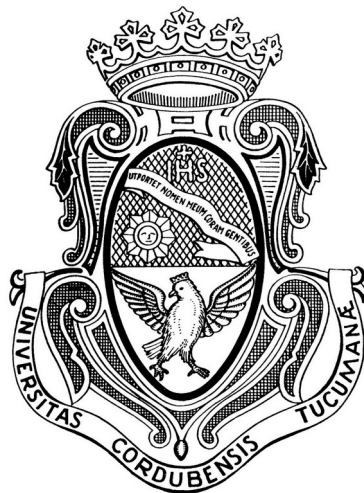


Universidad Nacional de Córdoba
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Carrera de Ciencias Biológicas



Variabilidad morfológica de *Triatoma guasayana* en rasgos relacionados con la dispersión por vuelo a lo largo de su rango de distribución.

- Tesinista: Gigena, Gisel Virginia Firma:
- Director: Dra. Nattero, Julieta Firma:
- Codirector: Dra. Rodríguez, Claudia Susana Firma:

Cátedras Morfología Animal e Introducción a la Biología.

Octubre 2021 - Córdoba, Argentina -

Variabilidad morfológica de *Triatoma guasayana* en rasgos relacionados con la dispersión por vuelo a lo largo de su rango de distribución.

Tribunal Examinador

- Dra. Ceballos, Alejandra Firma:

- Dr. Visintin, Andrés Firma:

- Dra. Hernández María Laura Firma:

Calificación:

Fecha:

Esta tesina fue escrita y organizada siguiendo las normas de publicación de la Revista Acta Tropica.

AGRADECIMIENTOS

A mi mamá y a mi papá por darme la posibilidad de estudiar y elegir con libertad, por acompañarme, por cada palabra de apoyo, cada abrazo. Por siempre gracias, son un pilar muy importante.

A mi hermana Carolina y a mis hermanos Mateo y Martín por acompañarme durante todos estos años, por cada consejo. A mis sobrinos Azul e Ignacio que alegran mis días.

A mi nona Chichi y tío José. Al resto de mi familia gracias por su apoyo.

A mis amigas y amigos de la facultad que hicieron que este camino recorrido fuera mucho más fácil, gracias por todos los momentos compartidos.

A mis compañeras y compañeros que conocí durante todos estos años.

A Meli, Sol, Agus y Fer mis amigas de la vida, por escucharme, acompañarme y colaborar. Gracias a sus mamás.

A mis directoras, Julieta y Claudia, grandes personas y excelentes profesionales. Gracias por enseñarme y aconsejarme. Por la paciencia, compromiso, por permitirme aprender de ellas.

A las investigadoras y los investigadores que colaboraron con sus fotos, permitiendo poder realizar este trabajo.

Al tribunal, gracias por brindar su tiempo y enriquecer este trabajo.

A la universidad pública y gratuita que me permitió cumplir una de las metas más importantes.

ÍNDICE

RESUMEN.....	6
1. INTRODUCCIÓN.....	8
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
2.1 Material biológico.....	12
2.2 Variables morfométricas.....	13
2.3 Análisis estadísticos.....	14
3. RESULTADOS.....	16
3.1. Alas.....	16
3.1.1 Tamaño de alas.....	16
3.1.2 Conformación de alas.....	16
3.2 Cabezas.....	19
3.2.1 Tamaño de la cabeza.....	19
3.2.2 Conformación de las cabezas.....	20
3.3 Pronoto.....	23
3.4 Relaciones entre diferentes módulos (alas, cabezas, pronoto).....	24
4. DISCUSIÓN.....	25
5. BIBLIOGRAFÍA.....	29

RESUMEN

Triatoma guasayana es un triatomino que se distribuye en el centro y norte de la Argentina, Chaco paraguayo y Bolivia. Esta especie prevalece en ambientes silvestres pero existen registros de colecta en ambientes peridomésticos y se la considera vector secundario de la enfermedad de Chagas. Ocasionalmente invade los domicilios cuando el vector principal, *Triatoma infestans*, ha sido erradicado. Esta especie tiene registros previos de braquiptería (presencia de individuos con alas más cortas) para una población de Cochabamba, Bolivia. El vuelo es uno de los mecanismos mediante el cual los triatominos adultos infestan las viviendas, siendo las alas, cabezas y pronotos rasgos relacionados con este tipo de dispersión. El objetivo de este trabajo fue comparar las características morfométricas de alas, cabezas y pronotos en *T. guasayana* y sus posibles consecuencias en la dispersión por vuelo a lo largo de su rango de distribución. Se trabajó con machos de 10 poblaciones colectadas a lo largo del rango de distribución. Se compararon alas y cabezas, obteniéndose datos del tamaño y de las conformaciones, y también se compararon pronotos donde se midió la distancia entre los húmeros (mm). Se calcularon distancias de Procrustes para las conformaciones representadas en árboles de Neighbor joining. Se realizaron Pruebas de Mantel para estudiar la correlación entre variación morfológica y las distancias geográficas, análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS) para estudiar covariación entre conformación alar y distancia entre húmeros, y correlación de Pearson entre tamaño alar distancias entre húmeros y tamaño de cabezas. También se realizaron regresiones múltiples entre tamaño de alas, cabezas y pronotos con variables geográficas y PLS para la conformación de alas y cabezas con variables geográficas. El tamaño alar y de cabezas mostraron diferencias significativas entre las poblaciones. La población que mostró alas y cabezas más grandes fue la población de Cochabamba. Para la conformación de las alas, el árbol de Neighbor joining mostró 2 grupos principales uno de ellos incluye un clado con todas las poblaciones de Bolivia. La conformación de cabezas mostró a las poblaciones de Bolivia y Paraguay en diferentes clados. La conformación alar y cabezas mostraron correlación positiva y significativa con distancias geográficas. En relación a la distancia entre los húmeros se evidenció diferencias entre poblaciones. El PLS no presentó covariación entre conformación alar y distancias entre los húmeros aunque sí se evidenció una correlación positiva con el tamaño alar. Este trabajo permitió conocer las variaciones estructurales de alas, cabezas y pronotos relacionadas al vuelo en el rango de distribución de *T. guasayana*. Nuestros resultados indican que para esta especie, las conformaciones tanto de alas como de cabezas están relacionadas a las distancias geográficas sugiriendo estructuración poblacional y ajuste a un modelo de

aislamiento por distancia. Con respecto al tamaño de las estructuras, un mayor tamaño de las mismas no se relaciona a una mayor capacidad de vuelo.

Palabras claves: dispersión, alas, pronoto, conformación, tamaño, triatomino.

1. INTRODUCCIÓN

Los triatominos, conocidos vulgarmente como vinchucas, son organismos del Orden Hemiptera: Heteroptera, Familia Reduviidae, Subfamilia Triatominae. Dentro de esta subfamilia se reúnen 151 especies (Monteiro et al., 2018) distribuidas principalmente en el continente americano, desde la Patagonia Argentina (latitud 46°S) hasta el noroeste de Estados Unidos (latitud 43°N) (Carcavallo et al., 1999). Son insectos con un ciclo de vida hemimetábolo que poseen hábitos de hematofagia obligada en su estado ninfal y adulto, necesitando al menos una alimentación a repleción en cada uno de los cinco estadios ninfales para completar su desarrollo. Por su alimentación, poseen importancia ecológica, ya que ingieren sangre de animales silvestres y domésticos, como así también epidemiológica, debido a que todos son potenciales vectores de *Trypanosoma cruzi* (Chagas, 1909) agente causal de la enfermedad de Chagas (Jurberg y Galvão, 2006). Esta enfermedad afecta actualmente entre seis y siete millones de personas en el mundo, siendo endémica en 21 países de América Latina (OMS, 2020). La principal vía de transmisión es la vectorial, este mecanismo consiste en la transferencia de formas infectantes del parásito presente en las heces de los vectores, que ingresan al hombre por medio de las mucosas o heridas de la piel. El parásito además puede transmitirse por transfusiones sanguíneas, trasplante de órganos, vía transplacentaria o por ingestión a través de una contaminación accidental (Jurberg y Galvão, 2006; OMS, 2020).

De acuerdo a la importancia epidemiológica los triatominos se agrupan en especies primarias y secundarias (Dias y Diotaiuti, 1998). Las especies primarias son aquellas que presentan un amplio rango de distribución, hábitos antropofílicos, con altas densidades en ambientes intradomiciliarios y además pueden infectarse naturalmente con *T. cruzi*. Entre las especies de mayor importancia epidemiológica se encuentra *Triatoma infestans* Klug 1834. Con respecto a las especies secundarias, éstas son usualmente autóctonas de la región habitando en zonas silvestres o peridomésticas y exhiben diferentes grados de antropofilia. Toman importancia epidemiológica cuando invaden y colonizan las viviendas humanas, evento que ocurre cuando los triatominos primarios son erradicados, convirtiéndose así en vectores sinantrópicos del parásito (Dias y Diotaiuti, 1998; Noireau et al., 2005). Por lo tanto, estos triatominos, son relevantes para el mantenimiento del ciclo silvestre de transmisión de *T. cruzi*, siendo un riesgo latente en la transmisión a los seres humanos (Cecere et al., 2015). Entre las especies secundarias de Argentina se encuentran: *Triatoma eratyrusiformis* Del Ponte 1929, *Triatoma garciabesi* Carcavallo et al.

1967, *Triatoma guasayana* Wygodzinsky and Abalos 1949, *Triatoma sordida* Stål 1859 y *Triatoma patagonica* Del Ponte 1929 (Canale, 2005).

