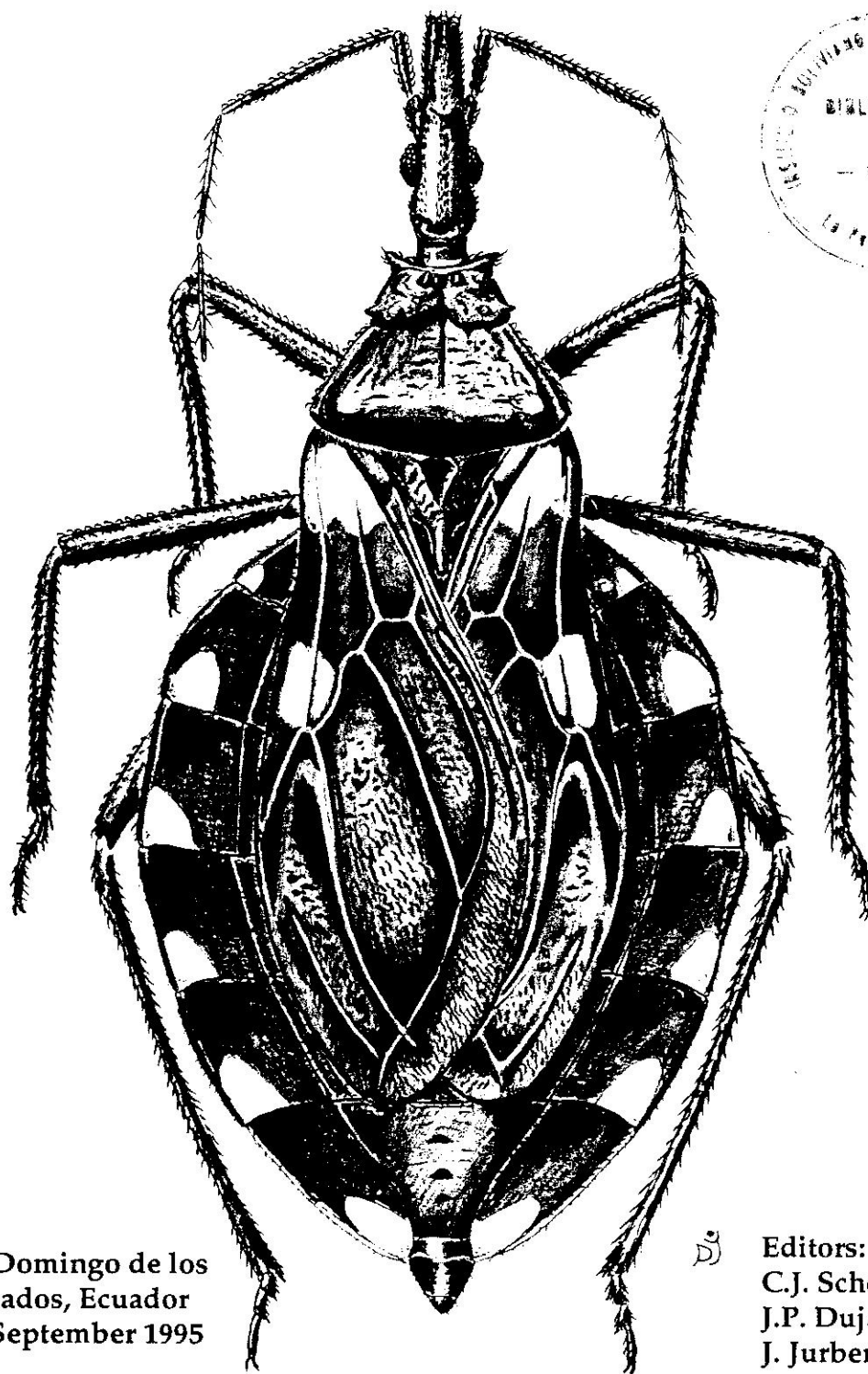


PROCEEDINGS
INTERNATIONAL WORKSHOP ON POPULATION GENETICS AND
CONTROL OF TRIATOMINAE

TALLER INTERNACIONAL SOBRE GENÉTICA POBLACIONAL Y
CONTROL DE TRIATOMINEOS



Santo Domingo de los
Colorados, Ecuador
24-28 September 1995

Editors:
C.J. Schofield
J.P. Dujardin
J. Jurberg

Isoenzymes

Detección de variación genética a nivel poblacional a través de electroforesis de isoenzimas

Daniel Frias & Jean-Pierre Dujardin

La genética evolutiva estudia las diferencias genéticas surgidas entre las especies, los géneros, las familias, etc. y trata de comprender la historia de su formación - llamada filogenia o proceso macroevolutivo (Pereira et al., 1996). Este proceso se desarrolla sobre escalas de tiempo generalmente muy largas, a veces estimadas en millones de años. En cambio, la genética de poblaciones estudia el proceso microevolutivo, analizando los mecanismos que generan variación genética sobre escalas de tiempo mucho más reducidas, como asimismo aquellos factores de mantenimiento de dicha variación a nivel poblacional. Su unidad de tiempo es una generación, y su objeto de estudio es la población local (geográfica) de una especie.

