COMPORTAMIENTO SEXUAL DE TRIATOMA GERSTAECKERI STAL (HEMIPTERA: REDUVIDAE)

Jaime Garcia-Pérez, Alberto Blanco-Piñón y Eloísa Navarro-Fernández Facultad de Ciencías Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. A.P. F-16, C.P. 66450. San Nicolás de los Garza, N.L., MEXICO

RESUMEN

7. gerstaeckeri no exhibe un patrón de cortejo precopulatorio durante los encuentros sexuales. En condiciones experimentales los machos localizan a las hembras por contacto accidental. Las hembras pueden copular hasta tres veces en el lapso de una hora pero en cada ocasión con un macho diferente. La duración de la cópula varía en tiempo en función del número de machos presentes, aunque su promedio es de 15 ± 5 min. Durante los primeros tres minutos de la cópula el 70% de los machos extienden la proboscis entre 45° y 90° tocando con ésta a la hembra. Los machos pueden copular un máximo de dos veces en el lapso de una hora. El comportamiento sexual consta de 7 pasos. Las hembras presentan dos comportamientos para evitar ser copuladas: huida o levantamiento y forcejeo del cuerpo si el macho está sobre ella. Los machos efectúan movimientos de sacudidas rítmicas si son montados por otro macho o hembra, lo que parece ser un comportamiento que le indica al individuo que está arriba el sexo del que está abajo. La esterectipia de su comportamiento sexual es discutida.

Palabras Clave: Triatoma gerstaeckeri, Hemiptera, Reduviidae, chinche comportamiento sexual.

ABSTRACT

T. gerstaeckeri does not exhibit a precopulatory courtship pattern during sexual encounters. Under laboratory conditions males locate females through accidental contact followed by mounting and copulation. Females may copulate as many as three times in one hour but each time with a different male. Mating duration may vary in length according to the number of males present, but it lasts on average 15 ± 5 min. During the first 3 min, 70% of males extend their proboscis and touch the female with it at an angle ranging from 45° to 90° . Males can copulate twice as maximum in one hour. Sexual behavior consists in 7 steps. Females exhibit two different behaviors to avoid copulation: to flee or to struggle (if the male has already mounted the female). Males jerk rhythmically if they are mounted by an individual (male or female). It seems that this behavior indicates to the mounting individual the sex and sexual receptivity of the mounted individual. It is discussed that sexual behavior of this bug is not steroetyped.

Key Words: Triatoma gerstaeckeri, Hemiptera, Reduviidae, bug sexual behavior.

INTRODUCCION

Los miembros de la subfamilia Triatominae son transmisores de la enfermedad de Chagas en América Latina con aproximadamente 16-18 millones de personas infectadas por *Trypanosoma cruzi* (Schofield 1990). En México existen 27 especies de triatominos, de las cuales 18 han resultado infectadas por el parásito (Zárate y Zárate 1985), y de éstas, sólo de algunas se ha estudiado el comportamiento. Estos estudios se han enfocado básicamente hacia la alimentación, orientación,

comunicación, defensa contra los depredadores, selección de hábitat, patrones de actividad diaria y preferencias de sustratos y dispersión (Schofield 1979, Carcavallo y Martínez, 1985, Galaviz et al. 1991) y escasos trabajos de la conducta sexual de los mismos (Lima-Carvalho et al., 1985, Lima, et al., 1986, Sordillo y De Almeida, 1988., Rojas, et al., 1990, Rojas 1991, Rojas y Cruz-López, 1992).

Aunque parecen existir pocas diferencias de conducta sexual entre especies del mismo género (Rojas, 1990, Rojas y Cruz-López 1992), las posibilidades de estar asociadas o no a la vivienda humana, o de estar en proceso de adaptación a la misma, parecen tener influencia en la evolución de la estereotipia del comportamiento sexual. La hipótesis que propone Schofield (1988), es que mientras más adaptada esté la especie a los ambientes domésticos debería ser menos estereotipada. En este trabajo se describe el comportamiento sexual de *Triatoma gerstaeckeri*, especie en vías de adaptación a la vivienda humana y se discute su evolución conductual.