Triatoma guasayana es una especie silvestre, que prevalece en los ambientes peridomésticos. Su distribución geográfica abarca el centro y norte de Argentina, la región del Chaco en Paraguay (Alto de Paraguay, Boquerón, Presidente Hayes) y en Bolivia se la puede encontrar en los departamentos de La Paz, Santa Cruz y Tarija (Lent y Wygodzinsky, 1979; Carcavallo et al., 1999). En los ambientes silvestres los hábitats más frecuentes son cactus secos (*Opuntia quimilo* K. Schum), chaguares (*Bromelia* sp. (L) Adans), nidos de aves y troncos huecos donde la comadreja overa (*Didelphis albiventris* Lund, 1758), reservorio silvestre de *T. cruzi*, se refugia (Lent y Wygodzinsky, 1979; Schweigmann et al., 1999; Vezzani et al., 2001). En los ambientes peridomésticos se la puede encontrar entre los materiales apilados, corrales de cabras, de ovejas y cercas fabricadas con ramas (Canale et al., 2000). Ocasionalmente, cuando las poblaciones de *T. infestans* han sido erradicadas de las viviendas, *T. guasayana* invade los domicilios encontrándose en dormitorios y galerías lo que implica un riesgo para las personas ya que estos triatominos pueden estar infectados con *T. cruzi* (Wisnivesky-Colli et al., 1993).

En triatominos la dispersión puede realizarse de manera activa o pasiva. La dispersión pasiva ocurre cuando estos insectos son transportados hacia las viviendas por personas o animales domésticos. Con respecto a la dispersión activa, esta puede llevarse a cabo por medio del vuelo o la locomoción. Esta última es de importancia ya que sería una estrategia de adaptación en especies incluso voladoras, permitiéndole a las hembras desplazarse con huevos y/o reservas de sangre (Abraham et al., 2011). Uno de los mecanismos de infestación de las viviendas por parte de los triatominos adultos es el vuelo, muchas veces atraídos por las luces de las casas (Wisnivesky-Colli et al., 1993; Noireau y Dujardin, 2001). El inicio de este mecanismo de dispersión puede deberse a la búsqueda de alimento y/o pareja (Lehane y Schofield, 1982; Galvão et al., 2001). Se observó que *T. guasayana* presenta mayor número de individuos voladores que *T. infestans* y otros triatominos secundarios (Abraham et al., 2011), principalmente durante los meses de agosto y noviembre, siendo este último mes el de mayor frecuencia (Wisnivesky-Colli et al., 1993; Vazquez-Prokopec et al., 2006) aunque se dispersa durante toda la temporada estival (Gajate et al., 1996). Si bien estos insectos se desplazan principalmente volando, existen ciertas especies que presentan polimorfismos en la longitud del ala y/o en el desarrollo de los músculos de vuelo que afectan la capacidad de dispersión activa (Zera y Denno, 1997; Harrison, 1980). El polimorfismo alar implica una variación en el tamaño de las alas o en la ausencia y presencia de las mismas; algunos insectos presentan dos tipos de morfós, los alados y los ápteros, mientras que otros poseen diferentes longitudes alares

(Harrison, 1980). Aunque las alas cortas a menudo se consideran un carácter juvenil, en muchas especies los individuos braquípteros simplemente tienen pequeñas alas adultas, similares en forma y nervadura a las que se encuentran en individuos macrópteros (Dixon, 1972; Harrison, 1980). Los triatominos poseen dos pares de alas, las anteriores son hemiélitros mientras que las posteriores son membranosas. En la mayoría de las especies se encuentran desarrolladas alcanzando e incluso superando el borde del abdomen, así mismo se han observado individuos braquípteros, en los que ambas alas están reducidas, como por ejemplo en *Triatoma phyllosoma* Burmeister 1835 (Lent y Wygodzinsky, 1979) y en *T. guasayana* (Hernández et al., 2020) (Fig. 1). La diversidad de morfotipos alares suelen estar asociados a otros atributos morfológicos como la forma de la cabeza, el tamaño del tórax y la capacidad olfativa. En *Mepraia spinolai* Porter 1934, especie con una gran cantidad de polimorfismo alar, se observó que los individuos macrópteros poseen un mayor desarrollo del tórax en comparación con los ejemplares micrópteros (Hernández et al., 2015). En *T. guasayana* se determinó que de acuerdo a las características alares cambia la forma de la cabeza, siendo en los individuos macrópteros más corta y con una mayor distancia entre los ojos (Hernández et al., 2020). Estas observaciones en *M. spinolai* y *T. guasayana*, sugieren que las variedades de morfotipos alares implican una diversidad de estructuras corporales.

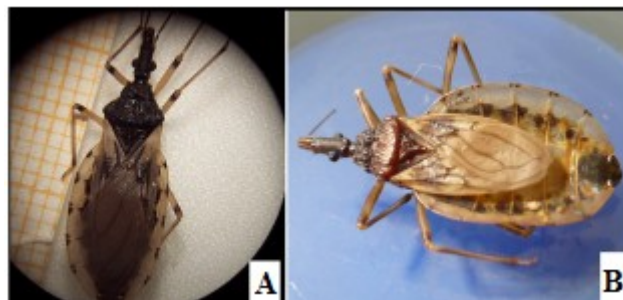


Fig. 1. Individuos de *Triatoma guasayana*. Macróptero (A). Braquíptero (B). (Foto tomada de Hernández et al., 2020)

Con respecto a los músculos del vuelo, existe polimorfismo que comprende un mayor o menor desarrollo de los mismos afectando la capacidad de dispersión. Almeida et al. (2012) mostraron que el híbrido entre *Triatoma sherlocki* Pepa et al. 2002 y *Triatoma juazeirensis* Costa and Félix 2007, tiene una mayor capacidad dispersiva a pesar de tener un tamaño intermedio de alas, esto puede estar relacionado ya que, tanto el híbrido como *T. juazeirensis*, poseen un tórax más ancho lo que implica un mayor desarrollo de los músculos alares. La incapacidad de vuelo de *T. sherlocki* está relacionada no solo con el tamaño corto de sus alas sino también por un menor desarrollo de los músculos de vuelo, debido a que se encuentran limitados por un volumen reducido del tórax. *M. spinolai* mostró un aumento de tamaño del tórax en función del desarrollo de las alas

(Hernández et al., 2015). Esto demuestra que existe una relación entre el tamaño de las alas y el desarrollo del tórax.

Estas variaciones morfológicas pueden estar relacionadas a variaciones genotípicas (Caillaud et al., 2002), ambientales (Dujardin, 2008; Batista et al., 2013) o a partir de una combinación de ambas (Lees, 1961; Hardie y Lees, 1985). Con respecto a las variaciones morfológicas asociadas a variables geográficas en insectos, se ha demostrado que el tamaño corporal se asocia con la latitud y altitud (Dillon et al., 2006). En mosquitos del género *Culex* Linnaeus 1758 y en *Anopheles calderoni* Wilkerson 1991 se demostró que especímenes que se encuentran a mayores altitudes poseen un mayor tamaño alar (Demirci et al., 2012; Rodríguez-Zabala et al., 2016). Por otro lado, en hembras de la mariposa *Auca coctei* Guérin-Méneville 1838, se registró un menor tamaño alar en latitudes más altas comparadas con hembras de latitudes más bajas (Sanzana et al., 2013).

Considerando lo expuesto, en el presente trabajo se plantearon los siguientes objetivos:

Objetivo general:

Comparar las características morfométricas de alas, cabezas y pronotos en *Triatoma guasayana* y sus posibles consecuencias en la dispersión por vuelo a lo largo de su rango de distribución.

Objetivos específicos:

- 1- Comparar el tamaño y conformación de las alas para diferentes poblaciones de *T. guasayana* a lo largo de su rango de distribución.
- 2- Comparar el tamaño y conformación de la cabeza para diferentes poblaciones de *T. guasayana* a lo largo de su rango de distribución.
- 3- Comparar el tamaño del pronoto para diferentes poblaciones de *T. guasayana* a lo largo de su rango de distribución.
- 4- Establecer si existe una relación morfológica entre alas, cabezas y pronotos para las diferentes poblaciones de *T. guasayana*.
- 5- Determinar si existe una clina de variación que se asocie con la diversidad morfológica de las alas, cabezas y/o pronotos a lo largo del rango de distribución de *T. guasayana*.

Se trabajará sobre la hipótesis según la cual, existe una relación entre la morfometría de alas, cabezas y pronotos con la capacidad de vuelo que presentan las diferentes poblaciones.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Material biológico

El presente estudio se realizó con machos de 10 poblaciones de *T. guasayana* colectadas a lo largo de su rango de distribución (Fig. 2 A y B; Tabla 1). Se evaluaron solo machos dado que el tamaño muestral con el que se cuenta para este sexo es mayor y existen reportes previos de dimorfismo sexual para esta especie. Todas las poblaciones fueron colectadas en anexos peridomiciliarios, entendiéndose a los mismos como aquellas estructuras que se encuentran en el área peridomiciliar de la vivienda y donde se encuentran animales domésticos (corrales de cabras y/o de ovejas, gallineros, depósitos donde duermen animales, etc). La colecta de estos insectos fue realizada durante diferentes campañas en los últimos 10 años por distintos grupos de investigación.