La variación de los organismos se origina principalmente en la mutación. Muchas mutaciones de tipos diferentes pueden ocurrir en un organismo, pasando del simple cambio de una base nucleotídica por otra (mutación puntual, o cualitativa) hasta una reorganización completa del genoma de un individuo (multiplicación del número cromosómico, mutación cuantitativa). La electroforesis de las proteínas (o de las isoenzimas, que son proteínas) hace una lectura casi exclusiva - aunque incompleta - de las mutaciones puntuales. En el esfuerzo de comprender el destino de una mutación, Nei (1987) propone unir las dos disciplinas mencionadas arriba: por una parte la mutación debe sobrevivir en la población donde apareció (ver genética de poblaciones), y por otra parte esta mutación debe participar del destino evolutivo de la especie, así como la divergencia entre las especies (ver genética evolutiva).

La electroforesis de las isoenzimas permitió resolver por primera vez ciertas discrepancias entre los genetistas acerca de la amplitud de la variación genética, medida como la proporción de locus heterocigotos (locus sitio donde surgió por lo menos una mutación puntual) (cf. Hubby & Lewontin, 1966; Fontdevilla, 1982). Luego esta técnica fue muy utilizada en la genética evolutiva, permitiendo una distinción relativamente fácil entre las especies. Como consecuencia, su uso en taxonomía se impuso en el estudio de casi todos los organismos vivos, y sigue siendo muy popular a pesar de la llegada de varias técnicas moleculares basadas en la lectura directa del ADN (ej. Solano et al., 1996). La explicación de este éxito radica en su alto rendimiento en relación costo-efectividad (Lessa & Applebaum, 1993). Hoy en día, además de proponer su utilización como herramienta taxonómica de rutina, los investigadores se basan en esta técnica para estudiar, adentro de una misma especie, el grado de flujo génico entre poblaciones geográficas (Dujardin et al., 1988) o ecológicas. Este enfoque de la genética de poblaciones, también llamado estudio de la estructura poblacional, tiene aplicaciones concretas en entomología médica - por ejemplo en la identificación de poblaciones reinfestantes después de un intervención de control (Dujardin et al., 1996).

Aspectos técnicos

La técnica de la electroforesis logra hacer migrar las proteínas en un gel, sea un gel de almidón, de acetato de celulosa, de agarosa o de poliacrilamida, gracias a la aplicación en sus extremidades de un campo eléctrico durante un tiempo definido. Las condiciones eléctricas de migración dependen del tipo de gel utilizado, de su tamaño y del grado de resolución deseado. Las condiciones químicas de migración influyen también sobre el grado de resolución de las zonas de actividad enzimática. Luego, para visualizar la migración específica de las enzimas de cada individuo, es necesario revelar en el gel mismo la actividad de sus enzimas usando técnicas histoquímicas.

Las técnicas electroforéticas se describen en varios trabajos fundamentales. Para el gel de acetato, véase Richardson et al. (1986), y para el gel de almidón se puede consultar Shaw & Prasad (1970) y/o Steiner & Joslyn (1979). Estos geles, acetato y almidón, son los más utilizados en rutina, pero las técnicas pueden sufrir algunos problemas de artefactos.

Artefactos de migración: La migración de las muestras sobre un mismo gel puede presentar distorsiones ("warping") que llevan a mimetizar variaciones alélicas. Repitiendo la migración y cambiando la

posición de las muestras se puede resolver este problema, aunque también hay otras soluciones (ver Richardson et al., 1986). Por razones de pequeñas imperfecciones en la preparación de cada nueva migración, la distancia de migración del mismo individuo puede variar de un gel al otro. Para confirmar una leve diferencia de migración entre dos individuos, es aconsejable hacerles correr sobre un mismo gel.