MATERIAL Y METODOS

Los individuos experimentales de *T. gerstaeckeri*, de 4 meses de edad, proceden de una colonia establecida en el laboratorio durante 4 generaciones, de individuos originarios del Municipio de General Terán, N.L. y mantenidos con sangre de conejo. La identificación de los mismos se efectuó siguiendo la clave de Lent y Wygodzinsky (1979).

Las observaciones se efectuaron en el laboratorio, a una temperatura de $26 \pm 2^{\circ}$ C y con una iluminación de 95 lux, en un dispositivo plástico de $30 \times 20 \times 10$ cm separado en su mitad por un cartón y cubierto por un vidrio.

Para observar el comportamiento sexual y elaborar la secuencia del comportamiento sexual, parejas de un macho y una hembra virgen (grupo 1) fueron colocados en el dispositivo (10 repeticiones). Para cuantificar el número de cópulas por hembra, dos machos y una hembra virgen (grupo 2) fueron colocados en un dispositivo con las mismas características previas (10 repeticiones). Si al término de 15 mín, de haber puesto en el dispositivo a cualquiera de los grupos no había cópula, eran reemplazados por otros individuos. En caso de haber cópula, el tiempo de observación se prolongaba a una hora.

Con el fin de evaluar posibles diferencias en los tiempos de cópula, los tiempos en que se inician los movimientos de patas y antenas del macho sobre la hembra, y los de permanencia del macho sobre la hembra post-cópula, entre los dos grupos anteriores, se utilizó la prueba t de Student para la comparación de medias.

Finalmente, el comportamiento sexual de *T. gerstaeckeri* se compara con el descrito por Rojas (1992) en *Triatoma phyllosoma* y *T. pallidipenis*, especies del mismo género y asociadas frecuentemente a la habitación humana, para verificar la hipótesis de Schofield (1988) sobre la estereotípia del comportamiento.

RESULTADOS

En el diagrama secuencial de la cópula se observa que los individuos, al ser introducidos en el dispositivo, pasan de un estado sin movimiento a un estado de alerta comenzando a desplazarse por el dispositivo. De 31 contactos antenales y corporales establecidos por los 10 individuos, sólo una cópula se efectuó al primer contacto (3.22%), 6 al tercero (58.06%) y 3 al cuarto (38.70%). Esto nos indica que en las condiciones experimentales, la detección de la hembra es por contacto accidental para *T. gerstaeckeri*. En ningún caso se observaron movimientos atribuíbles a un cortejo. Después de uno o varios contactos, el macho monta a la hembra, que se queda inmóvil y efectúa la yuxtaposición de genitales, tomando inmediatamente la posición ventrolateral (Fig. 1).

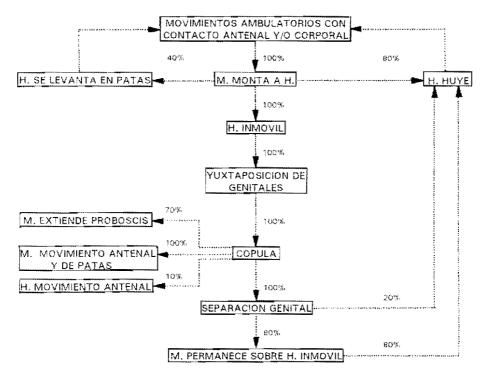


Figura 1

Diagrama secuencial del comportamiento sexual exhibido por *Triatoma gerstaeckeri*, basado en 10 cópulas. El porcentaje indica la proporción de individuos que mostraron el comportamiento que señala la flecha. M: macho, H: hembra

En siete de las 10 cópulas efectuadas, el macho extendió la proboscis de 45 a 90e tocando a la hembra durante el primer minuto. Las hembras permanecieron inmóviles durante la cópula, (sólo una movió las antenas) mientras que los machos lo hicieron sólo unos minutos (x = 4'30") con un máximo de 8' y un mínimo de 2'. En seguida el macho comenzó a mover las antenas y las patas pro y mesotorácicas sobre el cuerpo de la hembra hasta la separación genital, después de la cual el macho permaneció sobre la hembra (7 veces de 10 pruebas) con una duración promedio de 1'86". En varias ocasiones el macho intentó montar nuevamente a la hembra, pero ésta respondió con huida, con levantamiento del cuerpo sobre las puntas de las patas o sacudiendo el cuerpo para quitárselo de encima (Cuadro 1).

