, ratón) como fuente de alimento (Marti *et al.* 2013). Los triatominos pueden alimentarse sobre hospederos vivos que proveen las señales de atracción (gradientes térmicos,  $CO_2$ , diferentes señales volátiles, etc.) necesarias para favorecer la alimentación de los insectos, que ingieren sangre estéril no adulterada en su forma más fresca. Sin embargo, la alimentación en sangre humana se dificulta por aspectos éticos en relación a la alimentación directa sobre el ser humano, por lo que se debe recurrir al uso de alimentadores artificiales diseñados para una variedad de objetivos (Nuñez *et al.* 1996).

A continuación se analiza la respuesta de los rasgos de historia de vida y parámetros demográficos de *T. infestans* bajo las dos fuentes principales de alimento: sangre de humano y gallina, provistos mediante un alimentador artificial (Marti *et al.* 2015) y sobre hospedero vivo (gallina).

#### 7.2.1.2 *Materiales and Métodos*

### 7.2.1.2.1 Estimación de rasgos de historia de vida y parámetros demográficos

A partir de dos cohortes de 45 Ninfas 1 (0- 48hs) de *T. infestans*, criadas en condiciones controladas ( $28 \pm 1^\circ\text{C}$ ,  $40 \pm 5\%$  HR, fotoperiodo 12:12 hs) y alimentadas semanalmente durante 40 minutos, se construyeron las tablas de vida por edad (ver sección 7.1.2.1 Estimación de RHV y parámetros demográficos). Una cohorte fue alimentada sobre gallina viva, y otra sobre sangre humana provista mediante un alimentador artificial desarrollado en el laboratorio de triatominos del CEPAVE (Marti *et al.* 2015). Las cohortes de *T. infestans* correspondieron con la segunda generación de una cohorte originada a partir de individuos colectados en un gallinero en la localidad de Pinedo, Provincia de Chaco, Argentina ( $-27^\circ 07' 42''$   $-61^\circ 30' 45''$ ).

En ambas cohortes, inmediatamente después de cada alimentación se registró el número de individuos con diferente grado de distención abdominal. Esto se realizó cualitativamente usando dos categorías: *alimentados* a repleción (i.e. abdomen completamente distendido), y *no alimentados* (i.e. abdomen plano y/o cóncavo). Para cada estadio se estimó la proporción de individuos *completamente alimentados*. Para ello se estimó en cada estadio, el cociente entre el total acumulado de individuos *completamente alimentados* y el total acumulado de individuos vivos en dicho estadio (incluyendo a los *completamente alimentados* y a los *no alimentados*).

La fecundidad promedio de las hembras ( $\overline{F_x}$ ) se estimó como el número total de huevos puestos a la edad  $x$ , dividido por el número total de hembras vivas al final de esa edad  $x$ . Asimismo, la fecundidad total de hembras ( $\overline{F_T}$ ) se estimó como el total de huevos puestos por la cohorte dividido el total de hembras de la cohorte. Debido a que el seguimiento de las cohortes no fue individual, es posible que la virtualización de los individuos realizada por el *software* Tabla de Vida genere modificaciones en los parámetros reproductivos respecto de los que se obtendrían a partir del seguimiento

individual de las cohortes. No obstante, se considera que los parámetros reproductivos estimados mediante el *software* Tabla de Vida refleja la tendencia de la cohorte.

La proporción de huevos eclosionados del total de huevos puestos en cada cohorte se utilizó para estimar la supervivencia del estadio huevo, a partir de la cual se estimó indirectamente el número de huevos de cada cohorte que habrían dado origen a las 45 ninfas 1 iniciales. Asimismo, para cada cohorte se estimó la *proporción de oviposturas acumuladas* (%) (ver sección 3.4.1.1 Esfuerzo reproductivo) en función del período reproductivo escalado (%).

#### **7.2.1.2.2 Fuente de alimento**

La sangre humana utilizada como fuente de alimento consistía en unidades de sangre libre de infecciones (*T. cruzi*, VIH, HTLV, Brucelosis, Hepatitis and Sífilis) a la que se le había adicionado una solución de Adenina–Dextrosa–Fosfato–Citrato (ADFC) como anticoagulante. Estas unidades de sangre fueron provistas semanalmente por el Banco de Hemoterapia de la ciudad de La Plata (Argentina), el cual las descarta para su uso en transfusiones humanas debido a un exceso de volumen. La alimentación de la cohorte se realizó semanalmente durante 40 minutos mediante un alimentador artificial (Marti *et al.* 2015), que mantiene la sangre a temperatura constante mediante un baño término de agua, y permite la alimentación grupal de los individuos a través de una membrana de látex.

La cohorte alimentada sobre gallina se alimentó grupalmente sobre una gallina inmovilizada en una caja de madera y con el abdomen expuesto hacia arriba, de modo de garantizar que los individuos pudieran alimentarse. El seguimiento se realizó teniendo en cuenta las normas éticas para investigación biomédica del CEPAVE, basada

en la resolución No. 1047 (2005) del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET).

#### 7.2.1.2.3 Análisis estadísticos

La significación estadística de la proporción de individuos completamente *alimentados* por estadio entre cohortes se estimó mediante una prueba de Chi cuadrado de proporciones independientes (MedCalc versión 12.7.5 2013).

Se puso a prueba la normalidad del tiempo de desarrollo por estadio mediante la prueba Shapiro- Wilk usando el *software* R (R Core Development Team 2012), y se realizó una prueba de *t- student* para comparar los tiempos de desarrollo entre cohortes. En los casos en los que la normalidad fuera rechazada ( $p < 0.05$ ), la comparación se hizo mediante la prueba no paramétrica de Mann-Whitney.

Las comparaciones estadísticas de los parámetros demográficos y la fecundidad fueron llevadas a cabo mediante una prueba de *t- student*, y un análisis de potencia de la prueba de *t* desarrollada con  $\alpha = 0.95$ .

Se realizó un análisis de elasticidad por edad de la tasa finita de crecimiento de la población ( $\lambda$ ) para lo cual se construyó una matriz de Leslie en base al calendario de supervivencia ( $l_x$ ) y fecundidad ( $m_x$ ). La estimación de la matriz se realizó mediante el complemento PopTools de la hoja de cálculo Excel (<http://www.cse.csiro.au/poptools/>).

Las diferencias estadísticas de la mortalidad por estadio entre cohortes se estimó mediante una prueba de Chi cuadrado de proporciones independientes usando el *software* MedCalc (MedCalc versión 12.7.5 2013), al igual que la estimación de la significación del alejamiento del 50% de la proporción de sexos ♀:♂ dentro de cada cohorte.

### 7.2.1.3 Resultados

La proporción de individuos (por estadio) completamente alimentados no fue significativamente diferente entre cohortes, excepto para los estadios ninfa 3, ninfa 4 y adulto hembra (Tabla 7.2-1).

Tabla 7.2-1. Proporción de individuos de *T. infestans* completamente alimentados en sangre humana y gallina.

| Estadio | Sangre Humana |                               | Sangre Gallina |                               | <i>p</i> |
|---------|---------------|-------------------------------|----------------|-------------------------------|----------|
|         | N             | Completamente alimentados (%) | N              | Completamente alimentados (%) |          |
| Ninfa 1 | 152           | 82.24                         | 92             | 72.83                         | 0.1145   |
| Ninfa 2 | 180           | 90.56                         | 57             | 92.98                         | 0.7696   |
| Ninfa 3 | 232           | 68.97                         | 101            | 89.11                         | 0.0002*  |
| Ninfa 4 | 284           | 84.86                         | 102            | 93.14                         | 0.0495*  |
| Ninfa 5 | 404           | 82.18                         | 285            | 84.91                         | 0.3994   |
| Macho   | 147           | 64.63                         | 280            | 72.86                         | 0.0984   |
| Hembra  | 169           | 56.21                         | 214            | 68.22                         | 0.0209*  |

N: total de individuos acumulados en un dado estadio a los cuales se les ofreció comida mientras permanecieron en dicho estadio. \*: indica diferencias significativas entre cohortes ( $p < 0.05$ ).

Completamente alimentados (%): indica la proporción de n con el abdomen distendido

La mayor diferencia fue observada en ninfa 3, que mostró un 20% menos de alimentación en la cohorte alimentada en sangre humana respecto de la alimentada en gallina. Asimismo, la alimentación de las hembras fue menor en la cohorte alimentada sobre sangre humana (56%) respecto de la alimentada sobre gallina (68%).

El tiempo de desarrollo fue significativamente mayor en todos los estadios ninfales en la cohorte alimentada con sangre humana respecto de la alimentada sobre gallina ( $p < 0.05$ , Mann-Whitney), excepto para el estadio ninfa 5 (Tabla 7.2-2). Para ambas cohortes, la longevidad de adultos no difirió entre sexos ( $p = 0.713$ , Mann-Whitney) y la proporción de ♀: ♂ no difirió del 50% esperado ( $p > 0.05$ , Chi-cuadrado *test*).

Tabla 7.2-2. Tiempo de desarrollo por estado (TD) y mortalidad (M%) de *T. infestans* alimentado en humana y gallina.

| Estadio                      | Sangre Humana |                 |            |                   | Sangre Gallina |                 |            |                   |
|------------------------------|---------------|-----------------|------------|-------------------|----------------|-----------------|------------|-------------------|
|                              | N             | TD<br>(semanas) | IC 95%     | M (%)             | N              | TD<br>(semanas) | IC 95%     | M (%)             |
| Huevo                        | 55            | 2.1*            | 1.5- 2.7   | 18.2              | 57             | 2.3*            | 1.7- 2.9   | 21.1              |
| Ninfa 1                      | 44            | 3.4*            | 3.2- 3.6   | 2.2               | 45             | 2.7*            | 2.5- 2.9   | 0                 |
| Ninfa 2                      | 43            | 4.3*            | 3.8- 4.7   | 2.3               | 44             | 2.2*            | 2.1- 2.4   | 2.2               |
| Ninfa 3                      | 41            | 5.7*            | 5.3- 6.0   | 4.6               | 43             | 2.6*            | 2.3- 2.8   | 2.3               |
| Ninfa 4                      | 36            | 6.7*            | 4.9- 8.4   | 12.2 <sup>+</sup> | 43             | 2.7*            | 2.4- 3.0   | 0.0 <sup>+</sup>  |
| Ninfa 5                      | 22            | 9.6             | 7.6- 11.6  | 38.9 <sup>+</sup> | 38             | 7               | 6.4- 7.7   | 11.6 <sup>+</sup> |
| Tiempo desarrollo pre-adulto | 22            | 29.2*           | 25.7- 32.7 | 60.0 <sup>+</sup> | 38             | 18.9*           | 17.9- 20.0 | 33.3 <sup>+</sup> |
| Macho                        | 11            | 16.3            | 13.5- 19.1 | -                 | 24             | 15.1            | 10.8- 19.4 | -                 |
| Hembra                       | 11            | 17.4            | 15.0- 20.0 | -                 | 14             | 19.8            | 15.6- 23.9 | -                 |

N: total de individuos que completan un estadio. TD: tiempo desarrollo promedio de estadios ninfales y longevidad de adulto. \*: indica diferencias significativas entre cohortes ( $p < 0.05$ , Mann-Whitney). Lím.

IC Inf- Sup. 95%: límites inferior y superior del intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). M: mortalidad específica por estadio (%). Valores seguidos por “+” presentan diferencias significativas entre cohortes ( $p < 0.05$ , Chi-cuadrado). Nota: el número de huevos para los análisis de tablas de vida fue estimado como 55 y 57 para las cohortes alimentadas sobre sangre humana y gallina, respectivamente (ver 7.2.1.2.1 Estimación de rasgos de historia de vida y parámetros demográficos).

La mortalidad específica de los tres primeros estadios ninfales no difirió entre cohortes (en todos los casos  $p > 0.05$ , Chi-cuadrado). Sin embargo, la mortalidad de ninfa 4 y ninfa 5 fue mayor en la cohorte alimentada en sangre humana respecto de la cohorte alimentada en gallina ( $p = 0.01$ , Chi-cuadrado) (Tabla 7.2-2). La mortalidad acumulada desde huevo hasta Ninfa 5 fue mayor en la cohorte alimentada en sangre humana (60.0%) respecto de la cohorte alimentada en gallina (33.3%) ( $p = 0.008$ , Chi-cuadrado) (Tabla 7.2-2).

Las principales características reproductivas, resumidas en la Tabla 7.2-3, muestran que la fecundidad por edad ( $\overline{F_x}$ ) y total ( $\overline{F_T}$ ) no difirió entre cohortes ( $p = 0.865$ , *t-student*).

Tabla 7.2-3. Rasgos de historia de vida asociados con aspectos reproductivos de *T. infestans* alimentado en sangre humana y gallina.

| Rasgo asociado a aspectos reproductivos                | Sangre Humana   |          |       | Sangre Gallina   |          |      |
|--|-----------------|----------|-------|------------------|----------|------|
|  | $N^{a,b}$       | Promedio | CV%   | $N^{a,b}$        | Promedio | CV%  |
| Total huevos/ ♀ semana ( $\bar{F}_x$ )                 | 31 <sup>a</sup> | 3.68     | 64.98 | 411 <sup>a</sup> | 3.79     | 77.8 |
| Total huevos/ ♀ vida ( $\bar{F}_T$ )                   | 11 <sup>b</sup> | 63.45    | 40.32 | 142 <sup>b</sup> | 72.5     | 32   |
| Edad primera reproducción ( $\alpha'$ ) (semanas)      | 11 <sup>b</sup> | 31.73*   | 26.26 | 142 <sup>b</sup> | 20.7*    | 15.4 |
| Edad última reproducción ( $\omega'$ ) (semanas)       | 11 <sup>b</sup> | 46.45*   | 14.45 | 142 <sup>b</sup> | 38.4*    | 28.7 |
| Período reproductivo ( $\omega' - \alpha'$ ) (semanas) | 11 <sup>b</sup> | 15.73    | 37.19 | 142 <sup>b</sup> | 18.6     | 47.2 |

$N^a$ : total de semanas reproductivas en cada cohortes.  $N^b$ : total de hembras emergidas. CV%: coeficiente de variación porcentual. \*: indica diferencias significativas entre la cohorte alimentada en sangre humana y gallina ( $p < 0.05$ , t-student).

Las edades promedio de primera ( $\alpha'$ ) y última ( $\omega'$ ) reproducción fueron significativamente mayores en la cohorte alimentada en sangre humana comparada con la cohorte alimentada en gallina (Tabla 7.2-3), con una potencia estadística  $\alpha' = 0.95$  que permite detectar diferencias de al menos 20%. No obstante, no se observaron diferencias significativas en la duración del período reproductivo promedio entre cohortes ( $p = 0.355$ , t-student).

El número total de huevos puestos por las cohortes alimentadas en sangre humana y gallina fue 698 y 1015, respectivamente. Ambas cohortes mostraron un patrón similar de *proporción de oviposturas acumuladas* (%) en función del período reproductivo escalado (%) (Fig. 7.2-1).

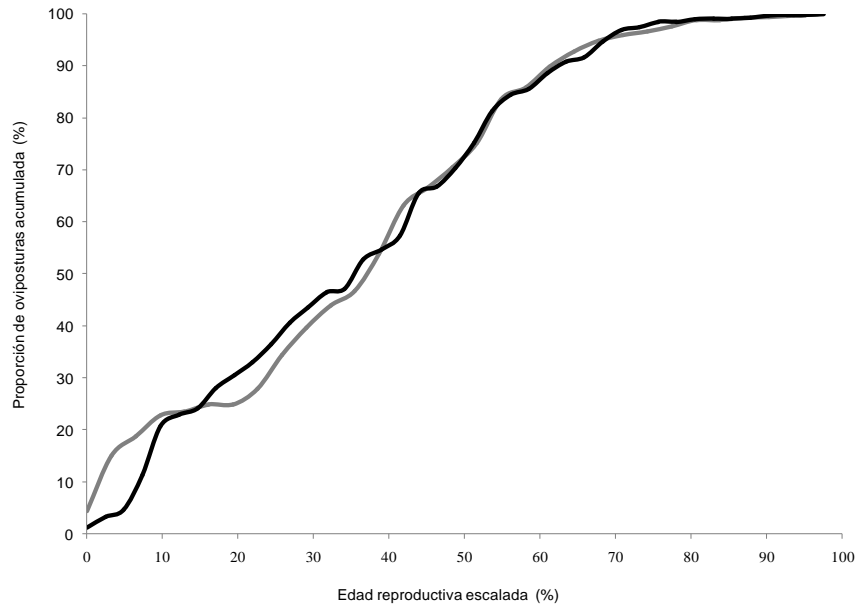


Fig. 7.2-1. Proporción de oviposaduras acumuladas en función de la proporción del período reproductivo de *T. infestans* alimentado en sangre humana (línea negra) y gallina (línea gris).

Las tasas de crecimiento poblacional ( $R_0, r_0, \lambda$ ) fueron significativamente menores y el tiempo generacional significativamente mayor ( $T_g$ ) en la cohorte alimentada en sangre humana respecto de la cohorte alimentada en gallina (Tabla 7.2-4).

Tabla 7.2-4. Parámetros demográficos de *T. infestans* alimentado en sangre humana y gallina.

| Parámetro demográfico                            | Sangre Humana |                       | Sangre Gallina |                          |
|--|---------------|-----------------------|----------------|--------------------------|
|  | Promedio      | Lím. IC Inf- Sup. 95% | Promedio       | Lím. IC Inf- Sup. 95% IC |
| Tiempo generacional ( $T_g$ )                    | 36.97*        | 35.94- 37.64          | 32.93*         | 32.87- 32.93             |
| Tasa neta de reemplazo ( $R_0$ )                 | 12.71*        | 12.56- 12.87          | 17.90*         | 17.74- 18.07             |
| Tasa intrínseca de crecimiento natural ( $r_0$ ) | 0.0611*       | 0.0606- 0.0615        | 0.1058*        | 0.1055- 0.1062           |
| Tasa finita de la población ( $\lambda$ )        | 1.0630*       | 1.0625- 1.0634        | 1.1117*        | 1.1112- 1.1121           |

Todas las unidades de tiempo son semanales. \*: indica diferencias significativas entre las cohortes ( $p < 0.05$ , Chi-cuadrado para proporciones independientes). Lím. IC Inf- Sup. 95%: límites inferior y superior del intervalo de confianza ( $\alpha=0.05$ ).

En ambas cohortes la elasticidad de la supervivencia fue dominante durante el período pre-reproductivo, mientras que la elasticidad de la fecundidad fue dominante durante el período reproductivo. La elasticidad de la supervivencia mostró un patrón similar entre cohortes (constante durante las edades pre-reproductivas, y decreciente durante el período reproductivo), con valores mayores en la cohorte alimentada en sangre humana respecto de la cohorte alimentada en gallina. Asimismo, la elasticidad de la fecundidad también mostró un patrón similar entre cohortes, con un pico máximo de

magnitud similar pero más retrasado en el tiempo en la cohorte alimentada en sangre humana, respecto de gallina (Fig. 7.2-2).

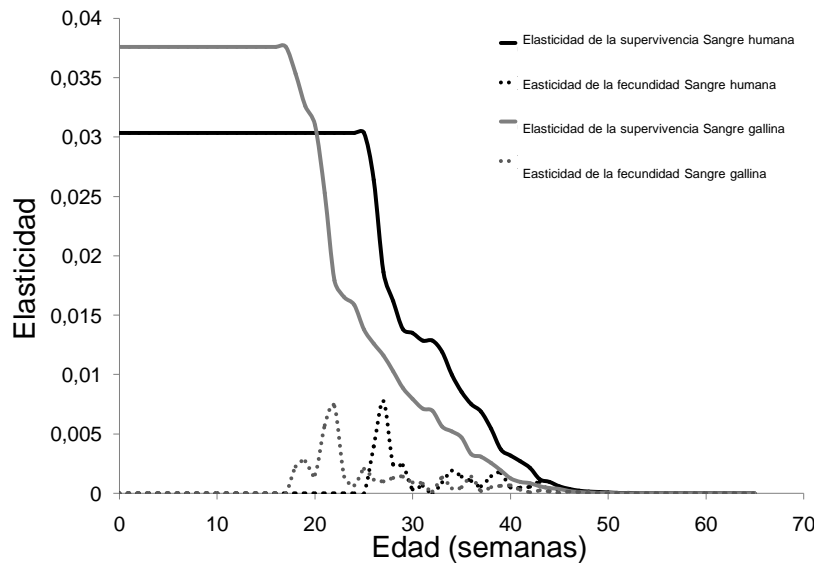


Fig. 7.2-2. Elasticidad de la supervivencia por edad (líneas completas) y de la fecundidad por edad (líneas punteadas), de *T. infestans* alimentado en sangre humana (línea negra) y gallina (línea gris).

#### 7.2.1.4 Discusión

Los resultados obtenidos muestran diferencias en los rasgos de historias de vida entre los dos métodos de alimentación, los cuales resultaron en menores tasas de crecimiento poblacional en la cohorte alimentada en sangre humana respecto de la cohorte alimentada en gallina. El rasgo de historia de vida de *T. infestans* más afectado por el alimentador artificial usando sangre humana fue el tiempo de desarrollo pre-adulto (29.2 semanas) en comparación con gallina viva (19.0 semanas).

Si bien *T. infestans* alimentada en sangre humana muestra un incremento de la edad de primera y última reproducción, la duración del periodo reproductivo no se vio afectada entre los dos tratamientos alimenticios. Esto sugiere que el inicio tardío de la reproducción de *T. infestans* alimentada en sangre humana obedece directamente al incremento en el tiempo de desarrollo pre-adulto, el cual no implicó una compensación

con otros rasgos de historia de vida asociado tales como la fecundidad o la duración del período reproductivo.

Teniendo en cuenta el menor costo metabólico asociado a la sangre de mamífero por su menor contenido de ADN respecto a la de aves (Lehane 2005), el menor *fitness* de la cohorte de *T. infestans* alimentada en sangre humana respecto de la alimentada en gallina es contrario a lo esperado. Por lo tanto, otros factores (e.g. obstáculos mecánicos o inhibiciones para que la alimentación ocurra adecuadamente sobre el alimentador, efectividad de las señales químicas, etc.) podrían estar involucrados en el menor *fitness* de *T. infestans*.

Desafortunadamente la comparación de los parámetros reproductivos entre cohortes presentó un bajo poder estadístico lo cual no permite establecer conclusiones contundentes en relación al efecto de la fuente de alimentación y la fecundidad de las hembras. Por lo tanto, a futuro sería recomendable realizar estudios que permitan determinar el efecto de la sangre humana sobre las características reproductivas de *T. infestans*.

## 7.2.2 *Belminus ferroae* alimentado en hemolinfa de artrópodos y sangre de mamífero

### 7.2.2.1 Introducción

Si bien los triatominos son hematófagos obligados (Lent & Wygodzinsky 1979), frente a la escasez de hospederos presentan otras estrategias alimenticias como la hemolinfagia (i.e. ingesta de hemolinfa de otra especie de artrópodo), el “cleptohemodeipnonismo” (i.e. ingesta de sangre de vertebrado contenida en el intestino de otro artrópodo), e incluso canibalismo (i.e. ingesta de hemolinfa de otro individuo de su misma especie). Sin embargo, el género *Belminus* es un caso particular dentro de los triatominos ya que el hábito alimenticio de estas especies es variable, observándose desde canibalismo hasta cleptohemodeipnonismo, hemolinfagia y hematofagia (Herrer *et al.* 1954, Gaunt & Miles 2000, Sandoval *et al.* 2000, Sandoval *et al.* 2004).

El género *Belminus* está compuesto por ocho especies (Sandoval *et al.* 2013) que abarcan un rango geográfico desde México, Costa Rica, Panamá, Colombia, Venezuela, hasta Perú y Brasil (Sandoval *et al.* 2007). Si bien *Belminus* es mayoritariamente de hábito selvático asociado a bromelias, cortezas y huecos de árboles, como así también a reptiles y zarigüeyas (Lent & Wygodzinsky 1979, Gaunt & Miles 2000), ya han sido reportados algunos casos de domiciliación en Perú y Colombia (Herrer 1955, Sandoval *et al.* 2010).

Las observaciones de campo y de laboratorio de *B. peruvianus* y *B. herreri* han indicado una dieta basada en un amplio rango de hospederos, incluyendo artrópodos, reptiles, aves y mamíferos. A pesar de que el género *Belminus* ha sido reconocido desde 1859, las estadísticas vitales y los parámetros demográficos han sido poco estudiados para este grupo. La falta de información puede ser atribuida a la captura esporádica de estas especies como así también al bajo número de especímenes colectados en el campo

y la dificultad de criar las colonias sobre hospederos vertebrados (Herrer *et al.* 1954, Schofield & Galvão 2009).

Un estudio reciente sobre el contenido intestinal de individuos de *B. ferroae* capturados en hábitats domiciliarios (Sandoval *et al.* 2010) indicó que la alimentación se da mayoritariamente sobre ratones, sangre humana, y hemolinfa de cucarachas. En particular, *B. ferroae* se caracteriza por alimentarse principalmente de hemolinfa de artrópodos, y raramente presenta hábitos hematófagos (Sandoval *et al.* 2010). Evaluar la respuesta de los principales rasgos de historia de vida y parámetros demográficos en *B. ferroae* frente a tres fuentes de alimentación, permitiría contribuir al conocimiento de este comportamiento peculiar (i.e. hemolinfagia) desde la perspectiva de la adaptación de los rasgos de historia de vida y de la ecología evolutiva.

El principal objetivo de este apartado es analizar la respuesta de los principales rasgos de historias de vida y los parámetros demográficos de *B. ferroae* frente a tres fuentes de alimentación diferentes: ratón, cucaracha y *R. prolixus*. Asimismo, se estimará la contribución individual al *fitness* y la tasa senescencia de *B. ferroae* frente a las tres fuentes de alimentación, y se analizará la posible presencia de *trade-offs* entre rasgos de historias de vida. La estimación del *fitness* poblacional de *B. ferroae* alimentado sobre diferentes hospederos podría contribuir a la identificación de aquellos hospederos naturales que permitan una mayor comprensión de la evolución de los Triatominae.

### 7.2.2.2 *Materiales y métodos*

#### 7.2.2.2.1 **Estimación de rasgos de historia de vida y parámetros demográficos**

A partir de tres cohortes de *B. ferroae* seguidas diariamente de manera individual, criadas en condiciones controladas y alimentadas semanalmente, se construyeron las tablas de vida por edad. El seguimiento de las tres cohortes y la información necesaria

para la construcción de las tablas de vida fueron suministradas por la Dra. Claudia Magaly Sandoval y la metodología detallada se encuentra descrita en trabajos publicados en colaboración (Medone *et al.* 2012c, Sandoval *et al.* 2013). Se estimaron los principales rasgos de historia de vida y parámetros demográficos mediante el *software* Tabla de Vida desarrollado en el laboratorio del CEPAVE (ver sección 7.1.2.1 Estimación de RHV y parámetros demográficos).

Una cohorte fue alimentada sobre ratón (*Mus musculus*), la otra sobre ninfas 5 de *R. prolixus*, y la otra sobre ninfas 4 o ninfas 5 de cucaracha (*Blaberus sp.*). Las cohortes analizadas correspondieron con una primera generación criada en el laboratorio, cada una de las cuales fue originada por 10 hembras fundadoras colectadas en Santa Catalina, Toledo, Santander Norte, Colombia (07° 07' N, 72° 24' W).

Para las tres cohortes se estimaron además, el valor reproductivo específico por edad  $V_x$  (Fisher 1930) y la distribución estable de estadios (DEE). Asimismo, se estimaron los patrones de distribución de fecundidad en función de la edad, para lo cual los valores de  $m_x$  fueron ajustados a un modelo aditivo generalizado (Hastie & Tibshirani 1990), mediante una suavización con 4 vecinos utilizando el paquete GAM del *software R* (R Development Core Team 2012). Para cada hembra se estimó la *intermitencia entre oviposturas*, calculada como el tiempo promedio transcurrido entre dos oviposturas consecutivas (independientemente del número de huevos puestos en cada ovipostura).

#### 7.2.2.2.2 Índice de Contribución Individual al *Fitness*

Para cada hembra de las tres cohortes de *B. ferroae* se calculó el índice de Contribución Individual al *Fitness* por edad ( $IFC_x$ ) propuesto por Jones *et al.* (2008), el cual se calcula como la probabilidad de supervivencia de una hembra (1= viva, 0=

muerta) a la edad  $x$ , ponderada con la suma de huevos puestos en dicha edad. Así, este índice toma valores de 1 mientras la hembra permanece viva sin realizar oviposiciones, asciende por encima de 1 cuando realiza oviposiciones, y se vuelve cero cuando la hembra muere.

Para cada cohorte, se promedió el valor de  $IFC_x$  de cada edad entre las hembras de la cohorte, de modo que se obtuvo la Contribución Individual al *Fitness* promedio entre hembras ( $\overline{IFC}_x$ ). La regresión del  $\overline{IFC}_x$  respecto de la edad fue ajustada a un modelo aditivo generalizado (Hastie & Tibshirani 1990) mediante una suavización con 4 vecinos (paquete GAM, *software R*). Se identificó la edad en la que se registró el valor máximo de  $\overline{IFC}_x$ , a partir de la cual el índice disminuye progresivamente hasta hacerse cero. Dicha edad corresponde con la edad de inicio de la senescencia entendida como la declinación de las funciones vitales de los organismos (ver 4 Capítulo: Patrones de Senescencia). Se estimó la tasa de senescencia como la pendiente de la recta del  $\overline{IFC}_x$  desde el inicio de la senescencia hasta la edad máxima alcanzada por cada cohorte (edad de la muerte de la última hembra de la cohorte). Para facilitar la comparabilidad entre cohortes los valores de  $\overline{IFC}_x$  se escalaron respecto de su valor máximo, y los valores de edad de la cohorte se escalaron respecto del tiempo generacional.

Se realizaron regresiones lineales de la tasa de senescencia y la edad de inicio de la senescencia, respecto de: (i) el tiempo generacional ( $T_g$ ), (ii) la duración del *lifespan* máximo, (iii) el período reproductivo y (iv) la fecundidad diaria (i.e. huevos puestos por individuo por día). Se seleccionó el tiempo generacional para analizarlo en relación a la tasa de senescencia y la edad de inicio de la senescencia dado que es una medida que comprende todas las tasas demográficas (Gaillard *et al.* 2005). La tasa de senescencia fue transformada por la función *logit*, y las demás variables fueron transformadas logarítmicamente para linearizar las relaciones (Jones *et al.* 2008). Las regresiones entre

senescencia y los rasgos de historia de vida fueron llevadas a cabo mediante el procedimiento de regresiones robustas *robim* (Salibian-Barrera 2006) en el *software* R (R Core Development Team 2012).

#### 7.2.2.2.3 Relaciones entre rasgos de historias de vida

En base a los rasgos de historia de vida estimados para cada individuo, se analizaron las relaciones entre los principales rasgos dentro de cada cohorte de *B. ferroae*. Se establecieron relaciones lineales simples entre los siguientes rasgos: (i) tiempo de desarrollo pre- adulto, (ii) longevidad de adulto, (iii) log (*lifespan* total), (iv) edad primera reproducción, (v) sesgo distribución de edades reproductivas, (vi) total huevos/♀ vida y (vii) rango de semanas reproductivas (ver metodología en 3.5 Relaciones entre rasgos de historias de vida). En todos los casos se utilizó *software* Statgraphics (Statpoint Technologies Inc. 2010).

#### 7.2.2.2.4 Análisis Estadísticos

Se puso a prueba la normalidad de los tiempos de desarrollo por estadio mediante el *test* de Shapiro- Wilk (R Core Development Team 2012). En caso de rechazarse la normalidad de la variable (i.e.  $p < 0.05$ ), la significación estadística de la diferencia de los tiempos de desarrollo por estadio entre cohortes fue calculada mediante el *test* de Mann Whitney con un nivel de confianza del 95%. Las diferencias en la proporción de sexos (♂:♀) y las proporciones de mortalidad entre cohortes fue analizada mediante un *test* de Chi- cuadrado para proporciones de dos muestras independientes. Estas pruebas estadísticas fueron hechas mediante el *software* MedCalc (MedCalc version 12.7.5 2013).

### 7.2.2.3 Resultados

#### 7.2.2.3.1 Rasgos de historias de vida

La Tabla 7.2-5 resume los principales rasgos de historias de vida de las tres cohortes de *B. ferroae*. Se observan diferencias significativas en los tiempos de desarrollo de todos los estadios ninfales entre cohortes, excepto para ninfa 2 entre las cohortes alimentadas sobre cucaracha y *R. prolixus*. La cohorte alimentada sobre cucaracha presentó el menor tiempo de desarrollo de huevo a ninfa 5 y una mayor longevidad del adulto respecto de las otras dos cohortes, lo que muestra una mejor *performance* en general de los individuos alimentados sobre cucaracha en relación a las otras dos fuentes de alimentación. La longevidad de los machos de la cohorte alimentada sobre cucaracha fue significativamente mayor que la de hembras ( $p < 0.0001$ ), alcanzando un máximo de 1155 días de vida ( $\approx 3.2$  años) en el macho más longevo. La proporción de sexos no difirió entre cohortes (Chi cuadrado=0.234,  $gl=1$ ,  $p > 0.05$ ).

La tasa de eclosión de los huevos fue similar entre las cohortes alimentadas sobre cucaracha (69.4%) y sobre *R. prolixus* (63.8%), y ambas fueron significativamente más elevadas que la observada en la cohorte alimentada sobre ratón (16.0%). La mortalidad total acumulada desde ninfa 1 hasta ninfa 5 fue más similar entre las cohortes alimentadas sobre ratón y *R. prolixus* ( $\approx 40\%$ ) en comparación con la registrada para la cohorte alimentada en cucaracha (30%) (Tabla 7.2-5).

Tabla 7.2-5. Tiempo de desarrollo por estadio (TD) y mortalidad (M%) de *B. ferroae* alimentado sobre tres hospederos diferentes.

| Estadio                | Cucaracha<br>(hemolinfa de <i>Blaberus sp.</i> ) |                      |                   |                   | Ratón<br>(sangre de <i>Mus musculus</i> ) |                      |                   |                   | <i>R. prolixus</i><br>(hemolinfa o sangre) |                      |                   |                   |
|------------------------|--|----------------------|-------------------|-------------------|---|----------------------|-------------------|-------------------|--|----------------------|-------------------|-------------------|
|                        | N  | TD                   | IC                | M%                | N   | TD                   | IC                | M%                | N  | TD                   | IC                | M%                |
|                        |  |                      | Lím. Inf-Sup. 95% |                   |   |                      | Lím. Inf-Sup. 95% |                   |  |                      | Lím. Inf-Sup. 95% |                   |
| Huevo                  | 86   | 24.3 <sup>a</sup>    | 23.9 - 24.6       | 30.6 <sup>f</sup> | 88  | 25.7 <sup>b</sup>    | 25.4 - 25.9       | 83.9 <sup>g</sup> | 90   | 24.9 <sup>c</sup>    | 24.4 - 25.2       | 36.2 <sup>f</sup> |
| Ninfa 1                | 67   | 22.6 <sup>a</sup>    | 21.4 - 23.7       | 22.1 <sup>f</sup> | 64  | 38.1 <sup>b</sup>    | 35.5 - 40.6       | 27.3 <sup>f</sup> | 84   | 25.3 <sup>c</sup>    | 24.4 - 26.2       | 6.7 <sup>g</sup>  |
| Ninfa 2                | 62   | 22.2 <sup>a</sup>    | 20.9 - 23.6       | 7.5 <sup>f</sup>  | 56  | 35.9 <sup>b</sup>    | 33.0 - 38.9       | 12.5 <sup>f</sup> | 71   | 23.5 <sup>a</sup>    | 22.5 - 24.6       | 15.5 <sup>f</sup> |
| Ninfa 3                | 58   | 25.9 <sup>a</sup>    | 24.2 - 27.6       | 6.4 <sup>f</sup>  | 54  | 36.6 <sup>b</sup>    | 32.9 - 40.2       | 3.6 <sup>f</sup>  | 65   | 27.9 <sup>c</sup>    | 26.6 - 29.3       | 8.4 <sup>f</sup>  |
| Ninfa 4                | 52   | 30.2 <sup>a</sup>    | 27.8 - 32.5       | 10.3 <sup>f</sup> | 53  | 39.7 <sup>b</sup>    | 36.1 - 43.3       | 1.8 <sup>f</sup>  | 64   | 47.2 <sup>c</sup>    | 43.7 - 50.6       | 1.5 <sup>f</sup>  |
| Ninfa 5                | 50   | 39.0 <sup>a</sup>    | 36.9 - 41.1       | 3.8 <sup>f</sup>  | 51  | 44.2 <sup>b</sup>    | 42.3 - 46.2       | 3.8 <sup>f</sup>  | 63   | 75.9 <sup>c</sup>    | 71.7 - 80.1       | 1.6 <sup>f</sup>  |
| Longevidad Macho       | 25   | 789.0 <sup>a,d</sup> | 746.7 - 831.3     | -                 | 25  | 378.8 <sup>b,d</sup> | 312.5 - 445.1     | -                 | 31   | 399.0 <sup>b,d</sup> | 317.1 - 480.9     | -                 |
| Longevidad Hembra      | 25   | 616.7 <sup>a,e</sup> | 566.4 - 667.1     | -                 | 26  | 371.1 <sup>b,d</sup> | 303.3 - 438.9     | -                 | 32   | 412.1 <sup>b,d</sup> | 324.7 - 499.6     | -                 |
| Longevidad ambos sexos | 50   | 702.9 <sup>a</sup>   | 661.3 - 744.4     | -                 | 51  | 374.9 <sup>b</sup>   | 326.8 - 423.0     | -                 | 63   | 405.7 <sup>b</sup>   | 345.0 - 466.4     | -                 |
| Prop. Sexos            |  | 0.49 <sup>h</sup>    |                   |                   |   | 0.59 <sup>h</sup>    |                   |                   |  | 0.51 <sup>h</sup>    |                   |                   |

N: total de individuos que completan un estadio. TD: tiempo desarrollo promedio de estadios ninfales.

