

ARTÍCULO ORIGINAL

Comportamiento de *Rhodnius robustus* Larousse, 1927 (Hemiptera, Reduviidae) durante su alimentación en condiciones de laboratorio

Camilo Rubio¹, Ligia Inés Moncada², Marco Andrés Rojas², Alexander García¹

¹ Facultad de Ciencias y Educación, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, D.C., Colombia

² Departamento de Salud Pública, Facultad de Medicina, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C., Colombia

Introducción. A pesar del control de los insectos domiciliados, se siguen presentando casos de enfermedad de Chagas con la participación en la transmisión de especies peridomiciliarias y selváticas, una de las cuales es *Rhodnius robustus*, especie reportada con infecciones naturales de *Trypanosoma cruzi* y *T. rangeli*.

Objetivo. Describir el comportamiento de *R. robustus* durante su alimentación en condiciones de laboratorio.

Materiales y métodos. En cada estadio de desarrollo de *R. robustus* se analizó el tiempo promedio para alcanzar la repleción, número promedio de deyecciones, porcentaje de individuos que defecan durante la comida y ganancia de peso después de la alimentación.

Resultados. *Rhodnius robustus* tardó entre 19:26 y 44:55 (minutos:segundos) en alimentarse a repleción; los insectos defecaron en todos sus diferentes estadios durante la alimentación. El porcentaje de individuos que defecan durante la alimentación varía de 13,3 % a 93,3 %. Por otro lado, el consumo promedio de sangre en el quinto estadio, 337,19 mg, duplica la cantidad ingerida por los adultos, 161,25 mg.

Conclusiones. En todos los estadios de *R. robustus* hay defecación durante la alimentación, factor que favorece su competencia vectorial. Sin embargo, el tiempo para la primera deyección, el porcentaje de deyecciones y los individuos que defecan durante la comida, así como la cantidad de sangre ingerida, varían entre los estadios, lo cual indica que el comportamiento alimenticio está mediado por variables dependientes de la edad/estadio.

Palabras clave: *Rhodnius*, tripanosomiasis, *Trypanosoma cruzi*, crecimiento y desarrollo.

doi: <http://dx.doi.org/10.7705/biomedica.v33i2.743>

Feeding behavior of *Rhodnius robustus* Larousse, 1927 (Hemiptera, Reduviidae) under laboratory conditions

Introduction: Despite of indoor insect control measures, American trypanosomiasis cases still occur, with the participation of both peridomestic and sylvan species. One of these species is *Rhodnius robustus*, which has been found naturally infected with *Trypanosoma cruzi* and *Trypanosoma rangeli*.

Objective: To describe the feeding behavior of *R. robustus* under laboratory conditions.

Materials and methods: We analyzed time spent for repletion, the number of defecations, the percentage and number of times insects defecated during blood intake, and the weight gained after blood feeding in each nymph stage of *R. robustus*.

Results: Repletion for *R. robustus* took between 19:26 to 44:55 (minutes:seconds) and all nymph stages defecated during blood feeding. The proportion of individuals which defecated during blood feeding varied between 13.3% and 93.3%. On the other hand, the highest average blood intake was observed in the fifth stage (337.19 mg), which is twice the blood intake of adults (161.25 mg).

Conclusions: All stages of *R. robustus* defecated during blood feeding, which is an important factor for its vectorial competence. Nevertheless, the time prior to the first dejection, the percentage of dejections and number of individuals that dejected upon blood feeding, as well as the amount of ingested blood varied among stages, which means that feeding behavior is mediated by variables depending on age/stage.

Contribución de los autores:

Camilo Rubio: diseño experimental, recolección de datos en laboratorio, análisis de datos y redacción.

Ligia Inés Moncada: diseño experimental, análisis de datos y redacción.

Marco Andrés Rojas: recolección y análisis de datos.

Alexander García: diseño experimental y análisis de datos.

Key words: *Rhodnius*, trypanosomiasis, *Trypanosoma cruzi*, growth and development.

doi: <http://dx.doi.org/10.7705/biomedica.v33i2.743>

El principal factor de riesgo para la transmisión vectorial de *Trypanosoma cruzi* es la presencia de triatomíneos domiciliados (1). Sin embargo, debido a que algunos triatomíneos silvestres pueden llegar al peridomicilio o hacer intrusiones dentro del domicilio, es necesario tener en cuenta las características de su biología que favorezcan su competencia vectorial. Esta última se entiende como la habilidad de un vector (artrópodo o molusco) para transmitir un agente patógeno mediante diversos factores determinantes biológicos, como: supervivencia; características anatómicas, especialmente del aparato bucal y sistema digestivo; características fisiológicas, como la cantidad de sangre ingerida y el tiempo de emisión de la primera deyección en el caso de insectos que ya se encuentran infectados; además de características genéticas de los vectores, como la propensión a la infección por las distintas unidades discretas de tipificación (*Discrete Unit of Typification*, DTU) de *T. cruzi* (2,3)

Los vectores de *T. cruzi* pueden dividirse en vectores primarios, o principales, y secundarios. Las especies consideradas vectores primarios son aquellas que pueden colonizar las viviendas en altas densidades, tienen acentuada antropofilia y altas tasas de infección con *T. cruzi*. Los vectores secundarios son catalogados como especies nativas de las regiones, capaces de invadir las casas en bajas densidades e incapaces de colonizar una vivienda cuando está presente un vector primario, muestran diferentes grados de antropofilia y son propensos a la infección con *T. cruzi*; en general, ocupan hábitats naturales y artificiales cerca al domicilio (4).