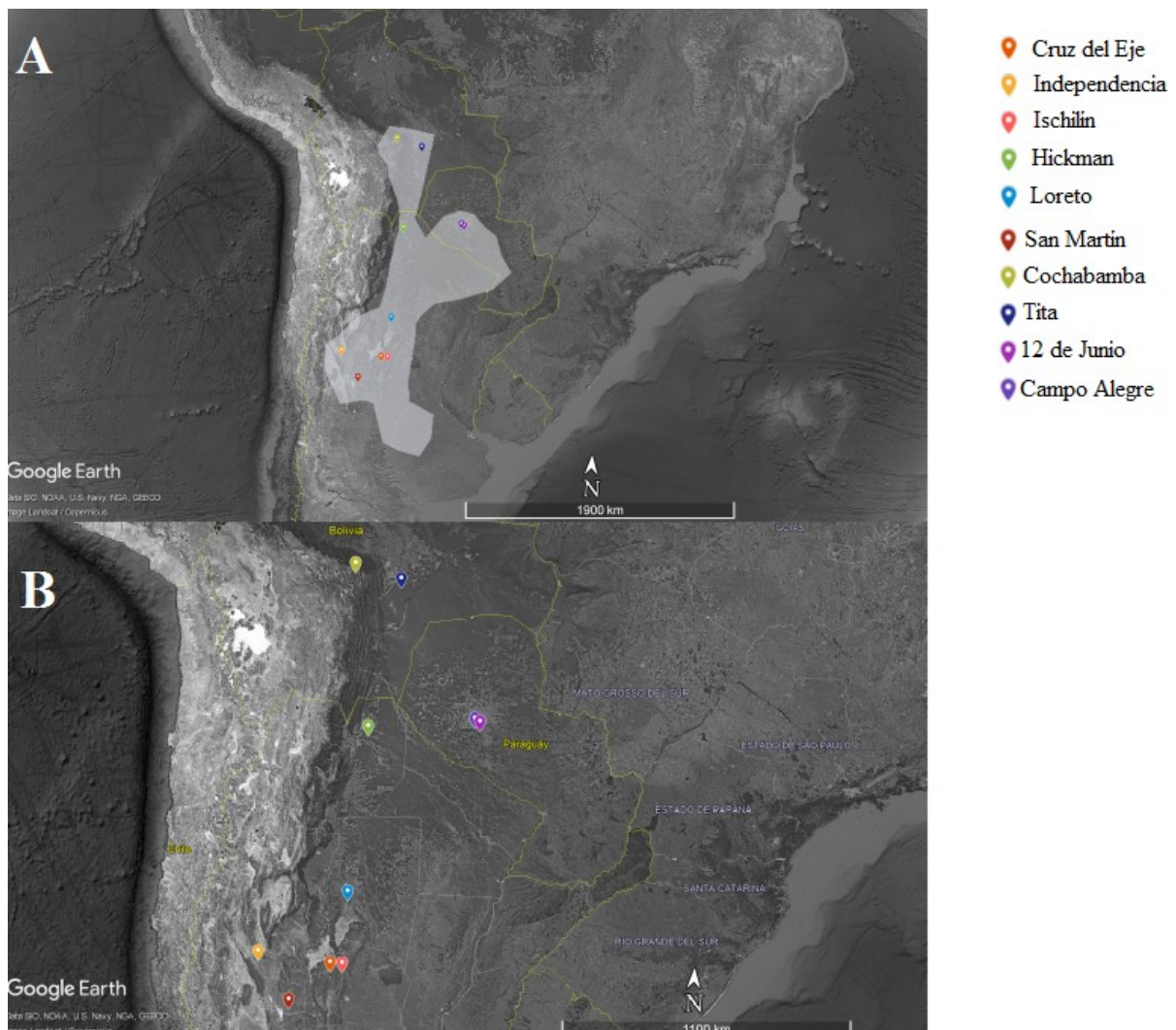


Fig. 2. Ubicación de las poblaciones de *Triatoma guasayana* estudiadas (A). Mapa de área de distribución de *Triatoma guasayana* (B). Basado en Carvallo et al. (1999)

2.2 Variables morfológicas

Para los individuos utilizados en el presente estudio, se contó con fotografías digitales de alas derechas, cabezas y pronotos, que fueron tomadas bajo lupa estereoscópica en vista dorsal con escala de referencia. Se incluyeron un total de 60 alas, 61 cabezas y 59 pronotos (Tabla 1).

Tabla 1. Poblaciones de *Triatoma guasayana* incluidas en el presente estudio.

Población	Provincia/ Departamento	País	Variables geográficas			Estructuras		
			Latitud	Longitud	Altitud	Alas (N)	Cabezas (N)	Pronotos (N)
Cruz del Eje	Córdoba	Argentina	-30,57	-64,81	431	5	5	3
Independencia	La Rioja	Argentina	-30,27	-67,46	1029	8	7	8
Ischilín	Córdoba	Argentina	-30,58	-64,37	900	4	4	3
Hickman	Salta	Argentina	-23,21	-63,59	261	5	5	5
Loreto	Santiago del Estero	Argentina	-28,31	-64,18	140	6	6	6
San Martín	La Rioja	Argentina	-31,82	-66,38	508	5	6	5
Cochabamba	Cochabamba	Bolivia	-18,61	-65,15	1380	5	16	16
Tita	Santa Cruz	Bolivia	-18,58	-62,69	350	9	0	0
12 de Junio	Presidente Hayes	Paraguay	-22,94	-59,88	128	7	7	7
Campo Alegre	Boquerón	Paraguay	-22,85	-60,06	138	6	5	6
Total						60	61	59

La distancia entre los húmeros (mm), es decir el ancho máximo del pronoto fue registrada como medida lineal (Fig. 3A). Para alas y cabezas se tomaron medidas morfogeométricas (Fig. 3B y C), se utilizó la metodología basada en landmarks para la toma de variables morfológicas. Para digitalizar las alas se tomaron 8 landmarks (Fig. 3B) y 5 para las cabezas (Fig. 3C), según Nattero et al. (2017). Tanto para alas como para cabezas, se utilizó el tamaño de centroide (CS) que es una medida de tamaño que integra los ejes de crecimiento, y se calcula como la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado entre el centro de la configuración de landmarks y cada landmark individual (Bookstein, 1991). Las variables de conformación (coordenadas de Procrusto) se obtuvieron a través de un análisis generalizado de Procrustes. Para la digitalización de alas y

cabezas, y para la medida lineal de pronoto se utilizó el programa tpsDig2 versión 2.31 (Rohlf, 2017).

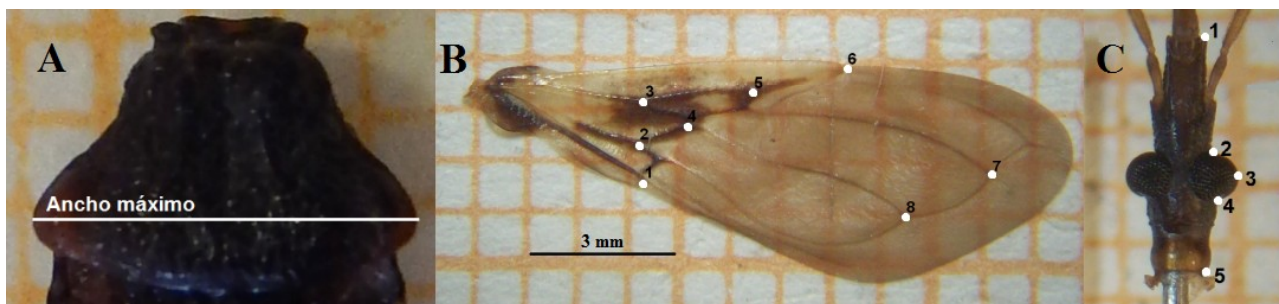


Fig. 3. Medida lineal del pronoto (mm) (A). Landmarks utilizados para el ala (B). Landmarks utilizados para la cabeza (C).

2.3 Análisis estadísticos

Se analizaron por separado las medidas morfométricas de alas y cabezas y la distancia entre húmeros (mm). La distancia entre los húmeros del pronoto, y los datos obtenidos del tamaño del centroide de alas y cabezas fueron analizados por medio de ANOVA y pruebas a posteriori de Tukey. Para el caso de las cabezas donde la variable estudiada no presentó distribución normal (Test de Shapiro- Wilks $< 0,05$) se empleó análisis no paramétrico (Test de Kruskal Wallis). Se consideraron diferencias estadísticamente significativas cuando los valores de p fueron $< 0,05$.

Para las conformaciones de las alas y cabezas, se realizaron análisis de variaciones canónicas (CVA). Se calcularon las distancias de Procrusto y su significancia se evaluó mediante una prueba no paramétrica basada en 1000 permutaciones. Las distancias Procrusto entre las poblaciones, fueron representadas mediante árboles de Neigh joining sin enraizar tanto para las alas como para las cabezas, para esto se utilizó el programa MEGA X 10.2.6 (Kumar et al., 2018).

Para estudiar la correlación entre las distancias geográficas de las poblaciones y la conformación y tamaño del centroide de alas y cabezas se realizaron pruebas de Mantel donde se utilizó el programa PASSAGE 2 2.0.11.6 (Rosenberg y Anderson, 2011). Para analizar la relación entre las variables de conformación y las variables geográficas, altitud, latitud y longitud de cada una de las poblaciones se realizó un análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS). Para el caso de las variables de tamaño se realizaron pruebas de regresión múltiples incluyendo como variables regresoras a las variables geográficas.

Para los estudios entre conformación alar, tamaño de cabezas y distancias entre húmeros del pronoto se realizaron PLS y análisis de correlación de Pearson para evaluar la relación entre el tamaño alar, tamaño de cabezas y las medidas lineales de pronoto. Los análisis morfogeométricos se

realizaron en MorphoJ 1.07a (Klingenberg, 2011), las pruebas de ANOVA, regresión múltiple, Shapiro-Wilks y Kruskal Wallis se realizaron en InfoStat versión 2016 (Di Rienzo et al., 2016).

3. RESULTADOS

3.1. Alas

3.1.1 Tamaño de alas

Se observaron diferencias significativas entre las poblaciones para el tamaño de las alas ($F_{(9,50)} = 3,71$; $p = 0,013$). La prueba a posteriori de Tukey mostró diferencias significativas entre Loreto respecto a Independencia y a Cochabamba ($p < 0,05$) (Fig. 4). El tamaño de las alas mostró una asociación significativa con las distancias geográficas ($Z = 81078,46$; $r = -0,057$; $p = 0,012$). La regresión lineal para conocer la asociación entre el tamaño de las alas y las variables geográficas mostró una relación significativa con la variable altitud ($p = 0,001$); $y = 10,26 + 0,00073 * \text{Altitud} + 0,05 * \text{Longitud} - 0,02 * \text{Latitud}$.