Long.: longevidad de adulto. Valores seguidos por "a,b,c" indican diferencias significativas entre cohortes ( $p < 0.05$ , Mann-Whitney). Valores seguidos por "d,e" indican diferencias entre sexos. Lím. IC Inf- Sup. 95%: límites inferior y superior del intervalo de confianza ( $\alpha=0.05$ ). M: mortalidad específica por estadio (%). Valores seguidos por "f" indican diferencias significativas entre cohortes ( $p < 0.05$ , chi-cuadrado). Prop. Sexos= proporción entre sexos  $\frac{\text{♀}}{(\text{♂}+\text{♀})}$

### 7.2.2.3.2 Características reproductivas

Las características reproductivas de las hembras de *B. ferroae* para las tres fuentes de alimentación se resumen en la Tabla 7.2-6. La fecundidad por edad ( $\bar{F}_x$ ), estimada como el número de huevos puestos por hembra por semana reproductiva (huevos/♀/ semana reproductiva), no difirió entre las cohortes alimentadas en cucaracha (3.2) y roedor (3.6) ( $p = 0.0056$ ), no obstante ambas fueron significativamente más elevadas que la fecundidad de la cohorte alimentada en *R. prolixus* (0.8) ( $p < 0.0001$ ).

Tabla 7.2-6. Características reproductivas de *B. ferroae* alimentado sobre tres hospederos diferentes.

| Características reproductivas                       | <i>Blaberus sp.</i> |                    |                       | <i>M. musculus</i> |                   |                       | <i>R. prolixus</i> |                   |                       |
|---|---------------------|--------------------|-----------------------|--------------------|-------------------|-----------------------|--------------------|-------------------|-----------------------|
|   | N                   | Prom.              | IC Lím. Inf- Sup. 95% | N                  | Prom.             | IC Lím. Inf- Sup. 95% | N                  | Prom.             | IC Lím. Inf- Sup. 95% |
| Huevos/♀/semana reproductiva                        | 1944 <sup>†</sup>   | 3.2 <sup>a</sup>   | 3.1 – 3.4             | 1118 <sup>†</sup>  | 3.6 <sup>b</sup>  | 3.4 – 3.7             | 763 <sup>†</sup>   | 0.8 <sup>c</sup>  | 0.7 - 0.9             |
| Huevos/♀/vida                                       | 25 <sup>•</sup>     | 252.8 <sup>a</sup> | 222.5 – 283.2         | 26 <sup>•</sup>    | 86.5 <sup>b</sup> | 55.3 – 117.8          | 32 <sup>•</sup>    | 18.7 <sup>c</sup> | 10.2 – 27.2           |
| Edad adulta de primera reproducción (semanas)       | 25 <sup>*</sup>     | 6.1 <sup>a</sup>   | 5.1 - 8.2             | 25 <sup>*</sup>    | 6.0 <sup>a</sup>  | 5.1 - 8.2             | 19 <sup>*</sup>    | 19.5 <sup>b</sup> | 15.7 - 27.0           |
| Edad de primera reproducción (semanas) ( $\alpha$ ) | 25 <sup>*</sup>     | 28.8 <sup>a</sup>  | 27.4 - 30.1           | 25 <sup>*</sup>    | 37.9 <sup>b</sup> | 35.6 - 40.2           | 19 <sup>*</sup>    | 53.9 <sup>c</sup> | 50.4 - 57.3           |
| Período reproductivo (PR) (semanas)                 | 25 <sup>*</sup>     | 77.8 <sup>a</sup>  | 70.1 - 85.1           | 25 <sup>*</sup>    | 44.7 <sup>b</sup> | 34.3 - 55.2           | 19 <sup>*</sup>    | 40.2 <sup>b</sup> | 28.5 - 51.8           |
| Intermitencia entre oviposturas (semanas)           | 25 <sup>#</sup>     | 1.7 <sup>a</sup>   | 1.5 – 1.8             | 23 <sup>#</sup>    | 1.4 <sup>a</sup>  | 1.2 – 1.6             | 15 <sup>#</sup>    | 4.7 <sup>b</sup>  | 2.8 – 6.4             |
| Período post-reproductivo (semanas)                 | 25 <sup>*</sup>     | 5.4 <sup>a</sup>   | 3.9 - 6.8             | 25 <sup>*</sup>    | 3.8 <sup>a</sup>  | 2.3 - 5.4             | 19 <sup>*</sup>    | 21.1 <sup>b</sup> | 8.9 - 33.3            |

N= número de observaciones basado en el siguiente código: † = total de semanas reproductivas, ◆ = total de hembras, \* = total de hembras reproductivas, # = total de hembras con intermitencia reproductiva.

Prom. = valor promedio del rasgo estimado. Lím. IC Inf- Sup. 95%: límites inferior y superior del intervalo de confianza ( $\alpha=0.05$ ).

En la Fig. 7.2-3 se muestran la supervivencia de hembras específica por edad ( $l_{\varnothing_x}$ ) junto con la fecundidad específica por edad ( $m_x$ ) para las tres cohortes. La fecundidad específica por edad (huevos por ♀ por semana) mostró un patrón extremadamente irregular asociado con las tres fuentes de alimentación. La fecundidad promedio por hembra, ajustada a GAM suaviza los resultados de laboratorio y captura las principales tendencias en función de la edad.

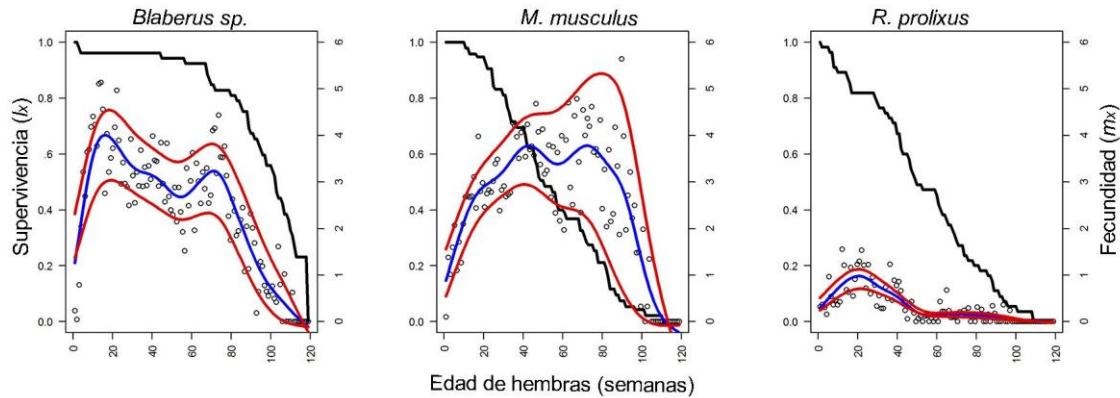


Fig. 7.2-3. Supervivencia específica por edad ( $l_x$ , línea negra) y fecundidad específica por edad ( $m_x$ , puntos) para *B. ferroae* alimentada sobre cucaracha, ratón y *R. prolixus*. Línea azul: valores de  $\bar{m}_x$  (promedio de 1000 iteraciones del bootstrap) ajustados a un modelo aditivo generalizado (GAM). Líneas rojas: límite inferior y superior al 95% de confianza de  $\bar{m}_x$  ajustados a GAM. El eje de las abscisas representa la edad de las hembras (semanas), por lo que  $l_x$  representa la supervivencia específica por edad de hembras (comenzando el  $l_0=1$ ).

Los análisis de intermitencia entre las oviposturas resultaron en una intermitencia promedio de 1.7, 1.4 and 4.6 semanas para la cohorte alimentada en cucaracha, en ratón y en *R. prolixus*, respectivamente. La parte superior de la Fig. 7.2-4 muestra la distribución de frecuencia de la intermitencia promedio hembra para cada cohorte, y la inferior la interrelación entre la intermitencia entre oviposturas (en semanas), la fecundidad total por hembra por vida (huevos/♀/vida) y la duración del periodo reproductivo (en semanas).

La parte inferior de la Fig. 7.2-4 muestran los puntos correspondientes a la estrategia reproductiva de cada una de las 25 hembras de cada cohorte. Las líneas de contorno y las áreas muestran que los eventos de ovipostura se vuelven más dispersos en el tiempo (mayor intermitencia) a medida que la fecundidad decrece y la duración del periodo reproductivo se incrementa. La tendencia principal sugiere que para una dada fecundidad, un incremento del período reproductivo está relacionado con un aumento en las intermitencias entre oviposturas.

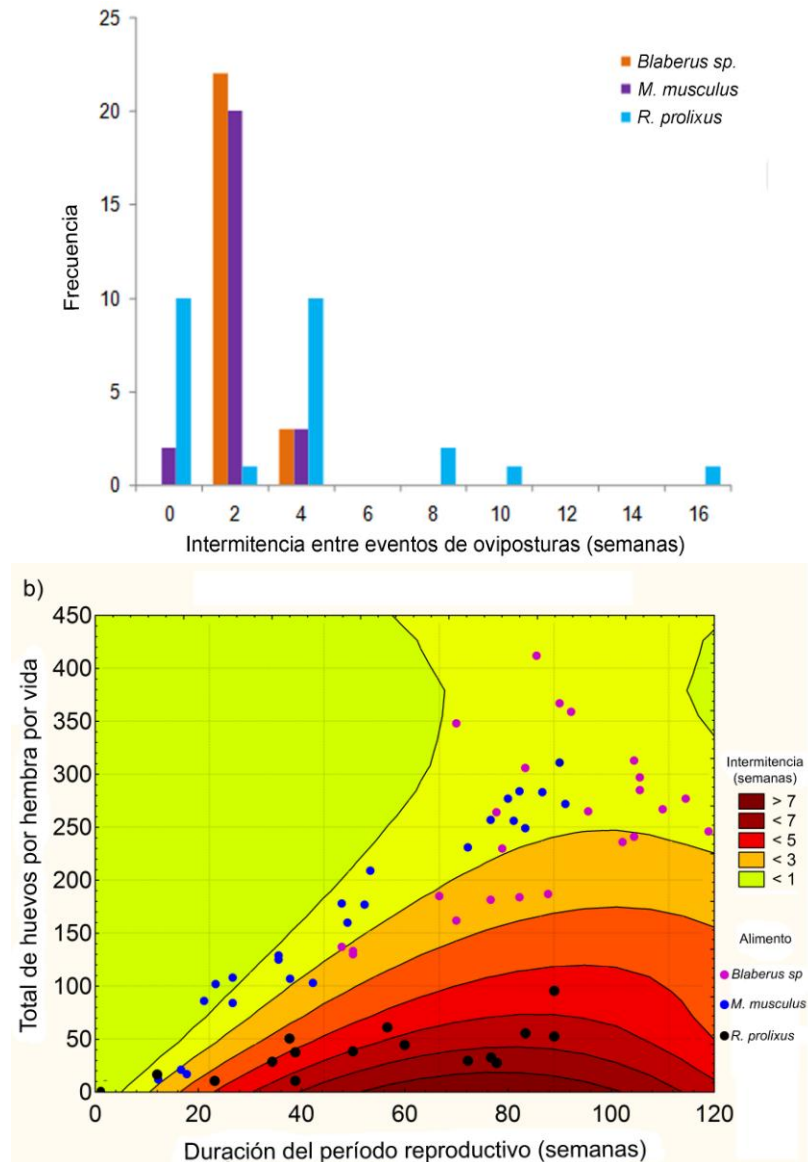


Fig. 7.2-4. Intermitencia entre eventos de oviposiciones (semanas) para las cohortes de *B. ferroae* alimentadas sobre *Blaberus sp.*, *Mus musculus* y *R. prolixus*; (a) Distribución de la frecuencia relativa; (b) Líneas de contorno y áreas coloreadas (en semanas) asociadas con los huevos/♀/vida y el período reproductivo. Los puntos representan la estrategia reproductiva de cada una de las 25 hembras individuales de cada cohorte.

### 7.2.2.3.3 Parámetros demográficos

Se observaron diferencias significativas en la tasa intrínseca de crecimiento natural ( $r$ ), la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) y la tasa neta de reemplazo ( $R_0$ ) entre las tres cohortes (Tabla 7.2-7). No se observaron diferencias significativas en el tiempo generacional entre las tres cohortes ( $T_g$ ).

Tabla 7.2-7. Parámetros demográficos para *B. ferroae* alimentada sobre tres hospederos diferentes

| Parámetros demográficos                        | <i>Blaberus sp.</i> |                     |                       | <i>M. musculus</i> |                     |                       | <i>R. prolixus</i> |                    |                       |
|--|---------------------|---------------------|-----------------------|--------------------|---------------------|-----------------------|--------------------|--------------------|-----------------------|
|  | N                   | Prom.               | IC Lím. Inf- Sup. 95% | N                  | Prom.               | IC Lím. Inf- Sup. 95% | N                  | Prom.              | IC Lím. Inf- Sup. 95% |
| Tiempo generacional ( $T_g$ )                  | 50                  | 460.16 <sup>a</sup> | 449.39 - 460.16       | 51                 | 469.75 <sup>a</sup> | 452.72 - 488.88       | 63                 | 493.8 <sup>a</sup> | 486.59 - 501.81       |
| Tasa neta de reemplazo ( $R_0$ )               | 50                  | 50.57 <sup>a</sup>  | 41.16 - 59.62         | 51                 | 7.2382 <sup>b</sup> | 5.41 - 9.11           | 63                 | 4.24 <sup>b</sup>  | 3.37 - 5.06           |
| Tasa intrínseca de crecimiento natural ( $r$ ) | 50                  | 0.0116 <sup>a</sup> | 0.011 - 0.012         | 51                 | 0.0047 <sup>b</sup> | 0.0041 - 0.0053       | 63                 | 0.003 <sup>c</sup> | 0.0026 - 0.0035       |
| Tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ )       | 50                  | 1.0117 <sup>a</sup> | 1.011 - 1.012         | 51                 | 1.0047 <sup>b</sup> | 1.0041 - 1.0053       | 63                 | 1.003 <sup>c</sup> | 1.0026 - 1.0035       |
| Mortalidad promedio <sup>d</sup> ( $1/e_0$ )   | 50                  | 0.0027              |                       | 51                 | 0.0116              |                       | 63                 | 0.0031             |                       |

N= total de adultos en la cohorte. Prom.= valor promedio del rasgo estimado. Valores seguidos por letras diferentes presentan diferencias significativas ( $p < 0.05$ ). Lím. IC Inf- Sup. 95%: límites inferior y superior del intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ).  $e_0$  = expectativa media de vida al nacimiento (días).

Para las tres cohortes de *B. ferroae* se observó que el estadio adulto presentó los mayores valores reproductivos por edad ( $V_x$ ), seguido por ninfa 5 (Fig. 7.2-5 Superior). La cohorte alimentada en cucaracha presentó una curva de  $V_x$  que se mantuvo por debajo de la de ratón y por encima de la de *R. prolixus*. Sin embargo, cuando los valores reproductivos fueron relativizados a su máximo (i.e. fueron expresados en una escala de 0 a 100%) de tal manera que el área bajo la curva fuera igual para las tres cohortes, se observa que *B. ferroae* alimentada sobre *R. prolixus* presenta una curva de valores reproductivos diferente a las otras dos cohortes, con un máximo cerca de las 11 semanas luego de haber entrado a la etapa adulta (Fig. 7.2-5 Inferior).

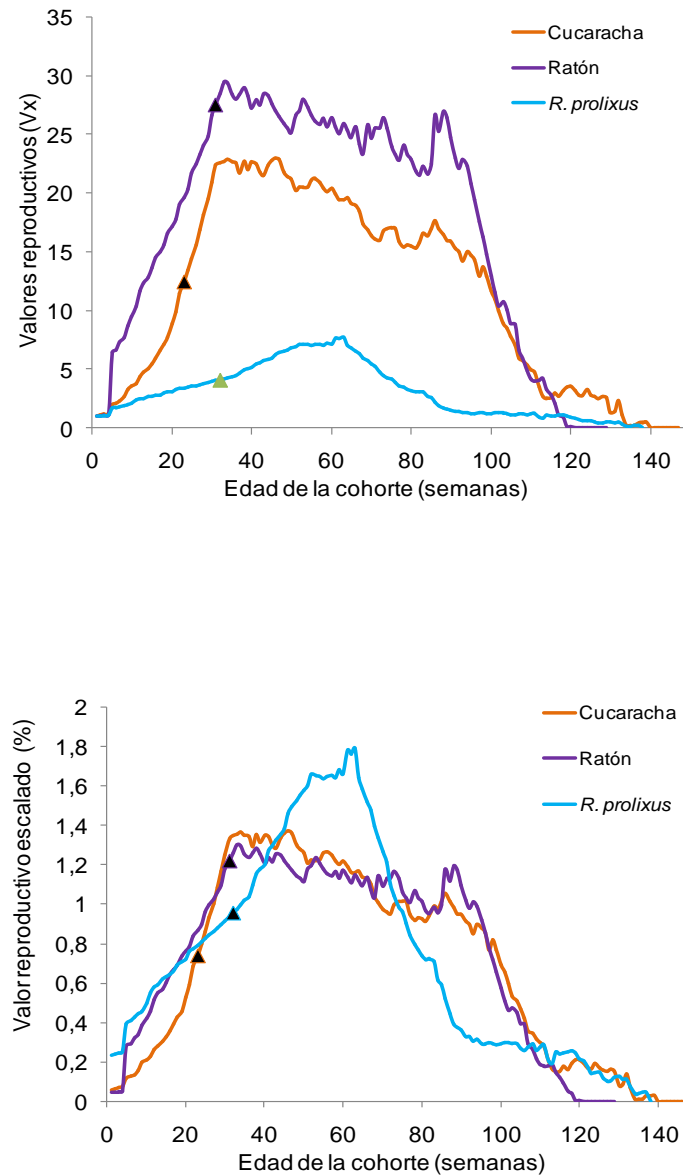


Fig. 7.2-5. Valores reproductivos específicos por edad ( $V_x$ ) para tres cohortes de *B. ferroae* alimentadas sobre cucaracha, ratón y *R. prolixus*; (Superior) en unidades aritméticas; (Inferior)  $V_x$  escalados por el valor máximo correspondiente (%). La edad de primera reproducción se indica con un triángulo negro.

En las cohortes alimentadas sobre cucaracha y ratón, los huevos fueron el estadio dominante en la Distribución Estable de Estadios (DEE), con una forma de pirámide poblacional clásica, mientras que en la cohorte alimentada sobre *R. prolixus* la pirámide resultó invertida (Fig. 7.2-6).

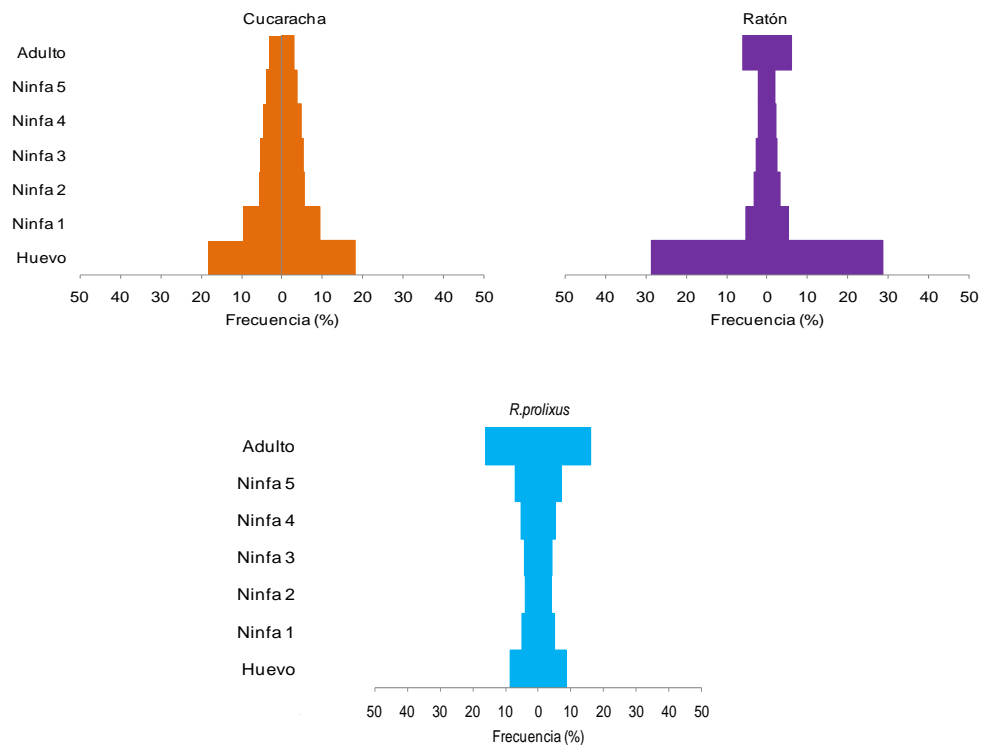


Fig. 7.2-6. Distribución estable de estadios para las cohortes de *B. ferroae* alimentadas sobre cucaracha, ratón y *R. prolixus*. El eje de las abscisas representa la proporción de cada estadio como porcentaje.

#### 7.2.2.3.4 Índice de Contribución Individual al *Fitness*

En la Fig. 7.2-8 se presenta la función de  $\overline{IFC}_x$  escalada por su valor máximo, en relación a la edad escalada por el tiempo generacional ( $T_g$ ) expresada en porcentaje. Los patrones de *IFC* variaron entre las tres cohortes. Se observa que la contribución individual al *fitness* de las cohortes alimentadas en artrópodos (cucaracha y *R. prolixus*) se encuentra levemente sesgada a la derecha (i.e. mayor contribución al *fitness* a la izquierda de la edad promedio de reproducción), en relación a la cohorte alimentada sobre mamífero (ratón), en la que se observa una campana simétrica.

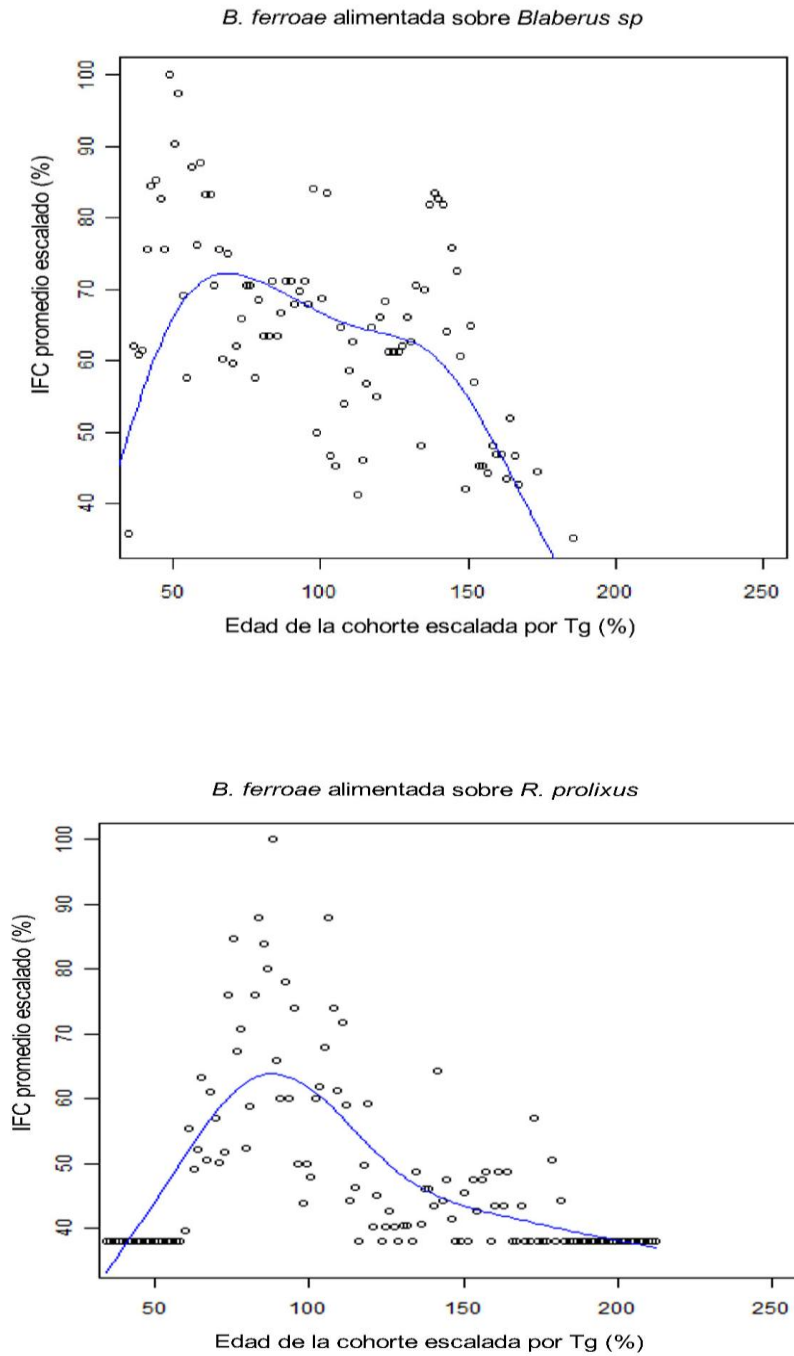


Fig. 7.2-7. Índice de Contribución Individual al *fitness* ( $\overline{IFC}_x$ ) escalado por su valor máximo, respecto de la edad escalada por el tiempo generacional ( $T_g$ ) (%) para *B. ferroae* alimentado en cucaracha, ratón y *R. prolixus*

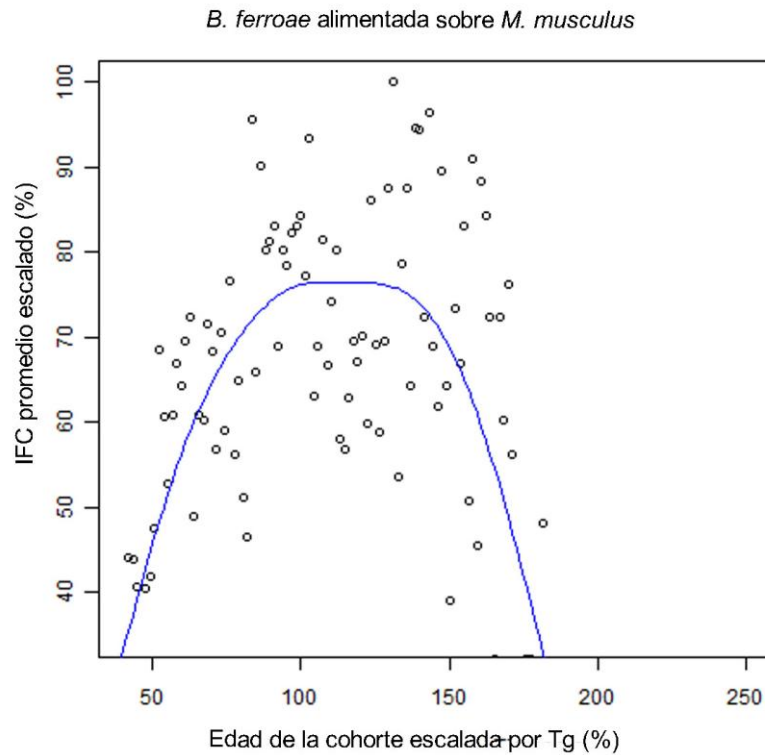


Fig. 7.2-8. (continuación) Índice de Contribución Individual al *fitness* ( $\overline{IFC}_x$ ) escalado por su valor máximo, respecto de la edad escalada por el tiempo generacional ( $T_g$ ) (%) para *B. ferroae* alimentado en cucaracha, ratón y *R. prolixus*

La tasa de senescencia, la edad de inicio de la senescencia y la duración del período de senescencia de las tres cohortes de *B. ferroae* se resumen en la Tabla 7.2-8. La cohorte alimentada en ratón presentó la mayor tasa de senescencia, seguida por la cohorte alimentada en cucaracha con valores intermedios y la cohorte de alimentada en *R. prolixus* que presentó la menor tasa de senescencia (Fig.7.2.8).

Tabla 7.2-8. Tasa de senescencia, edad de inicio de la senescencia y la duración del período de senescencia de las tres cohortes de *B. ferroae* alimentado en *Blaberus sp.*, *M. musculus* y *R. prolixus*

| Rasgo                             | Fuente de alimentación |                    |                    |
|-----------------------------------|------------------------|--------------------|--------------------|
|                                   | <i>Blaberus sp.</i>    | <i>M. musculus</i> | <i>R. prolixus</i> |
| Tasa de senescencia               | -0.397                 | -0.763             | -0.222             |
| Edad inicio senescencia (semanas) | 45                     | 74                 | 62                 |
| <i>Lifespan</i> máximo (semanas)  | 137                    | 135                | 150                |
| Período de senescencia (semanas)  | 92                     | 61                 | 88                 |

Las cohortes alimentadas en artrópodos presentaron mayor similitud en la duración del período de senescencia (i.e. *lifespan* máximo menos la edad de inicio de la senescencia), respecto de la cohorte alimentada en ratón.

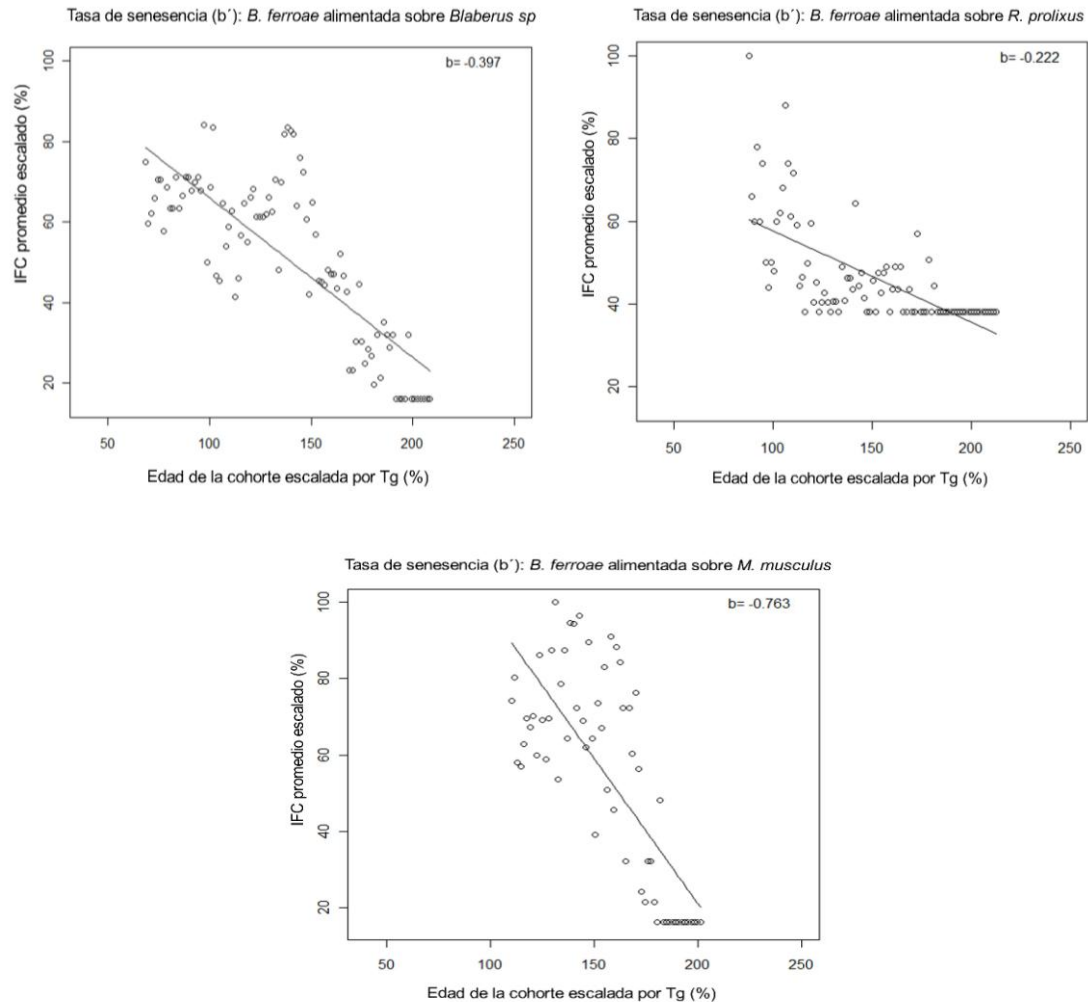


Fig. 7.2-8. Tasa de senescencia para *B. ferroae* alimentado en *Blaberus sp.*, *M. musculus* y *R. prolixus*

La tasa de senescencia y la edad de inicio de senescencia no muestran regresiones significativas respecto del tiempo generacional ( $T_g$ ), la duración del *lifespan* máximo, el período reproductivo y el promedio de huevos puestos por ♀ por día ( $p > 0.05$ ) (datos no mostrados).

#### 7.2.2.3.5 Relaciones entre rasgos de historias de vida

Las regresiones entre rasgos de historia de vida se resumen en la Tabla 7.2-9 para cada una de las tres cohortes de *B. ferroae*.

Tabla 7.2-9. Regresiones entre rasgos de historias de vida para *B. ferroae* alimentada sobre *Blaberus sp.*, *M. musculus* y *R. prolixus*. F: F-ratio de la regresión.  $p < 0.05$ : indica un ajuste significativo de la regresión.

| Variable independiente                     | Variable dependiente                  | Fuente de alimentación |         |       |         |                    |        |
|--|---------------------------------------|------------------------|---------|-------|---------|--------------------|--------|
|  |                                       | Cucaracha              |         | Ratón |         | <i>R. prolixus</i> |        |
|  |                                       | F                      | p       | F     | p       | F                  | p      |
| log (tiempo de desarrollo pre-adulto)      | log (edad primera reproducción)       | 1.21                   | 0.2822  | 13.43 | 0.0005* | 3.01               | 0.1007 |
|  | log (longevidad de adulto)            | 0.55                   | 0.4669  | 6.12  | 0.0159* | 0.56               | 0.4638 |
|  | total huevos por ♀ por vida           | 0.78                   | 0.3861  | 27.41 | 0.0000* | 3.7                | 0.0712 |
| log (edad primera reproducción)            | log (longevidad de adulto)            | 4.79                   | 0.0391* | 2.63  | 0.1093  | 0.09               | 0.7699 |
|  | log ( <i>lifespan</i> total)          | 5.54                   | 0.0275* | 5.87  | 0.0181* | 0.31               | 0.5878 |
| log (longevidad de adulto)                 | total huevos/♀ vida                   | 9.10                   | 0.0061* | 18.93 | 0.0000* | 3.55               | 0.0766 |
| sesgo distribución de edades reproductivas | log (tiempo de desarrollo pre-adulto) | 1.27                   | 0.2705  | 1.80  | 0.1931  | 0.06               | 0.8052 |
|  | log (rango de semanas reproductivas)  | 0.72                   | 0.4061  | 1.15  | 0.2950  | 1.20               | 0.2895 |
|  | total huevos/♀ vida                   | 0.02                   | 0.8894  | 1.76  | 0.1988  | 1.80               | 0.1989 |
|  | log (longevidad de adulto)            | 2.11                   | 0.1598  | 1.19  | 0.2865  | 4.01               | 0.0624 |
|  | log (edad primera reproducción)       | 7.54                   | 0.0115* | 0.00  | 0.9628  | 0.05               | 0.8284 |

En general, no se observan relaciones significativas entre los rasgos analizados, excepto entre la edad de primera reproducción y la duración del *lifespan* total en las cohortes alimentadas en cucaracha y ratón. Se observa que cuanto mayor es la duración del *lifespan* total, mayor es la edad de primera reproducción.