Cuadro 1
Resultados de los tiempos promedio de cópula, inicio del movimiento de patas y antenas posteriores a la cópula, tiempo de permanencia post-copulatorio del macho sobre la hembra y número máximo de cópulas por hembra y por macho en una hora. Número de individuos de cada serie = 10.

Variables	18 y 1a	19 y 2 <i>oto</i> *	
	en Pareja	<u>en</u> Grupo	
Tiempo promedio de cópula	15'10"	11'53"	
Tiempo máximo	201	141	
Tiempo Mínimo	10'	5*	
Inicio de movimiento de Patas y Antenas	4'30"	2'29"	
Tiempo máximo	8'	4'	
Tiempo minima	2'	1'	
Tiempo de permanencia post-copulatorio	2*26"	2'	
Número máximo de cópulas /hembra	2	3	
Número máximo de cópulas /macho	2		

El número de cópulas por hembra virgen fue de una por macho (en el transcurso de una hora de observación). Hubo un único caso de una hembra que copuló dos veces seguidas con el mismo macho, con la variante de que la primera cópula fué de 4 min y la segunda de 14 min. El tiempo promedio de cópula fue de 15'10" \pm 5'.

En hembras vírgenes expuestas a 2 machos introducidos simultáneamente (10 repetíciones) se observaron 3 casos con 2 cópulas. De los seis machos restantes, cinco copularon una vez y uno no copuló. El tiempo promedio de cópula fue de 11'53" con un máximo de 14' y un mínimo de 5'. El tiempo promedio en que el macho comenzó a mover antenas y patas sobre la hembra fué de 2'29", con un máximo de 4' y um mínimo de 1' (Cuadro 1).

Comparando las medias de los tiempos de cópula entre los individuos introducidos en parejas y aquellos en los que hubo un macho y dos hembras en grupo, con el método t de Student, hubo diferencias significativas en éstos (P<0.05) (duran más

En siete de las 10 cópulas efectuadas, el macho extendió la proboscis de 45 a 90º tocando a la hembra durante el primer minuto. Las hembras permanecieron inmóviles durante la cópula, (sólo una movió las antenas) mientras que los machos lo hicieron sólo unos minutos (*) = 4'30") con un máximo de 8' y un mínimo de 2'. En seguida el macho comenzó a mover las antenas y las patas pro y mesotorácicas sobre el cuerpo de la hembra hasta la separación genital, después de la cual el macho permaneció sobre la hembra (7 veces de 10 pruebas) con una duración promedio de 1'86". En varias ocasiones el macho intentó montar nuevamente a la hembra, pero ésta respondió con huida, con levantamiento del cuerpo sobre las puntas de las patas o sacudiendo el cuerpo para quitárselo de encima (Cuadro 1).

Cuadro 1

Resultados de los tiempos promedio de cópula, inicio del movimiento de patas y antenas posteriores a la cópula, tiempo de permanencia post-copulatorio del macho sobre la hembra y número máximo de cópulas por hembra y por macho en una hora. Número de individuos de cada serie = 10._____

Variables	18 y 18	14 y 2 <i>dd</i>	
	en P <u>arej</u> a	en Grupo	
Tiempo promedio de cópula	15'10"	11'53"	
Tiempo máximo	20'	14'	
Tiempo Minimo	10'	5'	
Inicio de movimiento de Patas y Antenas	4'30"	2'29"	
Tiempo máximo	8'	4'	
Tiempo mínimo	2'	1'	
Tiempo de permanencia post-copulatorio	2'26"	2'	
Número máximo de cópulas /hembra	2	3	
Número máximo de cópulas /macho	2		

El número de cópulas por hembra virgen fue de una por macho (en el transcurso de una hora de observación). Hubo un único caso de una hembra que copuló dos veces seguidas con el mismo macho, con la variante de que la primera cópula fué de 4 min y la segunda de 14 min. El tiempo promedio de cópula fue de 15'10" ± 5'.