A pesar del control de los insectos en el domicilio, se siguen presentando brotes de tripanosomiasis y, probablemente, esa transmisión se produce por rutas alternativas, como la contaminación oral o la posible intrusión al domicilio de especies peridomiciliarias y selváticas (5), porque sus heces pueden entrar en contacto directo o contaminar alimentos o enseres que posteriormente llegan a

estar en contacto con mucosas de los vertebrados (5,6). Una de estas especies es *Rhodnius robustus* (7), que se ha encontrado infectado con *T. cruzi* en 21,7 % en la región de Manaos, Brasil (8), y es una de las especies hacia las que está dirigida la iniciativa de control amazónica (4).

Rhodnius robustus es una especie morfológicamente muy cercana a *R. prolixus*, principal vector de la enfermedad de Chagas en Colombia y, en ocasiones, comparten el mismo hábitat (9). *Rhodnius robustus* ha sido reportado en los departamentos de Amazonas, Arauca, Bolívar, Cundinamarca, Norte de Santander, Santander y Tolima; se registró, en el departamento de Arauca dentro de un domicilio (10) y, en Norte de Santander, con infecciones de *T. rangeli*, al igual que con infecciones naturales mixtas por *T. cruzi* y *T. rangeli* en la región del Tolima (11).

Según Dujardin, *et al.*, y Guhl, *et al.*, los estudios sobre competencia vectorial de los vectores secundarios son prioritarios en los países endémicos para la enfermedad de Chagas (12,13).

El presente trabajo es un estudio descriptivo de los comportamientos de alimentación y deyección de *R. robustus* en condiciones de laboratorio.

Materiales y métodos

Se tomaron ejemplares de *R. robustus* de una colonia formada con una hembra grávida proveniente del departamento de Arauca, los cuales se mantuvieron en una incubadora Memmert a temperatura de 27 ± 3 °C y una humedad relativa de 60 ± 5 %, en el Laboratorio de Entomología Médica de la Facultad de Medicina de la Universidad Nacional de Colombia – sede Bogotá.

Los huevos, ninfas y adultos se depositaron en frascos de plástico con papel Kraft (papel madera), doblado en forma de abanico con un hueco en la mitad, y se cubrieron con una malla de tul sujeta al extremo superior del frasco por una banda elástica. Cada frasco fue debidamente etiquetado con el nombre de la especie (*Rhodnius robustus*), el lugar de procedencia de los individuos, la fecha en que se traspasaron los insectos a éste y un número de registro. La colonia se alimentó semanalmente, utilizando ratones blancos (*Mus musculus*) cepa ICR. Los ratones se mantuvieron en el bioterio de la Facultad de Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Nacional de Colombia.

Correspondencia:

Ligia Inés Moncada, Departamento de Salud Pública, Universidad Nacional de Colombia, Carrera 30 N° 45-03, edificio 471, Bogotá, D.C., Colombia.

Teléfono: (571) 316 5505

limoncadaa@unal.edu.co

Recibido: 28/05/12; aceptado: 16/11/12

Para el estudio del comportamiento durante su alimentación, se tomaron 30 insectos de cada estadio para un total de 180 individuos. Los insectos se mantuvieron en ayuno durante 15 días, luego de mudar, con la finalidad de que al momento de iniciar la alimentación su abdomen se encontrara vacío. Cada insecto fue pesado en una balanza analítica marca Ohaus, dentro de un recipiente de peso conocido y de material totalmente transparente, que permitía observar el comportamiento de cada insecto y en el cual se mantuvieron durante la alimentación.

A partir de la observación del comportamiento de cada uno de los estadios, tanto ninfas como adultos, se obtuvieron los siguientes valores:

1. El tiempo promedio que tardan en alcanzar la repleción. Se midió desde el inicio de la primera picadura (contacto con el huésped) hasta que el insecto se retiró del huésped con la proboscis doblada ventralmente. Se pueden presentar tres situaciones: la primera, que el insecto pique solo una vez y se quede en el mismo sitio hasta alcanzar la repleción; la segunda, que el insecto pique y se tome un lapso de tiempo mientras logra alcanzar un vaso, y la tercera, que pique en más de un sitio. Debido a que estas observaciones no fueron evaluadas objetivamente, se decidió tomar el tiempo inicial, desde cuando se observó al insecto picando.
2. El tiempo transcurrido desde el inicio de la ingestión hasta alcanzar la primera deyección. Para estos parámetros se tuvieron en cuenta los resultados del trabajo de Guarneri, *et al.* (14), quienes al estudiar el comportamiento de los triatominos durante su alimentación, mediante la metodología creada por Smith y Riend y midiendo la resistencia de las cargas eléctricas de la bomba del cibario del insecto cuando este empieza a ingerir la sangre, consideraron que los datos obtenidos con esta metodología eran muy variables y probablemente se debían a factores que no pueden ser controlados, tales como el tamaño del vaso sanguíneo o las diferencias fisiológicas entre arteriolas y venas. Las interrupciones que observaron los autores en los estímulos eléctricos, las explican por diferentes mecanismos como incapacidad de mantener el flujo de sangre o la pérdida de la canalización del vaso (14).