La única cohorte que sugiere una relación de *trade-off* entre rasgos fue la cohorte alimentada en ratón, presenta una relación inversa entre la duración del tiempo de desarrollo pre-adulto de un individuo y la longevidad de adulto y la fecundidad total (huevos por ♀ por vida) (Tabla 7.2-9).

En las cohortes alimentadas sobre ratón y cucaracha, la longevidad de adulto se encuentra positivamente relacionada con la fecundidad total (huevos por ♀ por vida) (Tabla 7.2-9).

#### 7.2.2.4 *Discusión*

La cohorte de *B. ferroae* alimentada en cucaracha presentó un inicio temprano de la reproducción y un mayor período reproductivo, lo cual se tradujo en un mayor *fitness* poblacional ( $r$ ) respecto de las alimentadas en ratón y *R. prolixus*. Estos resultados, junto con estudios previos que reportaron una reacción positiva del 86% del contenido intestinal contra antisuero de *Periplaneta americana* en *B. ferroae* (Sandoval *et al.* 2010), sugiere una mejor adaptación a estos artrópodos como fuente de alimentación natural.

Las cohortes de *B. ferroae* alimentadas en ratón y cucaracha no muestran diferencias en las intermitencias entre oviposturas (i.e. intervalo de tiempo transcurrido entre dos eventos reproductivos consecutivos) y las curvas de fecundidad específica por edad ( $m_x$ ). Estos resultados sugieren que la sangre de vertebrado estaría garantizando los recursos nutricionales necesarios para que *B. ferroae* mantenga un ritmo de intermitencias entre oviposturas y una curva de fecundidad similar a la observada en la alimentación sobre su hospedero natural. No obstante, la marcada disminución del período reproductivo y la menor tasa de eclosión de los huevos de la cohorte alimentada en sangre de vertebrado evidenciarían un mayor *costo* reproductivo. Estos resultados sugieren que la sangre de mamífero, a pesar de su mayor contenido proteico, no parece ser la fuente de alimento más adecuada para el desarrollo de *B. ferroae*.

El análisis de la contribución individual al *fitness* muestra que las hembras de *B. ferroae* alimentadas en artrópodos realizan un mayor aporte al crecimiento poblacional en las edades tempranas de la cohorte, mientras que las alimentadas en mamífero concentran su mayor contribución al *fitness* en edades intermedias. Se observa que las hembras de *B. ferroae* alimentadas en cucaracha realizan su máxima contribución al *fitness* antes del 50% de la edad escalada por el tiempo generacional, las alimentadas en

*R. prolixus* antes del 100%, mientras que las alimentadas en ratón realizan su máxima contribución al *fitness* cerca del 150% de la edad escalada.

La mayor tasa de senescencia se observó en la cohorte de *B. ferroae* alimentada en ratón, lo cual podría evidenciar el menor rendimiento energético de la sangre de mamífero respecto de la hemolinfa de artrópodos en *B. ferroae* cuya fuente natural de alimento es la hemolinfa de otros artrópodos. Por su parte, las cohortes alimentadas sobre cucaracha y *R. prolixus* presentaron valores similares de la tasa de senescencia como así también de la duración del período de senescencia.

La relación negativa entre el tiempo de desarrollo pre-adulto y la longevidad de adulto en la cohorte alimentada en ratón sugiere que los individuos alimentados sobre una fuente de alimento de menor calidad que la de su hospedero natural manifiestan un balance (*trade-off*) entre ambos rasgos. Es decir, en condiciones restrictivas de alimentación, el incremento significativo del tiempo de desarrollo pre-adulto estaría siendo compensado con una disminución de la longevidad de adulto. Asimismo, la disminución de la fecundidad total en relación al mayor tiempo de desarrollo pre-adulto parece ir en este mismo sentido, sugiriendo que en condiciones de alimentación restrictiva (i.e. hospedero no natural) *B. ferroae* presenta una compensación del prolongado tiempo de desarrollo pre-adulto mediante la disminución de la fecundidad total. Estos resultados sugieren un posible *trade-off* entre ambos rasgos, señalando la posibilidad de identificar este tipo de relaciones al analizar los rasgos de historia de vida medidos de manera individual y bajo condiciones restrictivas de alimentación (Roff 2000).



## Capítulo 8

Impacto del cambio  
climático en la distribución  
geográfica potencial de  
*T. infestans* y *R. prolixus*



## 8 Capítulo: Impacto del cambio climático en la distribución geográfica potencial de *T. infestans* y *R. prolixus*

### 8.1 Introducción

Debido a la influencia de las variables climáticas sobre la distribución de los insectos vectores de enfermedades, recientemente ha crecido el interés por comprender la conexión entre el calentamiento global o cambio climático global y las enfermedades transmitidas por vectores (Parry *et al.* 2007). El cambio climático afecta no solo las interacciones entre patógenos y humanos, sino entre patógenos y vectores u otros hospederos intermediarios (Gage *et al.* 2008, Mills *et al.* 2010). La magnitud y dirección de los cambios en las variables climáticas sobre las poblaciones del hospedero y el vector son localmente variables y dependen de las interacciones con el medio físico (e.g. temperatura, precipitaciones) y biológico (e.g. predadores, competidores) (Mills 2005).

Los triatomíneos habitan una gran variedad de ambientes, desde silvestres a domésticos y peridomésticos, y están bien adaptados a una variedad de climas (Galvão & Justi 2015). A pesar de que la mayoría de las especies están distribuidas en áreas intertropicales, también alcanzan regiones templadas con inviernos fríos como Patagonia (Argentina) e Indiana y Maryland (Estados Unidos de América) (Moncayo 1992; Carcavallo *et al.* 1999). Desde el punto de vista epidemiológico las especies más relevantes son *R. prolixus*, en América Central y norte de América del Sur, y *T. infestans*, en el sur de América del Sur (World Health Organization 2000, Guhl 2009, Schofield 1994). Mientras *R. prolixus* se encuentra adaptada a regiones tropicales, *T. infestans* se encuentra adaptada a regiones templadas y subtropicales.

El rango geográfico de ambas especies está bien diferenciado: *R. prolixus* se encuentra típicamente desde 18° a -3° Latitud, y desde -96° a -53° Longitud (Carcavallo *et al.* 1999); mientras que *T. infestans* se encuentra actualmente desde -11° a -46°

Latitud, y desde  $-76^{\circ}$  a  $-51^{\circ}$  Longitud (Carcavallo *et al.* 1999). *Rhodnius prolixus* se extiende desde 0 a 2600 msm, en regiones con temperatura media anual que va desde  $11^{\circ}$  a  $29^{\circ}\text{C}$  y precipitación media anual que va desde 250 a 2000 mm (Carcavallo *et al.* 1997, Lent & Wygodzinsky 1979). Por su parte, *T. infestans* se extiende desde 0 a 4100 msm (Carcavallo *et al.* 1999), en regiones con temperatura media anual que va desde  $-1.6^{\circ}\text{C}$  a  $27.1^{\circ}\text{C}$  y precipitación media anual que va desde 0.5 mm a 2910 mm. A pesar de que *T. infestans* fue considerada una especie exclusivamente domiciliada, el hallazgo de focos selváticos en las áreas endémicas se ha ido incrementado en los últimos años (Ceballos *et al.* 2011).

Los efectos de las variables ambientales, como la temperatura y la precipitación, sobre los procesos fisiológicos y comportamentales han sido ampliamente demostrados para ambas especies. En particular, la temperatura ha sido relacionada con la preferencia térmica (Lazzari 1991, Schilman & Lazzari 2004) así como de búsqueda del hospedero, alimentación, rasgos de historia de vida (e.g. fecundidad, tasa de eclosión, tiempo de desarrollo pre-adulto) y numerosos procesos metabólicos (Clark 1935, Lazzari & Núñez 1989, Ferreira *et al.* 2007, Fresquet & Lazzari 2011, Luz *et al.* 1999, Okasha 1968a, Okasha 1968b, Okasha 1964). Por lo tanto, el cambio climático podría tener efectos sobre los procesos vitales y, en consecuencia, sobre la distribución potencial de ambas especies, afectando de manera última las áreas de transmisión de *T. cruzi*.

El modelado de nicho ecológico (ENM, del inglés *Environment Niche Modelling*) se ha convertido en una valiosa herramienta que permite explorar los fenómenos geográficos y ecológicos de las especies en base a los datos de ocurrencia de las mismas (Peterson 2006, Peterson *et al.* 2011). Los ENM pueden predecir el *nicho fundamental* de una especie (i.e. conjunto de variables ambientales bajo las cuales las poblaciones pueden ser mantenidas sin inmigración) en base a variables ambientales

bióticas y abióticas (Holt & Gomulkiewicz 1997); o bien, pueden predecir el *nicho climático* en base a únicamente variables climáticas (Franklin 2009). Como resultado de los ENM se obtiene, para cada punto del espacio geográfico, la probabilidad de hallar un nicho climáticamente adecuado para la especie analizada, la cual se denomina *nicho climático* o simplemente *adecuabilidad climática* (del inglés *climatic suitability*).

En la última década, los ENM han sido ampliamente utilizados para comprender diferentes aspectos de la transmisión de la enfermedad de Chagas, incluyendo la caracterización de los nichos de las especies vectoras bajo condiciones climáticas actuales y futuras (Costa *et al.* 2014, Garza *et al.* 2014), y la relación entre la distribución del vector y los reservorios naturales del parásito (Gurgel-Gonçalves 2012, Peterson *et al.* 2002, Mendes Pereira *et al.* 2013). Predecir la distribución geográfica potencial de las especies vectoras en base al modelado del nicho ecológico podría proveer nuevos aportes, no solo para entender los cambios en la distribución geográfica potencial actual de diversas especies, sino también para inferir los cambios epidemiológicos frente a las condiciones climáticas futuras.

## **8.2 Materiales y Métodos**

### **8.2.1 Áreas de estudio**

Se analizó el impacto del cambio climático sobre la distribución potencial de *R. prolixus* y *T. infestans* en Venezuela y Argentina, respectivamente. Ambos países fueron tomados como unidad de análisis ya que presentan características climáticas bien diferenciadas entre sí y, al mismo tiempo, se caracterizan por presentar una única especie con mayor preponderancia epidemiológica.

### **8.2.2 Datos de presencia de *T. infestans* y *R. prolixus***

Los datos de distribución geográfica de *R. prolixus* y *T. infestans* fueron obtenidos a partir de la digitalización de los mapas de rango geográfico del Atlas de

Carcavallo *et al.* (1999). Este Atlas dispone los mapas de rango geográfico de 115 especies de triatomíneos a una resolución de aproximadamente 1:3700000. A partir de la información digitalizada, se construyó una base de datos con una resolución de 0.1° (~ 10 km) y se asignó un valor de presencia igual a 1 a cada una de las coordenadas correspondientes al rango geográfico ocupado por la especie, y un valor de 0 a las coordenadas fuera del área de distribución potencial de la especie. Como resultado se obtuvieron los puntos de presencia de *T. infestans* (N= 47000) y *R. prolixus* (N= 24819), de los cuales se seleccionó un 5% al azar para reducir la sobreparametrización de los modelos, causada por el uso de gran cantidad de datos. De este modo, la calibración de los modelos se llevó a cabo con 2350 de *T. infestans* y 1240 puntos de presencia de *R. prolixus* (disponibles en [http://figshare.com/articles/Original\\_data\\_points\\_for\\_MaxEnt\\_5\\_of\\_total\\_coordinates\\_/1009053](http://figshare.com/articles/Original_data_points_for_MaxEnt_5_of_total_coordinates_/1009053)), que incluyen puntos dentro de todo el rango de la distribución geográfica (i.e. áreas centrales y marginales) de cada una de las dos especies (Sexton *et al.* 2009).

Dado que no todos los puntos de presencia de las especies obtenidos a partir del mapa de rango geográfico corresponden con presencias confirmadas, sino que podrían ser pseudo-presencias, en las discusiones de este capítulo se mencionan los errores de predicción que podrían originarse, y cómo comparan con los errores de predicción de los modelos basados en presencias confirmadas, que pueden involucrar pseudo-ausencias.

### 8.2.3 Variables bioclimáticas

Las variables bioclimáticas (Hijmans *et al.* 2005) utilizadas para el modelado de nicho climático de *R. prolixus* y *T. infestans* fueron obtenidas de la base de datos *WorldClim*, tanto para las condiciones climáticas actuales (promedio de los años 1950 a

2000) como para el 2050 (promedio de los años 2041a 2060) (<http://www.worldclim.org/>) (Tabla 8.2-1).

Tabla 8.2-1. Total de 19 variables bioclimáticas disponibles en la base de datos *Worldclim*. Entre paréntesis se indica la sigla, para más información ver <http://www.worldclim.org>

| Variable bioclimática (sigla)   |
|---|
| Temperatura media anual (Bio1)  |
| Amplitud térmica diaria promedio (Bio2)                               |
| Isotermalidad ( $\text{bio2}/\text{bio7} * 100$ ) (Bio3)              |
| Estacionalidad de la temperatura (desvío estándar *100)               |
| Temperatura máxima del mes más cálido (Bio5)                          |
| Temperatura mínima del mes más frío (Bio6)                            |
| Amplitud térmica anual (Bio5-Bio6)                                    |
| Temperatura media del trimestre más húmedo (Bio8)                     |
| Temperatura media del trimestre más seco (Bio9)                       |
| Temperatura media del trimestre más cálido (Bio10)                    |
| Temperatura media del trimestre más frío (Bio11)                      |
| Precipitación media anual (Bio12)                                     |
| Precipitación media del mes más húmedo (Bio13)                        |
| Precipitación media del mes más seco (Bio14)                          |
| Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación) (Bio15) |
| Precipitación media del trimestre más húmedo (Bio16)                  |
| Precipitación media del trimestre más seco (Bio17)                    |
| Precipitación media del trimestre más cálido (Bio18)                  |
| Precipitación media del trimestre más frío (Bio19)                    |

Todas las variables bioclimáticas, tanto actuales como futuras, tuvieron una resolución de 30 arc-segundos (~1 km) y son generadas en base a la interpolación de los datos climáticos promedio mensuales de las estaciones meteorológicas (<http://www.worldclim.org/>). A pesar de que la escala de nuestro análisis es regional, con cobertura a nivel de país, se decidió emplear un grano fino de 30 arc-segundos de resolución espacial debido a la importancia de las condiciones climáticas locales sobre los triatomos (ver trabajo en colaboración con de la Vega *et al.* 2014).

Para las condiciones climáticas futuras, se utilizaron las variables bioclimáticas utilizadas fueron proyectadas por el modelo HadGEM2-ES (Bellouin *et al.* 2011) para el año 2050 bajo tres escenarios de emisión de gases (RCP, del inglés *Representative Concentration Pathways*): 4.5, 6.0 y 8.5 (IPCC 2014) (de aquí en más llamados

escenarios). Estas proyecciones son el resultado del re-escalamiento y la calibración de los Modelos de Circulación Global usados en el último informe del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC 2014).

#### **8.2.4 Análisis de multicolinealidad**

Se desarrolló un Análisis de Componentes Principales (ACP) entre las 19 variables bioclimáticas que podrían estar potencialmente asociadas con la presencia de cada una de las especies (Abdi *et al.* 2010), a partir del cual se seleccionó un subconjunto de variables pertenecientes a los dos primeros componentes que lograran explicar al menos el 65% de la varianza. Todos los análisis se llevaron a cabo en el *software* Statgraphics (Statpoint Technologies Inc. 2010).

#### **8.2.5 Modelado de nicho ambiental en condiciones climáticas actuales y futuras**

Las predicciones de nicho climático de *R. prolixus* y *T. infestans* bajo las condiciones climáticas actuales y futuras se llevaron a cabo mediante el *software* MaxEnt (v3.3.3k) (Phillips *et al.* 2006). El *software* MaxEnt se basa en datos de presencia de las especies y emplea un algoritmo de máxima entropía, el cual es considerado robusto para la construcción de modelos de solo presencia (Anderson *et al.* 2006) y al mismo tiempo permite el uso de proyecciones climáticas futuras para estimar la distribución geográfica potencial bajo esas condiciones (Phillips & Dudík. 2008, Phillips *et al.* 2004). Como resultado se obtienen capas en formato *raster* con la *adecuabilidad* climática, que oscila entre 0 y 1, para cada especie tanto en las condiciones climáticas actuales como futuras.

Debido a la naturaleza de los datos de presencia utilizados, cada unidad de resolución espacial (i.e. un *pixel*) correspondió con no más de una presencia, por lo que las características más relevantes (*autofeatures*) para el modelado con MaxEnt fueron establecidas por *default*, con un grupo *training* del 90% de los datos de presencia y un

grupo *test* del 10%, incluyendo 10000 puntos de *background* seleccionados al azar (Phillips & Dudik 2008). Asimismo, se empleó el método de validación cruzada de 10 réplicas (*10-fold cross validation*), por lo que el resultado final consistió en un promedio de 10 iteraciones. Esta replicación permite tomar en cuenta la incertidumbre, especialmente considerando que los mapas de rango geográfico tienden a presentar grandes errores de comisión (i.e. falsas presencias). Adicionalmente, se seleccionó el procedimiento de Jackknife para cuantificar la contribución de cada variable bioclimática al modelo predictivo.

Luego, en base a las capas vectoriales de puntos con las coordenadas de Venezuela y Argentina a una resolución de  $0.1^\circ$  (~ 10km), se extrajeron los valores de *adecuabilidad climática* predicha para las dos especies, bajo los tres escenarios, utilizando la herramienta *Point Sampling Tools* (Quantum GIS Development Team 2014). Se exportaron las tablas de atributos de cada capa vectorial de *adecuabilidad climática* predicha, para las condiciones actuales y para el año 2050 bajo los tres diferentes escenarios, y se estimó el promedio, el desvío estándar, y los valores mínimo y máximo. Estos análisis se llevaron a cabo utilizando el *software* Statistica (StatSoft Inc. 2009).

Para cada especie, se analizaron las diferencias en las predicciones de *adecuabilidad climática* para el año 2050 entre los tres escenarios. En primer lugar, se puso a prueba la normalidad de la *adecuabilidad climática*, y en caso de rechazarse fue transformada mediante la herramienta *box cox* del *software* Statistica (StatSoft Inc. 2009). En los casos en los que la normalización *box cox* no fue exitosa, las predicciones de adecuabilidad climática de los escenarios RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5 se compararon mediante la prueba pareada no paramétrica de Wilcoxon. Para ello se calculó la diferencia, coordenada a coordenada, entre las predicciones bajo el escenario RCP6.0 y

el RCP4.5; y la diferencia entre las predicciones bajo el escenario RCP6.0 y RCP8.5. Luego, se estimó el intervalo de confianza al 95% de las diferencias observadas entre escenarios (i.e. RCP 6.0- RCP 4.5, RCP 6.0- RCP 8.5) en base a la técnica de *bootstrap* (muestreo al azar, con posibilidad de remuestreo, 10000 iteraciones) (StatSoft Inc. 2009). En los casos en los que el intervalo de confianza de las diferencias no incluyó al cero, se rechazó la hipótesis nula de igualdad de predicciones entre escenarios.

#### 8.2.5.1 *Evaluación del Modelo*

La bondad de ajuste del modelo fue evaluada estimando el área parcial debajo de la curva ROC (del inglés *Receiver Operating Characteristic*). El método del área parcial debajo de la curva (pAUC, del inglés *partial area under the curve*) fue propuesto por Peterson *et al.* (2008) como alternativa al método del área completa bajo la curva (AUC, del inglés *Area Under the Curve*) el cual ha sido criticado por Lobo *et al.* (2008). Se estimaron los pAUC-*ratios* (i.e. cociente entre el AUC de la curva ROC restringida y el AUC del modelo nulo restringido) por medio de un grupo de datos de presencia con la misma cantidad de datos que los utilizados en la calibración del modelo, pero independientes de estos, y se estimó la frecuencia absoluta de la *adecuabilidad climática* predicha. Luego, los pAUC-*ratios* fueron estimados por *bootstrap* del 50% de los datos de presencia, basado en 1000 iteraciones, con un umbral de omisión del 5%, usando el *software* desarrollado por Barve *et al.* (2008), y gentilmente cedido por Abdallah M. Samy.

Para cada especie, la precisión de las predicciones del MaxEnt fue validada utilizando un conjunto de datos de presencia confirmadas, independiente de los utilizados durante la calibración de los modelos (i.e. independientes del grupo *test* y *training*). Para *R. prolixus* se utilizaron 777 puntos de presencia disponibles en una base de datos entomológica provista por el Ministerio de Salud de Venezuela. Para *T.*

*infestans* se utilizaron 123 puntos de presencia: 104 colectados a campo en Argentina por personal del laboratorio del CEPAVE, entre 2002 y 2012; y 19 de la colección entomológica del Museo de La Plata (La Plata, Buenos Aires, Argentina). Los datos de presencia de ambas especies se encuentran disponibles en [http://figshare.com/articles/Independent\\_data\\_set\\_of\\_occurrence\\_points\\_T\\_infestans\\_and\\_R\\_prolixus/1152725](http://figshare.com/articles/Independent_data_set_of_occurrence_points_T_infestans_and_R_prolixus/1152725)).

Para cada coordenada con presencia confirmada se extrajeron los valores de adecuabilidad predichos por el modelo, mediante la herramienta *Point Sampling Tools* del software QGIS (Quantum GIS Development Team 2014), y luego se los convirtió en datos dicotómicos (i.e. presencia o ausencia) mediante un umbral calculado como el décimo percentil del modelo logístico. Por lo tanto, una coordenada con una adecuabilidad mayor a dicho umbral fue clasificada como presencia, mientras que una coordenada con una adecuabilidad menor al umbral fue clasificada como ausencia. Finalmente, la precisión del modelo se estimó mediante la frecuencia relativa de los verdaderos positivos (i.e. coordenadas con presencias confirmadas, predichas como presencias) y de los falsos negativos (i.e. coordenadas con presencias confirmadas, predichas como ausencias) predichos por el modelo de nicho ecológico para cada especie, conocidos como error de omisión.

#### 8.2.5.2 *Clasificación de la Adecuabilidad Climática*

Para analizar los cambios en la *adecuabilidad* entre las condiciones climáticas actuales y el año 2050, se llevó a cabo la clasificación de esta variable en tres clases de igual tamaño: valores de 0 a 0.33=*baja*, de 0.33 a 0.66=*media*, y de 0.66 a 1=*alta*. Este procedimiento se llevó a cabo mediante la reclasificación de las capas *raster* de adecuabilidad climática (actual y futura), a las cuales se les asignó un identificador numérico único (*ID*) utilizando la herramienta *reclass* (Quantum GIS Development

Team 2014). Luego se estimó la diferencia entre las predicciones de adecuabilidad reclasificadas para el 2050 y la actualidad, mediante la herramienta *Calculadora raster* (Quantum GIS Development Team 2014). Como resultado se obtuvo una nueva capa *raster* con las transiciones entre clases de adecuabilidad, identificadas por un valor único (Tabla 8.2-2) resultante de la suma entre los mapas de adecuabilidad reclasificados para las condiciones actuales y el 2050.

Tabla 8.2-2. Transiciones entre las clases de adecuabilidad actual y el año 2050, bajo el escenario RCP6.0.

| Transición de la <i>adecuabilidad</i> climática actual a futuro (2050) | $ID_{actual} + ID_{futuro}$ | Índice |
|--|-----------------------------|--------|
| Alta a Baja  | -6+ 10                      | 4      |
| Media a Baja   | -5+ 10                      | 5      |
| Baja, sin cambios  | -4+ 10                      | 6      |
| Alta a Media   | -6+ 20                      | 14     |
| Media, sin cambios   | -5+ 20                      | 15     |
| Baja a Media   | -4+ 20                      | 16     |
| Alta, sin cambios  | -6+30                       | 24     |
| Media a Alta   | -5+ 30                      | 25     |
| Baja a Alta  | -4+ 30                      | 26     |

Los valores de las transiciones en la *adecuabilidad* climática entre las condiciones actuales y el 2050, fueron extraídos mediante la herramienta *Point Sampling Tools* del *software* QGIS (Quantum GIS Development Team 2014) utilizando las capas vectoriales de puntos con las coordenadas de Venezuela y Argentina a una resolución de 0.1° (~ 10km). Posteriormente, se estimó la frecuencia relativa de cada una de las transiciones observadas mediante el *software* Statistica (StatSoft Inc. 2009).

### 8.3 Resultados

#### 8.3.1 Variables bioclimáticas predictoras de la adecuabilidad climática de *R. prolixus* y *T. infestans* para el año 2050

El Análisis de Componentes Principales indica que 15 de las 19 variables bioclimáticas de los dos primeros ejes lograron explicar el 68.8 % y el 73.8% de la varianza de *R. prolixus* y *T. infestans*, respectivamente. Para ambas especies, los

modelos de nicho climático estuvieron basados en las 15 variables resumidas en la Tabla 8.3-1.

Tabla 8.3-1. Variables bioclimáticas de los dos primeros ejes del análisis de componentes principales que explicaron el 68.8 % y el 73.8% de la varianza de *R. prolixus* y *T. infestans*, respectivamente

| Variables Predictoras (sigla)                        |
|--|
| Temperatura media anual (Bio1)                       |
| Isotermalidad (Bio2/Bio7 * 100) (bio3)               |
| Temperatura máxima del mes más cálido (Bio5)         |
| Temperatura mínima del mes más frío (Bio6)           |
| Temperatura media del trimestre más húmedo (Bio8)    |
| Temperatura media del trimestre más seco (Bio9)      |
| Temperatura media del trimestre más cálido (Bio10)   |
| Temperatura media del trimestre más frío (Bio11)     |
| Precipitación media anual (Bio12)                    |
| Precipitación media del mes más húmedo (Bio13)       |
| Precipitación media del mes más seco (Bio14)         |
| Precipitación media del trimestre más húmedo (Bio16) |
| Precipitación media del trimestre más seco (Bio17)   |
| Precipitación media del trimestre más cálido (Bio18) |
| Precipitación media del trimestre más frío (Bio19)   |

En base a los resultados del procedimiento de *Jackknife*, se observa que los factores bioclimáticos más relevantes sobre la adecuabilidad climática de ambas especies estuvieron relacionados principalmente con la temperatura y, en menor medida, con las precipitaciones. Para *R. prolixus*, las variables más importantes fueron la temperatura mínima del mes más frío, seguida de la isotermalidad, la temperatura media del trimestre más seco, la temperatura media del trimestre más frío, la precipitación media del mes más húmedo, la precipitación media del trimestre más húmedo y la precipitación media anual. Para *T. infestans*, la variable predictora más importante fue la temperatura media del trimestre más frío, seguida de la isotermalidad y la temperatura mínima del mes más frío.

### 8.3.2 Evaluación del modelo de nicho ambiental

Los valores de *adecuabilidad climática* en condiciones actuales, resultantes de la validación cruzada (i.e. *10-fold cross validation*), presentaron una curva ROC con un área parcial debajo de la curva (pAUC) igual a 1.001 para *R. prolixus* y 1.055 para *T. infestans*. La precisión de las predicciones, medida con un conjunto independiente de presencias confirmada, muestra que el 84.2% de las coordenadas con presencia confirmada de *R. prolixus* (N= 777) fue predicho con valores de adecuabilidad mayores al umbral (0.4077) (i.e. coordenadas predichas como puntos de presencia); mientras que el 93.5% de las coordenadas con presencia confirmada de *T. infestans* (N= 123) presentó valores superiores al umbral (0.429) (Fig. 8.3-1.).

En la Tabla 8.3 2 se resumen las estadísticas básicas de la adecuabilidad climática de *R. prolixus* y *T. infestans* predicha para el año 2050, restringidas para Venezuela y Argentina, respectivamente. Para *R. prolixus* en Venezuela, los valores de *adecuabilidad climática* estimados oscilaron entre 0.029 y 0.75 para las condiciones actuales (Tabla 8.3-2), y entre 0.023 y 0.83 para el año 2050. Para *T. infestans* en Argentina, los valores de adecuabilidad estimados oscilaron entre 0.0047 y 0.67 para las condiciones actuales, y entre 0.0058 y 0.84 para el año 2050 (Tabla 8.3-2).

Tabla 8.3-2. Estadísticas básicas de la adecuabilidad climática de *R. prolixus* y *T. infestans*, predicha para las condiciones actuales y el año 2050, entres escenario de emisión (RCP 4.5, RCP 6.0, RCP 8.5).

| Especie             | Escenario (RCP) | Media | CV(%) | Rango |
|---------------------|-----------------|-------|-------|-------|
| <i>R. prolixus</i>  | Actual          | 0.50  | 19.80 | 0.72  |
|                     | 4.5             | 0.62  | 22.62 | 0.97  |
|                     | 6.0             | 0.59  | 26.30 | 0.81  |
|                     | 8.5             | 0.60  | 28.45 | 0.96  |
| <i>T. infestans</i> | Actual          | 0.49  | 28.57 | 0.67  |
|                     | 4.5             | 0.43  | 39.40 | 0.81  |
|                     | 6.0             | 0.41  | 40.43 | 0.79  |
|                     | 8.5             | 0.40  | 43.89 | 0.81  |

El número de datos fue 10745 y 24597 para Venezuela y Argentina, respectivamente.

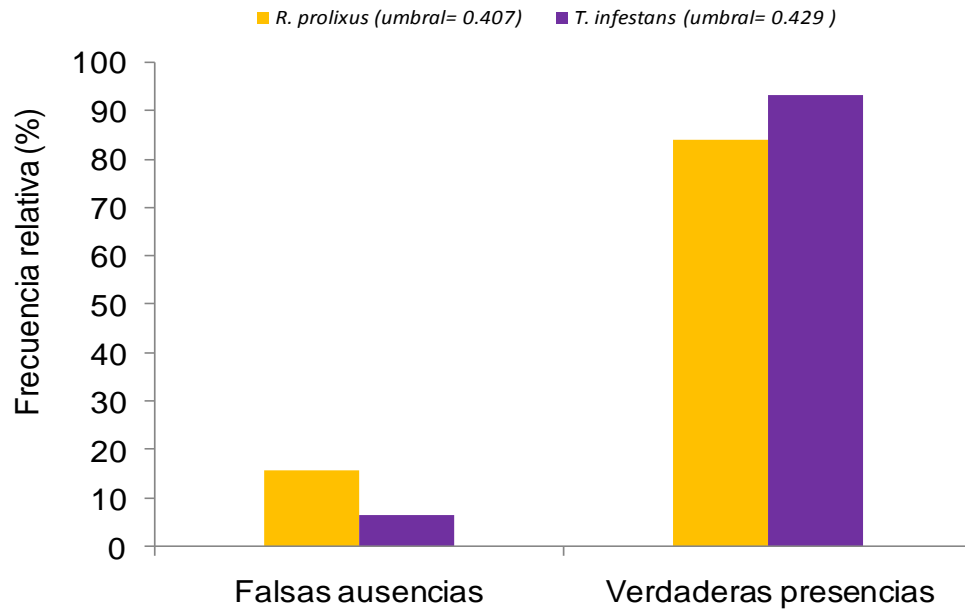


Fig. 8.3-1. Distribución de frecuencias de verdaderas presencias y falsas ausencias para *R. prolixus* y *T. infestans*, bajo las condiciones climáticas actuales.

La falta de ajuste a la distribución normal se muestra en la Fig. 8.3-2 Superior y Fig. 8.3-2 Inferior en las que se observa una fuerte asimetría hacia la izquierda en los tres escenarios para *R. prolixus* y *T. infestans*, respectivamente.

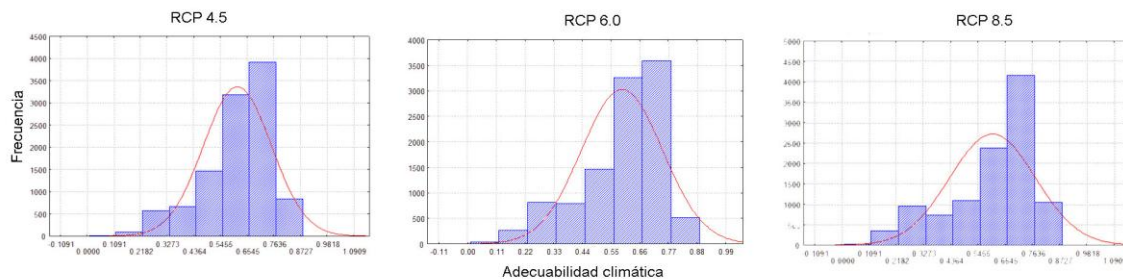


Fig. 8.3-2. (Superior) Distribución de frecuencias de las predicciones de adecuabilidad climática de *R. prolixus* para los tres escenarios de emisión (RCP 4.5, RCP 6.0, RCP 8.5) para el año 2050.

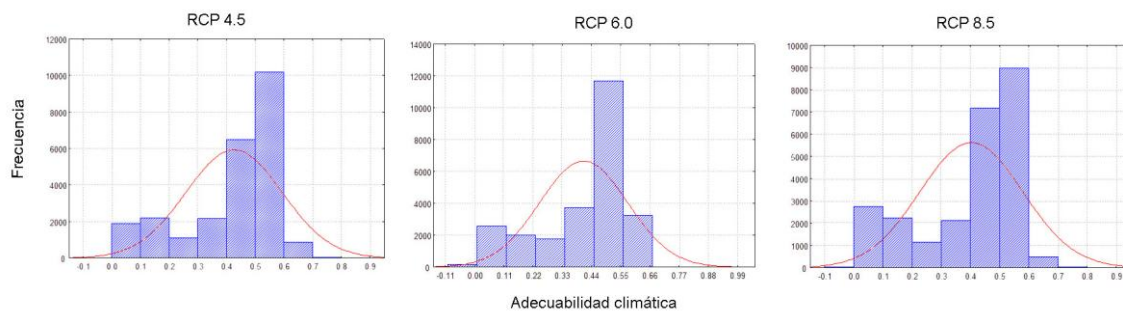


Fig. 8.3-2. (Inferior) Distribución de frecuencias de las predicciones de adecuabilidad climática de *T. infestans* para los tres escenarios de emisión (RCP 4.5, RCP 6.0, RCP 8.5) para el año 2050.

Las características gráficas de la mediana, la dispersión y la asimetría de la distribución (*skewness*) de la adecuabilidad climática predicha para cada escenario se observan en la Fig. 8.3-4.

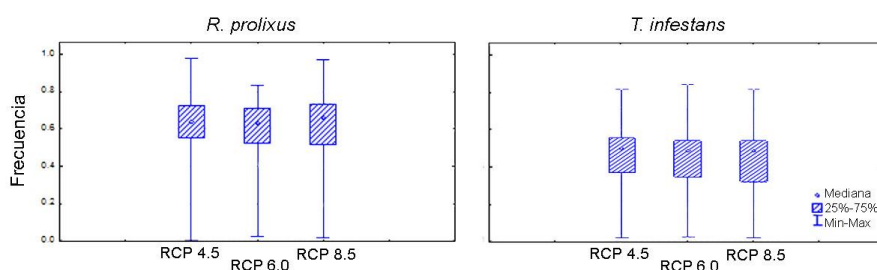


Fig. 8.3-4. Gráficos de cajas y bigotes de la adecuabilidad climática predicha bajo tres escenarios de emisión proyectados, para el año 2050. A la izquierda *R. prolixus* y a la derecha *T. infestans*. Las abreviaturas RCP 4.5, RCP 6.0, y RCP 8.5 corresponden con los escenarios.

La transformación *box cox* aplicada a los valores de adecuabilidad no logró normalizar la distribución de esta variable, por lo tanto, se empleó la prueba pareada no paramétrica de Wilcoxon para comparar las predicciones de adecuabilidad climática entre los escenarios RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5. Para ambas especies, el intervalo de confianza de las diferencias entre los escenarios incluyó el cero (Tabla 8.3-3), por lo que no se encuentran diferencias estadísticamente significativas entre escenarios.