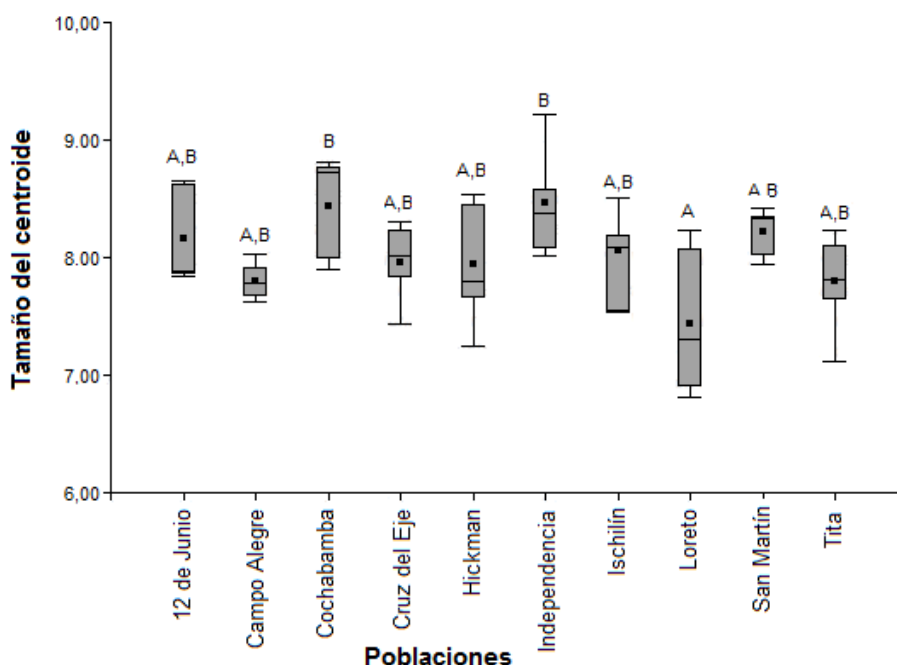


Fig. 4. Variación del tamaño del centroide del ala en machos *Triatoma guasayana*. Los recuadros muestran las medias del tamaño del centroide y los percentiles del 25 al 75%. Las poblaciones etiquetadas con letras diferentes fueron estadísticamente significativas según la prueba a posteriori de Tukey ($p < 0,05$).

3.1.2 Conformación de alas

Los dos primeros ejes del CVA mostraron significancia estadística ($p < 0,05$), explicando el 68,40% de la variación de la forma del ala (41,37% y 27,03% para primer y segundo eje respectivamente). En la Fig. 5 se observa la distribución de los individuos en el espacio comprendido por los dos primeros ejes, se puede observar que las poblaciones de Cochabamba y

Tita se diferenciaron del resto, aunque no entre sí, mientras que las otras poblaciones se muestran parcialmente superpuestas.

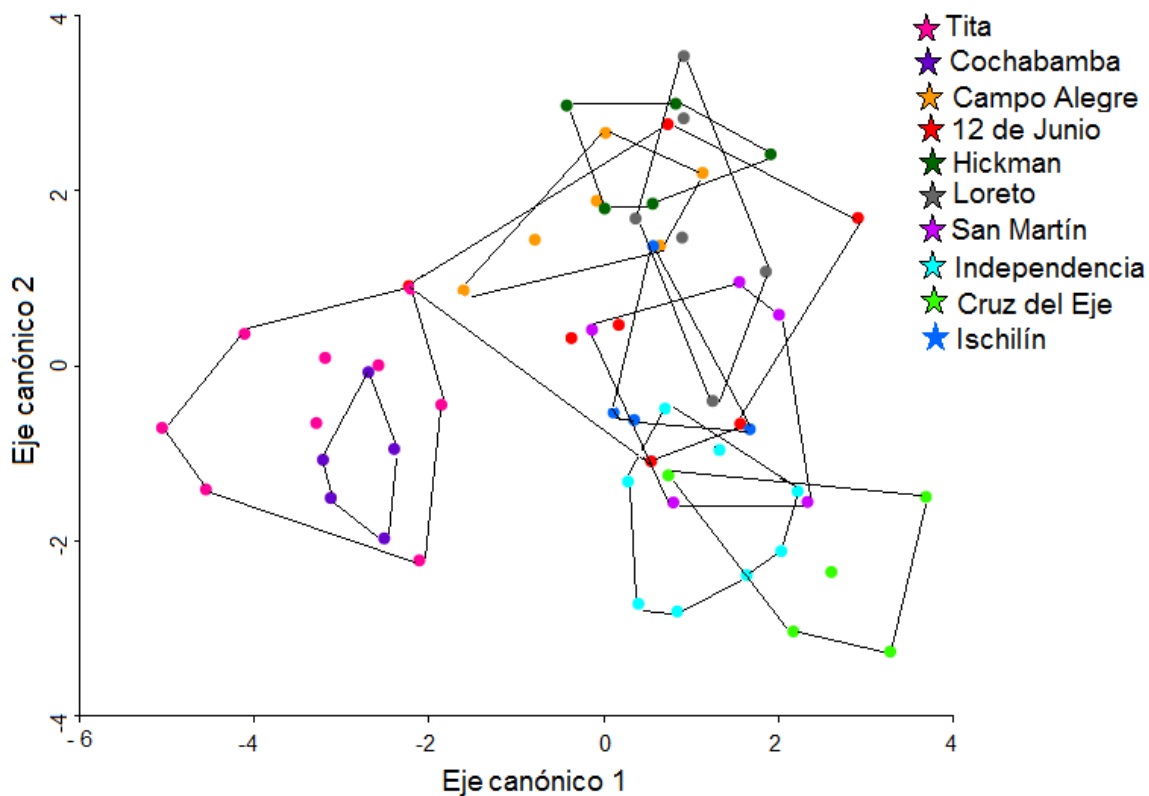


Fig. 5. Diagrama de dispersión de los dos primeros ejes canónicos de un CVA para la conformación del ala de las poblaciones de *Triatoma guasayana*. Para facilitar la visualización, las líneas conectan los individuos más externos de cada población.

La tabla de reclasificación cruzada derivada del CVA para la conformación de las alas mostró un error total del 16,67%. Cochabamba, Cruz del Eje, Ischilín y Tita tuvieron un error del 0% indicando que todos los individuos fueron asignados correctamente (Tabla 2). Mientras que San Martín fue la población con menos individuos asignados de manera correcta con un error del 60% (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados de la reclasificación cruzada derivada de un CVA para la conformación del ala para poblaciones de *Triatoma guasayana*. Se presenta el número y porcentaje de error derivados de análisis de funciones discriminantes.

	12. J	C.A	Cochab.	C.E	Hick.	Indep.	Isch.	Lor.	S.M	Tit	Total	Error (%)
12. J	6	0	0	0	0	1	0	0	0	0	7	14,29
C.A	0	5	0	0	0	0	0	0	0	1	6	16,67
Cochab.	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	5	0
C.E	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	5	0
Hick.	1	0	0	0	3	0	0	1	0	0	5	40
Indep.	0	0	0	0	0	6	1	0	1	0	8	25
Isch.	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	4	0
Lort.	0	0	0	0	0	0	0	5	1	0	6	16,67
S.M	1	0	0	0	0	1	0	1	2	0	5	60
Tit.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	9	0
Total	8	5	5	5	3	8	5	7	4	10	60	16,67

Poblaciones: 12.J: 12 de Junio, C.A: Campo Alegre, Cochab: Cochabamba, C.E: Cruz del Eje, Hick: Hickman, Indep: Independencia, Isch: Ischilín, Lor: Loreto, S.M: San Martín, Tit: Tita.

Las distancias de Procrusto entre las poblaciones mostraron diferencias significativas entre todos los pares de poblaciones excepto para Hickman con respecto a 12 de Junio, Campo Alegre, Ischilín, Loreto y San Martín; para San Martín respecto a 12 de Junio, Campo Alegre, Independencia, Ischilín y Loreto; y para Campo Alegre respecto a Ischilín y Loreto.

Cuando se utilizaron las distancias de Procrusto para construir un árbol de Neighbor joining, se observó la reconstrucción de 2 grupos principales uno de los cuales incluyó a las dos poblaciones de Bolivia. Las poblaciones de Argentina y Paraguay se distribuyeron en ambos clados (Fig. 6).