Artefactos de revelado: Diferencias en la intensidad de la actividad enzimática, a veces debidas al tratamiento que recibió el individuo antes de ser sometido al análisis, pueden simular para ciertos individuos la presencia de un 'alelo nulo' (ver glosario). Generalmente, pero no siempre, otras enzimas del mismo individuo también se afectan. Zonas de actividad enzimática pueden aparecer aún sin el sustrato específico de la enzima estudiada. este fenómeno ocurre principalmente para las deshidrogenasas y recibe el nombre de 'nada deshidrogenasa' y resultan de la actividad de otras enzimas del insecto reaccionando con ciertos componentes de los tampones u otros productos utilizados. Zonas de actividad (o bandas) adicionales pueden aparecer cerca de la actividad específica de la enzima. Estas bandas son llamadas 'sombras' o 'bandas secundarias' ("sub-bandas"). Pueden resultar de la asociación parcial de la proteína con lípidos o carbohidratos cargados, que modifican la migración de una parte de las moléculas de la enzima, o de otros mecanismos no genéticos.

Modificaciones post-translacionales de la enzima: Pueden ocurrir modificaciones de la proteína *in vivo* e *in vitro* durante el transporte y almacenamiento. Los insectos deben guardarse a temperatura muy baja (en nitrógeno líquido, o a menos 80°C) y deben ser introducidos vivos a estas temperaturas. Muestras de edades diferentes pueden simular un poliformismo genético (Richardson et al., 1986). Una enzima multilocus puede combinar los productos de los diferentes loci para generar nuevas formas moleculares produciendo un número final de bandas más elevado que el número de loci involucrados.

Otros artefactos: En el caso de insectos hematófagos la actividad de las enzimas de la sangre ingerida puede interferir con la del insecto mismo. Por esta razón se recomienda no utilizar el abdomen del insecto.

Relación con el genoma

En una solución de pH definido, cada proteína tiene una carga eléctrica particular, la cual depende de su secuencia de aminoácidos (estructura primaria, ver glosario). Como consecuencia, dos proteínas que no migran de la misma manera presentan por lo menos una diferencia en la secuencia constitutiva de sus aminoácidos. Como existe una colinearidad entre la secuencia de aminoácidos de una proteína y la secuencia de codones (grupos de tres bases nucleotídicas, ver glosario) del gene responsable de esta proteína, las diferencias de migración sobre un gel nos informan sobre las diferencias genéticas entre individuos. De esta manera se puede hacer el conteo del número de diferencias genéticas (de mutaciones puntuales) que separan dos individuos, dos poblaciones locales de una misma especie, o dos especies diferentes.

Procesamiento de los datos

Para cada enzima se registran todos los niveles de migración observados en la muestra de individuos estudiados, dando un nombre (generalmente una cifra) para cada uno de ellos. Se indica primero el nombre de la enzima (en el ejemplo abajo, enzima A) luego el nivel de migración (en el ejemplo abajo, niveles 1 y 2).

————— —————	—————	—————	A, nivel 1
fenotipo 1	fenotipo 2	fenotipo 3	A, nivel 2
x individuos	y individuos	z individuos	

Para cada individuo, se registra el fenotipo enzimático. Un individuo puede mostrar una sola zona de actividad (ver individuos de tipo 2 y 3), o varias (individuos de tipo 1).

A partir de este procesamiento de datos es posible realizar un análisis numérico o fenotípico - no genético - y frecuentemente permite una primera interpretación válida. Por ejemplo, dos poblaciones difieren significativamente si presentan fenotipos diferentes para todos, o la mayoría, de los individuos.

El análisis genético necesita interpretar los fenotipos en términos de genotipos. La única manera de lograr esta interpretación de manera demostrativa es de realizar cruces entre los diferentes fenotipos. En el ejemplo de arriba, el fenotipo 1 puede ser un heterocigoto, es decir el resultado del cruce entre dos individuos diferentes - uno del fenotipo 2, el otro del fenotipo 3. En este caso, la enzima A esta bajo el control de un solo locus. Pero también el fenotipo 1 puede ser homocigoto para dos locus diferentes de la enzima A, mientras que los individuos de fenotipo 2 y 3 presentan solamente un locus activo.

