



ASIMETRÍA FLUCTUANTE EN INSECTOS TRIATOMINOS BRAQUÍPTEROS Y MACRÓPTEROS DE DISTINTO ORIGEN GEOGRÁFICO

María Laura Hernández 

Unidad Operativa de Vectores y Ambiente (UnOVE). Centro Nacional de Diagnóstico e Investigación en Endemo-Epidemias. Administración Nacional de Laboratorios e Institutos de Salud Dr. Carlos Malbrán (CeNDIE- ANLIS Malbrán). Santa María de Punilla, Córdoba, Argentina.
Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

Autor para correspondencia: marialaura.hernandez@gmail.com

Fecha de recepción: 27 de septiembre de 2024
Fecha de aceptación: 20 de febrero de 2025

RESUMEN

Triatoma guasayana es un insecto triatomino vector de *Trypanosoma cruzi*, agente etiológico de la enfermedad de Chagas. Este trabajo busca evaluar los cambios en la asimetría fluctuante (AF) de *T. guasayana* con polimorfismo alar (Braquíptero-Macróptero) como indicador de inestabilidad en el desarrollo con el fin de estimar posibles condiciones ambientales estresantes durante su morfogénesis. Se trabaja bajo la hipótesis de que el ambiente geográfico modifica la AF de cabezas, aunque ésta influencia puede variar en mayor o menor manera según la condición de braqui o macróptero. Se propone aquí, evidenciar si el ambiente geográfico o la condición alar son más fuertes en el desarrollo de asimetría fluctuante de cabezas. Se encontró que, en este triatomino, el ambiente de desarrollo como así también la condición alar (y posible actividad de vuelo) influyen en el desarrollo de AF de la conformación en cabezas. Machos y hembras evidencian diferencias en la magnitud y sentido del cambio encontrado en cuanto a la AF. Los resultados obtenidos resultan de importancia para comprender como el fenotipo de cabezas puede evidenciar el grado de adaptación al ambiente y su implicancia para el vuelo, en un triatomino vector de una parasitosis humana.

Palabras clave: Triatominae, Asimetría Fluctuante, morfometría geométrica, polimorfismo alar.

ABSTRACT

Fluctuating asymmetry in brachypterous and macropterous triatomine insects from different geographic origins. *Triatoma guasayana* is a triatomine insect vector of *Trypanosoma cruzi*, the etiological agent of Chagas disease. This study aims to evaluate changes in the fluctuating asymmetry (FA) of *T. guasayana* with

wing polymorphism (Brachypterous-Macropterous) as an indicator of developmental instability, in order to estimate possible stressful environmental conditions during its morphogenesis. The work is based on the hypothesis that the geographic environment modifies the FA of heads, although this influence may vary to a greater or lesser extent depending on the brachypterous or macropterous condition. It is proposed here to determine whether the geographic environment or the wing condition has a stronger influence on the development of fluctuating asymmetry in heads. It was found that, in this triatomine, both the developmental environment and the wing condition (and possibly flight activity) influence the increase in FA shape of head. Males and females show differences in the magnitude and direction of the changes observed in FA. The results obtained allow us to understand how the head phenotype can reflect the degree of adaptation to the environment and its implications for flight in a triatomine vector of a human parasitosis.

Keywords: Triatominae, Fluctuating asymmetry, geometric morphometrics, wing polymorphism.

INTRODUCCIÓN

Los insectos triatominos son vectores del protozoario *Trypanosoma cruzi* (Chagas, 1909), el agente causal de la enfermedad de Chagas (Lent & Wygodzinsky, 1979). Si bien existen especies con mayor asociación a los domicilios humanos y con mayor importancia epidemiológica, otras actúan como potenciales vectores, debido a que -aunque ocupan hábitats silvestres- invaden frecuentemente las viviendas, sobre todo cuando se han reducido o eliminado las poblaciones del principal vector (Diotaiuti et al., 1995). Se plantea que el vuelo es la principal forma de dispersión activa