En hembras vírgenes expuestas a 2 machos introducidos simultáneamente (10 repeticiones) se observaron 3 casos con 2 cópulas. De los seis machos restantes, cinco copularon una vez y uno no copuló. El tiempo promedio de cópula fue de 11'53" con un máximo de 14' y un mínimo de 5'. El tiempo promedio en que el macho comenzó a mover antenas y patas sobre la hembra fué de 2'29", con un máximo de 4' y um mínimo de 1' (Cuadro 1).

Comparando las medias de los tiempos de cópula entre los individuos introducidos en parejas y aquellos en los que hubo un macho y dos hembras en grupo, con el método t de Student, hubo diferencias significativas en éstos (P<0.05) (duran más

tiempo copulando cuando están en una relación 1 a 1 que en la relación 2 a 1) y altamente significativas en la duración del movimiento de patas y antenas sobre la hembra (p < 0.01). Por el contrario, no hubo diferencias sigificativas en los tiempos de permanencia del macho sobre la hembra entre parejas y grupos (Cuadro 2).

Cuadro 2

Estadísticas descriptivas de los tiempos de cópula (TC), de los tiempos de duración del movimiento de patas y antenas del macho sobre la hembra (TM), del tiempo de permanecia del macho sobre (a hembra post-cópula (TPC) y de la comparación de las medias de los gupos 1 (19 & 14) y de 2 (19 & 244). x= media, DS= desviación estandar, t= t de Student, P= propabilidad de errot tipo I.

	Grupo	7	DS	t	P
TC	1	15.10	4.09		₹
	2	11.55	2.73	2.19	< 0.05
TM	1	4.30	1.76	2.29	* * < 0.01
	2	2.33	1.00		<0.01
TPC	4	1.30	1.05	-1.00	>0.10
	2	2.00	1.73		

diferencia significativa

Al comparar las secuencias del comportamiento sexual de *Triatoma phyllosoma y T. pallidipennis* obtenidas por Rojas (1992) con la obtenida para *T. gerstaeckeri* se concluye que el comportamiento de *T. gerstaeckeri* no es estereotipado. Lo que se interpreta como comportamiento no estereotipado es que durante la cópula se efectuaron movimientos de patas y antenas sobre la hembra así como el contacto de la proboscis del macho sobre la mísma. Además no se observó comportamiento de vigilancia y el macho no brincó sobre la hembra.

DISCUSION

T. gerstaeckeri no presenta un cortejo previo a la cópula. La duración promedio de ésta es de 15'10" (5' cuando hay un sólo macho presente, y de 11'55" cuando hay dos machos. Durante la misma el macho estimula a la hembra con movimientos y contactos de patas, antenas y frecuentemente de la proboscis. Algunas hembras pueden copular con dos machos en forma sucesiva aunque no siempre son similares en tiempo. El 70% de los machos permanecen sobre las hembras después de la separación genital. Por los movimientos que efectúa durante la cópula consideramos que su comportamiento sexual no puede ser considerado como estereotipado.

Como en otras especies del mismo género, T. gerstaeckeri no presentó un cortejo precopulatorio, y la detección de la hembra en condiciones experimentales fue

^{**} diferencia altamente significativa

fortuita pues los encuentros se dieron cuando los individuos recorrieron el dispositivo. No se observaron comportamientos de vigilancia ni de salto por parte del macho como lo reporta Rojas (1991) para T. Phyllosoma, T. mazotti y T. pallidipennis. La identificación sexual visible está conformada por el comportamiento del individuo que es montado. Si éste permanece inmóvil, el macho intenta copular evertiendo el edeago, pero en el caso de tratarse de otro macho, el que se encuentra abajo efectúa sacudidas corporales rítmicas que cesan al descender el primero. Estos datos nos permiten suppner que los individuos no detectan un macho de una hembra por feromonas u otro tipo de comunicación, similar a lo observado en Rhodnius prolixus (Nuñez, 1985) y en T. phillosoma, T. pallidipennis y T. mazzotti (Rojas et al. 1990), aunque Schilman et al (1996) encontró que existe una comunicación estridulatoria de la hembra hacia el macho en Triatoma infestans, no percibida en nuestras observaciones. Hubo casos en que un macho pretendía copular con otro aún cuando el macho pasivo efectuaba los movimientos corporales descritos, pero ésto sólo ocurria en las ocasiones en que había dos machos y una hembra. Un fenómeno similar ha sido reportado por Núñez (1985 en Carcavallo et al., 1985) para Rhodnius prolixus.