Por lo tanto, en este trabajo el inicio de la ingestión se refiere al tiempo en el cual se observaba que

la proboscis estaba en contacto con el huésped, porque no se tenía una evidencia más objetiva de si estaban succionando sangre o no, durante todo el tiempo de observación.

3. Número promedio de deyecciones de cada uno de los estadios de *R. robustus* durante la ingestión de sangre.
4. Porcentaje de individuos que defecan durante la comida.
5. Promedio de deyecciones durante la comida. Una vez el insecto finalizaba la alimentación, se pesaba dentro del recipiente en el cual fue alimentado. El peso inicial de cada individuo (P_i) y su peso luego de la alimentación (P_f), se utilizaron para determinar los siguientes valores: i) peso promedio en mg de los estadios de desarrollo de *R. robustus*, calculado como el promedio del peso inicial de los individuos de un estadio al inicio de éste; ii) peso promedio de sangre ingerida en mg por los estadios de desarrollo de *R. robustus* (peso después de la alimentación menos peso inicial), y iii) número de veces promedio que aumenta su peso cada uno de los estadios de desarrollo de *R. robustus* (peso después de la alimentación dividido por el peso inicial).

Análisis estadístico

Para las variables correspondientes al peso inicial, sangre ingerida y número de veces que cada estadio aumenta su peso después de la alimentación, se compararon las series de valores para los estadios de desarrollo mediante un análisis de varianza de una vía (*one-way ANOVA*), con intervalos de confianza de 95 %. Las diferencias fueron significativas cuando p era menor de 0,05. La normalidad de los datos se comprobó mediante la prueba de Shapiro-Wilk y, la homogeneidad de varianza, mediante el test de Levene. Los resultados se tabularon en el *software* Microsoft Office Excel 2007™ y para el análisis estadístico se utilizó el *software* Statistix™, versión 9.0

Consideraciones éticas

El presente trabajo contó con la aprobación del Comité de Ética de la Facultad de Medicina de la Universidad Nacional de Colombia. Para el uso de ratones se siguieron los criterios dispuestos en la Ley 84 de 1989. Antes de alimentar los triatominos, los ratones eran anestesiados según el protocolo del Bioterio Central de la Universidad Nacional de Colombia, con una mezcla de xilazine y quetamina, según el peso del animal.

Resultados

Tiempo para alcanzar la repleción

Los tiempos de alimentación entre estadios no presentaron una tendencia definida. El primer estadio llegó a la repleción en un promedio de 33:59±13:35 minutos:segundos, mientras que los estadios segundo (NII), tercero (NIII) y cuarto (NIV) no superaron los 21:25 minutos:segundos. El quinto estadio (NV) presentó el mayor tiempo para llegar a la repleción (44:55±15:10 minutos:segundos), superando a machos (40:08±19:05 minutos:segundos) y hembras (44:22±17:11 minutos:segundos).

Primera deyección

En todos los estadios se observaron deyecciones durante la alimentación (tiempo en contacto con el huésped) (figura 1). La primera deyección se produjo en un tiempo promedio mínimo de 11:35±02:25 minutos:segundos en el tercer estadio (NIII) y, en hembras adultas, en un tiempo máximo

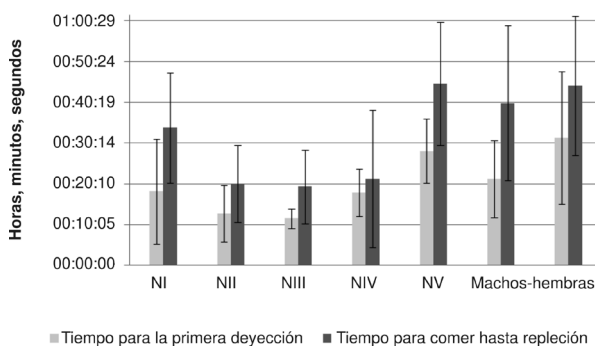


Figura 1. Tiempo para comer hasta repleción y tiempo para la primera deyección para los estadios de desarrollo de *Rhodnius robustus*. Los tiempos se expresan en horas: minutos: segundos.

de 31:28±16:23 minutos:segundos. Los porcentajes de individuos que defecan durante la alimentación variaron de 13,3 % en el primer estadio (NI) a 93,3 % en machos adultos. Las deyecciones promedio variaron de 1,0±0,0 deyecciones en el tercer (NIII) y cuarto (NIV) estadios, a 1,5±1,0 deyecciones en el primero (NI) (cuadro 1).

Peso inicial

En la figura 2 se muestra un aumento exponencial en la biomasa de los insectos a lo largo de su desarrollo en los diferentes estadios. Las ninfas de primer estadio presentaron un peso promedio de 0,20±0,08 mg al inicio del estadio, el cual aumentó a 1,06±0,31 mg en el segundo estadio (NII), a 5,70±1,39 mg en el tercer estadio (NIII), a 13,28±3,84 mg en el cuarto estadio (NIV), a 25,02±5,91 mg en el quinto estadio (NV), a 64,320,58 mg en machos adultos y a 74,57±34,22 mg en hembras adultas (cuadro 2). No se presentaron diferencias estadísticas significativas entre machos y hembras ($p=0,4188$).