de triatominos, aunque Abrahan et al. (2011) registraron que la caminata es una estrategia utilizada y sobre todo en hembras que transportan huevos o en adultos con buen estado nutricional, lo cual les imposibilitaría volar. En *Triatoma infestans* (Klug, 1834), el principal vector de *T. cruzi* en el cono sur de Latinoamérica, la distancia media de vuelo es de 200 m (Schofield & Matthews, 1985), aunque en campo han sido verificados vuelos de más de 1 km (Schweigmann et al., 1988). Schofield et al. (1999) sugieren que la capacidad de volar es una característica que puede ser progresivamente reducida en poblaciones domésticas de *T. infestans* a través de simplificación genética. Por otra parte, se ha evidenciado hipotrofia de músculos torácicos en algunas poblaciones de esta especie mantenidas por varias generaciones en laboratorio (Soares, 1997). En *Triatoma guasayana* (Wygodzinsky & Abalos, 1949) se describió recientemente la presencia de poblaciones braquípteras por primera vez (Hernández et al., 2020) y se analizó la variación morfométrica en cabezas de braqui y macrópteros, evidenciándose un fenotipo diferencial acorde a su potencial de vuelo. Aunque se comprobó que la conformación de cabezas cambia de acuerdo a la condición alar, no se logró establecer cuán estable o estresante es el hábitat donde se desarrolló cada morfotipo. En los insectos en general, la falta de alas o su reducción se considera un carácter ligado a la vida parasitaria como en las chinches de cama (Cimicidae, Hemiptera) las pulgas (Siphonaptera) y los piojos (Phthiraptera), aunque también se lo ha asociado con insectos que viven en ambientes desérticos como ocurre en algunas especies de Orthoptera, Blattodea Coleoptera y Hemiptera (Wagner & Liebherr, 1992). La pérdida o reducción de alas es más frecuente en hembras que en machos debido a que, de esta forma se favorece la asignación de recursos para la producción de huevos en hembras, mientras que en machos la capacidad de vuelo se mantiene para incrementar la búsqueda de pareja (Roff, 1990). El polimorfismo alar puede significar una forma de estrés durante el desarrollo que se reflejaría en diferencias en la AF. Además, puede dejar al descubierto adaptaciones de los insectos a diferentes condiciones ambientales en donde su morfotipo es el más apto (Zera & Denno, 1997).

La simetría de las estructuras biológicas se puede definir como la repetición de partes en diferentes posiciones y orientaciones entre sí. La mayoría de los animales son bilateralmente simétricos, con lado izquierdo y derecho que son imágenes especulares entre sí. La asimetría es simplemente una desviación de esa simetría. La asimetría fluctuante (AF) denota pequeñas diferencias entre los lados izquierdo y derecho debido a imprecisiones aleatorias en los procesos de desarrollo (Klingenberg, 2015). Un rasgo morfológico que se expresa de determinada manera en determinado ambiente puede desviarse en mayor o menor medida de su "fenotipo objetivo" (Nijhout & Davidowitz,

2003). Para un individuo, las desviaciones de un rasgo del fenotipo objetivo que ocurren en los dos lados del cuerpo generalmente serán diferentes y, por lo tanto, darán lugar a un grado de asimetría. Este componente aleatorio o residual de la asimetría es la asimetría fluctuante (Palmer & Strobeck, 1986). Sobre la base de estos antecedentes, surge el interrogante que busca comprender si cada morfotipo alar es el resultado de estar sometido a una presión o estrés ambiental diferencial que se expresa en su fenotipo como asimetría. Este trabajo busca resolver si los morfotipos alares se asocian a diferencias en la estabilidad ambiental o adaptación a condiciones diferenciales. Puntualmente, ¿es el fenotipo de alas cortas más apto como resultado de una adaptación a un ambiente más estable donde el vuelo no es tan necesario? (¿lo cual se traduciría en reducción de sus alas y menor asimetría fluctuante?). ¿Se encuentran los triatominos micrópteros en un ambiente más estable, lo cual se verá reflejado en una menor asimetría fluctuante? ¿Los rasgos funcionalmente importantes y vitales como la cabeza podrían conservar siempre la simetría, y no mostrar variaciones importantes entre insectos con distintos morfotipos alares?. Para dar luz a estos interrogantes, este trabajo busca evaluar los cambios en la asimetría fluctuante de *Triatoma guasayana* con diferente grado de desarrollo alar (Braquíptero-Macróptero) como indicador de inestabilidad en el desarrollo a fin de estimar el grado de adaptación o estrés asociado al ambiente del que provienen. A su vez, se trabaja bajo la hipótesis de que el ambiente geográfico tiene también una influencia en la asimetría de cabezas que incluso puede ser mayor a la producida por la condición alar, por lo que se propone aquí identificar si existe una asociación entre la condición alar y la asimetría fluctuante de cabezas teniendo en cuenta el ambiente geográfico de donde provienen. Se espera que los insectos voladores presenten una conformación más simétrica (como adaptación a una actividad que posiblemente requiere precisión, como es el vuelo) en relación a los insectos que pueden dispersarse caminando, donde la simetría de la cabeza puede no ser tan necesaria. Además, según la necesidad diferencial de dispersión para los distintos sexos (búsqueda de pareja, refugio, fuente de sangre), se espera que la AF muestre diferencias según se trate de machos o hembras. Se trabaja bajo la hipótesis de que la variación en el morfotipo alar mostrará cambios en la simetría de cabezas que pueden interpretarse como diferencias en el grado de adaptación al ambiente de desarrollo y su posible rol ligado al vuelo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Insectos