Para sostener un enfoque genético, es necesario hacer experimentos de cruce (Dujardin & Tibayrenc, 1985a). Los experimentos de cruce también son útiles para detectar artefactos generando un falso polimorfismo genético. Sin embargo, en la mayoría de los estudios los autores se satisfacen con una interpretación subjetiva del número de locus, y no verifican el determinismo genético de los varios niveles de migración registrados. Esta actitud no es aconsejable, pues puede llevar a sobrestimar las diferencias genéticas entre especies, así como la verdadera variación genética, y subestimar el verdadero grado de flujo génico entre poblaciones locales. En caso de no poder hacer cruces experimentales, es recomendable eliminar todas las diferencias dudosas, y tomar en cuenta únicamente las diferencias evidentes y reproducibles. Esta actitud significa una pérdida eventual de información, pero las conclusiones posibles del trabajo serán más sólidas.

La interpretación genética permite entonces un conteo adecuado del número de locus involucrados, lo que se revela indispensable para ciertas medidas de la variación genética y la estimación de frecuencias alélicas. Es el análisis indicado para estudiar la filogenia (genética evolutiva) y para describir la estructura poblacional (genética poblacional).

Interpretación de datos

Interpretación fenotípica: El número de individuos encontrados con diferentes fenotipos en cada población (o cada especie) puede servir de base a una primera comparación, de la misma manera que se utilizan otros datos cuantitativos. Se aconseja utilizar un análisis multivariado, en el cual cada individuo esta descrito por un número definido de variables (los fenotipos) indicando 1 (el individuo tiene el fenotipo) o cero (no lo tiene) según el caso. Se ha demostrado para los protozoarios que este enfoque puede llevar a una interpretación filogenética válida (Serres & Roux, 1986).

Interpretación genética: Si así lo confirman los experimentos de cruces, los niveles de migración se asimilan a diferentes genes (alelos). Sus frecuencias (la proporción de cada gene en cada población o especie) sirven de base para las comparaciones, así para las medidas del flujo génico entre poblaciones o de las relaciones filogenéticas entre especies. Se puede encontrar una descripción detallada del uso de las frecuencias genéticas en el análisis poblacional en varias obras (Richardson et al., 1986; Nei, 1987). Existen también programas computarizados para facilitar los cálculos (ej. GENEPROP).

Debido a las limitaciones técnicas, puede resultar laborioso estimar la verdadera variación genética de una especie. Por ejemplo, las estimaciones de la variabilidad de *Rhodnius prolixus* varían según las poblaciones geográficas estudiadas (cf. Harry et al., 1992; López & Moreno, 1995) y las estimaciones sobre *Triatoma infestans* fueron muy diferentes entre autores utilizando técnicas diferentes (Dujardin & Tibayrenc, 1985; Pereira et al., 1996; García et al., 1995a). Sin embargo, es más inmediato estimar la variabilidad relativa, comparativa entre especies; los mismos autores mencionados arriba concuerdan en dar menos variabilidad a *T. infestans* cuando se lo compara con especies silvestres como *T. platensis* (Pereira et al., 1996; García et al., 1995b) o *T. spinolai* (Frias & Kattan, 1989) (ver Tabla 1). Indicamos a continuación dos de las mediciones más frecuentes de la variabilidad genética, estimada a partir de datos electroforéticos:

1. Proporción de locus heterocigotos.

Es el número de locus donde varios fenotipos fueron encontrados - no uno solo - dividido por el número total de locus analizados. No hay que confundir esta medida con la proporción de enzimas polimórficas, pues una enzima puede estar bajo el control de dos o más locus (enzimas multilocus). El

número de locus analizados es determinante para validar la estimación. Nei (1987) aconseja estudiar por lo menos 30 locus, lo que raramente se encuentra en la literatura. Por convención se considera como variable a un locus donde el alelo más raro tiene una frecuencia igual o superior al 0.5.

2. Heterocigocidad.

Esta medida se basa en estimar la probabilidad de que dos alelos tomados al azar de una población sean diferentes. Se calcula obteniendo la frecuencia de individuos heterocigotos por locus, frecuencia observada (H observado) o esperada (H esperado) en caso de equilibrio Hardy-Weinberg (ver glosario). Una primera estimación se hace locus por locus, y después se encuentra el promedio de los valores para el conjunto de locus analizados (H promedio, observado o esperado). Otros métodos de cálculo, así como otras estimaciones de la variabilidad genética fueron descritos por Nei (1987).