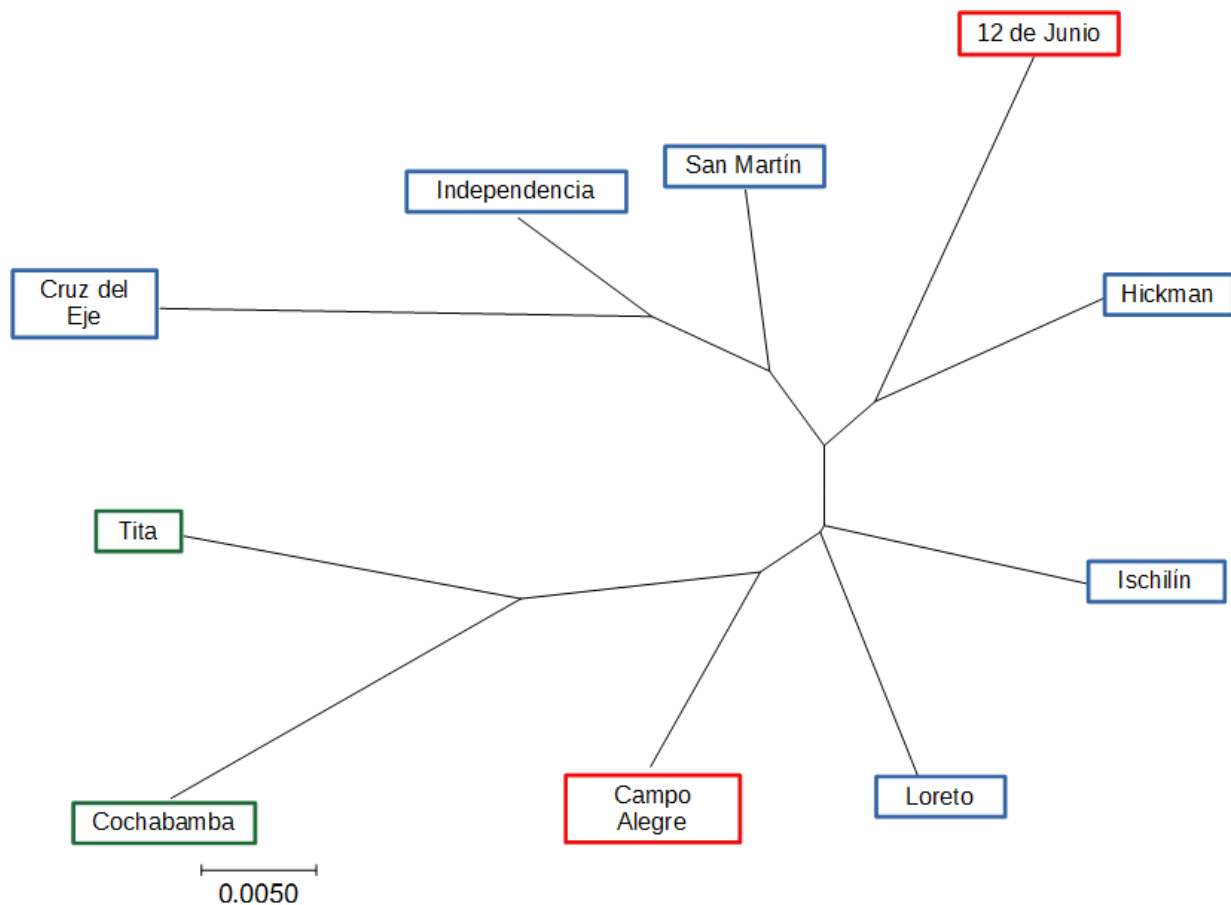


Fig. 6. Árbol de Neighbor joining derivados de las distancias de Procrusto para la conformación de las alas para poblaciones de *Triatoma guasayana*. Recuadro verde población de Bolivia, recuadro rojo población de Paraguay y recuadro celeste población Argentina.

La prueba de Mantel mostró una correlación positiva y significativa con las distancias geográficas ($Z= 2870,17$; $r= 0,497$; $p= 0,001$). El PLS no mostró covariación significativa entre la conformación de las alas y las variables geográficas ($p= 0,628$).

3.2 Cabezas

3.2.1 Tamaño de la cabeza

La comparación del tamaño de las cabezas entre las poblaciones mostró diferencias significativas ($H= 51,38$; $g.l= 8$; $p< 0,001$). En la prueba de Kruskal Wallis se observó diferencias significativas entre Cochabamba respecto a Hickman, Independencia y Loreto ($p< 0,05$) (Fig. 7). La prueba de Mantel evidenció una relación positiva y significativa con las distancias geográficas ($Z= 66602,38$; $r= 0,312$; $p= 0,001$). La regresión lineal para conocer la asociación entre el tamaño de las

cabezas y las variables geográficas mostró una relación significativa y positiva con la variable altitud ($p= 0,001$) y latitud ($p= 0,010$); $y= 0,47 + 0,00051*Altitud - 0,053*Longitud + 0,03*Latitud$.

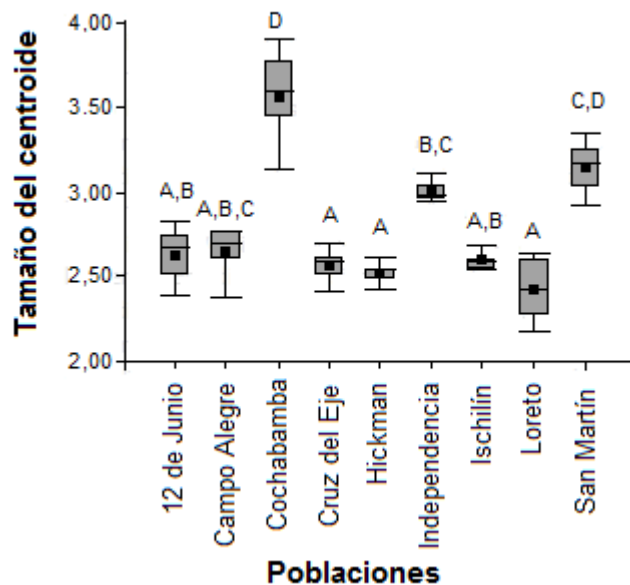


Fig. 7. Variación del tamaño del centroide de la cabeza entre poblaciones de *Triatoma guasayana*. Los recuadros muestran las medias del tamaño del centroide y los percentiles del 25 al 75%. Las poblaciones etiquetadas con letras diferentes fueron estadísticamente significativas según prueba de Kruskal Wallis ($p < 0,05$).

3.2.2 Conformación de las cabezas

Para la conformación de las cabezas los dos primeros ejes del CVA mostraron una significancia estadística ($p < 0,05$) que explicó el 90,54% y el 6,43% respectivamente de la variación de la forma de la cabeza, acumulando ambos ejes un total de 96,97%. En la Fig. 8 se muestra la distribución de los individuos en el espacio comprendido en los dos primeros ejes, observándose que las poblaciones de Cochabamba, Independencia y San Martín se diferenciaron del resto de las poblaciones.

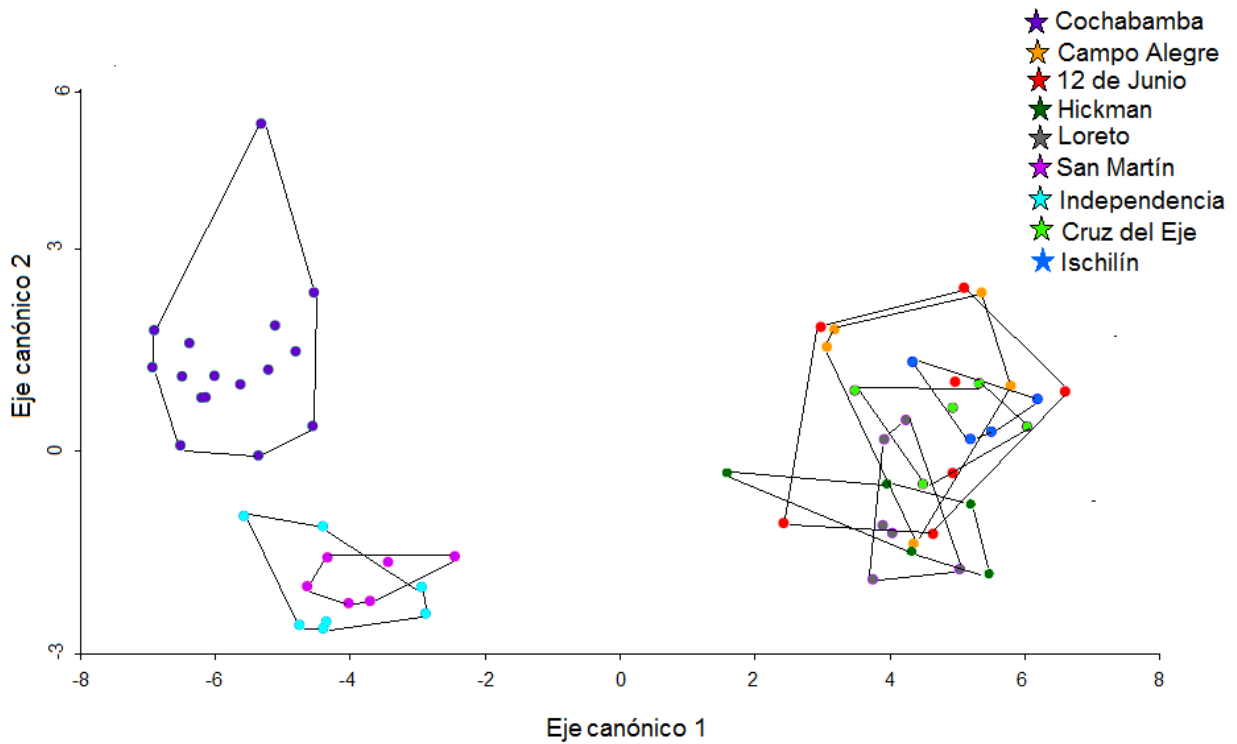


Fig. 8. Diagrama de dispersión de los dos primeros ejes canónicos para la conformación de la cabeza de poblaciones de *Triatoma guasayana*. Para facilitar la visualización, las líneas conectan los individuos más externos de cada población.

La tabla de reclasificación cruzada derivada del CVA para la conformación de las cabezas mostró un error total del 29,51%. Cochabamba e Ischilín tuvieron un error del 0% (Tabla 3). La población de 12 de Junio fue la población con menos individuos asignados correctamente, con un error total del 85,71% (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados de la reclasificación cruzada derivado de un CVA realizado para la conformación de la cabeza para poblaciones de *Triatoma guasayana*. Se presenta el número y porcentaje de error derivados de análisis de funciones discriminantes.