Durante la cópula se observaron dos fases bien definidas: la primera de inmovilidad casi total de los dos individuos, que podría corresponder al período de transferencia del espermatóforo; la segunda, de un movimiento casi contínuo de antenas y patas del macho sobre el cuerpo de la hembra, y en varios casos de un contacto de la proboscis del macho sobre el cuerpo de la hembra. Este último comportamiento sugeriría la presencia de una feromona de contacto localizada posiblemente en la epicutícula (Juárez y Brenner, 1988), aunque no todos los machos lo presentaron. Según Eberhard (1985) la función posible del movimiento de patas y antenas del macho sobre la hembra sería la de estimular a ésta durante la cópula, y que durante este movimiento se haría la transferencia de substancias útiles a la misma. En las especies de triatominos citadas por Rojas (1991) y Rojas y Cruz-López (1992), los autores no mencionan la manifestación de algún tipo de estimulación corporal durante la cópula, y el uso de la extensión de proboscis en contacto con el cuerpo de la hembra parece ser único.

Aunque la posición de la cópula fue ventrolateral en todos los casos, se observó un caso, fuera de la secuencia experimental, de dos individuos en dirección opuesta al realizar la misma, la cual coincidió con la cópula más prolongada que se registró (observaciones del autor). Es importante señalar que, a excepción de una, las cópulas se efectuaron sobre una superficie vertical. La duración promedio de la cópula en las hembras vírgenes, fue de 15'10" para el caso de parejas, pero ésta puede variar por la presencia de otros machos, como se demostró en la comparación de medias (t Student), los cuales pueden desplazar, inclusive con las patas anteriores, al macho que está copulando (observaciones del autor). Rojas (1991) observó un tiempo similar en *T. phyllosoma* y *T. pallidipennis* ya que del tiempo total de cópula (16:36 ± 7:36)

y 11.47 ± 3.36) sólo se requirieron ocho y cuatro minutos respectivamente para la transferencia del espermatóforo.

El registro máximo de tiempo de cópula fué de 164'24" y se presentó en una única ocasión previa a la fase experimental, el cual parece ser inusual en triatominos, pero que podría ser una variante del control del tiempo de cópula ejercido por parte de la hembra para asegurar una mayor cantidad de esperma y líquidos accesorios (Eberhard, 1985). Los machos pudieron copular dos veces en una hora, aunque posiblemente pudieran haberlo hecho más si hubiera habido un mayor número de hembras; y el número variable de cópulas por hembra le puede proporcionar alguna ventaja adaptativa ya que la selección natural de éstas podría favorecer la discriminación en favor de espermatóforos más grandes o más numerosos (Eberhard, 1985). La presencia de varios machos parece facilitar el incremento en el número de cópulas por hembra en un tiempo definido, debido posiblemente a una mayor estimulación.

La permanencia post-copulatoria sobre la hebra en algunos insectos sirve para impedir la cópula por otro macho (Thornhill y Alcock, 1983), sin embargo, en *T. gerstaeckeri* no se presentó en todos los casos. De las 20 cópulas, sólo hubo permanencia en 14 (70%).

La naturaleza gregaria de los miembros de esta subfamilía es debida a feromonas de agregación que se liberan con las heces durante los estados inmaduros y adultos de cualquier sexo. Las feromonas funcionan más como un inactivante que como atrayente (Cruz-López et al., 1990; Schoefield y Patterson, 1977), lo que facilitaría el encuentro entre individuos de sexo diferente en sitios definidos. En nuestro caso, habiéndose colocado en un dispositivo sin olor de otros individuos, eliminamos la variable encuentro-reunión por feromonas en las heces.

Aunque existen discrepancias sobre la liberación de feromonas sexuales en algunas especies de triatominos (Rojas *et al.*, 1991), un olor particular perceptible para el olfato humano pudo identificarse durante las cópulas. Sin embargo, podría atribuirse al olor propio de las chinches a ácido propiónico y ácido isobutírico, cuya función no ha sido bien definida y a los que se les atribuyen funciones afrodisíacas o de alarma (Brenner, 1985; Kalin y Barrett, 1975).