Lista bibliográfica de trabajos sobre los Triatominae

Triatoma

- T. delpontei* Pereira et al., 1996
T. infestans Almeida 1982; Dujardin & Tibayrenc 1985a,b; Dujardin et al., 1987, 1988a,b,c, 1990, 1994, 1996, 1997; Frías & Kattan 1989; García et al., 1995a,b; Pereira et al., 1996; Pires et al., 1994; Tibayrenc 1980.
T. platensis García et al., 1995b; Pereira et al., 1996
T. rubrovaria Pereira et al., 1996
T. sordida + *T. guasayana* García et al., 1995b; Noireau et al., 1995
T. spinolai Frías & Kattan, 1989

Rhodnius

- R. ecuadoriensis* Solano et al., 1996
R. neglectus Dujardin et al., 1991; Harry 1992; Solano et al., 1996
R. pallescens López & Moreno, 1995
R. pictipes Dujardin et al., 1988; Harry et al., 1992b
R. prolixus Dujardin et al., 1991; Harry et al., 1992a,b; López & Moreno, 1995; Ribeiro 1982; Solano et al., 1996
R. robustus Harry et al., 1992b; Solano et al., 1996

Panstrongylus

- P. megistus* Dorea et al., 1982; Neto et al., 1983

Glosario

Alelo nulo: mutación del gene resultando en una ausencia de actividad enzimática en las condiciones experimentales de revelado

Alelo: uno de los dos genes de un locus

Aloenzimas (= alozimas): dos enzimas dependientes del mismo locus

Codón: tres bases nucleotídicas correspondientes a un aminoácido específico

Enzima: proteína que cataliza una reacción bioquímica

Enzima monolocus: una enzima dependiente de un solo locus cromosómico

Enzima multilocus: una enzima cuya síntesis necesita la participación de dos locus o más

Estructura primaria (de una proteína): su secuencia de aminoácidos

Estructura cuaternaria (de una proteína): el número de subunidades constitutivas de la proteína (por ejemplo, la glucosa fosfato isomerasa tiene una estructura cuaternaria dimérica, lo que significa que tiene dos subunidades)

Hardy-Weinberg (HW): la ley de HW se refiere a la igualdad de las frecuencias génicas a través de las generaciones, mientras el equilibrio de HW se refiere a la igualdad de las frecuencias genotípicas. La ecuación de HW da la relación matemática entre frecuencias génicas y genotípicas

Isoenzimas: dos proteínas con estructura primaria diferente pero con la misma función enzimática

Locus heterocigoto: locus donde los dos alelos no son idénticos (uno de los dos ha sufrido una mutación)

Locus: palabra latina significando lugar. Es el lugar del cromosoma donde se encuentra el gene responsable de la síntesis de una proteína. Su posición exacta no está necesariamente definida. En un organismo diploide cada locus contiene dos genes. Plural: loci

Proteína: cadena de aminoácidos, con funciones celulares importantes ya sea estructurales o enzimáticas