	12. J	C.A	Cochab.	C.E	Hick.	Indep.	Isch.	Lor.	S.M	Total	Error (%)
12 J.	1	2	0	0	0	0	1	3	0	7	85,71
C.A	0	3	0	1	0	0	0	1	0	5	40
Cochab.	0	0	16	0	0	0	0	0	0	16	0
C.E	0	0	0	3	0	0	1	1	0	5	40
Hick.	0	0	0	0	4	0	0	1	0	5	20
Indep.	0	0	0	0	0	5	0	0	2	7	28,57
Isch.	0	0	0	0	0	0	4	0	0	4	0
Lor.	1	0	0	0	2	0	0	3	0	6	50
S.M	0	0	0	0	0	2	0	0	4	6	33,33
Total	2	5	16	4	6	7	6	9	6	61	29,51

Poblaciones: 12.J: 12 de Junio, C.A: Campo Alegre, Cochab: Cochabamba, C.E: Cruz del Eje, Hick: Hickman, Indep: Independencia, Isch: Ischilín, Lor: Loreto, S.M: San Martín.

Las distancias de Procrusto entre las poblaciones mostraron diferencias significativas entre todos los pares de poblaciones excepto para 12 de Junio respecto a Loreto, Ischilín, Cruz del Eje y Campo Alegre; para Campo Alegre respecto a Hickman, Cruz del Eje e Ischilín; Cruz del Eje e Ischilín; para Hickman y Loreto; y por último para Independencia y San Martín.

Cuando se utilizaron las distancias de Procrusto para construir el árbol de Neighbor joining, se observan dos clados principales, en uno de ellos se encuentran las poblaciones de Paraguay y en el otro grupo se encuentra la población de Bolivia, las poblaciones de Argentina se distribuyen en ambos clados (Fig. 9).

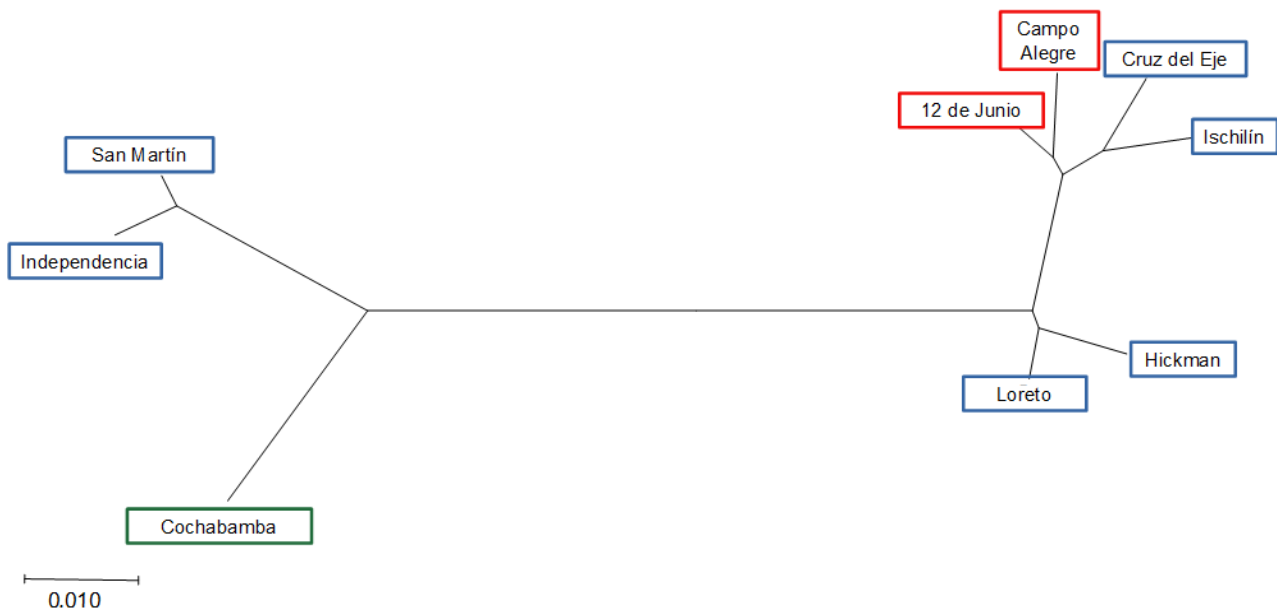


Fig. 9. Árbol de Neighbor joining derivados de las distancias de Procrusto para la conformación de la cabeza para poblaciones de *Triatoma guasayana*. Recuadro verde población de Bolivia, recuadro rojo población de Paraguay y recuadro celeste población Argentina.

En la prueba de Mantel, la conformación mostró una correlación positiva y significativa con las distancias geográficas ($Z= 3523,055$; $r= 0,190$; $p= 0,002$). El PLS no mostró covariación significativa entre la conformación de las cabezas y las variables geográficas ($p= 0,175$).

3.3 Pronoto

Para la distancia entre húmeros del pronoto se observó diferencias significativas entre las poblaciones ($F_{(8,50)}= 2,22$; $p= 0,041$) la prueba a posteriori de Tukey mostró diferencias significativas entre Ischilín y Cochabamba ($p < 0,05$) (Fig. 10). La regresión lineal para conocer la asociación entre el tamaño de los pronotos y las variables geográficas mostró una correlación significativa con la variable longitud ($p= 0,026$); $y= 0,30 - 0,00017*Altitud - 0,07*Longitud + 0,03*Latitud$.

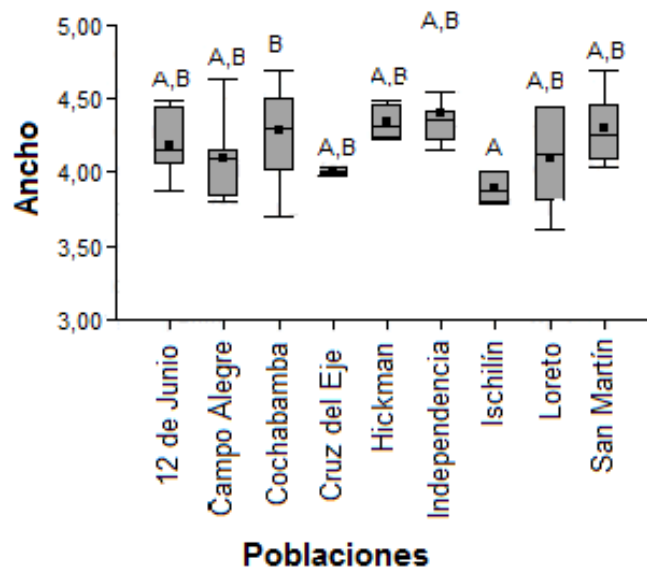


Fig. 10. Variación para la distancia entre húmeros (mm) entre las poblaciones de *Triatoma guasayana*. Los recuadros muestran las medias del tamaño del centroide y los percentiles del 25 al 75%. Las poblaciones etiquetadas con letras diferentes fueron estadísticamente significativas según las pruebas de Tukey ($p < 0,05$).

3.4 Relaciones entre diferentes módulos (alas, cabezas, pronoto)

El PLS no mostró covariación entre conformación alar y la distancia entre humeros de los pronotos ($p = 0,580$). Sin embargo, la correlación de Pearson mostró una correlación positiva y significativa entre tamaño de las alas y distancia entre húmeros (mm) ($r = 0,54$; $p = 0,001$). Con respecto al tamaño de cabezas, el PLS no mostró una covariación ($p = 0,402$) entre la conformación alar y dicha variable. La correlación de Pearson entre el tamaño del ala y el tamaño de la cabeza presentó una correlación positiva y significativa ($r = 0,54$; $p = 0,001$).

4. DISCUSIÓN

Triatoma guasayana es una especie de triatomino que presenta una muy buena capacidad dispersiva por vuelo (Abraham et al., 2011). Esta característica sumada a la existencia de una población braquíptera, donde bajo esta condición la capacidad de vuelo estaría limitada, resulta un muy buen modelo para estudiar características morfológicas asociadas a este tipo de dispersión. Esto permitiría además encontrar indicadores morfológicos asociados a la habilidad de volar en estos insectos vectores.

Los resultados de este trabajo mostraron diferencias significativas en el tamaño alar entre las poblaciones de *T. guasayana*, la población de Loreto presentó alas más pequeñas, y las poblaciones de Cochabamba e Independencia, presentaron las alas más grandes. Por otro lado, este trabajo mostró que el tamaño de las alas de esta especie se encuentra asociado con la altitud, registrando las poblaciones con alas más grandes a mayor altura. Resultados similares expusieron Rodríguez-Zabala et al. (2016) en el estudio del díptero *A. calderoni* donde se compararon dos poblaciones que se encontraban a diferentes altitudes. Un patrón similar presentó *Culex theileri* Theobald 1903 donde se observó que el tamaño corporal de los mosquitos se incrementa con la altura (Demirci et al., 2012). Esta relación entre el tamaño y la altitud, puede indicar una respuesta a las variables ambientales influenciadas por el gradiente altitudinal, también puede interpretarse como una respuesta adaptativa, donde desarrollar alas más grandes supone un menor gasto energético para mantener el vuelo en hábitats con una mayor elevación (Dillon et al., 2006). Existen algunas reglas que explican estas relaciones, entre ellas se encuentra la regla de Bergman que establece que el tamaño de los individuos es mayor a medida que aumenta la altitud y latitud (Atkinson y Sibly, 1997). Hernández et al. (2020) reportaron que la población de Cochabamba presentaba alas cortas, es decir, es una población braquípteras. Nuestros resultados mostraron que el tamaño que presentan las alas de esta población son comparativamente más grandes junto con las de la población de Independencia. Al comparar el tamaño corporal de individuos de Ischilín, Cruz del Eje y Cochabamba se observó que los individuos de Cruz del Eje e Ischilín presentaron un tamaño corporal significativamente menor respecto a Cochabamba ($F_{(2,11)}=6,76$; $p= 0,012$). Esto estaría indicando, por un lado que los individuos de Cochabamba son más grandes y por otro que estos individuos tienen el cuerpo comparativamente más grande que sus alas, observándose por esta razón presencia de braquiptería en esta población.