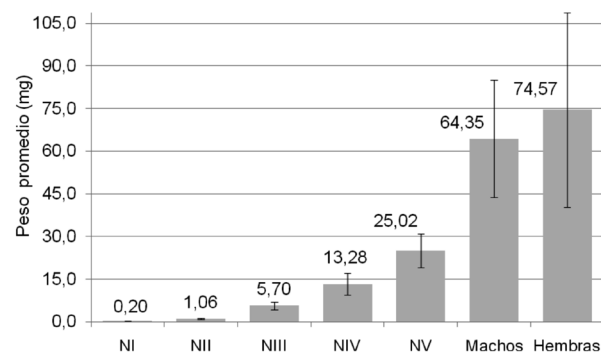


Figura 2. Peso promedio en mg de los estadios de desarrollo de *Rhodnius robustus*

Cuadro 1. Patrones de alimentación y defecación de *Rhodnius robustus* alimentado sobre ratón en condiciones de laboratorio.

Estadio	Tiempo para la primera deyección		Tiempo hasta repleción		Individuos que defecan durante la comida	Deyecciones durante la comida	
	Promedio*	DE**	Promedio	DE*		Promedio*	DE**
NI	18:18	12:58	33:59	13:35	13,3	1,5	1,0
NII	12:48	07:04	20:11	09:31	68,0	1,3	0,5
NIII	11:35	02:25	19:26	09:09	28,0	1,0	0,0
NIV	18:01	05:50	21:25	16:58	88,0	1,0	0,0
NV	28:13	07:58	44:55	15:10	86,4	1,3	0,5
Machos	21:18	09:30	40:08	19:05	93,3	1,2	0,4
Hembras	31:28	16:23	44:22	17:11	50,0	1,3	0,5

** Los tiempos se expresan en minutos:segundos.

* DE: desviación estándar

Cuadro 2. Peso inicial, sangre ingerida en mg y relación peso final/peso inicial (P_f/P_i) para los estadios de desarrollo de *Rhodnius robustus*

Estadio	Peso inicial(mg)		sangre ingerida (mg)		Pf/Pi	
	Promedio*	DE**	Promedio	DE*	Promedio*	DE**
NI	0,20	0,08	1,96	0,74	12,21	4,09
NII	1,06	0,31	12,67	3,33	12,95	2,64
NIII	5,70	1,39	44,19	7,77	8,81	0,73
NIV	13,28	3,84	176,02	34,83	14,72	2,36
NV	25,02	5,91	337,19	124,01	14,27	4,06
Machos	64,35	20,58	124,23	31,67	3,07	0,73
Hembras	74,57	34,22	198,26	56,07	4,01	1,04

* DE: desviación estándar

Sangre ingerida

La cantidad de sangre ingerida por las ninfas aumentó de manera proporcional al tamaño del insecto (cuadro 2). Sin embargo, el consumo de sangre en relación con el tamaño del insecto decrece en los adultos; en la ninfa V (NV), el consumo promedio de sangre ($337,19 \pm 124,01$ mg) duplica la cantidad ingerida por los adultos ($161,25$ mg) ($p < 0,00001$).

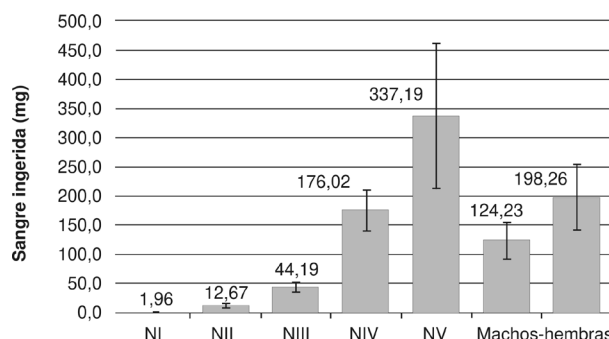
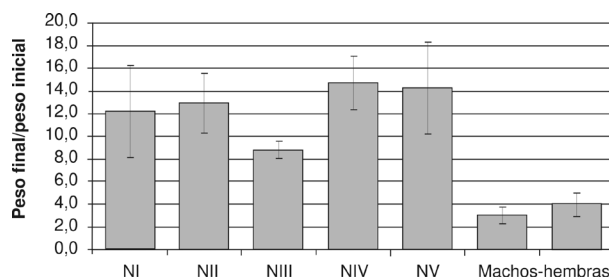
En contraste con el peso inicial de los adultos, existieron diferencias entre la cantidad de sangre ingerida por los machos y la ingerida por las hembras ($p = 0,0002$). Los machos consumieron en promedio $124,23 \pm 31,67$ mg de sangre, mientras que las hembras consumieron en promedio $198,26 \pm 56,07$ mg (figura 3), para una diferencia de $74,03$ mg de sangre.

Relación de cantidad de sangre ingerida y estadio de desarrollo

El número de veces que un individuo aumenta su peso después de la alimentación se expresa en la figura 4 como la relación entre el peso final del individuo (P_f) y su peso inicial (P_i).

Durante cada uno de los estadios de ninfa, los individuos aumentaron su masa después de alimentarse, entre $8,81 \pm 0,73$ y $14,72 \pm 2,36$ veces, antes de alcanzar la forma adulta. La relación entre peso final y peso inicial (P_f/P_i) no presentó diferencias significativas entre los estadios NI, NII, NIII, NIV y NV ($p = 0,0583$). Sin embargo, en los adultos este valor fue dos a cuatro veces menor con respecto a los estadios inmaduros ($p < 0,00001$). El menor aumento de masa durante la fase inmadura se dio en el tercer estadio ninfal (figura 4).