Referencias

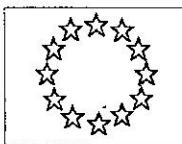
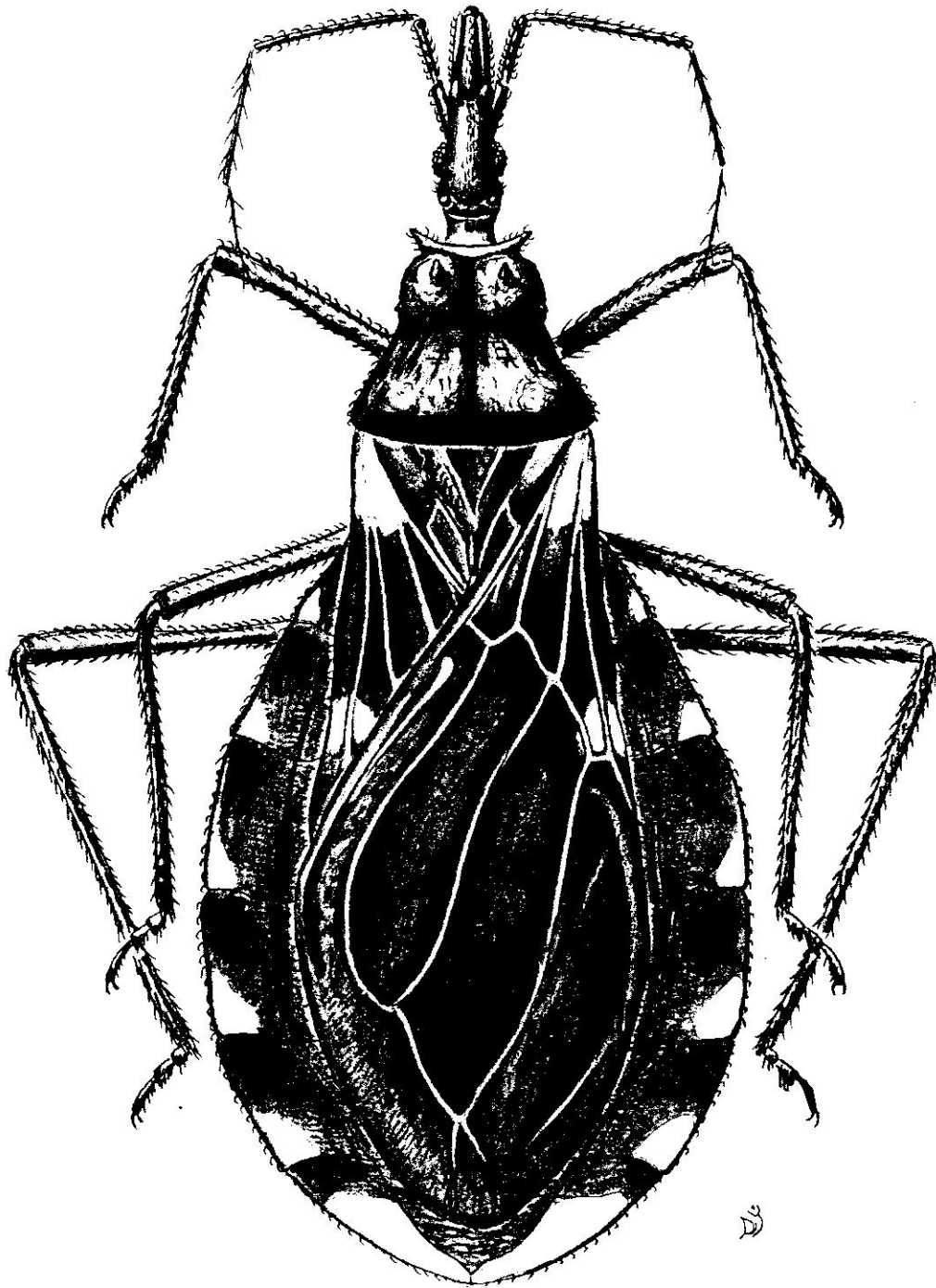
- Almeida J.R.de (1982) Estudio explorativo de proteínas da hemolinfa de triatomíneos (Hemiptera: Reduviidae) vetores da doença de Chagas. I. *Triatoma* spp. *Revista Brasileira de Malariologia e Doenças Tropicais* 34, 101-107
- Carbajal Neto J.B., Almeida J.R.de, Almeida S.B.de (1983) Exploratory study of isoenzymes in the hemolymph of triatomines, vectors of Chagas. II. *Panstrongylus megistus* (Burmeister, 1835). *Anais da Sociedade Entomologica do Brasil* 12,
- Dorea R.C.C., Miles M.A., Pova M.M., Souza A. (1982) An electrophoretic approach to the taxonomy of Chagas disease vectors (Triatominae). in: *Recent Developments in the Genetics of Insect Disease Vectors*. Stipes Publishing Co., Champaign, Illinois. pp. 643-648.
- Dorea R.C.C., Pova M.M., Miles M.A., Souza A., Barata J.M.S. (1982) Electroforese de enzimas para estudos de Triatomíneos com referencia especial a subpopulações de *Panstrongylus megistus*. *Revista Brasileira de Biologia* 42, 521-526
- Dujardin J.P. (1990) Interêt de la génétique des populations dans l'étude des vecteurs de la trypanosomiase américaine. Thesis, Université de Liège, Belgium. 200pp.
- Dujardin J.P., & Tibayrenc M. (1985) Etude de 11 enzymes et données de génétique formelle pour 19 loci enzymatiques chez *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae). *Annales de la Société Belge de Médecine Tropicale* 65, 271-280
- Dujardin J.P., Tibayrenc M., Venegas E., Maldonado L., Desjeux P., Ayala F.J. (1987) Isoenzyme evidence of lack of speciation between wild and domestic *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) in Bolivia. *Journal of Medical Entomology* 24, 40-45
- Dujardin J.P., Le Pont F., García Zapata M.T., Cardozo L., Bermudez H., Tibayrenc M., Schofield C.J. (1988a) *Rhodnius prolixus*, *R. neglectus*, *R. pictipes* and *Triatoma infestans*: an electrophoretic comparison. *V Reunión sobre Pesquisa Aplicada em Doença de Chagas*, Araxá. p83
- Dujardin J.P., Tibayrenc M., Marcondes C.B., Cardozo L., Jordan S.F., Bermudez H. (1988b) Genetic variability of alpha-glycerophosphate dehydrogenase in *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae). *V Reunión sobre Pesquisa Aplicada em Doença de Chagas*, Araxá. p82
- Dujardin J.P., LaFuente C., Cardozo L., Tibayrenc M. (1988c) Dispersing behaviour of *Triatoma infestans*: Evidence from a genetical study of field populations in Bolivia. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 83 (suppl.1)
- Dujardin J.P., Pereira J., Solano P., Tibayrenc M. (1990) Les réponses de la génétique des populations aux problèmes soulevés par la lutte contre les vecteurs de la maladie de Chagas. in: (J.L.Jacquemine, ed.) *Comptes Rendus du Colloque et des Ateliers 'Hommes, Santé, Tropiques'*. pp 121-125.
- Dujardin J.P., Garcia-Zapata M.T., Jurberg J., Poelants P., Cardozo L., Panzera F., Dias J.C.P., Schofield C.J. (1991) Which species of *Rhodnius* is invading houses in Brazil? *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 85, 679-680.
- Dujardin J.P., Cardozo L., Schofield C.J. (1996) Genetical analysis of *Triatoma infestans* following insecticidal control interventions in central Bolivia. *Acta Tropica* 61, 263-266.
- Frias D. & Kattan F. (1989) Molecular taxonomic studies in *Triatoma infestans* (Klug, 1834) and *Triatoma spinolai* Porter, 1933, populations (Hemiptera: Triatominae). *Acta Entomologica Chilena* 15, 205-210.
- Fontdevilla A. (1982) El mantenimiento de la variabilidad genética de las poblaciones. in: *Evolución* (2nd edn.) Editorial Labor, Barcelona.
- García B.A., Barata J.M.S., Blanco A. (1995a) Enzyme polymorphism among *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) colonies. *Journal of Medical Entomology* 32, 126-133.
- García B.A., Canale D.M., Blanco A. (1995b) Genetic structure of four species of *Triatoma* (Hemiptera: Reduviidae) from Argentina. *Journal of Medical Entomology* 32, 134-137.
- Harry M. (1992) Variabilité génétique de populations vénézuéliennes de *Rhodnius* spp, vectrices de *Trypanosoma cruzi*, parasite responsable de la maladie de Chagas. Thesis, Université de Paris VI. 200pp.