Con respecto a la conformación alar, el CVA mostró diferenciación entre las poblaciones de Tita y Cochabamba respecto al resto y un solapamiento total entre ambas. Sin embargo, las pruebas

de reclasificación cruzada no indicaron errores de clasificación para estas poblaciones; lo cual indicaría que no existe diferencia en la conformación de las alas asociada a la condición de braquiptería, y que este patrón puede deberse a la proximidad geográfica entre estas poblaciones. Esto fue además, confirmado por la prueba de Mantel que mostró que las poblaciones más cercanas geográficamente son más parecidas entre sí. Indicando además que existe estructuración espacial morfológica para las alas entre las poblaciones de esta especie y que esta estructura, se ajustaría a un modelo de aislamiento por distancia donde la diferenciación se incrementa a mayor distancia. Si la variación morfológica se corresponde además con variación genética, este modelo permitiría explicar posibles formas de dispersión (Slatkin, 1994, 1995). Las diferencias en la conformación de una estructura y no así el tamaño, se considera determinado por procesos genéticos (Dujardin et al., 2009). Nuestros resultados muestran que el árbol de Neighbor joining para la conformación alar ubica a las poblaciones de Bolivia en un mismo clado, sin embargo, las poblaciones de Argentina y Paraguay se presentan distribuidas en diferentes clados.

El tamaño de las cabezas de *T. guasayana* mostró estar influenciado por las variables altitud y latitud, se observó que la población de Cochabamba presenta un tamaño de cabeza mayor que el resto de las poblaciones, esto concuerda con la regla de Bergmann, ya que a mayor altitud mayor tamaño pero con respecto a la latitud esta regla es opuesta, debido a que Cochabamba es una de las poblaciones que se encuentra a menor latitud, en este caso la regla de Bergmann no sería aplicable. En un trabajo realizado por Vendrami et al. (2017) para alas de *T. sordida* tampoco se cumplió lo propuesto por Bergmann. Shelomi (2012) estudió las variaciones en el tamaño de insectos en poblaciones inter e intraespecíficas a lo largo de clinas latitudinales o altitudinales, y propuso que para establecer modelos de tamaño el microclima es más importante que la geografía. Además, la variación del tamaño puede estar relacionado con estrategias de alimentación y relación con los huéspedes (Patterson, 2007; Abrahan et al., 2008; Nattero et al., 2013). Hernández et al. (2020) reportaron para *T. guasayana* que las diferencias de la cabeza que podrían estar asociadas con la capacidad de vuelo serían la distancia anteocular y la distancia entre los ojos; cabezas más cortas se relaciona con cambios en la posición de los ocelos. Estas variaciones de las cabezas asociadas a la capacidad de volar involucraría cambios en el tamaño y conformación de la misma. Nuestros resultados mostraron que el tamaño de la cabeza de los individuos de Cochabamba es significativamente más grande que las del resto de las poblaciones. Hernández et al. (2020) comparando la población de Cochabamba con una población de la provincia de La Rioja de *T. guasayana*, no encontraron diferencias significativas en el tamaño de las cabezas aunque sí reporta la misma tendencia que en este trabajo, cabezas más grandes en la población de Cochabamba. En

relación a la conformación, el CVA mostró a la población de Cochabamba diferenciada del resto. El árbol de Neighbor joining a partir de las distancias de Procrusto, mostró similitudes entre las poblaciones que se encuentran más cerca geográficamente. La separación geográfica podría proponerse como un factor clave en la diferenciación de las conformaciones, lo que puede ser confirmado ya que la prueba de Mantel mostró que las poblaciones más cercanas tienen mayor similitud entre sí, lo que podría indicar que existe intercambio genético entre ellas.

La braquipetería en *T. guasayana* es un rasgo heredable que perduró en al menos 3 generaciones de laboratorio (Hernández et al., 2020). Las características morfológicas de las cabezas y alas que se observaron en la población de Cochabamba estaría indicando falta de dispersión por vuelo y por lo tanto una población genéticamente aislada. La diferenciación que observamos en todos los caracteres estaría apoyando esta afirmación, principalmente los referidos a conformación que indicarían variaciones genéticas y, como fue antes mencionado, estas variaciones genéticas entre poblaciones podrían estar indicando diferentes modos de dispersión. Por otro lado, nuestros resultados muestran que tanto la conformación de las cabezas como de las alas no se correlacionan con variables geográficas, sin embargo, si lo hacen las variables de tamaño. Las variables geográficas se correlacionan con variables ambientales que son muchas veces las que determinan las variaciones asociadas al tamaño de los insectos (Bai et al., 2016).

El pronoto es el lugar donde se almacenan los músculos de vuelo, entre los insectos existe un polimorfismo muscular asociado a un mayor o menor desarrollo de los músculos, un ancho mayor del pronoto puede indicar un mayor desarrollo de estos músculos. En las poblaciones de *T. guasayana* se observó que el ancho del húmero fue diferente entre las poblaciones, presentando pronotos más anchos (mayor distancia entre húmeros) la población de Cochabamba. Esto podría indicar que esta población tiene un mayor desarrollo de los músculos de vuelo. Almeida et al. (2012) obtuvieron que el híbrido entre *T. sherlocki* y *T. juazeirensis*, tenía un tamaño de tórax mayor que *T. sherlocki* indicando una mayor capacidad dispersiva mediante el vuelo, a pesar de tener un tamaño intermedio de alas con respecto a sus progenitores. Sin embargo, como fue mencionado anteriormente, la capacidad dispersiva de *T. guasayana* estaría limitada en la población de Cochabamba por las características que presentan sus alas y cabeza. Lo que haría suponer que esta medida del pronoto no es buena indicadora del desarrollo muscular o que la presencia de pronotos más anchos, podría estar relacionado con el hecho de que los insectos de esta población presentaron alas y cabezas más grandes, que podría estar correlacionado con insectos más grandes en general como ha sido reportado en otros casos (Bai et al., 2016). Esto último se ve además

reflejado en la correlación positiva y significativa que se encontró entre tamaño de alas y distancia entre húmeros.

La capacidad dispersiva en esta especie no estaría relacionada con el tamaño de las estructuras morfológicas involucradas en el vuelo. Los resultados de este trabajo señalan que la población con los insectos que presentaron alas, cabezas y pronotos más grandes y/o anchos es una población braquíptera donde, bajo esta condición, es una población con limitada capacidad dispersiva. Sumado a esto, las variaciones en conformación encontradas y la falta de asociación con variables geográficas estarían indicando intercambio genético limitado para esta población condicionado por esta baja capacidad dispersiva.

En este trabajo hubo algunas limitaciones, como por ejemplo, no poder comparar ambos sexos debido a que no se contaba con hembras de todas las poblaciones. Por lo que en un futuro, se podría complementar con estudios que incluyan hembras, además de agregar mediciones de los músculos asociados al vuelo, como así también tener en cuenta el tamaño corporal del insecto. Sería además importante considerar variables ambientales y microambientales para conocer su influencia en el tamaño y/o conformación de las diferentes estructuras. Asimismo, se podrían realizar estudios genéticos para corroborar si la variación morfológica se corresponde con variación genética.

CONCLUSIÓN

La variación que presenta *T. guasayana* a lo largo de su rango de distribución en rasgos morfológicos asociados a la dispersión por vuelo sugieren, que el mayor tamaño de estas estructuras no necesariamente está relacionado con una mayor capacidad dispersiva. Alas, cabezas y pronotos asocian su variación morfológica en tamaño entre sí y a la variación geográfica, estas clinas de variación geográfica podrían estar indicando asociaciones con variaciones ambientales. La estructura de la variación que se observa en conformación tanto de las cabezas como de las alas aportan evidencias que indicarían que la población que presenta individuos braquípteros tendría poco intercambio genético y que la variación en conformación no se encuentra asociado con variables geográficas.

Por último, esta tesina fue posible gracias a la colaboración de investigadoras e investigadores que cedieron material de esta especie, un agradecimiento a todas estas personas.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Abrahan, L.B, Hernández, M.L., Gorla, D., Catalá, S.S., 2008. Phenotypic diversity of *Triatoma infestans* at the microgeographic level in the Gran Chaco of Argentina and the Andean valleys of Bolivia. *Journal of Medical Entomology* 45, 660-666.
- Abrahan, L.B., Gorla, D.E., Catalá, S.S., 2011. Dispersal of *Triatoma infestans* and other Triatominae species in the arid Chaco of Argentina: flying, walking or passive carriage? The importance of walking females. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 106, 232-239.
- Almeida, C.E., Oliveira, H.L., Correia, N., Dornak, L.L., Gumiel, M., Neiva, V.L., Galvão, C., 2012. Dispersion capacity of *Triatoma sherlocki*, *Triatoma juazeirensis* and laboratory-bred hybrids. *Acta Tropica* 122, 71-79.
- Atkinson, D., Sibly, R.M., 1997. Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends in Ecology and Evolution* 12, 235-239.
- Bai, Y., Dong, J.J., Guan, D.L., Xie, J.Y., Xu, S.Q., 2016. Geographic variation in wing size and shape of the grasshopper *Trilophidia annulata* (Orthoptera: Oedipodidae): morphological trait variations follow an ecogeographical rule. *Scientific Reports* 6, 1-15.
- Batista, V.S.P., Fernandes, F.A., Cordeiro-Estrela, P., Sarquis, O., Lima, M.M., 2013. Ecotope effect in *Triatoma brasiliensis* (Hemiptera: Reduviidae) suggests phenotypic plasticity rather than adaptation. *Medical and Veterinary Entomology* 27, 247-254.
- Bookstein, F.L., 1991. *Morphometric tools for landmark data: Geometry and Biology*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Caillaud, M.C., Boutin, M., Braendle, C., Simon, J.C., 2002. A sex-linked locus controls wing polymorphism in males of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harris). *Heredity* 89, 346-352.
- Canale, D.M., Cecere, M.C., Chuit, R., Gürtler, R.E., 2000. Peridomestic distribution of *Triatoma garciabesi* and *Triatoma guasayana* in north-west Argentina. *Medical and Veterinary Entomology* 14, 383-390.
- Canale, D.M., 2005. Triatominae: Vinchucas. *Artrópodos de interés médico en Argentina*. Fundación Mundo Sano, Buenos Aires, Serie Enfermedades transmisibles, Publicaciones Monográficas 1-117.
- Carcavallo, R.U., Casas, S.I., Sherlock, Í.R.D.A., Girón, I.G., Jurberg, J., Galvão, C., Noireau, F., 1999. Geographical distribution and alti-latitudinal dispersion, in: Carcavallo, R.U.; Galíndez girón,