Por su parte, los machos y las hembras presentaron diferencias significativas en las veces que aumentó su masa después de la alimentación ($p = 0,0123$),

**Figura 3.** Peso promedio de sangre ingerida en mg por los estadios de desarrollo de *Rhodnius robustus***Figura 4.** Número de veces promedio que aumentan su peso después de la alimentación (peso final/peso inicial) cada uno de los estadios de desarrollo de *Rhodnius robustus*

superando las hembras a los machos con una diferencia de $0,94$ veces (cuadro 2).

Discusión

Los resultados de este trabajo muestran algunas características de la especie *R. robustus* que tienen importancia en la competencia vectorial del insecto en la transmisión de *T. cruzi*, como la cantidad de sangre ingerida y el tiempo en que ocurre la primera deyección.

Una importante característica biológica de los triatomíneos es su carácter hematófago, el cual confiere a todas las especies de este grupo un potencial como vectores de *T. cruzi* (15). Sin

embargo, el tiempo transcurrido entre la ingestión de sangre y la primera subsecuente deyección, varía entre las especies, lo cual otorga a cada especie importancia desde el punto de vista epidemiológico, considerando que las formas infecciosas de *T. cruzi* se encuentran en las heces del insecto (15,16).

Las infecciones se producen por contaminación, en su mayoría, en el sitio de penetración de la proboscis en la piel del huésped. Por lo tanto, los vectores más eficaces son aquellos que defecan mientras están aún en contacto con la fuente de alimento, tal como sucede con *R. prolixus* (17,18).

Como lo ha expuesto Días (19), el comportamiento de los triatominos es diferente en relación con la dinámica de deyección: los de mayor potencial para la transmisión de *T. cruzi* son los que presentan mayor frecuencia en la eliminación de las heces o los que completan en menor tiempo la ingestión de sangre, o los que interrumpen un mayor número de veces la picadura. Por lo tanto, un factor que favorece la competencia vectorial de *R. robustus* es defecar durante la alimentación. Este comportamiento se observó en todos los estadios, tanto inmaduros como adultos, entre los cuales se destaca el quinto estadio (NV) que toma el mayor tiempo de contacto con el huésped y presenta un porcentaje alto de individuos que defecan durante la alimentación, con un promedio de más de una deyección por insecto, sumado a la cantidad de sangre que puede ingerir en comparación con los otros estadios.

Estos resultados difieren a los informados por Barreto-Santana, *et al.* (20), ya que estos autores no mencionan deyecciones durante el período de ingestión, sólo hasta dos minutos después de haberla terminado. Arévalo, *et al.* (18), informan que *R. prolixus* defeca sobre el huésped cuando todavía está ingiriendo sangre, mientras que las ninfas N1 y los machos son los únicos estadios de *R. colombiensis* que lo hacen sobre el huésped, pero con promedios que no superan una deyección por insecto. Estos datos contrastan con los encontrados en el presente estudio sobre *R. robustus*, en el que se encontró que todos los estadios defecan sobre el huésped. El hecho de que los ejemplares de *R. robustus* tomen mayor cantidad de sangre y demoren un tiempo más largo ingiriendo, puede explicar la diferencia en el número de veces que defecan sobre el huésped.

Según lo reportado, los triatominos tardan entre 10 y 30 minutos en alimentarse totalmente (16,21).

Alimentado sobre ratón, *R. prolixus* puede tardar entre 10:11 y 23:13 minutos:segundos (21), y en *R. nasutus*, la mayoría de las ninfas, a excepción de las ninfas de V estadio, tomaron más de 15 minutos en alimentarse (22); además, demoraron menos tiempo en alcanzar la repleción del insecto. En este estudio, *R. robustus* tardó entre 19:26±09:09 minutos:segundos y 44:55±15:10 minutos:segundos en contacto con el huésped, superando los tiempos reportados anteriormente. Aldana, *et al.*, (17), encontraron que *R. robustus* se alimenta en menos de 15 minutos. Sin embargo, estos autores trabajaron con membrana de látex y en el presente estudio se hizo con ratón anestesiado, por lo cual los resultados no se pueden comparar.

Las probabilidades de una infección exitosa por *T. cruzi* mediante las heces de un triatmino, dependen del porcentaje de insectos que defecan durante la alimentación y el número promedio de deyecciones sobre el huésped. A pesar de que en todos los estadios evaluados de *R. robustus* se observan deyecciones durante la alimentación, no en todos los estadios se presenta el mismo porcentaje de individuos que defecan, así como no es igual el número de deyecciones entre los individuos de diferentes estadios.

En *R. robustus* se observa un aumento exponencial en la biomasa de los insectos a lo largo de su desarrollo en los diferentes estadios, dándose el crecimiento total del individuo durante las etapas previas a la ecdisis, lo cual concuerda con lo reportado por Mirth y Riddiford (23), sin presentarse un aumento de tamaño durante las fases adultas del ciclo de vida. Así, el peso inicial del insecto adulto puede variar de acuerdo con las condiciones bajo las que se desarrolle la ninfa (24). El crecimiento se refiere al incremento en biomasa que experimenta el individuo durante el periodo comprendido entre la incubación del huevo y el final de la fase de ninfa, el final del ciclo de vida o entre estadios de ninfa (23). Cada uno de estos aumentos en la biomasa, antes de la muda, genera la secreción de la hormona protoracicotrópica (PTTH) la cual, a su vez, induce la síntesis de la hormona ecdisona responsable de la muda (23). De tal forma, la masa del segundo estadio (NII) al inicio de este (1,06 mg) será el peso crítico alcanzado por el primer estadio (NI) para iniciar la muda. En los adultos, este peso crítico está determinado por el peso del último estadio de ninfa (25), el cual, para *R. robustus*, fue de 25,02 mg en el quinto estadio.