Los insectos analizados para este estudio corresponden a los utilizados en Hernández et al.

(2020). El número de insectos en cada grupo y sexo se detalla en la Tabla 1. Los dos grupos fueron definidos según su condición alar: los insectos braquípteros presentan alas que apenas sobrepasan la mitad del abdomen y los macrópteros tienen alas que llegan o sobrepasan el borde del abdomen (Fig. 1). El grupo de insectos macrópteros cuenta con 31 individuos y corresponden a colectas realizadas en la provincia de La Rioja (Argentina) atraídos por la luz (Departamento Castro Barros, entre octubre de 2012 y febrero de 2013) y en hábitats peridomésticos (Departamento Independencia, octubre de 2009). Los insectos de Castro Barros (localidad de Anillaco, 28°48'00"S 66°56'00"W; altitud 1325 msnm) se colectaron luego de ser atraídos por la luz en domicilios rurales, mientras que los del Departamento Independencia corresponden a colectas en gallineros y corrales de cabras cercanos a viviendas rurales. Los insectos braquípteros totalizan 30 individuos que proceden de Mataral (18°35'44"S / 65°08'58"W; Altitud 1750 msnm, Departamento Cochabamba, Bolivia) y fueron criados en laboratorio. Estos insectos fueron colectados como ninfas de segundo o tercer estadio en un único muestreo (enero de 2013) y llevados al laboratorio para su cría (hasta tercera generación). El sitio de recolección correspondió a matorrales bajos con predominancia de bromelias. En una sola oportunidad la colecta se realizó entre bromelias y rocas, asociadas a roedores. En este sitio de muestreo sólo se registraron individuos braquípteros y hasta el momento es el único registro de presencia de *T. guasayana* con esta condición alar. En el laboratorio, fueron criados en condiciones controladas de temperatura, humedad y fotoperíodo (25-30 °C, 50-60% HR y un fotoperíodo de 12:12) y se alimentaron con gallinas o ratones cada 7 días. Cabe aclarar que durante la cría toda la descendencia fue braquíptera.

Morfometría geométrica

Cabezas: Las cabezas fueron cortadas a la altura del collar y montadas en un alfiler adherido a un soporte metálico. Se tomaron fotografías de la superficie ventral de las cabezas con ayuda de un estereoscopio (10X) y una cámara digital Kodak C613 (6.2 MP). Se marcaron 5 landmarks tipo II (Bookstein, 1992) en cada fotografía (Fig. 2). Los landmarks fueron tomados dos veces (dos digitalizaciones) en cada lado (derecho e izquierdo) como es requerido para los análisis de asimetría.