- I., Jurberg, J., Lent, H. (Eds.). Atlas of Chagas disease vectors in the Americas. Fiocruz, Río de Janeiro, pp. 747-792.
- Cecere, M.C., Cardinal, M.V., Arrabal, J.P., Moreno, C., Gürtler, R.E., 2015. *Microcavia australis* (Caviidae, Rodentia), a new highly competent host of *Trypanosoma cruzi* I in rural communities of northwestern Argentina. *Acta Tropica* 142, 34-40.
 - Chagas, C., 1909. Nova tripanozomiaze humana: estudos sobre a morfologia e o ciclo evolutivo do *Schizotrypanum cruzi* n. gen., n. sp., agente etiologico de nova entidade morbida do homem. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 1, 159–218.
 - Demirci, B., Lee, Y., Lanzaro, G.C., Alten, B., 2012. Altitudinal genetic and morphometric variation among populations of *Culex theileri* Theobald (Diptera: Culicidae) from northeastern Turkey. *Journal of Vector Ecology* 37, 197-209.
 - Dias, J.C.P., Diotaiuti, L., 1998. Vectores secundarios de la enfermedad de Chagas en el Brasil y perspectivas para su control, en: Corcas (Eds.). Control de tripanosomiasis americana y leishmaniosis: aspectos biológicos, genéticos y moleculares. Santa Fe de Bogotá, D.C., Colombia, pp. 154-159.
 - Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W., 2016. InfoStat versión 2016. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Disponible en <http://www.infostat.com.ar>
 - Dillon, M.E., Frazier, M.R., Dudley, R., 2006. Into thin air: physiology and evolution of alpine insects. *Integrative and Comparative Biology* 46, 49-61.
 - Dixon, A.F.G., 1972. Crowding and nutrition in the induction of macropterous alatae in *Drepanosiphum dixonii*. *Journal of Insect Physiology* 18, 459-464.
 - Dujardin, J.P., 2008. Morphometrics applied to medical entomology. *Infection, Genetics and Evolution* 8, 875-890.
 - Dujardin, J.P., Costa, J., Bustamante, D., Jaramillo, N., Catalá, S., 2009. Deciphering morphology in Triatominae: the evolutionary signals. *Acta Tropica* 110, 101-111.
 - Gajate, P.P., Bottazzi, M.V., Pietrokovsky, S.M., Wisnivesky-Colli, C., 1996. Potencial colonización del peridomicilio por *Triatoma guasayana* (Hemiptera: Reduviidae) en Santiago del Estero, Argentina. *Revista de Entomología Médica* 33, 635-639.

- Galvão, C., Rocha, D.D.S., Jurberg, J., Carcavallo, R., 2001. Início da atividade de vôo em *Triatoma infestans* Klug, 1834 e *T. melanosoma* Martínez, Olmedo and Carcavallo, 1987 (Hemiptera, Reduviidae). Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 96, 137-140.
- Hardie, J., Lees, A.D., 1985. Endocrine control of polymorphism and polyphenism, in: Kerkut G.A., Gilbert, L.I., (Eds). Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology. Pergamon, New York, pp. 441–490.
- Harrison, R.G., 1980. Dispersal polymorphisms in insects. Annual Review of Ecology and Systematics 11, 95-118.
- Hernández, M.L., Dujardin, J.P., Gorla, D.E., Catalá, S.S., 2015. Can body traits, other than wings, reflect the flight ability of Triatominae bugs?. Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical 48, 682-691.
- Hernández, M.L., Espinoza, J., Gomez, M., Gorla, D., 2020. Morphological changes associated with brachypterous *Triatoma guasayana* (Hemiptera, Reduviidae) and their relationship with flight. International Journal of Tropical Insect Science 40, 413-421.
- Jurberg, J., Galvão, C., 2006. Biology, ecology, and systematics of Triatominae (Heteroptera, Reduviidae), vectors of Chagas disease, and implications for human health. Denisia 19, 1096-1116.
- Klingenberg, C.P., 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. Molecular Ecology Resources 11, 353-357. Disponible en https://morphometrics.uk/MorphoJ_page.html
- Kumar, S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K., 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. Molecular Biology and Evolution 35, 1547-1549. Disponible en <https://www.megasoftware.net/>
- Lees, A.D., 1961. Clonal polymorphism in aphids, in: Kennedy, J.S., (Ed.). Insect Polymorphism. R. Entomolical. London, pp. 68–79.
- Lehane, M.J., Schofield, C.J., 1982. Flight initiation in *Triatoma infestans* (Klug) (Hemiptera: Reduviidae). Bulletin of Entomological Research 72, 497-510.
- 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, 123-520.

- Monteiro, F.A., Weirauch, C., Felix, M., Lazoski, C., Abad-Franch, F., 2018. Evolution, systematics, and biogeography of the Triatominae, vectors of Chagas disease. *Advances in Parasitology* 99, 265-344.
- Nattero, J., Malerba, R., Rodríguez, C.S., Crocco, L., 2013. Phenotypic plasticity in response to food source in *Triatoma infestans* (Klug, 1834) (Hemiptera, Reduviidae: Triatominae). *Infection, Genetics and Evolution* 19, 38-44.
- Nattero, J., Piccinali, R.V., Lopes, C.M., Hernández, M.L., Abrahan, L.B, Lobbia, P.A., Rodriguez, C.S., Carbajal de la Fuente, A.L.C., 2017. Morphometric variability among the species of the *Sordida* subcomplex (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae): evidence for differentiation across the distribution range of *Triatoma sordida*. *Parasites & Vectors* 10, 1-14.
- Noireau, F., Dujardin, J.P., 2001. Flight and nutritional status of sylvatic *Triatoma sordida* and *Triatoma guasayana*. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 96, 385-389.
- Noireau, F., Carbajal De La Fuente, A.L.C., Lopes, C.M., Diotaiuti, L., 2005. Some considerations about the ecology of Triatominae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 77, 431-436.
- Organización Mundial de la Salud (OMS). 2020. La enfermedad de Chagas (tripanosomiasis americana). URL: La enfermedad de Chagas (tripanosomiasis americana) (who.int) (Accedido el 27 de septiembre de 2021).
- Patterson, J.S., 2007. Comparative Morphometric and Molecular Genetic Analyses of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) (Doctoral dissertation, London School of Hygiene and Tropical Medicine (University of London)).
- Rodríguez-Zabala, J., González, R., Correa, M.M., Gómez, G.F., 2016. Análisis morfométrico de dos poblaciones de *Anopheles* (*Anopheles*) *calderoni* (Diptera: Culicidae) del suroccidente colombiano. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87, 966-971.
- Rohlf, F.J., 2017. tpsDig2. Version 2.31. Ecology and Evolution and Anthropology, Stony Brook University.
- Rosenberg, M.S., Anderson, C.D., 2011. PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics, and Geographic Exegesis. Version 2. *Methods in Ecology and Evolution* 2, 229-232. Disponible en <https://www.passagesoftware.net/download.php>.

- Sanzana, M.J., Parra, L.E., Sepúlveda-Zúñiga, E., Benítez, H.A., 2013. Latitudinal gradient effect on the wing geometry of *Auca coctei* (Guérin) (Lepidoptera, Nymphalidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 57, 411-416.
- Schweigmann, N.J., Pietrokovsky, S., Bottazzi, V., Conti, O., Bujas, M.A., Wisnivesky-Colli, C., 1999. Estudio de la prevalencia de la infección por *Trypanosoma cruzi* en zarigüeyas (*Didelphis albiventris*) en Santiago del Estero, Argentina. *Revista Panamericana de Salud Pública* 6, 371-377.
- Shelomi, M., 2012. Where are we now? Bergmann's rule sensu lato in insects. *The American Naturalist* 180, 511-519.
- Slatkin, M., 1994. Gene flow and population structure, in: Real, L.A., (Ed.). Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp. 3-18.
- Slatkin, M., 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139, 457-462.
- Vazquez-Prokopec, G.M., Ceballos, L.A., Marcet, P.L., Cecere, M.C., Cardinal, M.V., Kitron, U., Gürtler, R.E., 2006. Seasonal variations in active dispersal of natural populations of *Triatoma infestans* in rural north-western Argentina. *Medical and Veterinary Entomology* 20, 273-279.
- Vendrami, D.P., Obara, M.T., Gurgel-Gonçalves, R., Ceretti-Junior, W., Marrelli, M.T., 2017. Wing geometry of *Triatoma sordida* (Hemiptera: Reduviidae) populations from Brazil. *Infection, Genetics and Evolution* 49, 17-20.
- Vezzani, D., Schweigmann, N.J., Pietrokovsky, S.M., Wisnivesky-Colli, C., 2001. Characterization of *Triatoma guasayana* biotopes in a hardwood forest of Santiago del Estero, Argentina. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 96, 459-466.
- Wisnivesky-Colli, C., Gürtler, R.E., Solarz, N.D., Schweigmann, N.J., Pietrokovsky, S.M., Alberti, A., Flo, J., 1993. Dispersive flight and house invasion by *Triatoma guasayana* and *Triatoma sordida* in Argentina. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 88, 27-32.
- Zera, A.J., Denno, R.F., 1997. Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annual Review of Entomology* 42, 207-230.