La cantidad de sangre ingerida por las ninfas aumenta de manera proporcional al tamaño del insecto (figura 3), lo cual se debe a que la energía destinada al crecimiento es una función lineal de la comida ingerida (25,26). Desde el punto de vista epidemiológico, este hallazgo tiene implicaciones importantes, porque la mayor ingestión la hacen las ninfas de quinto estadio; además, estas son las que permanecen un tiempo más prolongado ingiriendo sangre del huésped, lo cual puede significar que tienen mayor probabilidad de infectarse con *T. cruzi* y, si están infectadas, hay una mayor probabilidad de infectar al huésped del cual se están alimentando. Además, desde el punto de vista metabólico se puede decir que, durante las fases tempranas de un estadio inmaduro, la energía destinada al crecimiento se almacena en cuerpos grasos y, posteriormente, antes del inicio de la muda, esta energía es movilizada para procesos como la formación de la nueva cutícula y la emergencia del nuevo estadio (27).

La tendencia de consumo de sangre en relación con el tamaño del insecto aumenta del primero al quinto estadio ($1,96 \pm 0,74$ mg a $337,19 \pm 124,01$) y disminuye en los adultos; la mayor cantidad de sangre ingerida se observa en el quinto estadio, en el cual el consumo promedio de sangre duplica la cantidad ingerida por los adultos. Durante la fase adulta el insecto no crece (25), así que las necesidades energéticas están exentas del gasto que genera una muda (27), lo cual se observa como un menor consumo de sangre en los adultos respecto al estadio inmediatamente anterior. Esta característica biológica que asigna un importante rol vectorial a las ninfas de quinto estadio de *R. robustus*, debido a la cantidad de sangre que deben ingerir, en comparación con los demás estadios, lo cual posiblemente influye en el tiempo que debe permanecer en contacto con el huésped y en la búsqueda de una nueva fuente de alimento en caso de interrumpirse la alimentación.

La cantidad de sangre ingerida, aun cuando juega un papel importante en el potencial vectorial de los triatominos, no muestra una relación directa con la competencia vectorial entre especies. Aunque esta depende del tamaño del insecto, no necesariamente las especies de gran tamaño son vectores más eficientes que las de menor tamaño, porque, como se sabe, la competencia vectorial depende de varios factores entre los que se destaca la domiciliación.

El número de veces que los triatominos adultos aumentan su masa corporal, de dos a cuatro veces

(21), depende de las necesidades energéticas de su mantenimiento, gasto reproductivo y energía heredadas de las fases de ninfa (25,26). En las fases inmaduras, el aumento de masa corporal incluye, además de su mantenimiento, el gasto que implica la muda, el cual supera el gasto energético reproductivo de las fases adultas. Así, el volumen de sangre que ingieren las ninfas puede ser de ocho a nueve veces su peso corporal; sin embargo, en adultos puede ser de dos a cuatro veces (21). En consecuencia, la relación entre el peso final y el peso inicial (P_f/P_i) es similar entre los estadios de ninfa ($p=0,0583$), mientras que en los adultos este valor es dos a cuatro veces menor con respecto a los estadios inmaduros ($p<0,00001$), hallazgo similar a lo informado por Guarneri, *et al.*, para *T. brasiliensis* (28). Por otra parte, los insectos que se alimentan como adultos no tienen que depender por completo de las reservas de energía heredadas de las fases de ninfa. Sin embargo, entrar en la etapa adulta con un apreciable almacenamiento de cuerpos grasos puede incrementar el éxito reproductivo del individuo (27).

Los parámetros del comportamiento alimenticio, como tiempo promedio para la primera deyección, tiempo promedio para comer hasta la repleción, porcentaje de individuos que defecan durante la comida y promedio de deyecciones durante la comida, varían entre los estadios, lo cual sugiere diferencias en cuanto a esta característica como parte de la competencia vectorial de los individuos de *R. robustus* como vectores de *T. cruzi*, para cada uno de sus estadios de desarrollo. Por otra parte, el comportamiento de los triatominos durante su alimentación está mediado por variables como el peso crítico alcanzado por un individuo para iniciar la muda y la cantidad de sangre que el insecto puede ingerir, las cuales dependen de la edad, estadio y el tamaño del insecto; por lo tanto, no deben analizarse como factores interespecíficos independientes en la transmisión de *T. cruzi*.

Por otro lado, los trabajos de Aldana, *et al.* (29), y de Braga, *et al.* (30), en los que observaron el ciclo biológico de *R. robustus* más corto cuando eran alimentados con sangre de mamíferos, pueden indicar una mayor adaptabilidad a estos huéspedes.