- Harry M., Moreno G., Goyffon M. (1992a) Genetic variability of populations in *Rhodnius prolixus* vector of Chagas disease in Venezuela. *Evolución Biológica* 6, 175-194.
- Harry M., Galindez I., Cariou M.L. (1992b) Isozyme variability and differentiation between *Rhodnius prolixus*, *R. robustus* and *R. pictipes*, vectors of Chagas disease in Venezuela. *Medical & Veterinary Entomology* 6, 37-43.
- Hubby J.L. & Lewontin R.C. (1966) A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudobscura*. *Genetics* 54, 557-594.
- Lessa E.P. & Applebaum G. (1993) Screening techniques for detecting allelic variation in DNA sequences. *Molecular Ecology* 2, 1-11.
- López G. & Moreno J. (1995) Genetic variability and differentiation between populations of *Rhodnius prolixus* and *R. pallescens*, vectors of Chagas disease in Colombia. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 90, 353-357.
- Nei M. (1987) *Molecular Evolutionary Genetics*. Colombia University Press, New York. 512pp.
- Noireau F., Breniere F., Vargas F., García S., Rocabado A.M., Bosseno M.F., Dujardin J.P. (1995) Setting up of a genetic key to distinguish nymphal instars of *Triatoma sordida* and *Triatoma guasayana*. *Parasitologia al Dia* 19, p.228.
- Panzer F., Pereira J., Pereira A., Alvarez F., Dutour R., Perez R., Salvatella R., Scvortzoff E. (1988) Genetic polymorphism in triatomine species from Uruguay. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 83 (suppl.1) p.191.
- Pereira J., Dujardin J.P., Salvatella R., Tibayrenc M. (1996) Enzymatic variability and phylogenetic relatedness among *Triatoma infestans*, *T. platensis*, *T. delpontei* and *T. rubrovaria*. *Heredity* (in press).
- Pires H.H.R., Silva J.A., Toledo V., Pereira A.S., Diotaiuti L., Siqueira A.M. (1994) Comparative studies of distinct populations of *Triatoma infestans*. 3- Isoenzyme electrophoresis. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 89 (suppl.1) p.201.
- Ribeiro A.J. (1982) Polymorphism of an alpha-esterase of *Rhodnius prolixus* hemolymph (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Revista Brasileira de Parasitologia* 42, 653-654.
- Richardson B.J., Baverstock P.R., Adams S.M. (1986) *Allozyme Electrophoresis: a Handbook for Animal Systematics and Population Studies*. Academic Press, Orlando FL. 409pp.
- Shaw C.R. & Prasad R. (1970) Starch gel electrophoresis of enzymes. A compilation of recipes. *Biochemical Genetics* 4, 297-320.
- Schofield C.J. & Kilgour V. (1978) Isoenzyme characterization of triatomine bug flight muscle. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de Sao Paulo* 20, 254-255.
- Serres E. & Roux M. (1986) Pratique de la classification automatique. L'exemple des *Leishmania*. *IMEE*, Montpellier, pp.27-40.
- Solano P., Dujardin J.P., Schofield C.J., Romaña C., Tibayrenc M. (1996) Isoenzymes as a tool for *Rhodnius* species identification. *Research and Reviews in Parasitology* (in press).
- Steiner W.W.M. & Joslyn D.J. (1979) Electrophoretic techniques for the genetic study of mosquitoes. *Mosquito News* 39, 35-54.
- Tibayrenc M. (1980) Note préliminaire sur les isoenzymes de *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) vecteur majeur de la maladie de Chagas en Amérique latine. *Cahiers ORSTOM, série Entomologie Médicale et Parasitologie* 18, 71-73