Asimetría del tamaño y la conformación: Para cuantificar el efecto de la longitud alar en la simetría de *T. guasayana*. Se aplicó un ANOVA teniendo en cuenta la varianza residual debido al error de digitalización. En base a esto se realizó un ANOVA mixto de dos vías para el tamaño (Palmer y Strobeck, 1986) y un ANOVA de Procrustes para la conformación (Klingenberg et al., 1998). Ambos ANOVA produjeron una estimación de la

asimetría direccional (DA) y de la asimetría no direccional (NDA) y su significación estadística en relación con la varianza residual (el error de medición). Dos asimetrías diferentes podrían producir NDA: antisimetría o asimetría fluctuante (FA). Para discriminar entre estas dos formas de NDA, se examinó la distribución de diferencias con signo (tamaño, forma) para determinar su compatibilidad con una distribución normal. Tanto para el tamaño como para la forma, se utilizaron elementos de ANOVA como los cuadrados medios (MS) y la suma de cuadrados (SS), así como las puntuaciones individuales, para evaluar la intensidad de la asimetría observada (Klingenberg & McIntyre, 1998; Klingenberg et al., 2002). En base a esto y siguiendo a Palmer (1994) "individuo" se identificó como un factor aleatorio que representa la variación individual en tamaño o forma, "lado" como un factor fijo que puede considerarse como una medida de DA, la interacción lado x individuo puede interpretarse como una medida de FA y la varianza entre mediciones replicadas se identificó como una estimación del error de medición.

Clasificación e interpretación del efecto de la geografía K-means

Para comparar rasgos morfológicos de individuos micrópteros y macrópteros, se decidió utilizar como técnica de clasificación ciega (no supervisadas) el algoritmo K-means. Se espera que la técnica K-means muestre la principal agrupación natural de datos de alta dimensionalidad (Pérez-Ortega et al., 2020). En nuestro caso, en la hipótesis de cambios morfológicos directamente asociados con el morfotipo alar, el resultado esperado de este análisis sugerirá dos grupos principales, cuyo contenido correspondería a la etiqueta conocida de cada individuo (macro y braquíptero). Debido a que las muestras corresponden a 3 sitios geográficos, este resultado esperado podría verse modificado por la interferencia de la subdivisión espacial geográfica de nuestra muestra total. El algoritmo K-means se seleccionó como técnica de clasificación no supervisada no solo para verificar la clasificación individual entre K grupos sino también porque este algoritmo puede sugerir el número óptimo de grupos. En nuestro material, si la geografía fuera el principal factor influyente, el k óptimo sería 3 (dos localidades con insectos macrópteros y una con insectos braquípteros), en lugar de un k=2. Otro argumento para observar la influencia de la distribución geográfica en la separación o diferenciación de los grupos será la comparación de las disparidades métricas entre los grupos macro y braquípteros. Se espera que la variación morfométrica en la conformación resulte mayor en una muestra que reuniera las dos localidades (macrópteros) que en una única localidad (braquípteros). La mayor disparidad métrica en muestras macrópteras y un k>2 evidenciaría una diferencia en AF y divergencia