Teniendo en cuenta los parámetros de comportamiento durante su alimentación hallados en este trabajo y por otros autores, y la sugerencia de Cecere, *et al.*, las intrusiones a las viviendas pueden considerarse como el inicio del proceso

de colonización (31). Además, estas especies son importantes porque pueden reemplazar a las especies domiciliadas después que estas han sido eliminadas, como se registró en Brasil (15), o pueden contaminar la comida o enseres utilizados en el proceso de los alimentos y dar lugar a brotes, como los ilustrados en la literatura científica en los últimos años. (5,6,28,31-34). Además de la eficacia reproductiva de estos triatominos, cuyo ciclo biológico es más corto, al ser alimentados con sangre humana los resultados obtenidos sugieren una mayor competencia vectorial que la de otras especies del género *Rhodnius*. Como lo expusieron Gürtler, *et al.* (33), al hacer un control de la enfermedad de Chagas, los vectores del peridomicilio tienen una importancia especial debido al papel que pueden jugar en la colonización de nuevos ambientes y la reinfestación de las casas.

Agradecimientos

A los compañeros del Laboratorio de Entomología Médica, a la Facultad de Medicina de la Universidad Nacional de Colombia y al Bioterio de la Facultad de Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Nacional de Colombia, por su constante colaboración y apoyo, tanto material como humano.

Conflicto de intereses

Los autores del presente artículo declaran que no había conflictos de intereses en ningún aspecto al momento de la investigación.

Financiación

Este trabajo fue financiado por la Facultad de Medicina de la Universidad Nacional de Colombia.

Referencias

1. **Corredor A, Santacruz M, Páez S, Guatame LA.** Distribución de los triatominos domiciliarios en Colombia. Bogotá: Ministerio de Salud, Instituto Nacional de Salud; 1990.
2. **Loza-Murguía M, Noireau F.** Vectorial capacity of *Triatoma guayasana* (Wygodinsky & Abalos) (Hemiptera: Reduviidae) compared with two other species of epidemic importance. *Neotrop Entomol.* 2010;39:799-10. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-566X2010000500020>
3. **Molina JA, Gualdrón LE, Brochero HL, Olano VA, Barrios D, Guhl F.** Distribución e importancia epidemiológica de las especies de triatominos (Reduviidae: Triatominae) en Colombia. *Biomédica.* 2000;20:344-60.
4. **Guhl F.** Enfermedad de Chagas: realidad y perspectivas. *Rev Biomed.* 2009;20:228-34.
5. **Nobrega AA, García MH, Tatto E, Obara MT, Costa E, Sobel J, et al.** Oral transmission of Chagas disease by consumption of açai palm fruit, Brazil. *Emerg Infect Dis.* 2009;15:653-5. <http://dx.doi.org/10.3201/eid1504.081450>
6. **Valente SA, da Costa Valente V, das Neves Pinto AY, Barbosa César M, dos Santos MP, Miranda CO, et al.** Analysis of an acute Chagas disease outbreak in the Brazilian Amazon: Human cases, triatomines, reservoir mammals and parasites. *Trans R Soc Trop Med Hyg.* 2009;103:291-7. <http://dx.doi.org/10.1016/j.trstmh.2008.10.0479>
7. **Feliciangeli MD, Dujardin JP, Bastrenta B, Mazzarri M, Villegas J, Flores M, et al.** Is *Rhodnius robustus* (Hemiptera: Reduviidae) responsible for Chagas disease transmission in Western Venezuela? *Trop Med Int Health.* 2002;7:280-7. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-3156.2002.00853.x>
8. **Fé NF, Magalhaes LK, Fé FA, Arafian SK, Monteiro WM, Barbosa MG.** Occurrences of triatomines in wild and domestic environments in the municipality of Manaus, State of Amazonas. *Rev Soc Bras Med Trop.* 2009;42(Suppl.6):642-6. <http://dx.doi.org/10.1590/S0037-86822009000600006>
9. **Pavan MG, Monteiro FA.** A multiplex PCR assay that separates *Rhodnius prolixus* from members of the *Rhodnius robustus* cryptic species complex (Hemiptera: Reduviidae). *Trop Med Int Health.* 2007;12(Suppl.6):751-8. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3156.2007.01845.x>
10. **Gutiérrez R, Angulo VM, Aguilar F, Reyes A, Tarazona Z, Sandoval CM.** Aspectos ecológicos de la enfermedad de Chagas en la región nororiental de Colombia. En: Vallejo GA, Carranza JC, Jaramillo JC. *Biología, epidemiología y control de la tripanosomiasis americana y leishmaniasis.* Ibagué: Lito Ediciones Tolima; 2000. p. 33-5.
11. **Guhl F, Aguilera G, Pinto N, Vergara D.** Actualización de la distribución geográfica y ecoepidemiología de la fauna de triatomeos (Reduviidae: Triatominae) en Colombia. *Biomédica.* 2007;27(Suppl.1):143-62.
12. **Dujardin JC, Herrera S, Do Rosario V, Arévalo J, Breaht M, Carvasco HJ, et al.** Research priorities for neglected diseases in Latin American and the Caribbean region. *Plos Negl Trop Dis.* 2010;4:e780. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pntd.0000780.t001>
13. **Guhl F, Pinto N, Aguilera G.** Sylvatic triatominae: A new challenge in vector control transmission. *Mem Inst Oswaldo Cruz.* 2009;104:71-5. <http://dx.doi.org/10.1590/S0074-02762009000900012>
14. **Guarneri A, Diotaiuti L, Gontijo NF, Gontijo AF, Pereira MH.** 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.* 2000; 46:1121-7. [http://dx.doi.org/10.1016/S0022-1910\(99\)00222-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0022-1910(99)00222-X)
15. **Sherlock I.** Vectors. En: Brener Z, Andrade ZA, Barral-Neto M, editores. *Trypanosoma cruzi e doença de chagas.* Segunda edición. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan; 2000. p. 21-40.
16. **Lent H, Wygodzinsky P.** Revision of triatominae (Hemiptera: Reduviidae) and their significance as vectors of Chagas disease. *Bull Am Mus Nat Hist.* 1979;163:121-516.
17. **Aldana E, Lizano E, Rodríguez M, Valderrama A.** Alimentación y defecación en triatominos del género *Rhodnius* (Hemiptera: Reduviidae) alimentados con sangre humana. *Rev Biol Trop.* 2001;49(Suppl.2):693-3.
18. **Arévalo A, Carranza J, Guhl F, Clavijo J, Vallejo G.** Comparación de los patrones de alimentación y defecación