Tabla 8.3-3. Límites de confianza inferior y superior al 95% de confianza de la diferencia, *pixel por pixel*, de la adecuabilidad climática predicha entre escenarios.

| Diferencias entre escenarios | <i>R. prolixus</i> |          | <i>T. infestans</i> |          |
|------------------------------|--------------------|----------|---------------------|----------|
|                              | 2.5%               | 97.5%    | 2.5%                | 97.5%    |
| RCP 6.0- RCP 4.5             | -0.00137           | 0.001389 | -0.00101            | 0.001002 |
| RCP 6.0- RCP 8.5             | -0.00226           | 0.00222  | -0.00115            | 0.001109 |

Debido a que ninguna de las dos especies muestran diferencias en las predicciones entre escenarios (RCP8.5-RCP6.0, y RCP4.5-RCP6.0), a continuación se presentan los resultados obtenidos para el escenario de emisión intermedio RCP6.0 (ver Anexo 5: Comparación de la adecuabilidad climática predicha para el 2050 entre tres escenarios de emisión de gases, que resume los resultados de los cambios en la adecuabilidad climática para los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5).

### 8.3.3 Transiciones en la adecuabilidad climática

En la Fig. 8.3-3 se presentan las transiciones en la *adecuabilidad climática* predichas para *R. prolixus* y *T. infestans*, para el año 2050 bajo el escenario de emisión RCP 6.0. En ambas especies se observa que la tendencia principal son transiciones sin cambio entre valores de adecuabilidad media en la actualidad hacia el año 2050. Para *R. prolixus* el 46% de las transiciones permanece en valores de adecuabilidad media sin cambios, mientras que para *T. infestans* el 71% (Tabla 8.3 4). Los resultados obtenidos para los tres escenarios climáticos se presentan en el Anexo 5: Comparación de la adecuabilidad climática predicha para el 2050 entre tres escenarios de emisión de gases).

Tabla 8.3-4. Transiciones de la adecuabilidad climática desde las condiciones actuales al 2050, bajo el escenario RCP6.0, para *R. prolixus* y *T. infestans*.

| Transición de la adecuabilidad actual al 2050 | <i>T. infestans</i>     |                         | <i>R. prolixus</i>      |                         |
|---|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
|   | Área (km <sup>2</sup> ) | Frecuencia relativa (%) | Área (km <sup>2</sup> ) | Frecuencia relativa (%) |
| Alta a Baja                                   | 0                       | 0.00                    | 0                       | 0.00                    |
| Media a Baja                                  | 499800                  | 19.83                   | 45800                   | 6.09                    |
| Baja, sin cambios                             | 127200                  | 5.05                    | 29700                   | 3.95                    |
| Alta a Media                                  | 700                     | 0.03                    | 1100                    | 0.15                    |
| Media, sin cambios                            | 1787200                 | 70.91                   | 348000                  | 46.25                   |
| Baja a Media                                  | 104300                  | 4.14                    | 16700                   | 2.22                    |
| Alta, sin cambios                             | 0                       | 0.00                    | 8400                    | 1.12                    |
| Media a Alta                                  | 500                     | 0.02                    | 302800                  | 40.24                   |
| Baja a Alta                                   | 600                     | 0.02                    | 0                       | 0.00                    |

Para *T. infestans*, casi un 20% de las transiciones corresponden a una disminución de la adecuabilidad climática desde un nivel medio actualmente, a un nivel bajo en el 2050. Estas transiciones se concentran principalmente en la Provincia Biogeográfica de Chaco, incluyendo zonas del noreste (Formosa, Chaco, Santiago del Estero) y del oeste de Argentina (Catamarca, La Rioja y San Juan). Por su parte, para *R. prolixus* solo un 6% de las transiciones corresponden a una disminución de la adecuabilidad de un nivel medio actualmente a un nivel bajo, las cuales se concentran en la región de los *llanos* al oeste de Venezuela, que actualmente concentra los estados con mayor riesgo de transmisión de *T. cruzi*.

Para *T. infestans* solo un 4% de las transiciones predichas corresponden a un aumento de adecuabilidad, que van desde un bajo nivel actual hasta un nivel medio en el 2050. Sin embargo, para *R. prolixus* más de un 40% de las transiciones corresponden a un aumento de la adecuabilidad desde un nivel medio actual hasta un nivel alto en el 2050. Estas transiciones se concentran principalmente en los estados que actualmente presentan bajo riesgo de transmisión vectorial (i.e. Amazonas, Bolívar y Apure ubicados sobre la región central y sur de Venezuela).

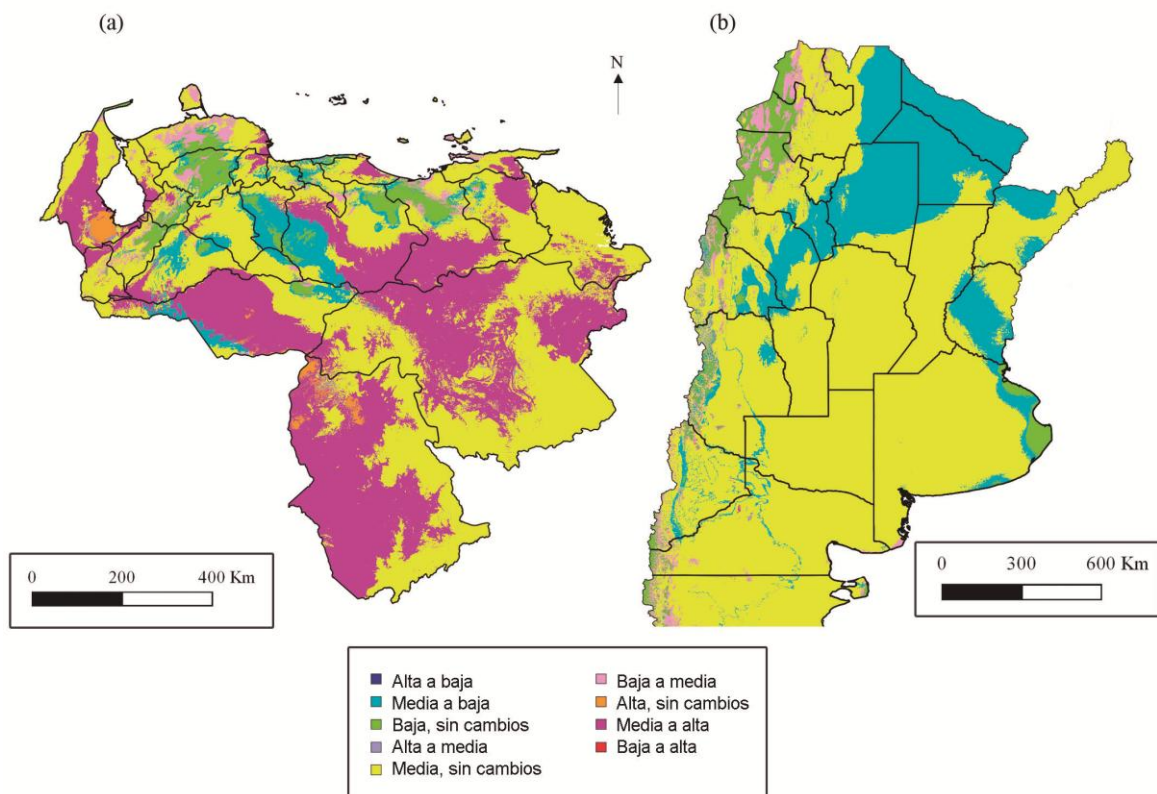


Fig. 8.3-3. Transiciones de la adecuabilidad climática entre las condiciones actuales y el año 2050, bajo el escenario RCP 6.0. Izquierda: *R. prolixus* en Venezuela. Derecha: *T. infestans* en Argentina.

Asimismo, ambas especies presentan entre un 4% y 5% de las coordenadas con un nivel de adecuabilidad bajo que permanece sin cambios en el 2050. Estas coordenadas se localizan principalmente en los extremos sur y norte de la cordillera de los Andes para *T. infestans* y *R. prolixus*, respectivamente.

#### 8.4 Discusión

Todas las variables de temperatura fueron importantes predictoras de la adecuabilidad climática para ambas especies, con una contribución dominante de la temperatura mínima del mes más frío. Sin embargo, para *R. prolixus* la adecuabilidad climática también estuvo fuertemente relacionada con las variables asociadas a las precipitaciones. Esto es consistente con la biología (Luz *et al.* 1999) y ecología de esta especie (Feliciangeli de Piñero *et al.* 1977), la cual habita mayoritariamente sabanas tropicales y colinas (500-1500 msm) con condiciones climáticas altamente variables en relación a las lluvias y temperaturas. Para *T. infestans*, las mismas variables térmicas (excepto la temperatura mínima del trimestre más seco) fueron los factores más importantes asociados a la adecuabilidad climática, lo cual es consistente con la biología de esta especie bien adaptada a zonas con temperaturas frías y un amplio rango de tolerancia térmica (Dias 1955).

El aumento de la adecuabilidad climática desde un nivel medio a un nivel alto predicho para *R. prolixus*, se concentra principalmente en la región central y sur de Venezuela que actualmente presentan bajo riesgo de transmisión vectorial de *T. cruzi*. Por lo tanto, los resultados obtenidos sugieren un desplazamiento (*shift*) en la distribución geográfica de esta especie que parece aumentar la distribución potencial hacia zonas en las que actualmente la adecuabilidad climática es baja y, por lo tanto, la probabilidad de presencia es baja. Dado que las áreas que presentan un aumento de la adecuabilidad son áreas consideradas de bajo riesgo de transmisión vectorial de *T. cruzi* en la actualidad, el aumento en la adecuabilidad podría señalar un incremento en el potencial riesgo de transmisión del parásito en nuevas áreas geográficas, y por lo tanto, sugiere un cambio en la situación epidemiológica bajo el escenario climático analizado (RCP6.0). Por otra parte, la disminución de la adecuabilidad desde un nivel medio a un

nivel bajo en las áreas consideradas actualmente de alto riesgo de transmisión vectorial, parece sugerir una disminución de la distribución geográfica de la especie (principalmente en la zona de los Andes venezolanos y la cordillera costera), y por lo tanto, señalaría implicancias menos severas del cambio climático sobre la transmisión de *T. cruzi* que en la zona centro y sur de Venezuela.

Los resultados de *T. infestans* difieren de los de *R. prolixus* ya que no muestran transiciones que indiquen un aumento de la adecuabilidad climática, excepto un 4% de las coordenadas que cambian de un nivel bajo a un nivel medio; mientras que se observa una frecuente disminución de la adecuabilidad desde un nivel medio a un nivel bajo. Estas transiciones ocurren principalmente en las áreas del norte y oeste de Argentina, consideradas en la actualidad como de alto riesgo de transmisión vectorial de *T. cruzi*, y sugieren una disminución de la distribución potencial de *T. infestans* como resultado del calentamiento global y la habilidad limitada de esta especie para habitar climas cálidos y húmedos, los cuales caracterizarían las condiciones futuras (Gorla 2002).

Diferentes estudios han señalado que el impacto del cambio climático sobre la distribución de los insectos vectores se traduciría en un aumento de la fuerza de transmisión potencial y un incremento del rango geográfico de los insectos vectores, por ejemplo, hacia latitudes más altas (Lafferty 2009). Sin embargo, estudios recientes sugieren que en el contexto de cambio climático es más adecuado referirse al desplazamiento (*shift*) en la distribución geográfica de las especies, más que a una expansión del rango geográfico (Lafferty 2009, Rolandi & Schilman 2012, Sutherst. & Maywald 2005), lo cual sería consistente con los resultados obtenidos para *R. prolixus* y *T. infestans*, así como los obtenidos en otros estudios de triatominos (Costa *et al.* 2014, Garza *et al.* 2014).

Dado que los organismos adaptados a latitudes altas pueden presentar rangos de tolerancia térmica más amplios que los organismos adaptados a menores latitudes, algunos autores han propuesto que los organismos tropicales serían más sensibles frente a cambios en la temperatura (Chown & Nicolson 2004) y, en consecuencia, el impacto del cambio climático sería diferente a través de las latitudes y las especies (Deutsch *et al.* 2008). De acuerdo con estas consideraciones, nuestros resultados muestran que para el año 2050 las dos especies vectoras analizadas presentan un impacto diferencial del cambio climático: *R. prolixus* muestra una potencial expansión hacia nuevas áreas, mientras que *T. infestans* muestra una potencial disminución de su rango geográfico.

Varios autores han propuesto un nexo entre la presencia (u ocurrencia) de las especies y la abundancia poblacional, basándose en modelos de muestreo teóricos (*sample theory models*) (Gaston & Lawton 1990, Holt *et al.* 2002, Gaston & He 2011). Sin embargo, dado que en nuestro caso la adecuabilidad de nicho estimada se basó únicamente en variables climáticas, sin considerar aspectos como la disponibilidad de hospederos, la circulación del parásito *T. cruzi*, ni variables relacionadas con el comportamiento humano, resulta difícil establecer una relación directa entre la adecuabilidad climática de una especie y la abundancia de las poblaciones de vectores, que pudiera posteriormente convertirse en una estimación del riesgo de transmisión de *T. cruzi*.

El empleo de modelos de nicho ecológico (ENM) en las enfermedades transmitidas por vectores requiere la incorporación de variables relacionadas con el comportamiento humano, como así también un criterio adecuado para la selección de la escala espacial y temporal del análisis (Peterson 2006). Este último aspecto es clave ya que puede afectar la precisión y la exactitud de las predicciones acerca de la transmisión potencial de una enfermedad bajo condiciones de cambio climático (Peterson *et al.*

2005). Algunos autores señalan la relevancia de la correcta selección del conjunto de variables ambientales a utilizar durante el proceso de modelado (Roura-Pascual *et al.* 2006).

A lo largo de este trabajo se consideró apropiada la estimación de la adecuabilidad en base a variables bioclimáticas en lugar de las variables obtenidas por sensores remotos ya que, si bien éstas podrían proveer una resolución espacial más fina aumentando la precisión de las predicciones para las condiciones actuales, la adecuabilidad climática a futuro estaría basada necesariamente en las variables bioclimáticas proyectadas para el 2050 bajo un escenario RCP. Es decir, debido a que el objetivo de este estudio fue establecer y caracterizar las diferencias de la adecuabilidad en las condiciones actuales y futuras, se consideró apropiado utilizar el mismo tipo de variables climáticas para ambas condiciones, buscando reducir las fuentes de error asociadas a la distinta naturaleza de las variables predictoras (sensores remotos *vs.* bioclimáticas).

En relación al uso de puntos de ocurrencia provenientes de un mapa de rango geográfico, es sabido que estos no capturan las áreas donde las especies están ausentes, aumentando la cantidad de falsos positivos. Por lo tanto, el modelado de distribución de especies mediante este tipo de datos presenta como desventaja la sobreestimación de la distribución geográfica de las especies debido a los falsos positivos presentes en los datos. No obstante, una de las ventajas del modelado de distribución de especies en base a datos provenientes de un mapa de rango geográfico es que permite entender los patrones de distribución de especies a gran escala (Diniz-Filho *et al.* 2009, Lawler 2009). Asimismo, el uso de puntos de ocurrencia provenientes del relevamiento de especies presenta como desventaja la introducción de falsos negativos, debido a la

incertidumbre asociada a los diferentes esfuerzos de muestreo (espacial y temporal), la cual afectaría la exactitud de las predicciones.

Particularmente para *T. infestans* y *R. prolixus* existen datos de ocurrencia disponibles en la literatura, no obstante debido a que no responden a muestreos ecológicos diseñados específicamente para relevar la presencia de las especies, por lo general, están sesgados hacia determinadas áreas de estudio (particularmente las de alta endemividad) y no reflejan una distribución geográfica representativa. En este estudio, dado que el objetivo principal del modelado de distribución geográfica fue analizar el efecto del cambio climático sobre la distribución potencial de las dos principales especies vectoras del parásito *T. cruzi*, que potencialmente modificaría los diferentes escenarios epidemiológicos, se decidió emplear los datos provenientes del mapa de rango de distribuciones ya que se prefirió sobreestimar la potencial distribución de las especies (debido a los falsos positivos) a subestimarla (debido a los falsos negativos).

Adicionalmente a las consideraciones arriba mencionadas sobre las variables bioclimáticas y los datos de presencia de las especies utilizados en el modelado de distribución geográfica, es necesario resaltar que en este estudio solo se utilizaron las proyecciones climáticas del modelo HadGEM2-ES para el 2050, el cual forma parte de una familia de diferentes modelos (Bellouin *et al.* 2011). Si bien estos modelos se basan en el re-escalamiento y la calibración de los Modelos de Circulación Global usados en el último informe del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC 2014) presentan limitaciones en relación a la resolución espacial y al proceso de interpolación, el cual depende de los datos climáticos medidos por las estaciones meteorológicas. En este sentido, dado que la densidad de las estaciones meteorológicas en América Latina es menor que en otras partes del mundo, ello lleva a que las interpolaciones hayan sido obtenidas en base a mayores distancias.

Debido a las incertidumbres asociadas con las variables climáticas, la inferencia del riesgo de transmisión de *T. cruzi* en base a la adecuabilidad climática de las especies vectoras se vuelve limitada, y requiere la incorporación de otras variables ambientales y/o relacionadas con el comportamiento humano. A futuro sería recomendable realizar la integración de factores ecológicos, epidemiológicos y climáticos para obtener predicciones de adecuabilidad y distribución potencial de especies más cercanas a la realidad, y por lo tanto, poder establecer inferencias más directas sobre las consecuencias del cambio climático en los escenarios epidemiológicos.



## Capítulo 9

# Discusión general y conclusiones



## 9 Discusiones generales y conclusiones

### 9.1 Análisis a nivel interespecífico

La caracterización de las estrategias de historias de vida de las 27 especies de triatomíneos analizadas muestra una gran diversidad de rasgos de historias de vida, patrones de mortalidad y senescencia, los cuales podrían ser el resultado de la selección natural que ha operado sobre ellos a lo largo de la evolución. Las diferentes estrategias de historias vida podrían reflejar la historia adaptativa de las especies frente a diferentes condiciones ambientales, tanto físicas como biológicas, por lo que analizar la relación entre los rasgos de historia de vida y los parámetros demográficos con las variables ambientales permitiría echar luz sobre las causas subyacentes de la diversidad de las historias vida observada en los triatomíneos.

El proceso de identificación de tipo *trade-offs* entre rasgos a nivel inter-específico, muestra una relación positiva entre la edad adulta de reproducción promedio y la longevidad adulta, lo cual concuerda con lo reportado en estudios previos a través de diferentes taxones (Charnov *et al.* 1991). Estos autores observaron una relación entre la edad a la que se alcanza la madurez y la longevidad del adulto con una pendiente que oscila entre 0.45 en peces y crustáceos, hasta 2.7 en aves. Los resultados obtenidos muestran que los triatomíneos tienen una pendiente de 0.49, ubicándose en una posición cercana a los peces y crustáceos. Este resultado sugiere que las especies de triatomíneos que presentan un inicio temprano de la reproducción presentan una menor duración de la longevidad del adulto; este resultado concuerda con el modelo del presupuesto energético, según el cual los individuos disponen de una cantidad fija de energía que deben asignar a funciones de mantenimiento somático, crecimiento y reproducción, por lo que la asignación temprana de recursos a las funciones reproductivas podría ir en detrimento de la supervivencia futura de los organismos.

En el mismo sentido, la relación directa entre la edad promedio de reproducción y el rango del número de semanas reproductivas de la cohorte sugiere que las especies que presentan un inicio temprano de la reproducción, compensan la disposición de recursos destinados a funciones reproductivas mediante una disminución de la cantidad de semanas reproductivas. Este resultado podría expresar una compensación del gasto energético debido al inicio temprano de la reproducción, mediante una disminución del período reproductivo (i.e. un inicio temprano de la reproducción implica una inversión reproductiva temprana que sería compensada mediante un acortamiento de las semanas reproductivas). Estudios a nivel fisiológico serían necesarios para poner a prueba la hipótesis de *trade-off* funcional entre ambos rasgos.

Si bien se esperaba observar un incremento de la mortalidad instantánea proporcional a la fecundidad, los resultados obtenidos no sugieren que los triatomos presenten un costo de la reproducción inmediatamente manifestado en la mortalidad. En *D. melanogaster* se ha observado que las hembras estériles no presentan un aumento de la mortalidad específica por edad (Sgró & Partridge 1999), por lo que se sugiere que la senescencia de los individuos podría deberse a la acumulación del daño somático ocasionada por la reproducción temprana. Por otro lado, las cepas de *D. melanogaster* resistentes al ayuno mostraron una longevidad prolongada, un retraso en el inicio de la reproducción y una disminución de la fecundidad (Luckinbill *et al.* 1984, Force *et al.* 1995, Wayne *et al.* 2001). Algunos autores sugieren que cuando la disponibilidad de alimento no es restrictiva la manifestación de un *trade-off* se vuelve dificultosa e inclusive podría verse invertida la relación teóricamente esperada entre rasgos de vida (Roff 2002). Por lo tanto, sería recomendable realizar a futuro un ensayo con triatomos bajo condiciones de alimentación restrictivas para poner a prueba la hipótesis de *trade-off* entre el esfuerzo reproductivo y la longevidad del estadio adulto.

Los patrones de mortalidad muestran que las tasas de mortalidad instantánea en función de la edad permanecen en niveles bajos durante la mayor parte de los estadios juveniles (excepto el estadio huevo de algunas especies) y durante la primera parte del estadio adulto, y luego se incrementan significativamente en las edades tardías en la mayoría de las especies. Este patrón de mortalidad instantánea específica por edad observado en las especies de triatomíneos analizadas contrastan con los patrones reportados para varios dípteros: *D. melanogaster* (Curtsinger *et al.* 1992, Pletcher & Curtsinger 1998), *Ceratitis capitata* (Carey *et al.* 1992, Carey *et al.* 1998), *Anastrepha ludens* (Carey *et al.* 2005), y *Aedes aegypti* (Styer *et al.* 2007). Los patrones de mortalidad de triatomíneos (Chaves *et al.*, 2004a, Rabinovich *et al.* 2010, y este estudio) parecen ser más similares con los reportados para el hemíptero de la familia Lygaeidae *Oncopeltus fasciatus* (Dingle, 1966), para otro hemíptero de la familia Pyrrhocoridae *Dysdercus fasciatus* (Dingle 1966), y para el coleóptero de la familia Chrysomelidae *Callosobruchus maculatus* (Tatar *et al.* 1993).

Las tasas de mortalidad de los triatomíneos tienen importancia epidemiológica debido a su impacto sobre sus parámetros demográficos (Chaves *et al.* 2004a). En este grupo de insectos se han observado importantes cambios en el ciclo de vida en función de las condiciones de cría de laboratorio. En el caso de *T. infestans*, *T. pseudomaculata*, *T. brasiliensis* y *P. megistus*, luego de cuatro años de cría en el laboratorio, se ha observado una disminución en el número total de huevos puestos dentro del primer mes de oviposiciones y de la longevidad de hembras (Perlowagora-Szumlewicz 1976). Asimismo, para *T. infestans* se ha observado una disminución en los parámetros demográficos luego de cuatro generaciones sucesivas en el laboratorio (Balsalobre *et al.* 2011) como también una disminución del tamaño del cuerpo y una menor fecundidad (Medone *et al.* 2015). La adaptación a los ambientes domésticos

causa similares efectos sobre los triatominos que la adaptación a las condiciones de laboratorio (Forattini 1980). En este trabajo de tesis no se analizaron las posibles adaptaciones a las condiciones de laboratorio debido a la información incompleta sobre el número de generaciones de laboratorio para algunas de las especies analizadas. Por lo tanto, sería recomendable realizar a futuro estudios sobre la variación de los rasgos de historia de vida y parámetros demográficos a lo largo de las sucesivas generaciones en el laboratorio, en particular si se desean analizar relaciones de *trade-off* y patrones de senescencia.

La diversidad de patrones de mortalidad instantánea observados a nivel intra-específico respalda lo propuesto por Le Cunff *et al.* (2014), quienes sugieren que los patrones de mortalidad no son específicos por especie, sino que dependen del ambiente y, por lo tanto, diferentes poblaciones de una misma especie pueden presentar diferencias en la forma de las curvas de mortalidad. Es por esto que sería importante estimar los patrones de mortalidad específica por edad para las 27 especies de triatominos analizadas, pero bajo diferentes condiciones ambientales e idealmente mediante seguimiento individual, con el objetivo de cuantificar la variabilidad individual y establecer las posibles causas subyacentes de los patrones de mortalidad observados.

Los resultados obtenidos en triatominos no dan evidencias de un achatamiento (*plateau*) de la curva de mortalidad hacia el final de la vida, tal como se ha observado en otros organismos (Carey *et al.* 1992). El *plateau* de mortalidad reflejaría la heterogeneidad individual a los riesgos de mortalidad a lo largo de toda la vida: los individuos más robustos sobrevivirían hasta las edades más tardías, observándose un enlentecimiento de la declinación de la mortalidad en esas edades tardías (Carey *et al.* 1992). Estos autores señalan la importancia de contar con una gran cantidad de

observaciones ( $>10^6$ ) para poder identificar este fenómeno, por lo que es posible que la reducida cantidad de individuos de las cohortes de triatomíneos analizadas en este estudio hayan dificultado la detección del *plateau* de mortalidad, en caso de que éste hubiera existido. Sería recomendable contar con una mayor cantidad de individuos en los estudios de cohortes con el objetivo de poner a prueba en triatomíneos la hipótesis del achatamiento de la mortalidad a edades tardías.

En este estudio se seleccionó el modelo de Gompertz para obtener una aproximación a los patrones de senescencia dado que ya ha sido descrito como un buen indicador de senescencia en otros organismos (Nusbaum *et al.* 1996). Estos autores analizaron las relaciones evolutivas entre diferentes medidas de mortalidad (parámetros de Gompertz y la longevidad promedio y el *lifespan* máximo) en 50 poblaciones emparentadas de *D. melanogaster*, incluyendo poblaciones seleccionadas para el envejecimiento tardío, y concluyeron que tanto el *lifespan* máximo de una cohorte como el modelo de Gompertz resultan indicadores adecuados del envejecimiento. Adicionalmente, la utilización del *lifespan* máximo trae aparejada como desventaja la alta sensibilidad de este rasgo al número de individuos observados (Carey *et al.* 1992).

El fenómeno de senescencia analizado para las 27 especies muestra tres patrones bien diferenciados: *senescencia aguda tardía*, *senescencia gradual media* y *senescencia gradual baja*. La diversidad de los patrones de senescencia observados entre especies podría deberse al balance entre las tasas de mortalidad intrínseca y extrínseca, las cuales han sido analizadas por numerosos autores (Williams 1957, Promislow 1991, Ricklefs 1998, Reznick *et al.* 2004, Williams & Day 2003). Williams (1957) propuso que los organismos que viven en ambientes con altas tasas de mortalidad extrínseca pueden evolucionar hacia altas tasas de senescencia.

En los hábitats donde la expectativa de vida es baja debida a factores extrínsecos (e.g. alta predación, falta de alimento, etc.), el mantenimiento de los costosos mecanismos de reparación metabólica no sería evolutivamente estable. En cambio, en los hábitats con menores tasas de mortalidad extrínseca la selección natural favorecería a los individuos que destinan mayor cantidad de energía al mantenimiento somático en las edades tardías, observándose un incremento de la longevidad. Sin embargo, algunas observaciones empíricas parecen no respaldar esta predicción (Promislow 1991, Ricklefs 1998, Reznick *et al.* 2004). Establecer cuáles son los mecanismos subyacentes que explican la diversidad de patrones de senescencia observada en los triatomíneos es un desafío que aún queda por llevar adelante.

A nivel inter-específico no se encontró una relación entre el coeficiente de senescencia (el parámetro  $b$  del modelo de mortalidad de Gompertz) y las condiciones climáticas del lugar geográfico al que las especies analizadas están adaptadas. Si bien sería recomendable obtener indicadores de senescencia en poblaciones naturales de triatomíneos para analizar su correlación respecto de las variables macro-climáticas, las evidencias a favor del fenómeno de senescencia en poblaciones naturales son escasas (Adams 1985, Gaillard *et al.* 2004, Bryant *et al.* 2004, Rebke *et al.* 2010). Estos autores han analizado la senescencia en poblaciones naturales de vertebrados y han señalado la dificultad para medir este fenómeno ya que los factores de mortalidad extrínsecos (e.g. predación, parasitismo, eventos climáticos extremos) podrían causar la muerte de los individuos antes de evidenciarse un incremento de la mortalidad intrínseca o una declinación en la fecundidad de los individuos. Por lo tanto, se necesitan estudios adicionales para establecer si las poblaciones naturales de triatomíneos muestran el mismo tipo de senescencia observado en condiciones de laboratorio.

Las especies asociadas a ambientes más estocásticos en relación a las precipitaciones presentan una mayor proporción de vida reproductiva, lo cual junto con la mayor duración del *lifespan máximo* concuerda con lo propuesto por Carey (2001). Este autor sugiere que las especies adaptadas a ambientes más impredecibles presentan una mayor proporción de vida reproductiva (i.e. mayor iteroparidad) y un mayor *lifespan*, lo cual podría constituir una estrategia de distribución del riesgo reproductivo. Los resultados obtenidos sugieren que los rasgos de historia de vida de los triatominos responden de manera significativa a la estocasticidad de las precipitaciones y no de las temperaturas, por lo que sería útil analizar en el futuro si esto se debe a los efectos de amortiguación de las variables macro-climáticas en los microclimas a los que las diferentes especies de triatominos se encuentran adaptadas.

La relación negativa entre el tiempo de desarrollo pre-adulto y la tasa de senescencia, sugiere que las especies de triatominos que llegan al estadio adulto más rápidamente realizarían una alta inversión energética para funciones de crecimiento en edades tempranas, lo cual se compensaría mediante la rápida declinación de su estado fisiológico (i.e mayor tasa de senescencia en valor absoluto). No obstante, debido a que los triatominos son capaces de resistir altos períodos de ayuno, es difícil establecer la relación entre la ingesta de energía y su utilización para diferentes funciones vitales, debido a que en general el uso de energía depende de complejas reglas de asignación de recursos (Zera & Harshman 2001). Por lo tanto, para poder establecer si existe una compensación entre la energía asignada al desarrollo pre-adulto y la declinación de la fecundidad en las especies de triatominos analizadas, será necesario contar con datos sobre la disponibilidad y asignación de recursos a las diferentes funciones para poder establecer conclusiones más contundentes al respecto.

Las especies que inician una reproducción temprana presentan una tasa de senescencia mayor en valor absoluto, que las que la inician más tardíamente. Asimismo, la relación inversa entre la tasa de senescencia y el rango de semanas reproductivas sugiere que las especies con mayor grado de iteroparidad presentan una declinación de las oviposturas más gradual y progresiva, lo cual podría deberse a la distribución más espaciada de las oviposturas. Estos resultados son coherentes con los modelos de senescencia basados en la declinación de las funciones fisiológicas con la edad, según los cuales el envejecimiento de los organismos se debe a la acumulación de daño somático ocasionada por la asignación de recursos a funciones reproductivas en detrimento de funciones de mantenimiento somático (Kirkwood & Rose 1991, Kirkwood & Austad 2000, Kirkwood 2002, Kirkwood 2005).

La diversidad de estrategias de historia de vida observada sugiere que las especies de triatomíneos podrían responder de manera diferencial al cambio climático, y por ende, podrían ver afectada de forma diferente su distribución geográfica potencial (Moran *et al.* 2015). Un primer paso necesario para poder incorporar los rasgos de historias de vida en el modelado de nicho ecológico es caracterizar la plasticidad fenotípica a nivel de especie frente a un gradiente ambiental para capturar la plasticidad del rasgo.

## **9.2 Análisis a nivel intraespecífico**

A nivel intraespecífico tanto *T. infestans* como *B. ferroae* presentaron diferencias significativas en las estrategias de vida en función de la fuente de alimento y en relación a las variables macro-climáticas.

### **9.2.1 *T. infestans***

En las cohortes de *T. infestans* provenientes de tres orígenes geográficos diferentes se observó una regresión negativa entre la edad de primera reproducción y la

temperatura media anual, lo cual indicaría un retraso en el inicio de la reproducción en las cohortes deprovenientes de localidades con menores valores de temperatura media anual.

A pesar de la gran variabilidad reportada en los tiempos de desarrollo de los triatomos en función de la fuente de alimento empleada (Lima Gomes *et al.* 1990, Guarneri *et al.* 2000, Aldana *et al.* 2001, Aldana *et al.* 2005, Nattero *et al.* 2013), el patrón general muestra que los tiempos de desarrollo decrecen en los individuos alimentados en sangre de mamífero (e.g. ratón, cobayos) en comparación con los individuos alimentados en sangre de aves (e.g. gallina, paloma). En particular, estudios previos reportaron que *T. infestans* presenta un menor tiempo de desarrollo pre-adulto al alimentarse sobre ratón en comparación con paloma (Guarneri *et al.* 2000). Por lo tanto, los resultados de *T. infestans* alimentada sobre sangre humana y sangre de gallina, obtenidos en esta tesis parecen ir en contra de lo esperado. Resta investigar si el alimentador artificial pudo haber afectado negativamente sobre el *fitness* por algún impedimento mecánico o de otro tipo.

El incremento significativo de la mortalidad pre-adulta en *T. infestans* alimentado en sangre humana en relación a la alimentada en sangre de gallina concuerda con lo reportado en otras especies de *Triatoma*. Por ejemplo, en *T. maculata* alimentado en sangre humana se observó un incremento significativo de la mortalidad pre-adulta y, al mismo tiempo, una disminución de la fecundidad (Torres *et al.* 2010). Si bien *T. infestans* alimentada en sangre humana no muestra una disminución significativa de la fecundidad respecto de la alimentada en sangre de gallina, es posible que ello se deba a que las pruebas estadísticas realizadas hayan tenido baja potencia para detectar las diferencias. No obstante, en estudios previos de individuos de *T. infestans* alimentados en ratón y en palomas se observó que la fecundidad no difería entre tratamientos

(Guarneri *et al.* 2000), lo cual estaría de acuerdo con los resultados en el presente estudio.

A pesar de que los parámetros de crecimiento poblacional de *T. infestans* fueron menores con alimentador artificial en sangre humana que sobre gallinas vivas, no se observa ningún *trade-off* afectando el *fitness* entre los rasgos de historias de vida analizados. Este resultado no es sorprendente ya que, aun utilizando el alimentador artificial, las tasas de crecimiento poblacional fueron positivas, lo que sugiere que las condiciones energéticas no fueron lo suficientemente restrictivas como para detectar *trade-offs* tal como sugieren diferentes autores (Roff 2000, Roff 1992, Stearns 1992). Por lo tanto, futuras investigaciones deberían analizar la relación entre rasgos bajo dos condiciones de alimentación: baja calidad y cantidad de sangre vs. alta calidad y cantidad de sangre.

### 9.2.2 *B. ferroae*

La cohorte de *B. ferroae* alimentada en cucarachas presentó un inicio temprano de la reproducción y un mayor período reproductivo, lo cual se tradujo en un mayor *fitness* poblacional ( $r$ ) respecto de las alimentadas en ratón y *R. prolixus*. Estos resultados, junto con estudios previos que reportaron una reacción positiva del 86% del contenido intestinal contra antisero de *Periplaneta americana* en *B. ferroae* (Sandoval *et al.* 2010), sugieren una mejor adaptación a las cucarachas como fuente de alimentación natural.

La cohorte alimentada en ratón presentó una baja eclosión de los huevos (< 80%), rara vez reportada en Triatominae, lo que podría deberse a una dieta inadecuada o al *stress* oxidativo. La dieta basada en sangre presenta efectos derivados de la digestión de hemoglobina, la que resulta en una gran producción del grupo hemo, una molécula

potencialmente citotóxica que puede ejercer daño biológico (Graça-Souza *et al.* 2006, Maya-Monteiro *et al.* 2004, Donohue *et al.* 2009). Estos valores extremadamente bajos han sido reportados en otras especies de triatominos cuando se alimentan fuera de su hospedero natural (Bar *et al.* 2003, Martínez-Ibarra *et al.* 2003, Martínez-Ibarra *et al.* 2007, Villacís *et al.* 2008).