El comportamiento sexual de especies dentro del mismo género, como *T. Phyllosoma, T. pallidipennis* y *T. mazzotti,* que están frecuentemente asociadas a la vivienda humana, es muy similar entre sí, aunque existen diferencias cualitativas y cuantitativas entre ellas. La principal diferencia cualitativa es mostrada por los machos de *T. phyllosoma* que después de asumir la posición vigilante brinca sobre la hembra, mientras que los machos de *T. pallidipennis* y *T. mazzottii* pueden montar o brincar sobre las hembras. Estas diferencias hacen que Rojas y Cruz-López (1992) discutan la validez de la hipótesis de Schofield (1988). De igual forma, *T. protracta* y *P. geniculatus*, especies no adaptadas a los ambientes domésticos, deberían tener,

según la misma hipótesis, un comportamiento sexual más estereotipado, pero no lo tuvieron.

La secuencia del comportamiento sexual presentado por *T. Gerstaeckeri*, sobre todo la de los movimientos efectuados durante la cópula, nos muestran un comportamiento menos estereotipado, por lo que la hipótesis de Schofield (1988) no sería aplicable para esta especie. El proceso de adaptación a la vivienda humana sugerido por Carcavallo y Martínez (1985) y por Galaviz *et al.*, (1991a) no se aprecia aún desde el punto de vista de su comportamiento sexual. Sin embargo no todas las especies poco adaptadas a la vivienda humana, como el caso de *T. protracta*, (Valverde-Macedo *et al.* 1984) se adaptan a la hipótesis propuesta por Schofield, por lo que aún son necesarios más estudios complementarios con especies de triatominos adaptados a diversos hábitats.

AGRADECIMIENTOS

At M. en C. Roberto Mercado por su asesoría estadística, al M. en C. Filiberto Reyes Villanueva y al Dr. Mohammed Badií por la revisión del presente trabajo y por sus comentarios y sugerencias.

LITERATURA CITADA

- Brenner, R.R. 1985. Aspectos del metabolismo lipídico en triatominos, In: R.U. Carcavallo, J.E. Rabinovich y R.J. Tonn (Eds.). Factores Biológicos y Ecológicos de la Enfermedad de Chagas. OPS OMS, Argentina. pp. 73-81.
- Carcavallo, R.U. & A. Martínez, 1985. Biología, ecología, y distribución geográfica de los triatominos americanos. In: R.U. Carcavallo, J.E., Rabinovich & R.J. Tonn (Eds.), Factores Biológicos y Ecológicos de la Enfermedad de Chagas. OPS-OMS, Argentina, pp. 149-208.
- Cruz-López, L., J.C. Rojas & E.A. Malo. 1990. Actividad interespecífica de la feromona de agregación de adultos de *Triatoma mazzottii* (Hemiptera:Reduviidae). V Simposio Nacional de Entomología Médica y Veterinaria. Soc. Mex. de Entomol. Memoria 2: 25-33.
- Eberhard, W.G. 1985. Sexual selection and animal genitalia. Harvard Univ. Press. 244 pp. Galaviz, L., J.M. Arredondo & H. Vielma. 1991a. Triatominos domiciliarios en el ejido San Juan de Vaquerías, N.L. México. Sal. Front. Bord. Health. 7:20-28
- Galaviz, L., F. Jiménez-Guzmán, I. Fernández-Salas, Z.J. Molina-Garza & J.A. Martínez-Ibarra. 1991. Datos biológicos y comportamentales de *Triatoma gerstaeckeri* (Stal) bajo condiciones de laboratorio. 1991. *Publicaciones Biológicas*. F.C.B. U.A.N.L. 5: 81-87
- Juárez, P. & R.R. Brenner. 1987. Hydrocarbons of *Triatoma Pallidipennis*. Comp. Biochem. *Physiol.* 87B: 233-239.
- Kalin, M. & F. M. Barrett. 1975. Observations on the anatomy, histology, release site, and function of Brindley's glands in the blood-sucking bug *Rhodnius prolixus* (Heteroptera: Reduviidae), *Ann. Intomol. Soc. Am.* 68: 126-134
- Lent, H. & Wygodzinski, P. 1979. Revision of the Triatominae (Hemiptera:Reduviidae), and their significance as vectors of Chagas Disease. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* N.Y. 163:127-256.