- de *Rhodnius colombiensis* y *Rhodnius prolixus* (Hemiptera: Reduviidae, Triatominae) en condiciones de laboratorio. Biomédica. 2007;27(Suppl.1):101-9.
19. **Dias E.** Observação sobre eliminação de deyeções e tempo de *sucção* em alguns triatomíneos sulamericanos. Mem Inst. Oswaldo Cruz. 1956;54:115-9.
 20. **Barreto-Santana D, Starling J, Gorgel-Goncalves R, Cuba CA.** Biología comparativa e comportamento alimentar de *Rhodnius neglectus* e *Rhodnius robustus* (Triatominae) sob condições de laboratorio. Rev Soc Bras Med Trop. 2011;44:490-5. <http://dx.doi.org/10.1590/S0037-86822011000400018>
 21. **Castillo D, Wolff M.** Aspectos del comportamiento de los triatominos (Hemiptera: Reduviidae), vectores de la enfermedad de Chagas. Biomédica. 2000;20:59-5.
 22. **Oliveira TG, Carvalho-Costa FA, Sarquis O, Lima MM.** Feeding and defecation pattern of *Rhodnius nasutus* (Hemiptera; Reduviidae) a triatomine native to an area endemic for Chagas Diseases in the state of Ceará, Brazil. Am J Trop Med Hyg. 2009;81:651-5. <http://dx.doi.org/10.4269/ajtmh.2009.08-0590>
 23. **Mirth CK, Riddiford LM.** Size assessment and growth control: How adult size is determined in insects. Bioessays. 2007;29:344-55. <http://dx.doi.org/10.1002/bies.20552>
 24. **Chapman RF.** The Insects: Structure and function. Cambridge, United Kingdom: Press Syndicate of the University of Cambridge; 1998. p. 771.
 25. **Nijhout HF.** The control of body size in insects. Dev Biol. 2003;261:1-9. [http://dx.doi.org/10.1016/S0012-1606\(03\)00276-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0012-1606(03)00276-8)
 26. **Beddington JR, Hassell MP, Lawton JH.** The components of arthropod predation II. The predator rate of increase. J Anim Ecol. 1976;45:165-85.
 27. **Lorenz MW, Gäde G.** Hormonal regulation of energy metabolism in insects as a driving force for performance. Integr Comp Biol. 2009;49:380-92. <http://dx.doi.org/10.1093/icb/icp019>
 28. **Guarneri AA, Diotaiuti L, Gontijo NF, Gontijo AF, Pereira MH.** Blood-feeding performance of nymphs and adults of *Triatoma brasiliensis* on human hosts. Acta Trop. 2003;87:361-9. [http://dx.doi.org/10.1016/S0001-706X\(03\)00121-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0001-706X(03)00121-9)
 29. **Aldana E, Zamora E, Lizano E.** Ciclo biológico de *Rhodnius robustus*, Larrousse, 1927 alimentado con sangre humano en condiciones de laboratorio. Entomol Vect. 2005;12:53-60.
 30. **Braga MV, Prata KC, Brazil RP.** Biology of nymphs of *Rhodnius robustus* Larrousse, 1927 (Hemiptera, Reduviidae), fed on pigeon or on Swiss mouse blood in laboratory conditions. Rev Bras Biol. 1999;59:91-4.
 31. **Cecere MC, Castañera MB, Canale DM, Chuit R, Gurtler RE.** *Trypanosoma cruzi* infection in *Triatoma infestans* and other triatomines: Long-term effect of a control program in rural northeastern Argentina. Rev Panam Salud Pública. 1999;5:392-7. <http://dx.doi.org/10.1590/S1020-49891999000500003>
 32. **Alarcón B, Díaz-Bello Z, Colmenares C, Duiz-Guevara R, Mauriello L, Zavala-Jaspe K, et al.** Large urban outbreak of orally acquired acute Chagas disease at a school in Caracas. J Infect Dis. 2010;201:1308-15. <http://dx.doi.org/10.1086/651608>
 33. **Ríos JF, Arboleda M, Montoya AN, Alarcón EP, Parra-Henao GJ.** Probable brote de transmisión oral de enfermedad de Chagas en Turbo, Antioquia. Biomédica. 2011;31:185-95.
 34. **Gürtler RE, Cecere MC, Canale DM, Castañera MB, Chuit R, Cohen JE.** Monitoring house reinfestation by vectors of Chagas disease: A comparative trial of detection methods during four-year follow-up. Acta Trop. 1999;72:213-34. [http://dx.doi.org/10.1016/S0001-706X\(98\)00096-5](http://dx.doi.org/10.1016/S0001-706X(98)00096-5)