La baja eclosión de huevos de la cohorte alimentada en ratón, junto con el alargamiento del tiempo de desarrollo pre-adulto y el mayor número de ingestas realizadas por las ninfas 1 de *B. ferroae* en comparación con las de los otros estadios, son resultados poco frecuentes en Triatominae (Emmanuelle-Machado *et al.* 2002, Rocha *et al.* 2004, Martínez-Ibarra *et al.* 2003, Arévalo *et al.* 2007, Martínez-Ibarra *et al.* 2007). Estos resultados concuerdan con lo observado en *T. circummaculata* naturalmente asociada con insectos (*Hiereoblatta sp.* y *Blaptica sp.*) cuando son alimentadas exclusivamente sobre hospederos vertebrados (aves y reptiles) (Ruas-Neto *et al.* 2001).

El análisis de *B. ferroae* alimentado sobre ratón (*M. musculus*) muestra una relación negativa entre el tiempo de desarrollo pre-adulto y la longevidad del adulto, lo cual sugiere una relación de tipo *trade-off* que podría estar dada por las condiciones restrictivas de alimentación en ratón (Roff 2000). Es decir, en condiciones restrictivas de alimentación, el incremento significativo del tiempo de desarrollo pre-adulto estaría siendo compensado con una disminución de la longevidad de adulto. Asimismo, la disminución de la fecundidad total en relación al mayor tiempo de desarrollo pre-adulto parece ir en este mismo sentido, sugiriendo que en condiciones de alimentación restrictiva (i.e. hospedero no natural) *B. ferroae* presenta una compensación del prolongado tiempo de desarrollo pre-adulto mediante la disminución de la fecundidad total. Por lo tanto, si bien a nivel inter-específico en triatominos no parecen observarse

relaciones de tipo *trade-off* entre rasgos de historias de vida, sería recomendable establecer análisis a nivel intra-específico, e idealmente con seguimiento individual, para poder establecer conclusiones más robustas (Roff 2000, Zera & Harshman 2001).

A modo de conclusión, estos resultados señalan la importancia de considerar la respuesta de los individuos de diferentes poblaciones de una misma especie frente a diferentes condiciones ambientales (Sultan & Spencer 2002), para posteriormente incluir el rango de respuesta de los rasgos de historias de vida en el modelado de la distribución geográfica en base a la implementación de modelos mecanísticos (Chaine & Beaubien 2001, Kawecki 2008, Banta *et al.* 2012). Sería fundamental caracterizar el rango de respuesta de los rasgos de historias de vida frente a un gradiente ambiental para incluirlo en los modelos predictivos de distribución geográfica potencial.

Recientemente algunos autores han incorporado la variación intraespecífica y las adaptaciones locales al modelado de distribución de especies (O'Neill *et al.* 2008, Wang *et al.* 2010), demostrando que las diferencias genéticas y de supervivencia entre poblaciones podrían impactar sobre la distribución geográfica de las especies. Asimismo, algunos modelos de distribución que incorporan la variación intraespecífica muestran diferentes áreas potenciales de distribución respecto de los modelos que no consideran las variaciones intraespecíficas (Oney *et al.* 2013). Se ha propuesto un enfoque alternativo al modelado de nicho ecológico que incluya explícitamente este tipo de factores como limitantes de las respuestas de las poblaciones al cambio climático (Chevin *et al.* 2010).

Este enfoque se basa en los mecanismos evolutivos y demográficos que determinan la tasa de cambio ambiental más allá de la cual las poblaciones no son capaces de persistir, e incluye la plasticidad fenotípica y la sensibilidad ambiental a la

selección natural. No obstante, aún no se han desarrollado modelos que incorporen explícitamente la plasticidad y adaptaciones locales debido a lo complejo de estas relaciones y a las grandes incertidumbres relacionadas con este proceso (Valladares *et al.* 2014). Estos estudios demuestran que la adecuabilidad climática para una especie, bajo diferentes escenarios de cambio climático, puede estar afectada por las variaciones intraespecíficas, y por lo tanto, resaltan la necesidad de estimar la plasticidad fenotípica de los rasgos de historia de vida de los triatomos en respuesta a los gradientes ambientales cuando se busca comprender cuáles son los factores que determinan el rango geográfico de una especie (Gaston *et al.* 2009).

### **9.3 Cambios en la distribución geográfica potencial de especies bajo escenarios de cambio climático**

Los modelos de distribución geográfica de especies basados en la incorporación explícita de los rasgos de historias de vida que (potencialmente) limitan la distribución geográfica, son conocidos como modelos mecanísticos (Kearney & Porter 2009) y pueden proveer una mayor comprensión de las causas que determinan la distribución y la abundancia de las especies. Bajo este tipo de enfoque, los rasgos de historia de vida están vinculados a datos geográficos a través de un modelo que captura, de forma explícita, los procesos clave por los que estos rasgos y las características del hábitat interactúan y determinan el ambiente adecuado de una especie, el cual es mapeado en el espacio geográfico (Kearney & Porter 2009).

En los modelos mecanísticos también pueden incorporarse los cambios intergeneracionales en las características del hábitat (cambios ambientales) y los rasgos funcionales (cambios evolutivos), produciendo modelos dinámicos. Este tipo de modelos requieren la medición de los rasgos de historia de vida a alta resolución a lo largo de un amplio espectro de condiciones ambientales para poder caracterizar el rango

de respuesta de los mismos (Kearney & Porter 2009). Variables como las interacciones bióticas, la plasticidad de los rasgos de historias de vida y las adaptaciones locales influye sobre la distribución geográfica de las especies, adquieren mayor relevancia cuando se analiza la distribución geográfica de una especie con una alta resolución y grano fino (Elton 1927, MacArthur 1969, Vandermeer 1972, Leibold 1996). Estas interacciones son de grano tan fino y dinámico, tanto temporal como espacialmente (Thompson 2005), que requerirían muestreos de alta densidad a lo largo de toda la distribución geográfica de una especie para poder ser mapeados con precisión.

En los pocos trabajos donde se ha reportado la estructura espacial de las causas locales de la mortalidad sobre la distribución de especies, se ha observado una multiplicidad de factores que actúan a lo largo de las distintas localidades (Brewer & Gaston 2003). Por ejemplo, los detalles y efectos de las interacciones bionómicas (e.g. presencia e impacto de mutualistas, competidores, y predadores) pueden cambiar a lo largo de la distribución geográfica de las especies (Thompson 2005), lo cual sugiere que la representación estática del componente biótico (*B*) en el diagrama *BAM* (Fig. 9.3-1) sería errónea, y debería ser caracterizado espacialmente mediante una resolución de grano fino (Soberón & Nakamura 2009).

Si bien la plasticidad fenotípica a las condiciones cambiantes del ambiente han sido reconocidas como un mecanismo importante para mitigar la migración y la extinción bajo el cambio climático (Matesanz *et al.* 2010, Nicotra *et al.* 2010), esta característica generalmente no es incluida en los modelos de respuesta de las especies frente al cambio climático (Schwartz 2012). Asimismo, en muchas ocasiones la respuesta poblacional frente al ambiente difiere entre individuos, de modo que individuos de la misma especie dentro de una misma población pueden presentar plasticidad fenotípica y genética (Linhart & Grant 1996). Dichas diferencias en el

genotipo y fenotipo interactúan con los factores ambientales de modo que el *fitness* puede variar entre poblaciones en función de adaptaciones locales y el ambiente local (Banta *et al.* 2012).

Algunos autores modelaron el impacto de las adaptaciones locales en respuesta al cambio climático en una especie teórica y hallaron, contrariamente a lo esperado, que las especies más ampliamente distribuidas podrían tener una reducción mayor de la distribución debido a los genotipos adaptados localmente. Desde la perspectiva de evaluar la contribución de la plasticidad a la persistencia de una especie en un lugar y a los corrimientos en la distribución bajo el cambio climático, el componente adaptativo de la plasticidad se vuelve de interés ya que permitiría que un genotipo mantenga alto su *fitness* a través de diferentes gradientes ambientales (Matesanz *et al.* 2010, Nicotra *et al.* 2010). Si bien se desconoce cómo los rasgos y la plasticidad varían a través del rango de una especie, algunos autores sugieren que la plasticidad fenotípica debería estar más extendida en las especies que experimentan una heterogeneidad ambiental a través del curso de una generación y teniendo potencialmente nicho fundamentales más anchos (Balaguer *et al.* 2001, Valladares *et al.* 2007).

No obstante, no existe un consenso respecto de la plasticidad en los márgenes de la distribución, mientras algunos autores sugieren que la plasticidad debería ser menor en los márgenes que en el centro de la distribución debido a la falta de adición génica, la deriva génica y el efecto fundador (Mägi *et al.* 2011, Lenoir & Svenning 2013), otros autores sugieren lo contrario postulando que en los márgenes y la periferia de la distribución la plasticidad sería mayor debido a que la mayor variabilidad climática llevaría a la selección de aquellos individuos con mayor plasticidad fenotípica (Volis *et al.* 1998).

Diferentes autores demostraron que los escenarios alternativos de variación intraespecífica de la plasticidad fenotípica y la adaptación local afecta los pronósticos de cambios en la distribución de las especies, dado que la podría contribuir a la persistencia de las poblaciones bajo el cambio climático proveyendo un período de amortiguación durante el cual la evolución del nicho pudiera ocurrir (Chevin *et al.* 2010). No obstante, los modelos de nicho ecológico usados para estimar los rangos potenciales de distribución a escalas espaciales y temporales variables se basan mayoritariamente en variables macroambientales, lo cual presenta fortalezas y debilidades (Araújo & Peterson 2012, Schwartz 2012). Las grandes limitaciones para implementar los modelos mecanísticos de distribución geográfica, residen en la dificultad para obtener datos que capturen la plasticidad fenotípica de los rasgos frente a un gradiente ambiental, lo cual lleva a la implementación de modelos correlativos como alternativa para modelar la distribución geográfica de las especies.

Los modelos correlativos de distribución geográfica analizan la asociación estadística entre las variables macroclimáticas y la distribución de una especie, ya sea por efectos directos o indirectos sobre los organismos (Austin 2002). La implementación de modelos de distribución geográfica correlativos para predecir la distribución geográfica potencial de las especies es de gran utilidad para predicciones a gran escala espacial (Soberón & Nakamura 2009). Estos autores han sugerido que, para las predicciones de distribución geográfica a gran escala (i.e. baja resolución y grano grueso), las variables bionómicas podrían no ser incorporadas y modelar solamente en base a variables ambientales macroclimáticas. El modelado de distribución de especies en base a variables macroclimáticas han demostrado tener un alto valor predictivo en una gran variedad de casos (Peterson 2003, Fera & Peterson 2002, Raxworthy 2003, Sánchez- Cordero & Martínez-Meyer 2000), lo cual señala que la distribución

geográfica a gran escala se ve más fuertemente influenciada por las variables macroclimáticas en comparación a los rasgos de historia de vida y la adaptación local de los organismos.

El modelado de la distribución geográfica a gran escala implementando modelos correlativos en base a variables bioclimáticas, permite predecir las áreas potenciales de distribución de las especies. Como resultado de los modelos correlativos es posible evaluar el impacto del cambio climático sobre la distribución geográfica a gran escala en base a los cambios observados en la adecuabilidad climática o de probabilidad de ocurrencia. Por lo tanto, en este trabajo de tesis, debido a la alta plasticidad fenotípica, la incompleta información de respuesta de los rasgos frente a un gradiente ambiental y la gran escala geográfica seleccionada (i.e. continental), se llevó a cabo el modelado de la distribución geográfica potencial de las dos especies con mayor relevancia epidemiológica (*R. prolixus* y *T. infestans*) sólo en base a las variables bioclimáticas.

Se observa un aumento de la adecuabilidad climática para *R. prolixus*, sugiriendo un desplazamiento (*shift*) en la distribución geográfica de esta especie que parece aumentar la distribución potencial hacia zonas en las que actualmente la adecuabilidad climática es baja. Por el contrario para *T. infestans* se observa una disminución de la adecuabilidad climática en las áreas del norte y oeste de Argentina, consideradas en la actualidad como zonas de alto riesgo de transmisión vectorial por *T. cruzi*. Esta reducción de la distribución potencial de *T. infestans* como resultado del calentamiento global podría estar relacionada con la habilidad limitada de esta especie para habitar climas cálidos y húmedos, los cuales caracterizarían las condiciones futuras (Gorla 2002).

Si bien diferentes estudios han señalado que el impacto del cambio climático global sobre la distribución de los insectos vectores se traduciría en un aumento de la fuerza de transmisión potencial y un incremento del rango geográfico de los insectos vectores, por ejemplo, hacia latitudes más altas (Lafferty 2009), estudios recientes sugieren que en el contexto de cambio climático es más adecuado referirse al desplazamiento (*shift*) en la distribución geográfica de las especies, más que a una expansión del rango geográfico (Lafferty 2009, Rolandi & Schilman 2012, Sutherst & Maywald 2005), lo cual sería coherente con los resultados obtenidos para *R. prolixus* y *T. infestans*, así como los obtenidos en otros estudios de triatomínicos (Costa *et al.* 2014, Garza *et al.* 2014).

Los resultados obtenidos en este trabajo de tesis muestran que para el año 2050 las dos especies vectoras analizadas presentan un impacto diferencial del cambio climático: *R. prolixus* muestra una potencial expansión hacia nuevas áreas, mientras que *T. infestans* muestra una potencial disminución de su rango geográfico, lo cual estaría de acuerdo con el impacto diferencial del cambio climático sobre la distribución geográfica de las especies a través de las latitudes y las especies (Deutsch *et al.* 2008).

#### 9.4 Perspectivas

Los resultados obtenidos dan cuenta de que las condiciones climáticas futuras afectan la distribución geográfica potencial de las especies. Por lo tanto, la estimación de los cambios potenciales en la distribución de los triatomíneos podría proveer un aporte fundamental para la identificación de potenciales nuevas áreas de presencia de la especie, que modificarían las áreas de riesgo de transmisión del parásito. Los cambios en la adecuabilidad en base a variables macroclimáticas son un primer paso para la caracterización de nuevas áreas de distribución potencial de la especie, pero se requieren nuevos análisis que permitan incorporar la plasticidad de los rasgos de historia de vida frente a variables ambientales para implementar modelos mecanísticos, que a futuro servirían como herramienta para el diseño de estrategias de control vectorial y promoción de la salud, adecuadas a cada situación particular. A futuro sería relevante:

✓ Caracterizar, tanto en laboratorio como en condiciones de campo, la diversidad de historias de vida de las diferentes especies de triatomíneos, en un amplio gradiente de condiciones ambientales a las que están naturalmente adaptadas.

✓ Analizar la relación entre rasgos de historia de vida en condiciones restrictivas de nutrientes, ya que en condiciones controladas y con alta disponibilidad de nutrientes es posible encontrar relaciones positivas entre rasgos contrariamente a lo esperado desde el concepto de *trade-offs*.

✓ Establecer una correlación entre los rasgos de historia de vida y un amplio gradiente de condiciones ambientales, que incluya el rango de variables ambientales a las que las especies están adaptadas naturalmente. Construir modelos mecanísticos de distribución geográfica potencial que incorporen las variables y los principales rasgos de historias de vida asociados con las variables ambientales, para obtener predicciones más precisas frente a escenarios climáticos actuales y futuros.



# Bibliografía



## 10 Bibliografia

- Abad-Franch F, Monteiro FA (2007). Biogeography and evolution of Amazonian triatomines (Heteroptera: Reduviidae): implications for Chagas disease surveillance in humid forest ecoregions. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 102: 57–70.
- Abad-Franch, F., Diotaiuti, L., Gurgel-Gonçalves, R., & Gürtler, R. E. (2013). Certifying the interruption of Chagas disease transmission by native vectors: cui bono? *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 108(2), 251–254. <http://doi.org/10.1590/0074-0276108022013022>
- Abdi H, Williams LJ. Principal component analysis. (2010). Wiley Interdiscip *Rev Comput Stat*. Wiley Online Library. 2(4):433–59.
- Abrams, P. A., & Ludwig, D. (1995). Optimality Theory, Gompertz' Law, and the Disposable Soma Theory of Senescence. *Evolution*, 49(6), 1055– 1066. <http://doi.org/10.2307/2410431>
- Adams, C. E. (1985). Reproductive senescence. In C. R. Austin & R. V. Short (Eds.), *Reproduction in Mammals* (pp. 210– 233). Cambridge University Press.
- Addo-Bediako, A., Chown, S. L., & Gaston, K. J. (2000). Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 267(1445), 739–45. <http://doi.org/10.1098/rspb.2000.1065>
- Akaike, H. (1974). “A new look at the statistical model identification.” *IEEE Transactionson Automatic Control*, 19(6), 716–723. <http://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
- Almroth, B. C., Johnsson, J. I., Devlin, R., & Sturve, J. (2012). Oxidative stress in growth hormone transgenic coho salmon with compressed lifespan--a model for addressing aging. *Free Radical Research*, 46(10), 1183– 1189. <http://doi.org/10.3109/10715762.2012.698009>
- Alves, C. L., Araujo, R. N., Gontijo, N. F., & Pereira, M. H. (2011). Importance and physiological effects of hemolymphagy in triatomines (Hemiptera: Reduviidae). *Journal of Medical Entomology*, 48(2), 372–381. <http://doi.org/10.1603/ME10151>
- Añez, N., Crisante, G., & Rojas, A. (2004). Update on Chagas disease in Venezuela: a review. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 99(8), 781–787. <http://doi.org/10.1590/S0074-02762004000800001>
- Apt Baruch, W. L., Arribada Contreras, J. A., Bulla Fernández, D. H., Carlier, Y., Rodrigues Coura, J., Chuit, R., ... Others. (2005). Consulta Técnica Regional OPS/MSF sobre Organização e estrutura da atenção médica do doente e infectado por Trypanosoma cruzi/ doença de Chagas. *Revista Da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical*, 38(6).
- Ardia, D. (2005). Tree swallows trade off immune function and reproductive effort differently across their range. *Ecology*, 86(8), 2040– 2060. Retrieved from <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/04-1619>
- Arendt, J. D. (2011). Size-fecundity relationships, growth trajectories, and the temperature-size rule for ectotherms. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 65(1), 43–51. <http://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01112.x>
- Arking, R. (2006). *Biology of Aging: Observations and Principles* (3rd ed.). Oxford University. Retrieved from <https://books.google.com/books?hl=es&lr=&id=Gd4JCAAQBAJ&pgis=1>

- Austin M. (2002) Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecol Modell.* 157(2):101–18.
- Austin, M. (2002). Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157(2), 101–118. Retrieved from <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380002002053>
- Balaguer, L., Martínez-Ferri, E., Valladares, F., Pérez-Corona, M.E., Baquedano, F.J., Castillo, F.J. et al. (2001). Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Funct. Ecol.*, 15, 124–135.
- Balsalobre, A. (2016) ¿Qué especies de vinchucas modificarán su distribución geográfica en la argentina? un análisis de los microhábitats y microclimas de los triatominos vectores de la enfermedad de Chagas. *Tesis doctoral*. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Argentina.
- Balsalobre, A., Gerardo A. Martí, M. L., Susevich, J. L., Nieves, E., Obed, Y., & Rabinovich, J. E. (2011). Seguimiento de cuatro generaciones sucesivas de *Triatoma infestans* dark morph silvestre bajo condiciones controladas de laboratorio. *Biomédica*, 31(3), 247–258.
- Banta, J. A., Ehrenreich, I. M., Gerard, S., Chou, L., Wilczek, A., Schmitt, J., ... Purugganan, M. D. (2012). Climate envelope modelling reveals intraspecific relationships among flowering phenology, niche breadth and potential range size in *Arabidopsis thaliana*. *Ecol Lett*, 15(8), 769–777. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01796.x>
- Banta, J.A., Ehrenreich, I.M., Gerard, S., Chou, L., Wilczek, A., Schmitt, J. et al. (2012). Climate envelope modelling reveals intraspecific relationships among flowering phenology, niche breadth and potential range size in *Arabidopsis thaliana*. *Ecol. Lett.*, 15, 769–777.
- Barbraud, C., & Weimerskirch, H. (2004). Modelling the effects of environmental and individual variability when measuring the costs of first reproduction. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27, 109–111.
- Barreto MP. Epidemiologia (1979). In: *Trypanosoma cruzi* e Doença de Chagas. Editors: Brener Z, Andrade ZA, Rio de Janeiro, Brasil: Guanabara Koogan. p. 89–151.
- Barve N. 2008. Tool for partial-ROC. Lawrence, KS: Biodiversity Institute
- Bellouin N, Collins WJ, Culverwell ID, Halloran PR, Hardiman SC, Hinton TJ, et al. (2011) The HadGEM2 family of Met Office Unified Model Climate configurations. *Geosci Model Dev Discuss* 4(2):765–841.
- Bellouin, N., Collins, W. J., Culverwell, I. D., Halloran, P. R., Hardiman, S. C., Hinton, T. J., ... Wiltshire, A. (2011). The HadGEM2 family of Met Office Unified Model Climate configurations. *Geoscientific Model Development Discussions*, 4(2), 765–841. <http://doi.org/10.5194/gmdd-4-765-2011>
- Bernstein, L., Bosch, P., Canziani, O., Chen, Z., Christ, R., Davidson, O., & Intergovernmental Panel on Climate Change. (2007). *Climate Change 2007: Synthesis Report. Climate change 2007: synthesis report. Summary for policymakers*. Geneva:IPCC: IPCC.
- Bjorklund, M. (1997). Are “Comparative Methods” Always Necessary ? *Oikos*, 80(3), 607–612.

- Bonnet, X., Bradshaw, D., & Shine, R. (1998). Capital versus Income Breeding: An Ectothermic Perspective. *Oikos*, 83(2), 333–342. <http://doi.org/10.2307/3546846>
- Braga M V, Pinto ZT, Lima MM (1998). Life cycle and reproductive patterns of *Triatoma rubrofasciata* (De Geer, 1773) (Hemiptera: Reduviidae), under laboratory conditions. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 93: 539–542.
- Braga, M. V., Prata, K. C., & Brazil, R. P. (1999). Biology of nymphs of *Rhodnius robustus* Larrousse, 1927 (Hemiptera, Reduviidae), fed on pigeon or on swiss mouse blood in laboratory conditions. *Revista Brasileira de Biologia*, 59(1), 91–94. <http://doi.org/10.1590/S0034-71081999000100012>
- Brewer, A., & Gaston, K. (2003). The geographical range structure of the holly leaf-miner. II. Demographic rates. *Journal of Animal Ecology*, 72(1), 82–93. Retrieved from <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2656.2003.00682.x/full>
- Brewer, A., & Gaston, K. (2003). The geographical range structure of the holly leaf-miner. II. Demographic rates. *Journal of Animal Ecology*, 72(1), 82–93. Retrieved from <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2656.2003.00682.x/full>
- Bryant, M. J., & Reznick, D. N. (2004). Comparative Studies of Senescence in Natural Populations of Guppies. *The American Naturalist*, 163(1), 55–68.
- Buckley, L. B., Urban, M. C., Angilletta, M. J., Crozier, L. G., Rissler, L. J., & Sears, M. W. (2010). Can mechanism inform species' distribution models? *Ecology Letters*, 13(8), 1041–54. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01479.x>
- Buitrago, N.L.R., M. F. Bosseno, E. Waleckx, P. Brémond, P. Vidaurre, F. Zoveda, & S. F. Breniere. (2013). Risk of transmission of *Trypanosoma cruzi* by wild *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) in Bolivia supported by the detection of human blood meals. *Infect. Genet. Evol.* 19: 141–144.
- Bulmer, M. (1985). Selection for iteroparity in a variable environment. *American Naturalist*, 126(1), 63–71. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2461562>
- Cabello DR, Lizano E, Valderrama A (1987). Estadísticas vitales de *Rhodnius neivai* Lent, 1953 (Hemiptera: Reduviidae) en condiciones experimentales. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 82: 511–524.
- Cabello DR, Lizano E, Valderrama A (1988). The effect of feeding frequency on some population parameters of *Rhodnius neivai*. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 83: 441–446.
- Cabello, D. R., Lizano, E., & Valderrama, A. (1987). Estadísticas vitales de *Rhodnius neivai* Lent, 1953 (Hemiptera: Reduviidae) en condiciones experimentales. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 82(4), 511–524.
- Calosi, P., Bilton, D. T., & Spicer, J. I. (2008). Thermal tolerance, acclimatory capacity and vulnerability to global climate change. *Biology Letters*, 4(1), 99–102. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0408>
- Canale, D. M., Cecere, M. C., Chuit, R., & Gurtler, R. E. (2000). Peridomestic distribution of *Triatoma garciabesi* and *Triatoma guasayana* in north-west Argentina. *Medical and Veterinary Entomology*, 14(4), 383–390. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2915.2000.00254.x>

- Carcavallo RU, Tonn RJ, Carrasquero B. 1977 Distribution of triatominae in Venezuela, (Hemiptera, Reduviidae). Updated by entities and biogeographical zones. *Boletín Malariol. y Saneam. Ambient.* 17, 53 – 65.
- Carcavallo, R. U. (1999). Climatic factors related to Chagas disease transmission. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 94(1968), 367–369. <http://doi.org/10.1590/S0074-02761999000700071>
- Carcavallo, R. U., & Martinez, A. (1985). Biología, Ecología y distribución geográfica de los triatomos americanos. In R. U. Carcavallo, J. E. Rabinovich, & R. J. Tonn (Eds.), *Factores biológicos y ecológicos en la enfermedad de Chagas. Tomo 1 Epidemiología - vectores* (pp. 149–208).
- Carcavallo, R. U., Curto de Casas, S., Sherlock, I. A., Galindez Giron, I., Jurberg, J., Galvao, C., Noireau, F. (1999). Geographical Distribution and Alti-Latitudinal Dispersion. In R. U. Carcavallo, I. Galíndez Girón, J. Jurberg, & H. Lent (Eds.), *Atlas of Chagas Disease Vectors in the Americas* (pp. 747–792). Rio de Janeiro: Fio Cruz.
- Carcavallo, R., & Martínez, A. (1972). Life cycles of some species of *Triatoma* (Hemiptera: Reduviidae). *The Canadian Entomologist*, 104(5), 699–704. Retrieved from [http://journals.cambridge.org/abstract\\_S0008347X00042231](http://journals.cambridge.org/abstract_S0008347X00042231)
- Carey, J. R. (1998). Dual Modes of Aging in Mediterranean Fruit Fly Females. *Science*, 281(5379), 996–998. <http://doi.org/10.1126/science.281.5379.996>
- Carey, J. R. (2001). Insect Biodemography. *Annu. Rev. Entomol.*, 46, 79–110.
- Carey, J. R., Liedo, P., Müller, H. G., Wang, J. L., Senturk, D., & Harshman, L. (2005). Biodemography of a long-lived tephritid: Reproduction and longevity in a large cohort of female Mexican fruit flies, *Anastrepha ludens*. *Experimental Gerontology*, 40, 793–800. <http://doi.org/10.1016/j.exger.2005.07.013>
- Carey, J. R., Liedo, P., Orozco, D., & Vaupel, J. (1992). Slowing of mortality rates at older ages in large medfly cohorts. *Science*, 258(5081), 457–461. <http://doi.org/10.1126/science.1411540>
- Carrier, Y., Dias, J. C. P., Luquetti, A. O., Hontebeyrie, M., Torrico, F., & Truyens, C. (2002). Trypanosomiase américaine ou maladie de Chagas. *EMC-Maladies Infectieuses*, 21.
- Caswell, H. (2001). *Matrix population models*. Sinauer Associates Sunderland, MA, USA.
- Catalá, S. S. (1997). Antennal sensilla of triatominae (Hemiptera, Reduviidae): A comparative study of five genera. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 26(2), 67–73. [http://doi.org/10.1016/S0020-7322\(97\)00014-7](http://doi.org/10.1016/S0020-7322(97)00014-7)
- Ceballos LA et al. 2011 Hidden sylvatic foci of the main vector of Chagas disease *Triatoma infestans* threatens to the vector elimination campaign? *PLoS Negl. Trop. Dis.* 5, e1365. (doi:10.1371/journal.pntd.0001365)
- Ceballos LA, Piccinali R V, Berkunsky I, Kitron U, Gürtler RE. (2009). First finding of melanic sylvatic *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) colonies in the Argentine Chaco. *J Med Entomol.* 46(5):1195–202.
- Centers for Disease Control and Prevention. (2015). Parasites - American Trypanosomiasis (also known as Chagas Disease).

- Chagas, C. (1909). Nova tripanozomíaze humana: estudos sobre a morfologia e o ciclo evolutivo do *Schizotrypanum cruzi* n. gen., n. sp., agente etiológico de nova entidade morbida do homem. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 1(2), 159–218.
- Charlesworth, B. (1990). Optimization models, quantitative genetics, and mutation. *Evolution*, 44, 520–538. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2409433>
- Charlesworth, B., & Partridge, L. (1997). Ageing: levelling of the grim reaper. *Current Biology*, 7(7), R440–2. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9210361>
- Charnov, E. L. (2001). Reproductive efficiencies in the evolution of life histories. *Evolutionary Ecology Research*, 3, 873–876.
- Charnov, E. L. (2002). Reproductive effort, offspring size and benefit – cost ratios in the classification of life histories. *Evolutionary Ecology Research*, 4, 749–758.
- Charnov, E. L. (2003). Cohort-size / body-size scaling rules for stationary populations. *Evolutionary Ecology Research*, 5(2), 1111–1112.
- Charnov, E. L. (2005). Reproductive effort is inversely proportional to average adult life span. *Evolutionary Ecology Research*, 1221–1222. Retrieved from <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Reproductive+effort+is+inversely+proportional+to+average+adult+life+span#0>
- Charnov, E. L., & Schaffer, W. M. (1973). Life-history consequences of natural selection: Cole's result revisited. *American Naturalist*, 107(958), 791–793. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2459713>
- Charnov, E. L., Berrigan, D., & Beverton, R. J. H. (1991). Dimensionless numbers and the assembly rules for life histories. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 332(1262), 41–48.
- Charnov, E. L., Turner, T. F., & Winemiller, K. O. (2001). Reproductive constraints and the evolution of life histories with indeterminate growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(16), 9460–4. <http://doi.org/10.1073/pnas.161294498>
- Chaves, L. F., Hernandez, M.-J., Revilla, T. A., Rodríguez, D. J., & Rabinovich, J. E. (2004). Mortality profiles of *Rhodnius prolixus* (Heteroptera: Reduviidae), vector of Chagas disease. *Acta Tropica*, 92(2), 119–25. <http://doi.org/10.1016/j.actatropica.2004.06.005>
- Chaves, L. F., Zamora, E., & Aldana, E. (2004b). Perfil de la mortalidad de hembras de *Rhodnius robustus* (Heteroptera: Reduviidae). *Revista de Saúde Pública*, 38(3), 466–468. <http://doi.org/10.1590/S0034-89102004000300019>
- Chavez, T., Moreno, J., & Dujardin, J. P. (1999). Isoenzyme electrophoresis of *Rhodnius species*: a phenetic approach to relationships within the genus. *Annals of Tropical Medicine And Parasitology*, 93(3), 299–307. <http://doi.org/10.1080/00034989958564>
- Cheverud, J., Dow, M., & Leutenegger, W. (1985). The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution*, 39(6), 1335–1351. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2408790>

- Chevin LM, Lande R, Mace GM (2010) Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS Biology*, 8, e1000357.
- Chevin, L. M., Collins, S., & Lefèvre, F. (2013). Phenotypic plasticity and evolutionary demographic responses to climate change: taking theory out to the field. *Functional Ecology*, 27(4), 967-979.
- Chevin, L.-M., Lande, R. & Mace, G.M. (2010). Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS Biol.*, 8, e1000357.
- Chico H, M., Sandoval, C., Guevara E, A., Calvopiña H, M., Cooper, P. J., Reed, S. G., & Guderian, R. H. (1997). Chagas disease in Ecuador: evidence for disease transmission in an indigenous population in the Amazon region. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 92, 317–320.
- Childs, D. Z., Metcalf, C. J. E., & Rees, M. (2010). Evolutionary bet-hedging in the real world: empirical evidence and challenges revealed by plants. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 277(1697), 3055–3064. <http://doi.org/10.1098/rspb.2010.0707>
- Chippindale, A. K., Chu, T. J. F., & Rose, M. R. (1996). Complex Trade-Offs and the Evolution of Starvation Resistance in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 50(2), 753. <http://doi.org/10.2307/2410848>
- Choi, W. Il, Ryoo, M. Il, Chung, Y.-J., & Park, Y.-S. (2011). Geographical variation in the population dynamics of *Thecodiplosis japonensis*: causes and effects on spatial synchrony. *Population Ecology*, 53(3), 429–439. <http://doi.org/10.1007/s10144-011-0263-8>
- Chown, S. L., & Nicolson, S. (2004). *Insect physiological ecology: mechanisms and patterns*. Oxford University Press.
- Christopoulos, A., & Lew, M. J. (2000). Beyond eyeballing: fitting models to experimental data. *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology*, 35(5), 359–391. <http://doi.org/10.1080/10409230091169212>
- Chaine, I. (2010). Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 365(1555), 3149–3160. <http://doi.org/10.1098/rstb.2010.0142>
- Chaine, I., & Beaubien, E. G. (2001). Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters*, 4(5), 500–510. <http://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00261.x>
- Clark N. 1935 The effect of temperature and humidity upon the eggs of the bug, *Rhodnius prolixus* (Heteroptera, Reduviidae). *J. Anim. Ecol.* 1, 82– 87. (doi:10.2307/1215)
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E., & Albon, S. D. (1982). *The red deer. Behavior and ecology of the two sexes. Ethology and Sociobiology*. Chicago: Elsevier. [http://doi.org/10.1016/0162-3095\(84\)90026-8](http://doi.org/10.1016/0162-3095(84)90026-8)
- Cohen, D. (1968). A general model of optimal reproduction in a randomly varying environment. *The Journal of Ecology*, 219–228.
- Cole, L. (1954). The population consequences of life history phenomena. *Quarterly Review of Biology*, 29(2), 103– 137. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2817654>

- Collister, D. M., & Wilson, S. (2007). Contributions of weather and predation to reduced breeding success in a threatened northern loggerhead shrike population. *Avian Conservation and Ecology*, 2(2), 12. Retrieved from <Go to ISI>://WOS:000208195500011
- Costa, J., & Lorenzo, M. (2009). Biology, diversity and strategies for the monitoring and control of triatomines-Chagas disease vectors. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 104 Suppl (Ibge 2008), 46–51. <http://doi.org/10.1590/S0074-02762009000900008>
- Costa, J., Almeida, C. E., Dotson, E. M., Lins, A., Vinhaes, M., Silveira, A. C., & Beard, C. Ben. (2003). The epidemiologic importance of *Triatoma brasiliensis* as a Chagas disease vector in Brazil: a revision of domiciliary captures during 1993-1999. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 98(4), 443–449.
- Costa, J., de Almeida, J. R., Britto, C., Duarte, R., Marchon-Silva, V., & da S Pacheco, R. (1998). Ecotopes, natural infection and trophic resources of *Triatoma brasiliensis* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 93(1), 7–13.
- Costa, J., Dornak, L. L., Almeida, C. E., & Peterson, A. T. (2014). Distributional potential of the *Triatoma brasiliensis* species complex at present and under scenarios of future climate conditions. *Parasites & Vectors*, 7, 238. <http://doi.org/10.1186/1756-3305-7-238>
- Coutinho-Abreu, I. V., Mukbel, R., Hanafi, H. a, Fawaz, E. Y., El-Hossary, S. S., Wadsworth, M., ... McDowell, M. A. (2011). Expression plasticity of *Phlebotomus papatasi* salivary gland genes in distinct ecotopes through the sand fly season. *BMC Ecology*, 11, 24. <http://doi.org/10.1186/1472-6785-11-24>
- Cox, C. B., & Moore, P. D. (2000). Biogeography; an Evolutionary and Ecological Approach. *Biogeography; an Evolutionary and Ecological Approach*.
- Curto de Casas, S., & Carcavallo, R. U. (1995). Climate change and vector-borne diseases distribution. *Social Science & Medicine*, 40(11), 1437– 1440. Retrieved from <https://scholar.google.com.ar/scholar?hl=es&q=Curto+de+Casas+1995.+Climate+change+and+vector-borne+diseases+distribution.Social+Science+and+Medicine+40%3A+1437%E2%80%931440.&btnG=&lr=#0>
- Curtsinger, J., Fukui, H., Townsend, D., & Vaupel, J. (1992). Demography of genotypes: failure of the limited life-span paradigm in *Drosophila melanogaster*. *Science*, 258(5081), 461–463. <http://doi.org/10.1126/science.1411541>
- Danks, H. V. (1994). Diversity and integration of life-cycle controls in insects. In *Insect life-cycle polymorphism* (pp. 5-40). Springer Netherlands.
- de Jong, G. (1993). Covariances between traits deriving from successive allocations of a resource. *Functional Ecology*. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2389869>
- de Jong, G., & Noordwijk, A. Van. (1992). Acquisition and allocation of resources: genetic (co) variances, selection, and life histories. *American Naturalist*, 139(4), 749–770. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2462620>
- de la Vega, G. J., Medone, P., Ceccarelli, S., Rabinovich, J., & Schilman, P. E. (2015). Geographical distribution, climatic variability and thermo-tolerance of Chagas disease vectors. *Ecography*, 38(8), 851–860. <http://doi.org/10.1111/ecog.01028>

- de Souza Garcia EE, Macarin JD, Garcia MLM (1975). Alimentação de *Rhodnius prolixus* no laboratório. *An. Acad. Bras. Cienc.* 11: 3.
- Demetrius, L. (1975). Reproductive strategies and natural selection. *American Naturalist*, 109(967), 243–249. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2459691>
- Deutsch CA, Tewksbury JJ, Huey RB, Sheldon KS, Ghalambor CK, Haak DC, *et al.* (2008) Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proc Natl Acad Sci. National Acad Sciences.* 105(18):6668–72.
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude Thermal Safety margin. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), 6668– 6672.
- DeWitt, T.J. & Scheiner, S.M., Eds (2004) Phenotypic plasticity. *Functional and Conceptual Approaches.* Oxford University Press, Oxford.
- Di Luciano, V. S. (1983). Orientation of *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) to environmental temperatures. *Journal of Medical Entomology*, 20, 446–454.
- Dias, J. C. P. (1955). Notas sobre o tempo de evolucao de algumas especies de triatomineos em laboratorio. *Revista Brasileira de Biologia*, 15(2), 157– 158.
- Dias, J. C. P. (2002). O controle da doença de Chagas no Brasil. In A. Silveira (Ed.), *El control de la enfermedad de Chagas en los países del Cono Sur de América Historia de una iniciativa internacional. 1991/2001.* (pp. 146–250.). Uberaba: MG: OPAS/OMS, Faculdade de Medicina do Triângulo Mineiro.
- Dias, J. C.P. (1995). História natural da doença de Chagas. *Arquivos Brasileiros de Cardiologia*, 65(4), 359–366.
- Dingle, H. (1966). The Effect of Population Density on Mortality and Sex Ratio in the Milkweed Bug, *Oncopeltus*, and the Cotton Stainer, *Dysdercus* (Heteroptera). *The American Naturalist*, 100(914), 465. <http://doi.org/10.1086/282440>
- Diniz-Filho JAF, Mauricio Bini L, Fernando Rangel T, Loyola RD, Hof C, Nogués-Bravo D, *et al.* (2009). Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography*. 32(6):897–906.
- Diotaiuti, L., & Dias, J. C. P. (1984). Ocorrência e biologia do *Rhodnius neglectus* Lent, 1954 em macaubeiras da periferia de Belo Horizonte, Minas Gerais. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 79(3), 293–301.
- Dorn, P. L., Monroy, C., & Curtis, A. (2007). *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811): A review of its diversity across its geographic range and the relationship among populations. *Infection, Genetics and Evolution*, 7(2), 343–352.
- dos Santos, C. B., Ferreira, A. L., Leite, G. R., Ferreira, G. E. M., Rodrigues, A. A. F., & Falqueto, A. (2005). Peridomiliary colonies of *Triatoma vitticeps* (Stål, 1859)(Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) infected with *Trypanosoma cruzi* in rural areas of the state of Espírito Santo, Brazil. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 100(5), 471–473.