Tabla 1. Variabilidad Genética en Triatominae

GENERO	loci (promedio)	P	H	Especies estudiadas
<i>Triatoma</i>	18.923	0.329	0.103	7
<i>Rhodnius</i>	16.238	0.144	0.031	6
<i>Panstrongylus</i>	14.333	0.230	0.070	2

ESPECIE	loci	P	H	Referencias
<i>T. infestans</i>	19	0.16	0.047	Dujardin & Tibayrenc, 1985a,b
	19	0.16	0.149	Dujardin, 1990
	18	0.15	0.175	Frias & Kattan, 1989
	24	0.13	0.050	Pereira et al., 1996
	17	0.53	0.073	García et al., 1995b
<i>T. platensis</i>	24	0.17	0.020	Pereira et al., 1996
	14	0.57	0.103	García et al., 1995b
<i>T. rubrovaria</i>	24	0.13	0.023	Pereira et al., 1996
<i>T. delpontei</i>	24	0.04	0.190	Pereira et al., 1996
<i>T. spinolai</i>	18	0.35	0.235	Frias & Kattan, 1989
<i>T. sordida</i>	20	0.30	nd	Noireau et al. (unpublished)
	14	0.57	0.062	García et al., 1995b
<i>T. guasayana</i>	20	0.40	nd	Noireau et al., (unpublished)
	12	0.58	0.156	García et al., 1995b
<i>R. prolixus</i>	19	0.12	0.025	Harry et al., 1992a
	19	0.23	0.096	Harry et al., 1992b
	19	0.23	0.044	Harry et al., 1992b
	19	0.14	0.052	Harry et al., 1992b
	10	0.10	nd	Dujardin et al., 1988
	15	0.07	nd	Dujardin et al., 1991
	17	0.12	0.026	Solano et al., (in press)
	17	0.09	0.011	López & Moreno, 1995
	17	0.73	0.035	López & Moreno, 1995
	<i>R. robustus</i>	19	0.05	nd
19		0.16	0.042	Harry, 1992
19		0	0	Harry et al., 1992b
19		0.13	0.066	Harry et al., 1992a
17		0.13	0.020	Solano et al., (in press)
<i>R. neglectus</i>	15	0.07	nd	Dujardin et al., 1991
	17	0.13	0.007	Solano et al., (in press)
<i>R. pictipes</i>	10	0.10	nd	Dujardin et al., 1991
	19	0.19	nd	Solano et al., (in press)
<i>R. ecuadoriensis</i>	17	0.06	0.030	Solano et al., (in press)
<i>R. pallescens</i>	17	0.18	0.005	López & Moreno, 1995
<i>P. rufotuberculatus</i>	15	0.27	0.040	Dujardin et al., (unpublished)
<i>P. megistus</i>	14	0.21	0.100	Dujardin et al., (unpublished)
	14	0.21	nd	Dorea et al., 1982



EUROPEAN COMMISSION
DIRECTORATE GENERAL XII
SCIENCE, RESEARCH AND DEVELOPMENT
RTD: Cooperation with third countries and international organizations
Cooperation with developing countries