- Doughty, P., & Shine, R. (1997). Detecting life history trade-offs: measuring energy stores in “capital” breeders reveals costs of reproduction. *Oecologia*, 110(4), 508–513. <http://doi.org/10.1007/s004420050187>
- Doughty, P., & Shine, R. (1998). Reproductive Energy Allocation and Long-Term Energy Stores in a Viviparous Lizard (*Eulamprus tympanum*). *Ecology*, 79(3), 1073–1083. [http://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[1073:REAALT\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[1073:REAALT]2.0.CO;2)
- Drent, R., & Daan, S. (1980). The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, 68, 225–252. Retrieved from [http://www.researchgate.net/profile/Serge\\_Daan/publication/216811002\\_The\\_prudent\\_parent\\_adjustments\\_in\\_avian\\_breeding/links/00463529f142c4fa83000000.pdf](http://www.researchgate.net/profile/Serge_Daan/publication/216811002_The_prudent_parent_adjustments_in_avian_breeding/links/00463529f142c4fa83000000.pdf)
- Dujardin JP, Chavez T, Machane M, S. S. (1999). Size, shape and genetics. Sexual dimorphism and environment. In C. S. & C. Ponce (Ed.), *Proceedings of the Second International Workshop on Population Biology and Control of Triatominae, Tegucigalpa, Honduras*. Mexico City: INDRE.
- Dujardin JP, Muñoz M, Chavez T, Ponce C, Moreno J, S. C. (1998). The origin of *Rhodnius prolixus* in Central America. *Medical and Veterinary Entomology*, 12, 113–115.
- Dujardin, J. (1998). Population genetics and the natural history of domestication in Triatominae. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 93(2), 34–36.
- Dujardin, J. P., Bermudez, H., Casini, C., Schofield, C. J., & Tibayrenc, M. (1997). Metric differences between silvatic and domestic *Triatoma infestans* (Heteroptera: Reduviidae) in Bolivia. *Journal of Medical Entomology*, 34(5), 544–51. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9379460>
- Edney, E. B., & Gill, R. W. (1968). Evolution of Senescence and Specific Longevity. *Nature*, 220, 281–282.
- Elton, C. (1927). *Animal Ecology*. London: Sedgwick and Jackson.
- Espinoza, J., Bustamante, M., Tenorio, O., & Cortez, M. R. (2011). Artículo Original Original Article Biología reproductiva de dos poblaciones de *Triatoma infestans*. *Gaceta Médica Boliviana*, 34(2), 66–70.
- Fabian, D., & Flatt, T. (2012). Life history evolution. *Nature Education Knowledge*, 3(10), 24. Retrieved from <http://www.nature.com/scitable/knowledge/library/life-history-evolution-68245673>
- Feliciangeli, M. D., & Rabinovich, J. (1985). Vital statistics of triatominae (Hemiptera : reduviidae ) under laboratory conditions II. *Triatoma maculata*. *Journal of Medical Entomology*, 22(1), 43–48. <http://doi.org/10.1093/jmedent/22.1.43>
- Feria A, Patricia T, Peterson A. (2002). Prediction of bird community composition based on point-occurrence data and inferential algorithms: a valuable tool in biodiversity assessments. *Divers Distrib*. 8(2):49–56.
- Feria, A., Patricia, T., & Peterson, A. (2002). Prediction of bird community composition based on point-occurrence data and inferential algorithms: a valuable tool in biodiversity assessments. *Diversity and Distributions*, 8(2), 49–56. Retrieved from <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1472-4642.2002.00127.x/full>

- Ferreira RA, Lazzari CR, Lorenzo MG, Pereira MH. 2007 Do haematophagous bugs assess skin surface temperature to detect blood vessels? *PLoS ONE* 2, e932. (doi:10.1371/journal.pone.0000932)
- Ferreira, R. A., Lazzari, C. R., Lorenzo, M. G., & Pereira, M. H. (2007). Do haematophagous bugs assess skin surface temperature to detect blood vessels? *PloS One*, 2(9), e932. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0000932>
- Ferrero, A. A., Visciarelli, E. C., Torno, O., & Costamagna, S. R. (1999). Presencia de *Triatoma patagonica* en viviendas humanas en la ciudad de Río Colorado, Provincia de Río Negro. *Revista Sociedad Entomologica Argentina*, 58, 79–84.
- Folk, T. H., Holmes, R. R., & Grand, J. B. (2007). Variation in northern bobwhite demography along two temporal scales. *Population Ecology*, 49(3), 211–219.
- Force, A. G., Staples, T., Soliman, S., & Arking, R. (1995). Comparative biochemical and stress analysis of genetically selected *Drosophila* strains with different longevities. *Developmental Genetics*, 17, 340–351.
- Fox, J. (2002). *Bootstrapping Regression Models*.
- Frank, S. A. (2011a). Natural selection. I. Variable environments and uncertain returns on investment. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(11), 2299–309. <http://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02378.x>
- Frank, S. A. (2011b). Natural selection. II. Developmental variability and evolutionary rate. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(11), 2310–20. <http://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02373.x>
- Franklin J. 2009 *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. New York, NY: Cambridge University Press.
- Frederiksen, M., Harris, M. P., & Wanless, S. (2005). Inter-population variation in demographic parameters: a neglected subject?. *Oikos*, 111(2), 209–214.
- Freitas, S. P. C., Lorosa, E. S., Rodrigues, D. C. S., Freitas, A. L. C., & Gonçalves, T. C. M. (2005). Feeding patterns of *Triatoma pseudomaculata* in the state of Ceara, Brazil. *Revista de Saúde Pública*, 39(1), 27–32.
- Fresquet N, Lazzari CR. 2011 Response to heat in *Rhodnius prolixus*: the role of the thermal background. *J. Insect Physiol.* 57, 1446 – 1449. (doi:10.1016/j.jinsphys.2011.07.012)
- Fresquet, N., & Lazzari, C. R. (2011). Response to heat in *Rhodnius prolixus*: the role of the thermal background. *Journal of Insect Physiology*, 57(10), 1446–9. <http://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.07.012>
- Fukui, H. H., Xiu, L., & Curtsinger, J. W. (1993). Slowing of age-specific mortality rates in *Drosophila melanogaster*. *Experimental Gerontology*, 28(6), 585–99. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/8137895>
- Gadgil, M., & Bossert, W. (1970). Life historical consequences of natural selection. *The American Naturalist*, 104(935), 1–24. Retrieved from <http://repository.ias.ac.in/10284/>
- Gage KL, Burkot TR, Eisen RJ, Hayes EB. (2008) Climate and vectorborne diseases. *Am. J. Prev. Med.* 35, 436– 450. (doi:10.1016/j.amepre.2008.08.030)

- Gage, K. L., Burkot, T. R., Eisen, R. J., & Hayes, E. B. (2008, November 1). Climate and Vectorborne Diseases. *American Journal of Preventive Medicine*. Elsevier Science.
- Gaillard, J.-M., Pontier, D., Allainé, D., Lebreton, J. D., Trouvilliez, J., Clobert, J., & Allaine, D. (1989). An Analysis of Demographic Tactics in Birds and Mammals. *Oikos*, 56(1), 59. <http://doi.org/10.2307/3566088>
- Gaillard, J.-M., Viallefont, A., Loison, A., & Festa-Bianchet, M. (2004). Assessing senescence patterns in populations of large mammals. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27(1), 47–58. Retrieved from <http://www.raco.cat/index.php/ABC/article/view/56918>
- Galvão, C., & Justi, S. A. (2015). An overview on the ecology of Triatominae (Hemiptera:Reduviidae). *Acta Tropica*, 151, 116–125. <http://doi.org/10.1016/j.actatropica.2015.06.006>
- Galvão, C., Carcavallo, R. U., Da Silva Rocha, D., & Jurberg, J. (2003). A checklist of the current valid species of the subfamily Triatominae Jeannel, 1919 (Hemiptera, Reduviidae) and their geographical distribution, with nomenclatural and taxonomic notes. *Zootaxa*, 36(202), 1–36.
- Garcia da Silva, I., & Garcia da Silva, H. H. (1989a). Estudo comparado do ciclo evolutivo de Triatomíneos a duas temperaturas. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 84(IV), 499– 500.
- Garcia da Silva, I., & Silva, H. H. G. da. (1989b). Influencia da temperatura na biologia de Triatomíneos. IX. *Rhodnius nasutus* Stål, 1859 (Hemiptera, Reduviidae). *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 84(3), 377– 382.
- Garcia da Silva, L., & Garcia da Silva, H. H. (1990). Influencia da temperatura na biologia de triatomíneos. XIV. *Rhodnius pictipes* Stål, 1872 (Hemiptera, Reduviidae). *Revista Patologia Tropical*, 19(2), 151– 157.
- Garcia, E. S., & Azambuja, P. (1991). Development and interactions of *Trypanosoma cruzi* within the insect vector. *Parasitology Today*, 7(9), 240–244.
- Garland, T., Harvey, P. H., Ives, A. R., & Url, S. (1992). Procedures for the Analysis of Comparative Data Using Phylogenetically Independent Contrasts. *Society of Systematic Biologists*, 41(1), 18–32.
- Garza, M., Feria Arroyo, T. P., Casillas, E. A, Sanchez-Cordero, V., Rivaldi, C.-L., & Sarkar, S. (2014). Projected future distributions of vectors of *Trypanosoma cruzi* in North America under climate change scenarios. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 8(5), e2818. <http://doi.org/10.1371/journal.pntd.0002818>
- Gascón, J., Albajar, P., Cañas, E., Flores, M., Gómez i Prat, J., Herrera, R. N., ... Sergio-Salles, X. (2008). Diagnóstico, manejo y tratamiento de la cardiopatía chagásica crónica en áreas donde la infección por *Trypanosoma cruzi* no es endémica. *Enfermedades Infecciosas Y Microbiología Clínica*, 26(2), 99–106. <http://doi.org/10.1157/13115545>
- Gaston, K. (2003). *The structure and dynamics of geographic ranges*. USA: Oxford University Press.
- Gaston, K. J., & Lawton, J. H. (1990). Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos*, 329–335.

- Gaston, K. J., and F. L. He. (2011). Species occurrence and occupancy. Pages 141–151 In *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Eds. A. E. Magurran and B. J. McGill. Oxford University Press, Oxford.
- Gaunt, M. W., & Miles, M. A. (2002). An insect molecular clock dates the origin of the insects and accords with palaeontological and biogeographic landmarks. *Molecular Biology and Evolution*, 19(5), 748–761.
- Gaunt, M., & Miles, M. (2000). The ecotopes and evolution of triatomine bugs (Triatominae) and their associated trypanosomes. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 95(4), 557–565.
- Gavrilov, L. a., & Gavrilova, N. S. (2001). The reliability theory of aging and longevity. *Journal of Theoretical Biology*, 213(4), 527–545. <http://doi.org/10.1006/jtbi.2001.2430>
- Ghalambor, C. K., Huey, R. B., Martin, P. R., Tewksbury, J. J., & Wang, G. (2006). Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, 46(1), 5–17. <http://doi.org/10.1093/icb/icj003>
- Giesel, J. T. (1974). Fitness and Polymorphism for Net Fecundity Distribution in Iteroparous Populations. *The American Naturalist*, 108(691), 321–331.
- Giesel, J. T. (1976). Reproductive Strategies as Adaptations to Life in Temporally Heterogeneous Environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7(1), 57–79. <http://doi.org/10.1146/annurev.es.07.110176.000421>
- Githeko, A. K., Lindsay, S. W., Confalonieri, U. E., & Patz, J. A. (2000). Climate change and vector-borne diseases : a regional analysis, 78(9).
- Gommes, R., Grieser, J., & Bernardi, M. (2004). FAO agroclimatic databases and mapping. *European Society for Agronomy Newsletter*, 26. Retrieved from [https://www.researchgate.net/publication/259285009\\_FAO\\_agroclimatic\\_databases\\_and\\_mapping](https://www.researchgate.net/publication/259285009_FAO_agroclimatic_databases_and_mapping)
- Gompertz, B. (1825). On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 115, 513–583. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/107756>
- Gorla DE, Jurberg J, Catalá SS, Schofield CJ.(1993) Systematics of *Triatoma sordida*, *T. guasayana* and *T. patagonica* (Hemiptera, Reduviidae). *Mem Inst Oswaldo Cruz*. 88(3):379–85.
- Gorla DE. (2002) Variables ambientales registradas por sensores remotos como indicadores de la distribución geográfica de *Triatoma infestans* (Heteroptera: Reduviidae). *Ecol austral*. SciELO Argentina. 12(2):117–27.
- Gorla, D. E. (2002). Variables ambientales registradas por sensores remotos como indicadores de la distribución geográfica de *Triatoma infestans* (Heteroptera: Reduviidae). *Ecología Austral*, 12(2), 117–127.
- Gorla, D. E., Jurberg, J., Catalá, S. S., & Schofield, C. J. (1993). Systematics of *Triatoma sordida*, *T. guasayana* and *T. patagonica* (Hemiptera, Reduviidae). *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 88(3), 379–385.
- Gotthard, K. (1998). Life history plasticity in the satyrine butterfly *Lasiommata petropolitana*: investigating an adaptive reaction norm. *Journal of Evolutionary Biology*, 11(1), 21–39.

- Gotthard, K. (1998). Life history plasticity in the satyrine butterfly *Lasiommata petropolitana*: investigating an adaptive reaction norm. *Journal of Evolutionary Biology*, *11*(1), 21–39. <http://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1998.11010021.x>
- Gourbière, S., & Menu, F. (2009). Adaptive dynamics of dormancy duration variability: evolutionary trade-off and priority effect lead to suboptimal adaptation. *Evolution*, *63*(7), 1879–1892.
- Gourbière, S., Dorn, P., Tripet, F., & Dumonteil, E. (2012). Genetics and evolution of triatomines: from phylogeny to vector control. *Heredity*, *108*(3), 190–202. <http://doi.org/10.1038/hdy.2011.71>
- Grimaldi, D., & Engel, M. S. (2005). *Evolution of the Insects*. New York, USA: Cambridge University Press.
- Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk*, *34*, 427–433. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/4072271>
- Gürtler, R. E., M. C. Cecere, M. A. Lauricella, M. V. Cardinal, U. Kitron, and J. E. Cohen. (2007). Domestic dogs and cats as sources of *Trypanosoma cruzi* infection in rural northwestern Argentina. *Parasitology* *134*: 69–82.
- Guarneri AA, Diotaiuti L, Gontijo N, Gontijo A, Pereira M (2000). Comparison of feeding behaviour of *Triatoma infestans*, *Triatoma brasiliensis* and *Triatoma pseudomaculata* in different hosts by electronic monitoring of the cibarial pump. *J. Insect Physiol.* *46*: 1121–1127.
- Guarneri, A. A., Araujo, R. N., Diotaiuti, L., Gontijo, N. F., & Pereira, M. H. (2011). Feeding performance of *Triatoma brasiliensis* (Hemiptera: Reduviidae) on habitual hosts: *Thrichomys laurentius* (Rodentia: Echimyidae) and humans. *Vector Borne and Zoonotic Diseases*, *11*(4), 443–5. <http://doi.org/10.1089/vbz.2010.0086>
- Guarneri, A. A., Diotaiuti, L., Gontijo, N. F., Gontijo, A. F., & Pereira, M. H. (2003). Blood-feeding performance of nymphs and adults of *Triatoma brasiliensis* on human hosts. *Acta Tropica*, *87*(3), 361–370. [http://doi.org/10.1016/S0001-706X\(03\)00121-9](http://doi.org/10.1016/S0001-706X(03)00121-9)
- Guarneri, A. A., Lazzari, C., Xavier, A. A. P., Diotaiuti, L., & Lorenzo, M. G. (2003). The effect of temperature on the behaviour and development of *Triatoma brasiliensis*. *Physiological Entomology*, *28*, 185–191. <http://doi.org/10.1046/j.1365-3032.2003.00330.x>
- Guarneri, A. A., Pereira, M. H., & Diotaiuti, L. (2000). Influence of the blood meal source on the development of *Triatoma infestans*, *Triatoma brasiliensis*, *Triatoma sordida*, and *Triatoma pseudomaculata* (Heteroptera, Reduviidae). *Journal of Medical Entomology*, *37*(3), 373–9. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15535580>
- Guhl F. (2009) Enfermedad de Chagas: Realidad y perspectivas. *Rev. Biomed.* *20*, 228 – 234
- Guhl F. Enfermedad de Chagas : Realidad y perspectivas. *Rev Biomed.* (2009);*20*(18):228–34.
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, *8*(9), 993–1009. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Gurgel-Goncalves R, Galvao C, Costa J, Peterson AT, Gurgel-Gonçalves R, Galvão C, et al. (2012). Geographic distribution of Chagas disease vectors in Brazil based on ecological niche modeling. *J Trop Med.*

- Gurgel-Gonçalves, R., Palma, A. R. T., Menezes, M. N. A., Leite, R. N., & Cuba, C. A. C. (2003). Sampling *Rhodnius neglectus* in *Mauritia flexuosa* palm trees: a field study in the Brazilian savanna. *Medical and Veterinary Entomology*, 17(3), 347–350.
- Gurgel-Gonçalves, R., Ramalho, E. D., Duarte, M. A., Palma, A. R. T., Abad-Franch, F., Carranza, J. C., & Cuba, C. A. (2004). Enzootic transmission of *Trypanosoma cruzi* and *T. rangeli* in the Federal District of Brazil. *Revista Do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 46(6), 323–330.
- Gurgel-Gonçalves, T. C. M., Victorio, V. M. N., Jurberg, J., & Cunha, V. (1988). Biología do *Triatoma vitticeps* (Stål, 1859) em condições de laboratorio (Hemiptera: Reduviidae). I. Ciclo evolutivo. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 83(4), 519–523.
- Hanski, I. (1988). Four kinds of extra long diapause in insects: a review of theory and observations. *Annales Zoologici Fennici*, 37–53. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/23734707>
- Harris, I., Jones, P. D. D., Osborn, T. J. J., & Lister, D. H. H. (2014). Updated high-resolution grids of monthly climatic observations – the CRU TS3.10 Dataset. *International Journal of Climatology*, 34(3), 623–642. <http://doi.org/10.1002/joc.3711>
- Harshman, L. G., & Zera, A. J. (2007). The cost of reproduction: the devil in the details. *Trends in Ecology & Evolution (Personal Edition)*, 22(2), 80–6. <http://doi.org/10.1016/j.tree.2006.10.008>
- Harvey, P. H., & Clutton-Brock, T. H. (1985). Life History Variation in Primates. *Evolution*, 39(3), 559–581.
- Hastie, T., & Tibshirani, R. (1986). Generalized additive model. *Statistical Science*, 1, 1–22.
- Hastie, T., & Tibshirani, R. (1990). Generalized Additive Models. *Monographs on Statistics and Applied Probability*, 43.
- Hautekèete, N.-C., Piquot, Y., & Van Dijk, H. (2001). Investment in survival and reproduction along a semelparity–iteroparity gradient in the Beta species complex. *Journal of Evolutionary Theory*, 14, 795–804. <http://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00322.x>
- Hernández- Suárez, C., Medone, P., & Rabinovich, Jorge E. (2015). Invariance of demographic parameters using total or viable eggs. *Journal of Applied Entomology*. <http://doi.org/10.1111/jen.12223>
- Herrer (1955). Tripanosomiasis americana en el Perú. V. Triatominos del valle interandino del Marañón. *Rev Perú Med Exp Salud Pública* 9: 69-81.
- Herrer A, Lent H, Wygodzinsky P (1954). Contribución al conocimiento del género *Belminus* Stål, 1859 (Triatominae, Reduviidae, Hemiptera). *Inst Med Reg Tucumán* 4: 85-106.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol*. Wiley Online Library. 25(15):1965–78.
- Hirshfield, M. F., & Tinkle, D. W. (1975). Natural Selection and the Evolution of Reproductive Effort. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 72(6), 83–85. <http://doi.org/10.1073/pnas.72.6.2227>

- Hoare, C. A., & Wallace, F. G. (1966). Developmental stages of trypanosomatid flagellates: a new terminology. *Nature*, *212*, 1385–1386.
- Hoffmann, A. A., Chown, S. L., & Clusella-Trullas, S. (2013). Upper thermal limits in terrestrial ectotherms: how constrained are they? *Functional Ecology*, *27*(4), 934–949. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02036.x>
- Holt AR, Gaston KJ, He F (2002). Occupancy-abundance relationships and spatial distribution: a review. *Basic Appl Ecol*. Elsevier;3(1):1–13.
- Holt RD, Gomulkiewicz R. 1997 The evolution of species' niches: a population dynamic perspective. In *Case studies in mathematical modelling: ecology, physiology, and cell biology* (eds FR Othmer, RF Adler, MA Lewis, JC Dallon), pp. 25 – 50. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall.
- Houle, D. (1991). Genetic covariance of fitness correlates: what genetic correlations are made of and why it matters. *Evolution*, *45*, 630–648. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2409916>
- Hutchinson, G. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, *22*, 415–427. Retrieved from <http://symposium.cshlp.org/content/22/415.extractPublisher>
- Hutchinson, G. (1978). *An introduction to population ecology*. New Haven, Connecticut: Yale University Press. Retrieved from <http://www.popline.org/node/442936>
- Hypša, V., Tietz, D. F., Zrzavý, J., Rego, R. O. M., Galvao, C., & Jurberg, J. (2002). Phylogeny and biogeography of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae): Molecular evidence of a New World origin of the Asiatic clade. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *23*(3), 447–457. [http://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00023-4](http://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00023-4)
- Iosifescu, M. (2014). *Finite Markov processes and their applications*. Dover Publications Inc., New York, USA.
- IPCC. Intergovernmental Panel on Climate Change. (2014). Climate change 2013- The physical science basis working group I contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel of climate change. Intergovernmental Panel on Climate Change. Editor. 1552 p.
- James, F. C., Johnston, R. F., Wamer, N. O., Niemi, G. J., & Boecklen, W. J. (1984). The Grinnellian Niche of the Wood Thrush. *The American Naturalist*, *124*(1), 17. <http://doi.org/10.1086/284250>
- Jaramillo, S. L., Mehlferber, E., & Moore, P. J. (2015). Life-history trade-offs under different larval diets in *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Physiological Entomology*, *40*(1), 2–9. <http://doi.org/10.1111/phen.12082>
- Jetz, W., Sekercioglu, C. H., & Böhnig-Gaese, K. (2008). The worldwide variation in avian clutch size across species and space. *PLoS Biology*, *6*(12), 2650–7. <http://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060303>
- Jones, O. R., Gaillard, J. M., Tuljapurkar, S., Alho, J. S., Armitage, K. B., Becker, P. H., Coulson, T. (2008). Senescence rates are determined by ranking on the fast-slow life-history continuum. *Ecology Letters*, *11*(7), 664–673. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01187.x>
- Jönsson, K. (1997). Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, *78*, 57–66. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/3545800>

- Jurberg, J., Reis, V. R. G., & Lent, H. (1970). Observations on the developmental cycle, in the laboratory, of *Rhodnius robustus* Larrousse, 1927 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Revista Brasileira de Biologia*, 30(3), 477–481. Retrieved from <http://www.cabdirect.org/abstracts/19721001760.html;jsessionid=A290996C0D2B6D550A056C592E016BA8>
- Kaitala, V., Mappes, T., & Ylönen, H. (1997). Delayed Female Reproduction in Equilibrium and Chaotic Populations. *Evolutionary Ecology*, 11, 105–126.
- Karasov, W. H., & Anderson, R. A. (1998). Correlates of average daily metabolism of field-active zebra-tailed lizards (*Callisaurus draconoides*). *Physiological Zoology*, 71(1), 93–105. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9472817>
- Kawecki, T. J. (2008). Adaptation to Marginal Habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 321–342. <http://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095622>
- Kawecki, T.J. (2008). Adaptation to marginal habitats. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 39, 321–343.
- Kearney, M., & Porter, W. (2009). Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, 12(4), 334–50. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x>
- King, O. D., & Masel, J. (2007). The evolution of bet-hedging adaptations to rare scenarios. *Theoretical Population Biology*, 72(4), 560–75. <http://doi.org/10.1016/j.tpb.2007.08.006>
- Kirchoff, L. V. (2011). Chagas Disease (American Trypanosomiasis).
- Kirkwood, T. B. L. (1977). Evolution of ageing. *Nature*, 270(5635), 301–304. <http://doi.org/10.1038/270301a0>
- Kirkwood, T. B. L. (2002). Evolution of ageing. *Mechanisms of Ageing and Development*, 123(7), 737–745. [http://doi.org/10.1016/S0047-6374\(01\)00419-5](http://doi.org/10.1016/S0047-6374(01)00419-5)
- Kirkwood, T. B. L. (2005). Understanding the odd science of aging. *Cell*, 120(4), 437–447. <http://doi.org/10.1016/j.cell.2005.01.027>
- Kirkwood, T. B. L., & Austad, S. N. (2000). Why do we age? *Nature*, 408(6809), 233–238. <http://doi.org/10.1038/35041682>
- Kirkwood, T. B. L., & Holliday, R. (1979). The Evolution of Ageing and Longevity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 205(1161), 531–546. <http://doi.org/10.1098/rspb.1979.0083>
- Kirkwood, T. B. L., & Rose, M. R. (1991). Evolution of senescence: late survival sacrificed for reproduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 332(1262), 15–24. <http://doi.org/10.1098/rstb.1991.0028>
- Kisdi, É., Géza, M., & Pásztor, L. (1998). Individual optimization: Mechanisms shaping the optimal reaction norm. *Evolutionary Ecology*, 12, 211–221.
- Lack, D. (1947). The Significance of Clutch-Size. *Ibis*, 89, 302– 352. <http://doi.org/10.2307/1503>
- Lafferty KD. The ecology of climate change and infectious diseases. (2009). *Ecology. Eco Soc America*. 90(4):888–900.

- Laguérie, P. De, Olivieri, I., Atlan, A., & Gouyon, P. (1991). Analytic and simulation models predicting positive genetic correlations between traits linked by trade-offs. *Evolutionary Ecology*, 5, 361–369. Retrieved from <http://link.springer.com/article/10.1007/BF02214153>
- Lana, M., & Tafuri, W. L. (2000). *Trypanosoma cruzi* e doença de Chagas. In *Parasitologia humana* (p. 85). São Paulo, Brasil: Atheneu.
- Lawler JJ, Shafer SL, White D, Kareiva P, Maurer EP, Blaustein AR, *et al.* (2009). Projected climate-induced faunal change in the Western Hemisphere. *Ecology. Eco Soc America*. 90(3):588–97.
- Lazzari CR, Nuñez JA. (1989) The response to radiant heat and the estimation of the temperature of distant sources in *Triatoma infestans*. *J. Insect Physiol.* 35, 525–529. (doi:10.1016/0022-1910(89)90060-7)
- Lazzari, C. R. (1991). Temperature preference in *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae). *Bulletin of Entomological Research*, 81(03), 273–276. <http://doi.org/10.1017/S0007485300033538>
- Lazzari, C. R., & Núñez, J. A. J. A. (1989). The response to radiant heat and the estimation of the temperature of distant sources in *Triatoma infestans*. *Journal of Insect Physiology*, 35(6), 525–529. [http://doi.org/10.1016/0022-1910\(89\)90060-7](http://doi.org/10.1016/0022-1910(89)90060-7)
- Le Cunff, Y., Baudisch, A., & Pakdaman, K. (2014). Evolution of aging: individual life history trade-offs and population heterogeneity account for mortality patterns across species. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(8), 1706–1720. <http://doi.org/10.1111/jeb.12423>
- Lee, R., & Goldstein, J. R. (2003). Rescaling the life cycle: longevity and proportionality. *Population and Development Review*, 29, 183–207.
- Lehane MJ (2005). *The biology of blood-sucking in insects*. Cambridge University Press.
- Leibold, M. (1995). The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*. Retrieved from <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.2307/1938141>
- Leimar, O. (1996). Life history plasticity: influence of photoperiod on growth and development in the common blue butterfly. *Oikos*, 228-234.
- Lenoir, J. & Svenning, J.-C. (2013). Latitudinal and elevational range shifts under contemporary climate change. In: *Encyclopedia of Biodiversity* (Ed. Levin SA), pp. 599–611.
- Lenoir, J., & Svenning, J. C. (2013). Latitudinal and elevational range shifts under contemporary climate change. In *Encyclopedia of Biodiversity* (pp. 599–611). <http://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00403-2>
- Lent, H. (1954). Comentários sobre o gênero *Rhodnius* Stal, com descrição de uma nova espécie do Brasil (Hemiptera, Reduviidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 14, 237–247.
- Lent, H., & Wygodzinsky, P. (1979). Revision of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae), and their significance as vectors of Chagas' disease. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 163(3), 123–520.
- Lewontin, R. C. (1957). The Adaptations of Populations to Varying Environments. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 395–408. <http://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.037>

- Lima Gomes JEP, Azambuja P, Garcia ES (1990). Comparative studies on the growth and reproductive performances of *Rhodnius prolixus* reared on different blood sources. *Memorias Inst. Oswaldo Cruz* 85: 299–304.
- Linhart, Y. B., & Grant, M. C. (1996). Evolutionary Significance of Local Genetic Differentiation in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 237–277. <http://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.237>
- Linhart, Y.B. & Grant, M.C. (1996). Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 27, 237–277.
- Lorca, M. (2002). La enfermedad de Chagas congénita, transfusional y otras vías en el contexto de la interrupción vectorial. *Revista Patologia Tropical*, 31, 86–89.
- Lorenzo, M. G., & Lazzari, C. R. (1999). Temperature and relative humidity affect the selection of shelters by *Triatoma infestans*, vector of Chagas disease. *Acta Tropica*, 72, 241–249. [http://doi.org/10.1016/S0001-706X\(98\)00094-1](http://doi.org/10.1016/S0001-706X(98)00094-1)
- Lorenzo, M. G., Guarneri, a a, Pires, H. H., Diotaiuti, L., & Lazzari, C. R. (2000). Microclimatic properties of the *Triatoma brasiliensis* habitat. *Cadernos de Saude Publica / Ministerio Da Saude, Fundacao Oswaldo Cruz, Escola Nacional de Saude Publica*, 16(2), 69–74. <http://doi.org/S0102-311X2000000800007> [pii]
- Luckinbill, L. S., Arking, R., Clare, M. J., Cirocco, W. C., & Buck, S. a. (1984). Selection for Delayed Senescence in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 38(5), 996–1003. <http://doi.org/10.2307/2408433>
- Luz C, Fargues J, Grunewald J. 1999 Development of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera: Reduviidae) under constant and cyclic conditions of temperature and humidity. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 94, 403 – 409. (doi:10.1590/S0074-02761999000300022)
- Luz, C., Fargues, J., & Grunewald, J. (1999). Development of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera: Reduviidae) under constant and cyclic conditions of temperature and humidity. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 94(3), 403–9. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10348991>
- MacArthur, R. (1968). The theory of the niche. In K. C. Lewontin (Ed.), *Population Biology and Evolution* (pp. 159– 176). Syracuse: Syracuse University Press.
- MacArthur, R. (2010). The Theory of the Niche. *Chapter 11*, 159–176. Retrieved from <papers://969b285e-f901-44cf-ba20-6b088bb3b76c/Paper/p530>
- Mackey, B. G., & Lindenmayer, D. B. (2001). Towards a hierarchical framework for modelling the spatial distribution of animals. *Journal of Biogeography*, 28(9), 1147–1166. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00626.x>
- Mägi, M., Semchenko, M., Kalamees, R. & Zobel, K. (2011). Limited phenotypic plasticity in range-edge populations: a comparison of co- occurring populations of two *Agrimonia* species with different geographical distributions. *Plant Biol.*, 13, 177–184.
- Mangel, M. (2011). Environment and Longevity: The Demography of the Growth Rate. *Population and Development Review*, 29(2003), 57–70.

- Marcus, V., & Weeks, S. C. (1997). The effects of pond duration on the life history traits of an ephemeral pond crustacean, *Eulimnadia texana*. *Hydrobiologia*, 359, 213–221. <http://doi.org/10.1023/A:1003171126347>
- Marler, C. A., Walsberg, G., White, M. L., Moore, M., & Marler, C. A. (1995). Increased energy expenditure due to increased territorial defense in male lizards after phenotypic manipulation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37(4), 225–231. <http://doi.org/10.1007/BF00177401>
- Marler, C., & Moore, M. (1988). Evolutionary costs of aggression revealed by testosterone manipulations in free-living male lizards. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. Retrieved from <http://link.springer.com/article/10.1007/BF00303053>
- Marti GA, Balsalobre A, Susevich ML, Rabinovich JE, Echeverría MG (2015). Detection of triatomine infection by Triatoma virus and horizontal transmission: Protecting insectaries and prospects for biological control. *J. Invertebr. Pathol.* 124: 57–60.
- Marti GA, Echeverría MG, Susevich ML, Ceccarelli S, Balsalobre A, ..., Rabinovich JE, Diotaiuti L, Guérin DMAA (2013). Exploration for Triatoma virus (TrV) infection in laboratory-reared triatomines of Latin America: a collaborative study\*. *Int. J. Trop. Insect Sci.* 33: 294–304.
- Martin, L. J., Adams, R. I., Bateman, A., Bik, H. M., Hawks, J., Hird, S. M., ... Dunn, R. R. (2015). Evolution of the indoor biome. *Trends in Ecology and Evolution*, 30(4), 223–232
- Martínez-Ibarra JA, Alejandre-Aguilar R, Paredes-González E, Martínez-Silva MA, Solorio-Cibrián M, Noguera-Torres B, *et al.* (2007) Biology of three species of North American Triatominae (Hemiptera : Reduviidae: Triatominae ) fed on rabbits. 102(December): 925–30.
- Martínez-Ibarra JA, Novelo López M, Hernández Robles MDR, Grant Guillén Y. (2003) Influence of the blood meal source on the biology of *Meccus picturatus* Usinger 1939 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) under laboratory conditions. *Mem Inst Oswaldo Cruz*, 98(2):227–32.
- Martínez-Ibarra, J. A., Salazar-Schettino, P. M., Solorio-Cibrián, M., Cabrera Bravo, M., Novelo-López, M., Vences, M. O., Noguera-Torres, B. (2008). Influence of temperature and humidity on the biology of *Triatoma mexicana* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) under laboratory conditions. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 103(7), 719–723. <http://doi.org/10.1590/S0074-02762008000700015>
- Matesanz, S., Gianoli, E. & Valladares, F. (2010). Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. N. Y. Acad. Sci., The Year in Evolutionary Biology* 2, 35–55.
- McCoy, M. W., & Gillooly, J. F. (2008). Predicting natural mortality rates of plants and animals. *Ecology Letters*, 11, 710–716. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01190.x>
- Medone P, Rabinovich JE, Nieves E, Ceccarelli S, Canale D, Stariolo RL, *et al.* (2012). The Quest for Immortality in Triatomines : A Meta-Analysis of the Senescence Process in Hemimetabolous Hematophagous Insects. *In: Senescence*. Editor: Nagata T. . Rijeka, Croatia: INTECH; p. 225–50.
- Medone, P., Balsalobre, A., Ceccarelli, S., Rabinovich, J., & Marti, G. (2015). Características morfológicas y reproductivas en tres generaciones de *Triatoma infestans*. In *XXIV Congresso da Sociedade Brasileira de Parasitologia (SBP) e XXIII Congresso Latinoamericano de Parasitología (FLAP)*.

- Medone, P., Canale, D. M., Stariolo, R. E., Balsalobre, A., Ceccarelli, S., & Rabinovich, J. E. (2012a). Estadísticas vitales de cohortes de *Triatoma infestans* de Argentina, Bolivia y Brasil. In *Workshop; II International Workshop on Chagas Disease, triatomine vectors, Trypanosoma cruzi, and Triatoma virus*. Cochabamba, Bolivia.
- Medone, P., Rabinovich, J. E., Nieves, E., Ceccarelli, S., Canale, D., Stariolo, R. L., & Menu, F. (2012b). The Quest for Immortality in Triatomines: A Meta-Analysis of the Senescence Process in Hemimetabolous Hematophagous Insects. In T. Nagata (Ed.), *Senescence* (pp. 225–250). Rijeka, Croatia: INTECH.
- Medone, P., Sandoval, C. M., Jaimes, D., Ortiz, N., Menu, F., & Rabinovich, J. E. (2012c). *Belminus ferroae*: ¿eslabón perdido o nuevo especialista en la adaptación alimenticia de los triatominos? In *VIII Congreso Argentino de Entomología*. Bariloche, Argentina.
- Mendes Pereira, J., Silva De Almeida, P., Vieira De Sousa, A., Moraes De Paula, A., Machado, R. B., & Gurgel-Gonçalves, R. (2013). Climatic factors influencing triatomine occurrence in Central-West Brazil. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 108(3), 335–341. <http://doi.org/10.1590/S0074-02762013000300012>
- Menu, F., Ginoux, M., Rajon, E., Lazzari, C. R., & Rabinovich, J. E. (2010). Adaptive developmental delay in Chagas disease vectors: an evolutionary ecology approach. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 4(5), e691. <http://doi.org/10.1371/journal.pntd.0000691>
- Menu, F., Roebuck, J., & Viala, M. (2000). Bet- hedging diapause strategies in stochastic environments. *The American Naturalist*, 155(6), 724–734. <http://doi.org/10.1086/303355>
- Mertz, D. B. (1971a). Life history phenomena in increasing and decreasing populations. In G. P. Patil, E. C. Pielou, & W. E. Waters (Eds.), *In Statistical Ecology. Vol. II Sampling and Moddling Biological Populations and Population Dynamic* (pp. 361–99). Pennsylvania State University Press.
- Mertz, D. B. (1971b). The Mathematical Demography of the California Condor Population. *The American Naturalist*, 105(945), 437. <http://doi.org/10.1086/282736>
- Mills JN, Gage KL, Khan AS. (2010) Potential influence of climate change on vector-borne and zoonotic diseases: a review and proposed research plan. *Environ. Health Perspect.* 118, 1507 – 1514. (doi:10.1289/ehp.0901389)
- Mills JN. (2005) Regulation of rodent-borne viruses in the natural host: implications for human disease. *In Infectious diseases from nature: mechanisms of viral emergence and persistence* (eds CJ Peters, CH Calisher), pp. 45 – 57. Vienna, Austria: Springer
- Mills, J. N., Gage, K. L., & Khan, A. S. (2010). Potential influence of climate change on vector-borne and zoonotic diseases: a review and proposed research plan. *Environmental Health Perspectives*, 118(11), 1507–14. <http://doi.org/10.1289/ehp.0901389>
- Molina, J. A., Gualdrón, L. E., Brochero, H. L., Olano, V. A., Barrios, D., & Guhl, F. (2000). Distribución actual e importancia epidemiológica de las especies de triatominos (Reduviidae: Triatominae) en Colombia. *Biomédica*, 20(4), 344–360.

- Monahan, W. B. (2009). A mechanistic niche model for measuring species' distributional responses to seasonal temperature gradients. *PloS One*, 4(11), e7921. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0007921>
- Moncayo A. (1992) Chagas disease: epidemiology and prospects for interruption of transmission in the Americas. *World Health Stat. Q.* 45, 276 – 279.
- Monteiro, F. A., Barrett, T. V, Fitzpatrick, S., Cordon-Rosales, C., Feliciangeli, D., & Beard, C. B. (2003). Molecular phylogeography of the Amazonian Chagas disease vectors *Rhodnius prolixus* and *R. robustus*. *Molecular Ecology*, 12(4), 997–1006.
- Moran, E. V., Hartig, F., & Bell, D. M. (2016). Intraspecific trait variation across scales: implications for understanding global change responses. *Global change biology* 22(1), 137-150.
- Morrone, J. J. (2006). Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annu. Rev. Entomol.*, 51, 467–494.
- Morrone, J. J. (2014) Cladistic biogeography of the Neotropical region: identifying the main events in the diversification of the terrestrial biota. *Cladistics* 30(2): 202-214.
- Mueller, L. D., & Rose, M. R. (1996). Evolutionary theory predicts late-life mortality plateaus. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(26), 15249–15253. <http://doi.org/10.1073/pnas.93.26.15249>
- Mueller, L. D., Drapeau, M. D., Adams, C. S., Hammerle, C. W., Doyal, K. M., Jazayeri, A. J., Rose, M. R. (2003). Statistical tests of demographic heterogeneity theories. *Experimental Gerontology*, 38(4), 373. [http://doi.org/10.1016/s0531-5565\(02\)00238-3](http://doi.org/10.1016/s0531-5565(02)00238-3)
- Murphy, G. I. (1968). Pattern in life history and the environment. *The American Naturalist*, 102(927), 391– 403. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2459396>
- Nattero J, Leonhard G, Rodríguez CS, Crocco L (2011). Influence of the quality and quantity of blood ingested on reproductive parameters and life-span in *Triatoma infestans* (Klug). *Acta Trop.* 119: 183–187.
- Nattero J, Rodríguez CS, Crocco L (2012). Effects of blood meal source on food resource use and reproduction in *Triatoma patagonica* Del Ponte (Hemiptera, Reduviidae). *J. Vector Ecol.* 38: 127–133.
- Nattero, J., Leonhard, G., Rodríguez, C. S., & Crocco, L. (2011). Influence of the quality and quantity of blood ingested on reproductive parameters and life-span in *Triatoma infestans* (Klug). *Acta Tropica*, 119(2-3), 183–7. <http://doi.org/10.1016/j.actatropica.2011.05.015>
- Nicotra, A.B., Atkin, O.K., Bonser, S.P., Davidson, A.M., Finnegan, E.J., Mathesius, U. et al. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends Plants Science.*, 15, 684–692.
- Noireau, F., Brenière, F., Ordoñez, J., Cardozo, L., Morochi, W., Gutierrez, T., others. (1997). Low probability of transmission of *Trypanosoma cruzi* to humans by domiciliary *Triatoma sordida* in Bolivia. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 91(6), 356–653.

- Noireau, F., Flores, R., Gutierrez, T., & Dujardin, J. P. (1997). Detection of sylvatic dark morphs of *Triatoma infestans* in the Bolivian Chaco. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 92(5), 583–584. <http://doi.org/10.1590/S0074-02761997000500003>
- Noireau, F., Flores, R., Gutierrez, T., Abad-Franch, F., Flores, E., & Vargas, F. (2000). Natural ecotopes of *Triatoma infestans* dark morph and other sylvatic triatomines in the Bolivian Chaco. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 94(1), 23–27. [http://doi.org/10.1016/S0035-9203\(00\)90426-7](http://doi.org/10.1016/S0035-9203(00)90426-7)
- Núñez JA, Insausti TC, Lazzari CR (1996). Rearing of *Triatoma infestans* Klug (Het. Reduviidae) in the Absence of a Live Host. II. Egg yolk as a diet supplement. *J. Appl. Entomol.* 120: 541–547.
- Nusbaum, T. J., Mueller, L. D., & Rose, M. R. (1996). Evolutionary patterns among measures of aging. *Experimental Gerontology*, 31(4), 507–516. [http://doi.org/10.1016/0531-5565\(96\)00002-2](http://doi.org/10.1016/0531-5565(96)00002-2)
- Nylin, S., & Gotthard, K. (1998). Plasticity in life-history traits. *Annual Review of Entomology*, 43(1), 63–83. Retrieved from <http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ento.43.1.63>
- Okasha AYK. 1964 Effects of high temperature in *Rhodnius prolixus* (Stal). *Nature* 204, 1221 – 1222. (doi:10.1038/2041221a0)
- Okasha, AYK (1968a). Changes in the respiratory metabolism of *Rhodnius prolixus* as induced by temperature. *Journal of Insect Physiology*, 14(11), 1621–1634. [http://doi.org/10.1016/0022-1910\(68\)90096-6](http://doi.org/10.1016/0022-1910(68)90096-6)
- Okasha, AYK (1968b). Effects of sub-lethal high temperature on an insect, *Rhodnius prolixus* (Stal). III. Metabolic Changes and Their Bearing on the Cessation and Delay of Moulting. *Experimental Biology*, 48(3), 475–486.
- Oney B, Reineking B, O'Neill G, Kreyling J (2013) Intraspecific variation buffers projected climate change impacts on *Pinus contorta*. *Ecology and Evolution*, 3, 437–449.
- Oney, B., Reineking, B., O'Neill, G., & Kreyling, J. (2013). Intraspecific variation buffers projected climate change impacts on *Pinus contorta*. *Ecology and evolution*, 3(2), 437–449.
- Organización Panamericana de la Salud. (2003). *Plan Estratégico Nacional de Chagas (PEN-Chagas), 2003–2007, Honduras*. Retrieved from <http://www.paho.org/English/AD/DPC/CD/dch-hon-plan.htm>
- Organización Panamericana de la Salud. (2006). *Estimación cuantitativa de la enfermedad de Chagas en las Américas. Organización Mundial de la Salud*.
- Organización Panamericana de la Salud. *Plan Estratégico Nacional de Chagas (PEN-Chagas), 2003–2007, Honduras*.
- Orzack, S., & Tuljapurkar, S. (1989). Population dynamics in variable environments. VII. The demography and evolution of iteroparity. *The American Naturalist*, 133(6), 901–923. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2462043>
- Otálora-Luna, F., Pérez-Sánchez, A. J., Sandoval, C., & Aldana, E. (2015). Evolution of hematophagous habit in Triatominae (Heteroptera: Reduviidae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 88(1). <http://doi.org/10.1186/s40693-014-0032-0>

- Pagel, M. D., & Harvey, P. H. (1988). Recent Developments in the Analysis of Comparative Data. *The Quarterly Review of Biology*, 63(4), 413–440.
- Panamerican Health Organization. (2012). Reunión Sudamericana de Iniciativa Subregionales de Prevención, Control y Atención de la Enfermedad de Chagas, 29–31. Retrieved from [new.paho.org/hq/index.php?option=com\\_docman&task=doc\\_download&gid=18851&Itemid=270&lang=en](http://new.paho.org/hq/index.php?option=com_docman&task=doc_download&gid=18851&Itemid=270&lang=en)
- Paradis, E. (2006). *Analysis of Phylogenetics and Evolution with R*. Springer-Verlag, Heidelberg. ISBN 978-0-387-32914-7
- Parry, M. L., Canziani, O. F., Palutikof, J. P., Van der Linden, P. J., & Hanson, C. E. (2007). *Contribution of working group II to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change, 2007*. Climate Change 2007: Working Group II: Impacts, Adaptation and Vulnerability.
- Partridge, L., & Gems, D. (2006). Beyond the evolutionary theory of ageing, from functional genomics to evo-gero. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(6), 334–40. <http://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.008>
- Partridge, L., & Mangel, M. (1999). Messages from mortality: the evolution of death eates in the old. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(11), 438–442.
- Partridge, L., Prowse, N., & Pignatelli, P. (1999). Another set of responses and correlated responses to selection on age at reproduction in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266(1416), 255–261. <http://doi.org/10.1098/rspb.1999.0630>
- Perez, R., Panzera, Y., Scafiezzo, S., Mazzella, M. C., Panzera, F., Dujardin, J. P., & Scvortzoff, E. (1992). Cytogenetics as a tool for triatomine species distinction (Hemiptera-Reduviidae). *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 87(3), 353–361.
- Perlowagora-Szumlewicz, A. (1976). Laboratory Colonies of Triatominae, Biology, and Population Dynamics. *Proceedings of an International Symposium: New Approaches in American Trypanosomiasis Research*, pp. 63-82. Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil, March 18-21, 1975
- Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez-Meyer E, Nakamura M, Araújo MB. (2011) *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Peterson AT, Tian H, Martínez-Meyer E, Soberón J, Sánchez-Cordero V, Huntley B. (2005). Modeling distributional shifts of individual species and biomes. *Clim Chang Biodivers*. Yale University press New Haven, Connecticut, USA. 211–29.
- Peterson AT. (2006) Ecologic niche modeling and spatial patterns of disease transmission. *Emerg. Infect. Dis.* 12, 1822– 1826. (doi:10.3201/eid1212.060373)
- Peterson AT. (2008) Biogeography of diseases: a framework for analysis. *Naturwissenschaften* 95, 483–491. (doi:10.1007/s00114-008-0352-5)
- Peterson, A. (2003). Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology*, 78(4), 419–433. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/10.1086/378926>

- Peterson, A. T. (2011). Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38, 817–827. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02456.x>
- Peterson, A. T., Sánchez-Cordero, V. V., Beard, C. Ben, & Ramsey, J. M. (2002). Ecologic niche modeling and potential reservoirs for Chagas disease, Mexico. *Emerging Infectious Diseases*, 8(7), 662–7. <http://doi.org/10.3201/eid0807.010454>
- Pfennig, D. W., & McGee, M. (2010). Resource polyphenism increases species richness: a test of the hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 365(1540), 577–591. <http://doi.org/10.1098/rstb.2009.0244>
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Modell. Elsevier*. 190(3):231–59.
- Phillips SJ, Dudík M, Elith J, Graham CH, Lehmann A, Leathwick J, *et al.* (2009). Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecol Appl*. 19(1):181–97.
- Phillips SJ, Dudík M, Schapire RE. (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. In: *Proceedings of the twenty-first international conference on Machine learning*. p. 83.
- Phillips SJ, Dudík M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography (Cop)*. Wiley Online Library. 31(2):161–75.
- Pianka, E. (2000). A General Review of Zoological Trends During the 20th Century. In *The New Panorama of Animal Evolution, Proceedings of the XVIII International Congress of Zoology* (pp. 3–13). Athens, Greece. Retrieved from [https://scholar.google.com.ar/scholar?q=pianka+2000+review&btnG=&hl=es&as\\_sdt=0%2C5#0](https://scholar.google.com.ar/scholar?q=pianka+2000+review&btnG=&hl=es&as_sdt=0%2C5#0)
- Pigliucci, M. (2001) *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture* John. Hopkins University Press, Baltimore.
- Pincheira-donoso, D., & Hunt, J. (2015). Fecundity selection theory : concepts and evidence. *Cold Spring Harbour Laboratory*, 1–26. <http://doi.org/10.1111/brv.12232>
- Pires, H. H. R., Lazzari, C. R., Schilman, P. E., Diotaiuti, L., & Lorenzo, M. G. (2002). Dynamics of thermopreference in the Chagas disease vector *Panstrongylus megistus* (Hemiptera: Reduviidae). *Journal of Medical Entomology*, 39(5), 716–9. <http://doi.org/10.1603/0022-2585-39.5.716>
- Pletcher, S. D., & Curtsinger, J. W. (1998). Mortality plateaus and the evolution of senescence: Why are old-age mortality rates so low? *Evolution*, 52(2), 454–464.
- Pörtner, H. O., & Knust, R. (2007). Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science*, 315(5808), 95–97. <http://doi.org/10.1126/science.1135471>
- Pörtner, H. O., Bennett, A. F., Bozinovic, F., Clarke, A., Lardies, M. a, Lucassen, M., ... Stillman, J. H. (2012). Trade-offs in thermal adaptation: the need for a molecular to ecological integration. *Physiological and Biochemical Zoology : PBZ*, 79(2), 295–313. <http://doi.org/10.1086/499986>
- Potvin, C., & Tousignant, D. (1996). Evolutionary consequences of simulated global change: genetic adaptation or adaptive phenotypic plasticity. *Oecologia*, 108(4), 683–693.

- Prasad, A., Croydon-Sugarman, M. J. F., Murray, R. L., & Cutter, A. D. (2011). Temperature-dependent fecundity associates with latitude in *Caenorhabditis briggsae*. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 65(1), 52–63. <http://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01110.x>
- Prata, A. (2001). Clinical and epidemiological aspects of Chagas disease. *The Lancet Infectious Diseases*, 1(2), 92–100.
- Promislow, D. (1991). Senescence in natural populations of mammals: a comparative study. *Evolution*. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2409837>
- Quantum GIS Development Team (2014). Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- R Core Development Team. (2012). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria. Retrieved from <http://www.r-project.org/>
- Rabinovich JE, Kitron UD, Obed Y, Yoshioka M, Gottdenker N, Chaves LF (2011). Ecological patterns of blood-feeding by kissing-bugs (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 106: 479–494.
- Rabinovich, J. E. (1972). Vital statistics of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions. I. *Triatoma infestans* Klug. *Journal of Medical Entomology*, 9(1965), 351–370.
- Rabinovich, J. E., & Nieves, E. L. (2011). Vital Statistics of Triatominae (Hemiptera : Reduviidae ) Under Laboratory Conditions : III . *Rhodnius neglectus*. *Journal of Medical Entomology*, 48(4), 775–787. <http://doi.org/10.1603/ME10277>
- Rabinovich, J. E., Nieves, E. L., & Chaves, L. F. (2010). Age-specific mortality analysis of the dry forest kissing bug, *Rhodnius neglectus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 135(3), 252–262. <http://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2010.00986.x>
- Rajon, E., Venner, S., & Menu, F. (2009). Spatially heterogeneous stochasticity and the adaptive diversification of dormancy. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(10), 2094–103.
- Ramsey, J. M., Ordoñez, R., Cruz-Celis, A., Alvear, A. L., Chavez, V., Lopez, R., Carrillo, S. (2000). Distribution of domestic Triatominae and stratification of Chagas disease transmission in Oaxaca, Mexico. *Medical and Veterinary Entomology*, 14(1), 19–30.
- Randall, D., Burggren, W., & French, K. (2001). *Eckert Animal Physiology: Mechanisms and Adaptations*. New York: W. H. Freeman
- Ranta, E., Tesar, D., & Kaitala, V. (2002). Environmental variability and semelparity vs.iteroparity as life histories. *Journal of Theoretical Biology*. Retrieved from <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022519302930298>
- Rassi, A., & Marin-Neto, J. A. (2010). Chagas disease. *The Lancet*, 375(9723), 1388–1402.
- Rausser, C. L., Mueller, L. D., & Rose, M. R. (2006). The evolution of late life. *Ageing Research Reviews*, 5(1), 14–32. <http://doi.org/10.1016/j.arr.2005.06.003>

- Raxworthy, C. J., Martinez-Meyer, E., Horning, N., Nussbaum, R. A., Schneider, G. E., Ortega-Huerta, M. A., & Townsend Peterson, A. (2003). Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature*, *426*(6968), 837–41. <http://doi.org/10.1038/nature02205>
- Rebke, M., Coulson, T., Becker, P. H., & Vaupel, J. W. (2010). Reproductive improvement and senescence in a long-lived bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(17), 7841–7846. <http://doi.org/10.1073/pnas.1002645107>
- Reed, T.E., Schindler, D.E. & Waples, R.S. (2011). Interacting effects of phenotypic plasticity and evolution on population persistence in a changing climate. *Conserv. Biol.*, *25*, 56–63.
- Rehfeldt, G., Wykoff, W.R. & Ying, C.C. (2001) Physiological plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Climatic Change*, *50*, 355–376.
- Resnick, D. N. (1992). Measuring the costs of reproduction. *Trends in Ecology & Evolution*, *7*(2), 42–45. [http://doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90104-J](http://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90104-J)
- Reznick, D. (1985). Costs of Reproduction: An Evaluation of the Empirical Evidence. *Oikos*, *44*(2), 257. <http://doi.org/10.2307/3544698>
- Reznick, D. A., Bryga, H., & Endler, J. A. (1990). Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature*, *346*(6282), 357–359. <http://doi.org/10.1038/346357a0>
- Reznick, D. N., Bryant, M. J., Roff, D. A., Ghalambor, C. K., & Ghalambor, D. E. (2004). Effect of extrinsic mortality on the evolution of senescence in guppies. *Nature*, *431*(7012), 1095–1099.
- Ricklefs, R. E. (1998). Evolutionary theories of aging: confirmation of a fundamental prediction, with implications for the genetic basis and evolution of life span. *The American Naturalist*, *152*(1), 24–44. <http://doi.org/10.1086/286147>
- Ricklefs, R. E. (2000). Intrinsic aging-related mortality in birds. *Journal of Avian Biology*, *31*(2), 103–111. <http://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2000.210201.x>
- Roca, M. J., & Lazzari, C. R. (1994). Effects of relative humidity on the haematophagous bug *Triatoma infestans*: hygropreference and eclosion success. *Journal of Insect Physiology*, *40*(10), 901–907. [http://doi.org/10.1016/0022-1910\(94\)90024-8](http://doi.org/10.1016/0022-1910(94)90024-8)
- Roff, D. A. (2002). *Life history evolution*. Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Associates Inc.
- Rogowitz, G. L. (1996). Trade-offs in energy allocation during lactation. *American Zoologist*, *36*(2), 197–204. Retrieved from <http://icb.oxfordjournals.org/content/36/2/197.short>
- Rolandi C, Schilman PE. (2012). Linking global warming, metabolic rate of hematophagous vectors, and the transmission of infectious diseases. *Front Physiol. Frontiers Media SA*. 3.
- Root, T., Price, J., & Hall, K. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*. Retrieved from <http://www.nature.com/nature/journal/v421/n6918/abs/nature01333.html>
- Rose, M. R. (1984). Laboratory Evolution of Postponed Senescence in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, *38*(5), 1004–1010. <http://doi.org/10.2307/2408434>
- Rose, M. R. (1991). *Evolutionary Biology of Aging*. New York: Oxford University Press.

- Rose, M. R., Nusbaum, T. J., & Chippendale, A. K. (1996). Laboratory evolution: the experimental wonderland and the Cheshire Cat Syndrome. In M. Rose & G. Lauder (Eds.), *Adaptation* (pp. 221–244). San Diego.
- Rose, M., & Bradley, T. (1998). Evolutionary physiology of the cost of reproduction. *Oikos*. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/3546672>
- Roura-Pascual N, Suarez A V, McNyset K, Gómez C, Pons P, Touyama Y, *et al.* (2006). Niche differentiation and fine-scale projections for Argentine ants based on remotely sensed data. *Ecol Appl. Eco Soc America*. 16(5):1832–41.
- Salibian-Barrera, M. (2006). roblm: MM-regression estimators. *R package version 0.6*.
- Salvatella, R. (1986). *Triatoma delpontei* (Romanha & Abalos, 1947) (Hemiptera-Reduviidae), nueva especie de triatomíneos para el Uruguay. *Rev Urug Pat Clinica*, 22–58.
- Salvatella, R., Basmadjian, Y., Rosa, R., Martínez, M., Mendaro, G., & Civil, E. (1991). Hallazgo de *Triatoma platensis* Neiva, 1913 (Hemiptera, Triatominae) en el estado brasileño de “Rio Grande do Sul.” *Revista Do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 33(1), 1–5. <http://doi.org/10.1590/S0036-46651991000100001>
- Sánchez-Cordero, V., & Martínez-Meyer, E. (2000). Museum specimen data predict crop damage by tropical rodents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(13), 7074–7077. <http://doi.org/10.1073/pnas.97.13.7074>
- Sandoval CM, Duarte R, Gutiérrez R, Rocha DS, Angulo VM, Esteban L, Reyes M, Jurberg J, Galvão C (2004). Feeding sources and natural infection of *Belminus herreri* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) from dwellings in Cesar, Colombia. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 99: 137-140.
- Sandoval CM, Joya MI, Gutierrez R, Angulo VM (2000). Cleptohaematophagy of the Triatomine bug *Belminus herreri*. *Med Vet Entomol* 14: 100-101.
- Sandoval CM, Ortiz N, Jaimes D, Lorosa E, Galvão C, Rodriguez O, Scorza JV, Gutiérrez R (2010). Feeding behaviour of *Belminus ferroae* (Hemiptera: Reduviidae), a predaceous Triatominae colonizing rural houses in Norte de Santander, Colombia. *Med Vet Entomol* 24: 124-131.
- Sandoval CM, Pabón E, Jurberg J, Galvão C (2007). *Belminus ferroae* n. sp. from the Colombian north-east, with a key to the species of the genus (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Zootaxa* 1443: 55-64
- Sanmartino, M et al. (2015). *Hablamos de Chagas. Aportes para (re)pensar la problemática con una mirada integral* (1st ed.). Ciudad Autónoma de Buenos Aires: CONICET - Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.
- Sarquis, O., Borges-Pereira, J., Mac Cord, J. R., Gomes, T. F., Cabello, P. H., & Lima, M. M. (2004). Epidemiology of Chagas disease in Jaguaruana, Ceará, Brazil. I. Presence of triatomines and index of *Trypanosoma cruzi* infection in four localities of a rural area. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 99(3), 263–270.
- Sarquis, O., Sposina, R., Oliveira, T. G. de, Mac Cord, J. R., Cabello, P. H., Borges-Pereira, J., & Lima, M. M. (2006). Aspects of peridomestic ecotopes in rural areas of Northeastern Brazil associated to triatomine (Hemiptera, Reduviidae) infestation, vectors of Chagas disease. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 101(2), 143–147.

- Schaefer, C. W., & Coscarón, M. C. (2001). The status of *Linshcosteus* in the Triatominae (Hemiptera: Reduviidae). *Journal of Medical Entomology*, 38(6), 862–867.
- Schaffer, W. M. (1974a). Optimal Reproductive Effort in Fluctuating Environments. *The American Naturalist*, 108(964), 783–790.
- Schaffer, W. M. (1974b). Selection for Optimal Life Histories: The Effects of Age Structure. *Ecology*, 55(2), 291. <http://doi.org/10.2307/1935217>
- Schilman PE, Lazzari CR. 2004 Temperature preference in *Rhodnius prolixus*, effects and possible consequences. *Acta Trop.* 90, 115– 122. (doi:10. 1016/j.actatropica.2003.11.006)
- Schilman, P. E., & Lazzari, C. R. (2004). Temperature preference in *Rhodnius prolixus*, effects and possible consequences. *Acta Tropica*, 90(1), 115–122. <http://doi.org/10.1016/j.actatropica.2003.11.006>
- Schofield CJ. 1994 *Triatominae: biology & control*. West Sussex, UK: Eurocommunica.
- Schofield, C. J., & Dujardin, J. P. (1999). Theories on the evolution of *Rhodnius*. *Actualidades Biológicas*, 21(71), 183–197.
- Schofield, C. J., & Galvão, C. (2009). Classification, evolution, and species groups within the Triatominae. *Acta Tropica*, 110, 88–100. <http://doi.org/10.1016/j.actatropica.2009.01.010>
- Schofield, C. J., Jannin, J., & Salvatella, R. (2006). The future of Chagas disease control. *Trends in Parasitology*, 22(12), 583–588. <http://doi.org/10.1016/j.pt.2006.09.011>
- Schwartz, M.W. (2012). Using niche models with climate projections to inform conservation management decisions. *Biological Conservation*, 155, 149–156.
- Seger, J., & Brockmann, J. H. (1987). What is bet-hedging? In P. H. Harvey & L. Partridge (Eds.), *Oxford surveys in evolutionary biology* (Vol. 4, pp. 182– 211). Oxford: Oxford University Press.
- Sexton JP, McIntyre PJ, Angert AL, Rice KJ. (2009). Evolution and ecology of species range limits. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 40(1):415–36.
- Sgrò, C. M., & Partridge, L. (1999). A delayed wave of death from reproduction in *Drosophila*. *Science*, 286(5449), 2521–2524. <http://doi.org/10.1126/science.286.5449.2521>
- Sgrò, C. M., & Partridge, L. (2000). Evolutionary responses of the life history of wild-caught *Drosophila melanogaster* to two standard methods of laboratory culture. *American Naturalist*, 156(4), 341–353.
- Shannon, C. E., & Weaver, W. (1949). *The mathematical theory of information*. Urbana University of Illinois Press (Vol. 97).
- Silva De Paula, A., Diotaiuti, L., & Galvão, C. (2007). Systematics and biogeography of Rhodniini (Heteroptera: Reduviidae: Triatominae) based on 16S mitochondrial rDNA sequences. *Journal of Biogeography*, 34(4), 699–712. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01628.x>
- Silverin, B. (1995). Reproductive adaptations to breeding in the north. *American Zoologist*, 35(3), 191–202. Retrieved from <http://icb.oxfordjournals.org/content/35/3/191.short>

- Simões, P., Santos, J., Fragata, I., Mueller, L. D., Rose, M. R., & Matos, M. (2008). How repeatable is adaptive evolution? The role of geographical origin and founder effects in laboratory adaptation. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 62(8), 1817–29
- Slatkin, M. (1974). Hedging one's evolutionary bets. *Nature*, 250, 704–705.
- Smith, D. W. E. (1997). Centenarians: Human Longevity Outliers. *The Gerontologist*, 37(2), 200–207. <http://doi.org/10.1093/geront/37.2.200>
- Snyder, R. E. (2007). Spatiotemporal population distributions and their implications for species coexistence in a variable environment. *Theoretical Population Biology*, 72(1), 7–20. <http://doi.org/10.1016/j.tpb.2007.03.009>
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10(12), 1115–23. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>
- Soberón, J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2), 19644–19650. <http://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>
- Sombroek, W. (2001). Spatial and temporal patterns of Amazon rainfall: consequences for the planning of agricultural occupation and the protection of primary forests. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 30(7), 388–396.
- Statpoint Technologies Inc. (2010). Statgraphics Centurion XVI. Statpoint Technologies, inc.
- StatSoft Inc. (2009). StatSoft. Retrieved from <http://www.statsoft.com/>
- Stearns, S. C. (1989). Trade-Offs in Life-History Evolution. *Functional Ecology*, 3, 259–268.
- Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories* (Vol. 249). Oxford University Press Oxford.
- Stearns, S. C. (2000). Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Die Naturwissenschaften*, 87(11), 476–86. <http://doi.org/10.1007/s001140050763>
- Stenseth, N., & Mysterud, A. (2002). Climate, changing phenology, and other life history traits: nonlinearity and match–mismatch to the environment. *Proceedings of the National*, 99(21), 13379–13381. Retrieved from <http://www.pnas.org/content/99/21/13379.short>
- Stephens, P. A., Boyd, I. L., McNamara, J. M., & Houston, A. I. (2009). Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology*, 90(8), 2057–2067. <http://doi.org/10.1890/08-1369.1>
- Stevens, D. J., Hansell, M. H., Freel, J. A., & Monaghan, P. (1999). Developmental trade-offs in caddis flies: increased investment in larval defence alters adult resource allocation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266(1423), 1049–1054. <http://doi.org/10.1098/rspb.1999.0742>
- Stillman, J. H. (2003). Acclimation capacity underlies susceptibility to climate change. *Science (New York, N.Y.)*, 301(5629), 65. <http://doi.org/10.1126/science.1083073>
- Storino, R. (2010). *Chagas en el siglo XXI*. (Akadia, Ed.). Buenos Aires, Argentina.

- Storino, R., & Milei, J. (1986). *Miocardopatía Chagásica Crónica: un enfoque para el clínico general*. Editorial Club de Estudio.
- Storino, R., & Milei, J. (1994). Introducción. In *Enfermedad de chagas* (pp. 1–7). Buenos Aires: Doyma Argentina, Division Mosby.
- Storino, R., Jorg, M., & Auger, S. (2003). Atención médica del paciente chagásico. In *Manual práctico. Un enfoque biológico, antropológico y social*. (pp. 11–15). Buenos Aires: Ediprof.
- Storz, B., Heinrichs, J., & Yazdani, A. (2011). Reassessment of the environmental model of developmental polyphenism in spadefoot toad tadpoles. *Oecologia*, *165*(1), 55–66. Retrieved from <http://link.springer.com/article/10.1007/s00442-010-1766-2>
- Styer, L. M., Carey, J. R., Wang, J.-L., & Scott, T. W. (2007). Mosquitoes do senesce: departure from the paradigm of constant mortality. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, *76*(1), 111–117. Retrieved from <http://www.ajtmh.org/content/76/1/111.full>
- Sultan, S. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, *5*(12), 537–542. Retrieved from <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1360138500017970>
- Sultan, S. E., & Spencer, H. G. (2002). Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. *The American Naturalist*, *160*(2), 271–283. <http://doi.org/10.1086/341015>
- Sutherst RW, Maywald G. (2005). A climate model of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren ( Hymenoptera : Formicidae): implications for invasion of new regions, particularly Oceania. *Environ Entomol.* *34*(2):317–35.
- Sutherst RW. (2004). Global Change and Human Vulnerability to Vector-Borne Diseases Global Change and Human Vulnerability to Vector-Borne *Diseases*.17(1).
- Tatar, M., Carey, J., & Vaupel, J. (1993). Long-term cost of reproduction with and without accelerated senescence in *Callosobruchus maculatus*: analysis of age-specific mortality. *Evolution*. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2410149>
- Teixeira, A. R., Monteiro, P. S., Rebelo, J. M., Argañaraz, E. R., Vieira, D., Lauria-Pires, L., others. (2001). Emerging Chagas disease: trophic network and cycle of transmission of *Trypanosoma cruzi* from palm trees in the Amazon. *Emerging Infectious Diseases*, *7*(1), 100.
- The MathWorks. (2012). MATLAB and Statistics Toolbox Release. Massachusetts, United States.: Inc. Natick.
- Thibert-Plante, X., Hendry, A. P., Jay, F., Manel, S., Alvarez, N., Durand, E. Y., Zavala, M. (2012). Mechanistic niche modelling: Combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, *12*(4), 819–828. <http://doi.org/10.1890/06-1750.1>
- Thompson, J. (2005). *The geographic mosaic of coevolution*. London: University Chicago Press.
- Tinkle, D. W. (1969). The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *The American Naturalist*, *103*, 501–516.

- Tinkle, D. W. (1973). A Population Analysis of the Sagebrush Lizard, *Sceloporus graciosus* in Southern Utah. *Copeia*, 1973(2), 284–296. <http://doi.org/10.2307/1442967>
- Tuljapurkar, S. (1989). An uncertain life: demography in random environments. *Theoretical Population Biology*, 35(3), 227–94. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/2756495>
- Tuljapurkar, S. (1990). *Population dynamics in variable environments*. Berlin: Springer-Verlag. Retrieved from <http://www.poline.org/node/376960>
- Tuljapurkar, S. D., & Orzack, S. H. (1980). Population dynamics in variable environments I. Long-run growth rates and extinction. *Theoretical Population Biology*, 18(3), 314–342. [http://doi.org/10.1016/0040-5809\(80\)90057-X](http://doi.org/10.1016/0040-5809(80)90057-X)
- Tuomi, J., Hakala, T., & Haukioja, E. (1983). Alternative Concepts of Reproductive Effort, Costs of Reproduction, and Selection in Life-History Evolution. *American Zoologist*, 23(1), 25–34. <http://doi.org/10.1093/icb/23.1.25>
- Valente, V. da C. (1999). Potential for domestication of *Panstrongylus geniculatus* (Latreille, 1811) (Liemiptera, Reduviidae, Triatominae) in the Municipality of Muaná, Marajó Island, State of Pará, Brazil. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 94, 399–400.
- Valladares F, Sanchez-Gomez D, Zavala M a. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: Bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*. 2006; 94(6):1103–16.
- Valladares, F., Gianoli, E. & Gómez, J.M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytol.*, 176, 749–763.
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araújo, M. B., Balaguer, L., Benito-Garzón, M., Zavala, M. A. (2014). The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters*, 17(11), 1351–64. <http://doi.org/10.1111/ele.12348>
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., & Zavala, M. a. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: Bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94(6), 1103–1116. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x>
- van Noordwijk, A. J., & Jong, G. de. (1986). Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *The American Naturalist*, 128(1), 137–142. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2461293>
- Vandermeer, J. H. (1972). Niche Theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3(1), 107–132. <http://doi.org/10.1146/annurev.es.03.110172.000543>
- Vanschoenwinkel, B., Waterkeyn, A., Jocqué, M., Boven, L., Seaman, M., & Brendonck, L. (2010). Species sorting in space and time- the impact of disturbance regime on community assembly in a temporary pool metacommunity. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(4), 1267–1278. <http://doi.org/10.1899/09-114.1>
- Vindenes, Y., & Langangen, Ø. (2015). Individual heterogeneity in life histories and eco-evolutionary dynamics. *Ecology Letters*, 18(5), 417–432. <http://doi.org/10.1111/ele.12421>

- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882–892. <http://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Vivas, A. S., Barazarte, H., & de Fernández, D. M. (2007). Primer registro de *Eratyrus mucronatus* Stål, 1959 (Hemiptera: Reduviidae) en el ambiente domiciliario en Venezuela. *Entomotropica*, *16*(3).
- Volis, S., Mendlinger, S., Olsvig-Whittaker, L., Safriel, U.N. & Orlovsky, N. (1998). Phenotypic variation and stress resistance in core and peripheral populations of *Hordeum spontaneum*. *Biodivers. Conserv.* *7*, 799–813.
- Wayne, M. L., Soundararajan, U., & Harshman, L. G. (2006). Environmental stress and reproduction in *Drosophila melanogaster*: starvation resistance, ovariole numbers and early age egg production. *BMC Evolutionary Biology*, *6*, 57. <http://doi.org/10.1186/1471-2148-6-57>
- Wedell, N., & Karlsson, B. (2003). Paternal investment directly affects female reproductive effort in an insect. *Proceedings of the Royal Society*, *270*(1528), 2065–2071. Retrieved from <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/270/1528/2065.short>
- Williams, G. C. (1957). Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution*, *11*(4), 398–411.
- Williams, P. D., & Day, T. (2003). Antagonistic pleiotropy, mortality source interactions, and the evolutionary theory of senescence. *Evolution*, *57*(7), 1478–88. <http://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00356.x>
- Williams, T. D. (2005). Mechanisms Underlying the Costs of Egg Production. *BioScience*, *55*(1), 39. [http://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0039:MUTCOE\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0039:MUTCOE]2.0.CO;2)
- Wilmoth, R. (2011). The World Trend in Maximum Life Span, *29*(2003), 239–257.
- Wilson S, Martin K (2011). Life-history and demographic variation in an alpine specialist at the latitudinal extremes of the range. *Population Ecology*. *53*(3):459–71.
- Wilson, S., & Martin, K. (2011). Life-history and demographic variation in an alpine specialist at the latitudinal extremes of the range. *Population Ecology*, *53*(3), 459–471. <http://doi.org/10.1007/s10144-011-0261-x>
- World Health Organization Expert Committee (2000) *Control of Chagas disease second report of the WHO expert committee*. Brasilia, Brazil: WHO.
- World Health Organization. (2010). *Working to overcome the global impact of neglected tropical diseases First WHO report on neglected tropical diseases*. (D. W. T. Crompton & P. Peters, Eds.). Geneva, Switzerland.
- World Health Organization. (2013). *Sustaining the drive to overcome the global impact of neglected tropical diseases: second WHO report on neglected diseases. Second WHO report on neglected tropical diseases* (Vol. 3.9). Geneva, Switzerland.
- Yoshimura, J., & Clark, C. W. (1993). *Adaptation in stochastic environments*. (J. Yoshimura & C. W. Clark, Eds.). Berlin: Springer.

- Zera, A. J., & Harshman, L. G. (2001). The Physiology of Life History Trade-Offs in Animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, 95–126.
- Zera, A. J., Potts, J., & Kobus, K. (1998). The physiology of life-history trade-offs: experimental analysis of a hormonally induced life-history trade-off in *Gryllus assimilis*. *The American Naturalist*, 152(1), 7–23.
- Zera, A., & Brink, T. (2000). Nutrient absorption and utilization by wing and flight muscle morphs of the cricket *Gryllus firmus*: implications for the trade-off between flight capability and early. *Journal of Insect Physiology*.
- Zhou, G., & Miesfeld, R. (2009). Differential utilization of blood meal amino acids in mosquitoes.
- Zurbenko, I., Porter, P. S., Rao, S. T., Ku, J. Y., Gui, R., & Eskridge, R. E. (1996). Detecting discontinuities in time series of upper-air data: development and demonstration of an adaptive filter technique. *Journal of Climate*.



Anexos



## Anexo 1: Procedencia y datos de origen de las cohortes analizadas

Las cohortes analizadas fueron extraídas de la base de datos del laboratorio del CEPAVE provenientes de fuentes publicadas y no publicadas. A continuación se describe el origen, las condiciones de cría y la referencia bibliográfica de cada una de ellas.

Tabla 1. Detalle de las 27 especies analizadas, país de origen de los individuos, la fuente bibliográfica en caso de haber estado publicada previamente o haberse publicado en el marco de esta tesis. Lugar del desarrollo experimental indica el sitio físico donde se llevó a cabo el seguimiento de las cohortes.

| Especie                          | País de Origen | Fuente bibliográfica       | Lugar del desarrollo experimental y seguimiento de cohortes |
|----------------------------------|----------------|----------------------------|---|
| <i>Dipetalogaster maxima</i>     | México         | Medone et al. 2012         | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)                |
| <i>Eratyrus mucronatus</i>       | Venezuela      | Medone et al. 2012         | Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC)  |
| <i>Panstrongylus geniculatus</i> | Venezuela      | Medone et al. 2012         | Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC)  |
| <i>Panstrongylus herreri</i>     | Perú           | Medone et al. 2012         | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)                |
| <i>Panstrongylus megistus</i>    | Brasil         | Medone et al. 2012         | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)                |
| <i>Rhodnius nasutus</i>          | Brasil         | Medone et al. 2012         | Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC)  |
| <i>Rhodnius neglectus</i>        | Brasil         | Rabinovich & Nieves (2010) | Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC)  |
| <i>Rhodnius neivai</i>           | Venezuela      | Medone et al. 2012         | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)                |
| <i>Rhodnius prolixus</i>         | Colombia       | Medone et al. 2012         | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)                |
| <i>Rhodnius robustus</i>         | Venezuela      | Medone et al. 2012         | Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC)  |
| <i>Triatoma delpontei</i>        | Argentina      | Medone et al. 2012         | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)                |
| <i>Triatoma dimidiata</i>        | Ecuador        | Medone et al. 2012         | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)                |
| <i>Triatoma eratyrusiformis</i>  | Argentina      | Medone et al. 2012         | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)                |
| <i>Triatoma garciabesi</i>       | Argentina      | Medone et al. 2012         | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)                |
| <i>Triatoma guasayana</i>        | Argentina      | Medone et al. 2012         | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)                |
| <i>Triatoma infestans</i>        | Chile          | Rabinovich (1972)          | Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC)  |
| <i>Triatoma eratyrusiformis</i>  | Argentina      | Medone et al. 2012         | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)                |

Tabla 1. (continuación)

| Especie                        | País de Origen | Fuente bibliográfica             | Lugar del desarrollo experimental y seguimiento de cohortes  |
|--------------------------------|----------------|----------------------------------|--|
| <i>Triatoma garciabesi</i>     | Argentina      | Medone et al. 2012               | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)   |
| <i>Triatoma guasayana</i>      | Argentina      | Medone et al. 2012               | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)   |
| <i>Triatoma infestans</i>      | Chile          | Rabinovich (1972)                | Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC)   |
| <i>Triatoma maculata</i>       | Venezuela      | Feliciangeli & Rabinovich (1985) | Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC)   |
| <i>Triatoma matogrossensis</i> | Argentina      | Medone et al. 2012               | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)   |
| <i>Triatoma mazzottii</i>      | Mexico         | Medone et al. 2012               | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)   |
| <i>Triatoma pallidipennis</i>  | Mexico         | Medone et al. 2012               | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)   |
| <i>Triatoma patagonica</i>     | Argentina      | Medone et al. 2012               | Laboratorio de Zoología de Invertebrados II, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia de la Universidad Nacional del Sur (Argentina). |
| <i>Triatoma platensis</i>      | Argentina      | Medone et al. 2012               | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)   |
| <i>Triatoma protracta</i>      | USA            | Medone et al. 2012               | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)   |
| <i>Triatoma pseudomaculata</i> | Brasil         | Medone et al. 2012               | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)   |
| <i>Triatoma rubrovaria</i>     | Argentina      | Medone et al. 2012               | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)   |
| <i>Triatoma sordida</i>        | Brasil         | Medone et al. 2012               | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)   |
| <i>Triatoma vitticeps</i>      | Brasil         | Medone et al. 2012               | Centro de Referencia de Vectores (Argentina)   |

## Anexo 2: Modelo energético

El modelo energético planteado predice que una mayor velocidad de acumulación de oviposturas (i.e. mayor proporción de oviposturas acumuladas en menos tiempo) representa un mayor gasto energético, y es descrito mediante la siguiente ecuación:

$$E_{x\ Total} = E_{x\ Reproducción} + E_{x\ Disponible}$$

donde  $E_{x\ Total}$  es la energía ingerida por el individuo a la edad  $x$ ,  $E_{x\ Reproducción}$  es la energía invertida en la reproducción a esa misma edad, y  $E_{x\ Disponible}$  es la energía disponible para funciones vitales no reproductivas (mantenimiento somático, reparación celular, crecimiento, evasión de predadores, etc.) a esa misma edad. Por lo tanto, para una cantidad fija de energía total al inicio del período reproductivo, la energía disponible en las siguientes edades disminuirá en función de la energía invertida en reproducción.

Este modelo predice que una estrategia de oviposturas decreciente en función del tiempo (i.e. alta concentración de oviposturas en las edades tempranas y baja concentración de oviposturas en las edades tardías) representa un esfuerzo reproductivo mayor en términos energéticos, que una estrategia constante o creciente de oviposturas en función del tiempo. Para ejemplificar las implicancias de este modelo sobre la energía disponible de un individuo reproductor, en la Tabla 1 se presenta el resultado energético en base a tres estrategias diferentes de oviposturas.

Tabla 1. Ejemplo de gasto energético según el modelo energético propuesto

| Edad escalada | Estrategia A | Inversión energética acumulada | Energía disponible | Estrategia B | Inversión energética acumulada | Energía disponible | Estrategia C | Inversión energética acumulada | Energía disponible |
|---------------|--------------|--------------------------------|--------------------|--------------|--------------------------------|--------------------|--------------|--------------------------------|--------------------|
| 0             | 5            | 50                             | 100                | 3            | 30                             | 120                | 1            | 10                             | 140                |
| 0.25          | 4            | 90                             | 60                 | 3            | 60                             | 90                 | 2            | 30                             | 120                |
| 0.5           | 3            | 120                            | 30                 | 3            | 90                             | 60                 | 3            | 60                             | 90                 |
| 0.75          | 2            | 140                            | 10                 | 3            | 120                            | 30                 | 4            | 100                            | 50                 |
| 1             | 1            | 150                            | 0                  | 3            | 150                            | 0                  | 5            | 150                            | 0                  |

En la Fig.1 se presenta de manera gráfica los resultados de tres estrategias de oviposturas diferentes en función del tiempo: (A) oviposturas decrecientes, (B) oviposturas constantes y (C) oviposturas crecientes. Por simplicidad, se definió que la ovipostura de un huevo requiere una inversión de una cantidad constante de energía, independiente del total de huevos puestos en una camada e independiente de la edad de la hembra reproductora. Asimismo, con fines ilustrativos se consideró que el costo energético de un huevo es de 10 unidades, y que los individuos disponen desde el inicio una cantidad equivalente a la necesaria para realizar un total de 15 oviposturas.

Se observa que en la mitad del período reproductivo, los individuos que siguen la estrategia de oviposturas decreciente (A) llevan realizada una inversión energética de 120 unidades (línea punteada) y disponen de 30 unidades de energía restante (línea gris). Mientras que los individuos que siguen la estrategia completamente opuesta (C) en esa misma porción de las edades reproductivas, llevan realizada una inversión de la mitad de energía (60 unidades, línea punteada) respecto de A y disponen del triple de energía para funciones vitales no reproductivas (90 unidades, línea gris) respecto de A.

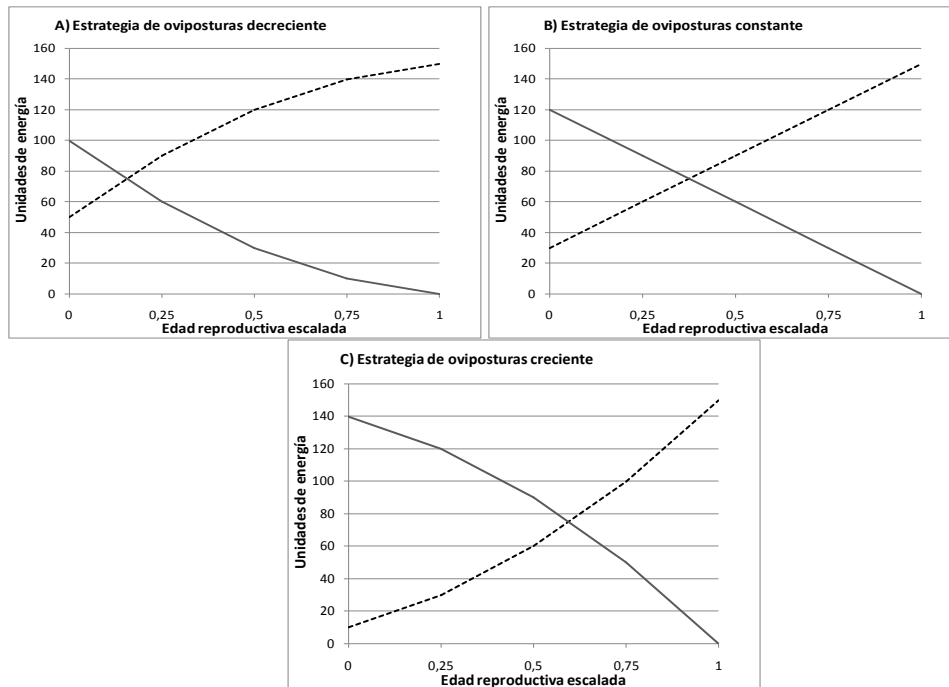


Fig. 1. Modelo de inversión energética: la línea negra punteada indica el total de unidades de energía que un individuo invierte en reproducción, la línea gris indica el total de unidades de energía que un individuo dispone para funciones vitales no reproductivas.

De esta manera, es claro que aquellos individuos que realizan una inversión energética alta en las edades tempranas, con tendencia decreciente hacia el final, realizan un esfuerzo reproductivo mayor que los individuos que realizan una inversión energética baja en las edades tempranas, con tendencia creciente hacia el final.

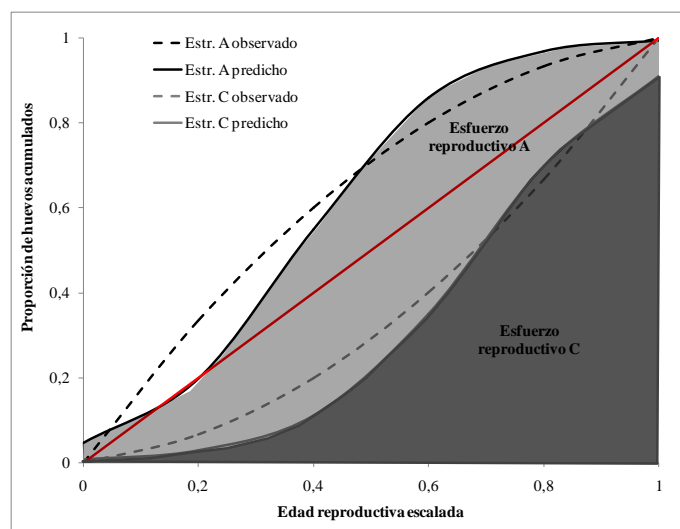


Fig. 9.4-1. Las áreas sombreadas corresponden a los esfuerzos reproductivos de los individuos que siguen una estrategia de oviposturas decreciente (A), y de los individuos que siguen una estrategia de oviposturas creciente (C). Se observa que el área correspondiente al esfuerzo A es mayor que la del esfuerzo

### **Anexo 3: Base de datos geográfica y variables ambientales**

La base de datos con la distribución de las diferentes especies de triatominos analizadas fue construida a partir de la digitalización del Atlas de Carcavallo *et al.* (1999). Mediante el *software* Neoclimático desarrollado en el laboratorio del CEPAVE se construyeron grillas georreferenciadas de 0.1° (~10Km) de resolución, en las que las celdas correspondientes a las áreas de distribución de una determinada especie fueron clasificadas con el valor 1, mientras que las celdas correspondientes a las áreas donde la especie no se encuentra fueron clasificadas con el valor 0. De este modo, para cada especie se construyó una grilla georreferenciada constituida por celdas con valores 0 y 1, que señalan la ausencia y presencia de la especie, respectivamente.

En cuanto a la base de datos con variables ambientales, esta fue obtenida a partir de la base de datos agroclimática de la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO), la cual contiene una serie de variables climáticas estimadas a partir de la interpolación de datos obtenidos de estaciones meteorológicas dispuestas a lo largo de todo el mundo. La cantidad de estaciones meteorológicas van entre 3700 y 27000, según el lugar geográfico y la variable. Las series de datos están constituidas por valores mensuales colectados en promedio durante 50 años, y como mínimo 20 años.

Desde 1994 la FAO ha desarrollado el *software* *NewLocClim* que provee un estimador de las condiciones climáticas donde no hay estaciones meteorológicas disponibles. Los registros de las estaciones meteorológicas contienen valores de variables observadas como la temperatura media, temperatura mínima media, temperatura máxima media, precipitación media, PET, velocidad del viento y presión de vapor de agua; como así también de variables estimadas como la estación de crecimiento en base a la comparación de la caída de precipitaciones y la

evapotranspiración potencial, estimadores mensuales y diarios de las variables climáticas comunes.

Cada una de las variables contenidas en esta base de datos ambiental fue incorporada en forma de capa vectorial de puntos al *software* Neoclimático del CEPAVE en el cual se construyeron las grillas de distribución de cada especie de triatomino. Por lo tanto, para la distribución de una determinada especie fue posible extraer los valores de una variable ambiental de interés mediante una herramienta de consulta que permitía exportar los valores correspondientes a las celdas de la grilla de distribución con presencia de la especie (i.e. valor del atributo igual a 1). La herramienta de consulta del *software* Neoclimático permitió estimar las estadísticas básicas (media, moda, desvío estándar, latitud promedio de la distribución, longitud promedio de la distribución, etc.) de una variable ambiental para las celdas clasificadas con el valor 1 de la grilla de distribución de una dada especie.

En cuanto a la base de datos de distribución geográfica de las especies de triatominos, una de las principales limitaciones es que el Atlas de Carcavallo *et al.* (1999) dispone de áreas de rango geográfico para cada especie y no cuenta con información exhaustiva y precisa sobre las localidades con presencia de cada especie. Por lo tanto, las grillas georreferenciadas obtenidas luego de la digitalización de las áreas de rango geográfico podrían presentar una sobreestimación de la presencia de las especies debido a que asignan un valor igual a 1 a todas las celdas cuya ubicación esté dentro del rango geográfico señalado en el mapa. Por lo tanto, una de las principales limitaciones de la base de datos con distribución geográfica de las especies es el desconocimiento de las localidades precisas con presencia de cada especie.

Por su parte, la base de datos ambiental descrita proveniente de la FAO disponible en el *NewLocClim*, presenta como principales limitaciones la heterogeneidad en la cantidad y calidad de datos para realizar la interpolación entre estaciones meteorológicas de modo de obtener medidas de temperatura y precipitaciones en cualquier par de coordenadas geográficas a lo largo de todo el mundo. Asimismo, esta base de datos no cuenta con proyecciones bajo escenarios de cambio climático lo cual limitó su potencialidad para el posible modelado de la distribución geográfica de especies frente a condiciones climáticas futuras.

#### Anexo 4: Características ambientales de tres localidades de *T. infestans*

Las tres cohortes de *T. infestans* analizadas provenían de tres localidades geográficamente bien diferenciadas en sus características ambientales.

| Características ambientales                                    | Argentina   |           | Brasil                            |          | Bolivia                           |          |
|--|---|-----------|-----------------------------------|----------|-----------------------------------|----------|
|  | Latitud   | Longitud  | Latitud                           | Longitud | Latitud                           | Longitud |
|  | -32.25  | -63.75    | -12.75                            | -41.75   | -21.75                            | -66.25   |
| Provincia biogeográfica (Morrone 2014)                         | Pampeana  |           | Caatinga                          |          | Puna                              |          |
| Índice de aridez   | 0.71  | subhúmedo | 0.19                              | árido    | 0.19                              | desierto |
| Clasificación climática Köppen                                 | Cwa (Clima templado cálido, invierno seco, verano cálido) |           | Bsh (Clima árido, estepa, cálido) |          | BWk (clima árido, desierto, frío) |          |
| Producción primaria neta climática (g(MS)/m <sup>2</sup> /año) | 1249  |           | 684                               |          | 464                               |          |

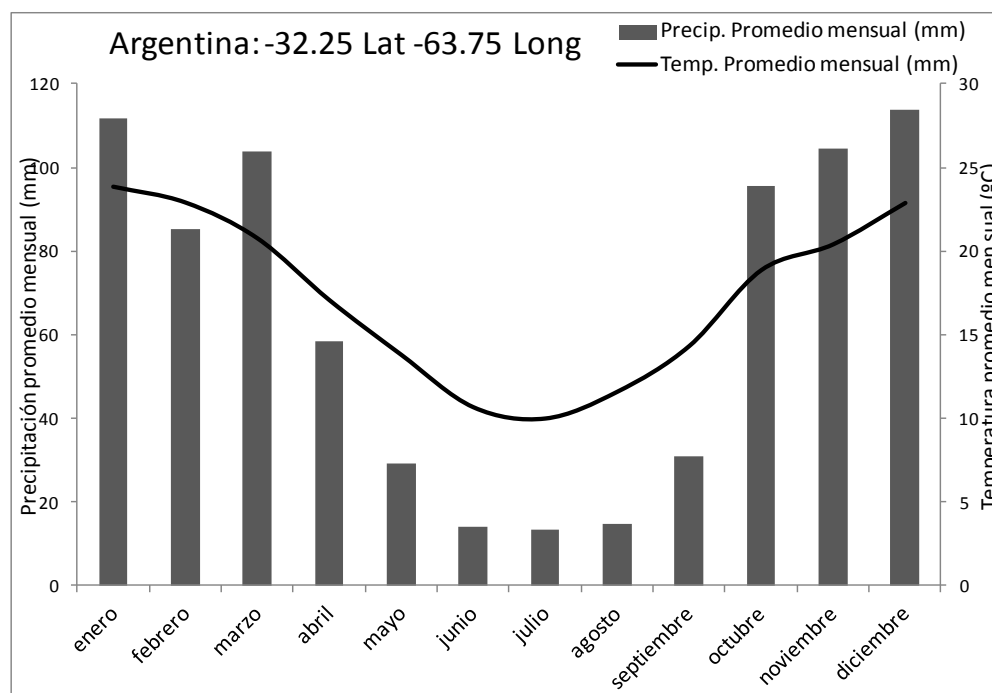


Fig. 1. Diagrama climático de precipitaciones promedio y temperatura promedio mensuales en base a la serie de 100 años (Harris *et al.* 2014) para la localidad en Argentina

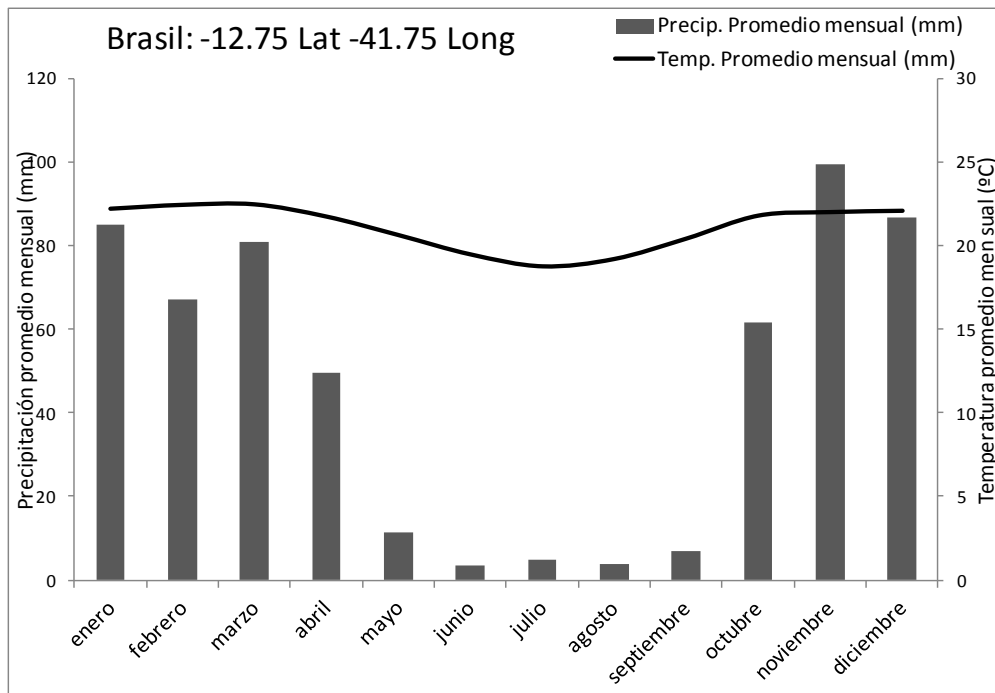


Fig. 2. Diagrama climático de precipitaciones promedio y temperatura promedio mensuales en base a la serie de 100 años (Harris *et al.* 2014) para la localidad en Brasil.

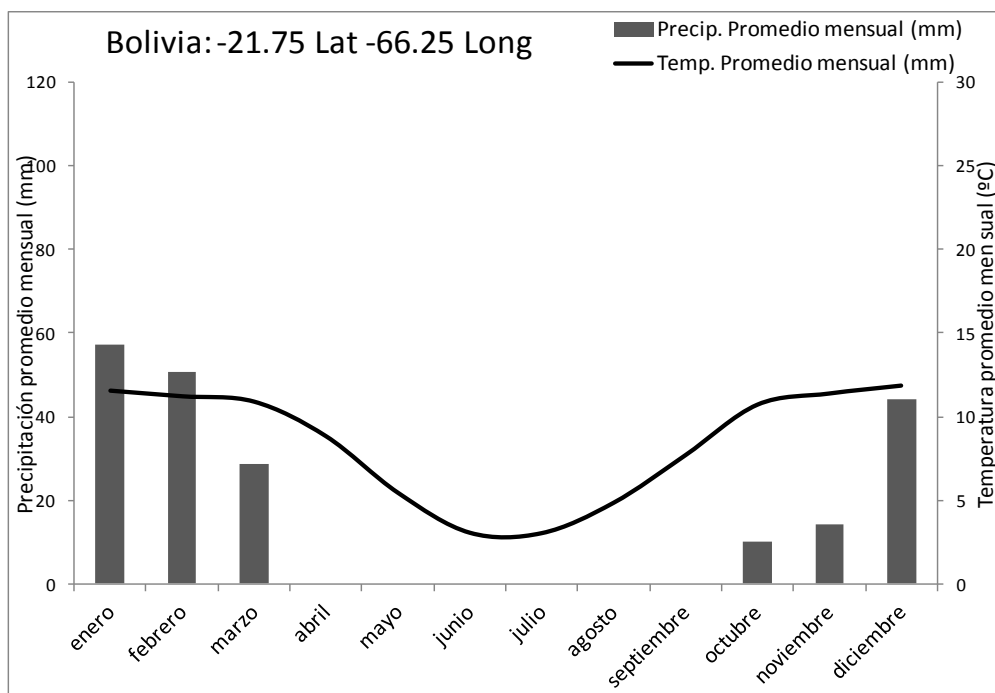


Fig. 3. Diagrama climático de precipitaciones promedio y temperatura promedio mensuales en base a la serie de 100 años (Harris *et al.* 2014) para la localidad en Bolivia.

## Anexo 5: Comparación de la adecuabilidad climática predicha para el 2050 entre tres escenarios de emisión de gases

Para *T. infestans* se presenta la frecuencia de las transiciones de la adecuabilidad climática desde la actualidad al año 2050 bajos los tres escenarios (Tabla 1), no se observan diferencias remarcables entre las transiciones predichas para cada uno de los tres escenarios (Fig. 1).

Tabla 1. Frecuencia relativa de las transiciones de la adecuabilidad climática desde la actualidad, al año 2050 bajos los tres escenarios para *T. infestans*.

| Transición de la adecuabilidad actual al 2050 | RCP4.5                  |                         | RCP6.0                  |                         | RCP8.5                  |                         |
|---|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
|   | Área (km <sup>2</sup> ) | Frecuencia relativa (%) | Área (km <sup>2</sup> ) | Frecuencia relativa (%) | Área (km <sup>2</sup> ) | Frecuencia relativa (%) |
| Alta a Baja                                   | 0                       | 0.00                    | 0                       | 0.00                    | 0                       | 0.00                    |
| Media a Baja                                  | 457500                  | 18.33                   | 499800                  | 19.83                   | 562800                  | 22.55                   |
| Baja, sin cambios                             | 113400                  | 4.54                    | 127200                  | 5.05                    | 102400                  | 4.10                    |
| Alta a Media                                  | 700                     | 0.03                    | 700                     | 0.03                    | 700                     | 0.03                    |
| Media, sin cambios                            | 1812700                 | 72.61                   | 1787200                 | 70.91                   | 1708200                 | 68.45                   |
| Baja a Media                                  | 104400                  | 4.18                    | 104300                  | 4.14                    | 116800                  | 4.68                    |
| Alta, sin cambios                             | 0                       | 0.00                    | 0                       | 0.00                    | 0                       | 0.00                    |
| Media a Alta                                  | 4300                    | 0.17                    | 500                     | 0.02                    | 1500                    | 0.06                    |
| Baja a Alta                                   | 3400                    | 0.14                    | 600                     | 0.02                    | 3300                    | 0.13                    |

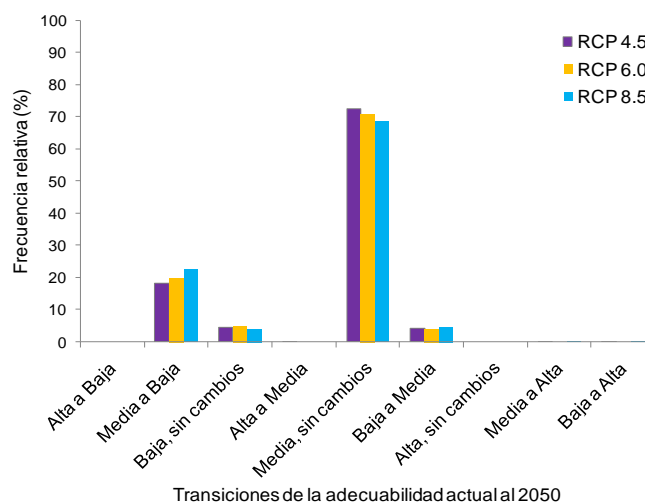


Fig.1. Distribución de frecuencias de las transiciones de la adecuabilidad climática desde la actualidad al año 2050, bajos los tres escenarios, para *T. infestans*.

Para *R. prolixus* se presenta la frecuencia de las transiciones de la adecuabilidad climática desde la actualidad al año 2050 bajos los tres escenarios (Tabla 2), no se

observan diferencias remarcables entre las transiciones predichas para cada uno de los tres escenarios (Fig. 2).

Tabla 2. Frecuencia relativa de las transiciones de la adecuabilidad climática desde la actualidad al año 2050 bajos los tres escenarios para *R. prolixus*.

| Transición de la adecuabilidad actual al 2050 | RCP4.5                  |                         | RCP6.0                  |                         | RCP8.5                  |                         |
|---|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
|   | Área (km <sup>2</sup> ) | Frecuencia relativa (%) | Área (km <sup>2</sup> ) | Área (km <sup>2</sup> ) | Frecuencia relativa (%) | Área (km <sup>2</sup> ) |
| Alta a Baja                                   | 0                       | 0.00                    | 0                       | 0.00                    | 100                     | 0.01                    |
| Media a Baja                                  | 21700                   | 2.88                    | 45800                   | 6.09                    | 65000                   | 8.63                    |
| Baja, sin cambios                             | 22700                   | 3.01                    | 29700                   | 3.95                    | 22700                   | 3.01                    |
| Alta a Media                                  | 600                     | 0.08                    | 1100                    | 0.15                    | 1400                    | 0.19                    |
| Media, sin cambios                            | 340900                  | 45.24                   | 348000                  | 46.25                   | 267300                  | 35.47                   |
| Baja a Media                                  | 23800                   | 3.16                    | 16700                   | 2.22                    | 21700                   | 2.88                    |
| Alta, sin cambios                             | 8900                    | 1.18                    | 8400                    | 1.12                    | 8000                    | 1.06                    |
| Media a Alta                                  | 334800                  | 44.43                   | 302800                  | 40.24                   | 365100                  | 48.45                   |
| Baja a Alta                                   | 200                     | 0.03                    | 0                       | 0.00                    | 2200                    | 0.29                    |

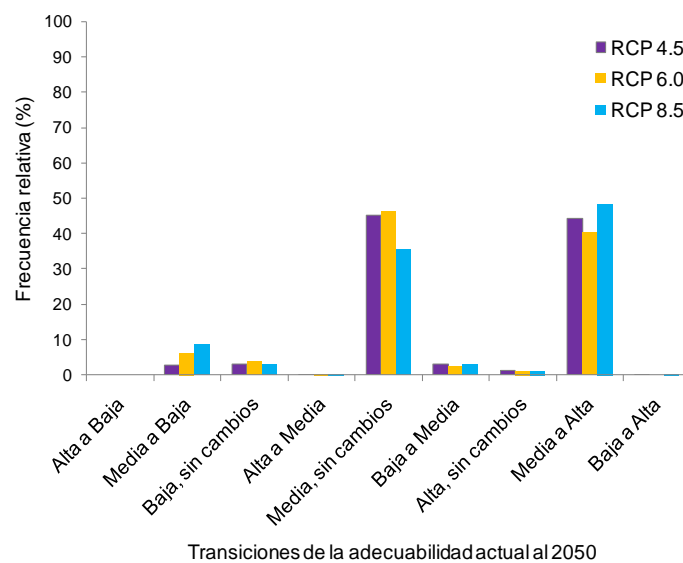


Fig. 2. Distribución de frecuencias de las transiciones de la adecuabilidad climática desde la actualidad al año 2050, bajos los tres escenarios, para *R. prolixus*