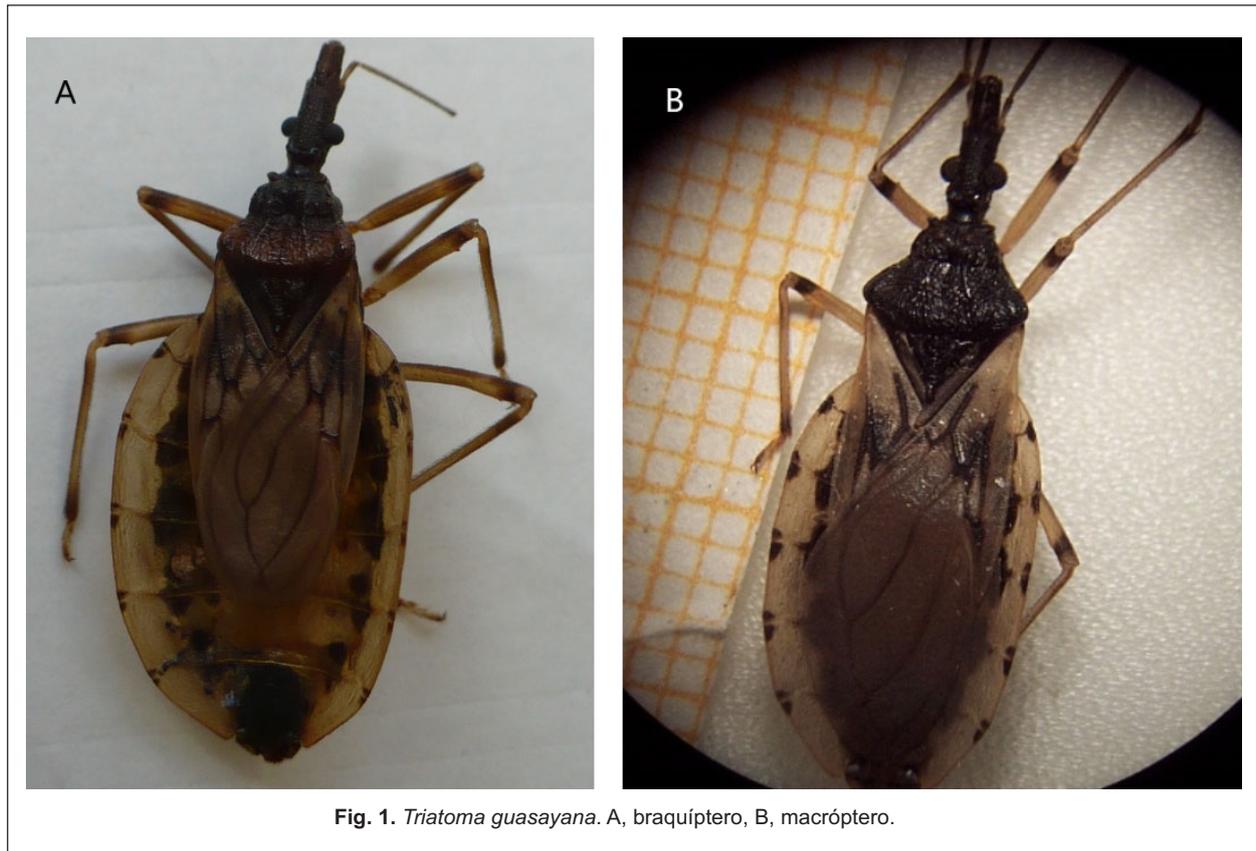


Fig. 1. *Triatoma guasayana*. A, braquióptero, B, macróptero.

morfológica debido al origen geográfico o ambiental más que a su morfotipo alar.

Disparidad métrica

El índice de disparidad métrica (MD) determinó la variación de la conformación en cabezas. Este índice proporciona un valor único que mide la variabilidad en la conformación de una muestra y se basa en las distancias euclidianas de cada configuración en relación con el consenso (Zelditch et al., 2014). La significancia de las posibles diferencias en la disparidad métrica entre poblaciones se obtuvo mediante estadística basada en bootstraps y utilizando la prueba F de igualdad de varianzas.

Software usado y análisis estadístico

Se utilizó el software XYOM (<http://xyom.io>, Dujardin y Dujardin, 2019) tanto para el procesamiento de datos como para la obtención de resultados. XYOM fue usado para la digitalización de landmarks, el análisis generalizado de Procrustes, asimetría del tamaño y conformación, clasificación mediante análisis de componentes principales, disparidad métrica y K-means.

RESULTADOS

Asimetría fluctuante (AF) en los grupos con distinto morfotipo alar

El error asociado a los datos se midió en todos los grupos estudiados. Los resultados del ANOVA de Procrustes indican que los valores de MS correspondientes a la asimetría fluctuante de la conformación ($\text{ind} \times \text{side}$) exceden los valores de MS del error, lo que indica que los errores de medición son mínimos para los datos. Los resultados muestran que ambos grupos presentaron niveles significativos de asimetría fluctuante de la conformación, tanto para machos como para hembras. En cuanto a la AF del tamaño, no resultó significativa ni en braquiópteros ni en macrópteros, como lo indica el ANOVA, en la interacción $\text{side} \times \text{individual}$ (Tabla 1). La Figura 3 muestra que en insectos braquiópteros la hembra es la que presenta una significativa reducción de la asimetría fluctuante de cabezas, mientras que en macrópteros es el macho el que evidencia una menor asimetría. Los machos braquiópteros son los que muestran mayor AF en comparación con las hembras del mismo morfotipo. En cuanto a macrópteros, lo que ocurre es en sentido inverso, quienes muestran mayor AF son las hembras en comparación con los machos de igual morfotipo alar.

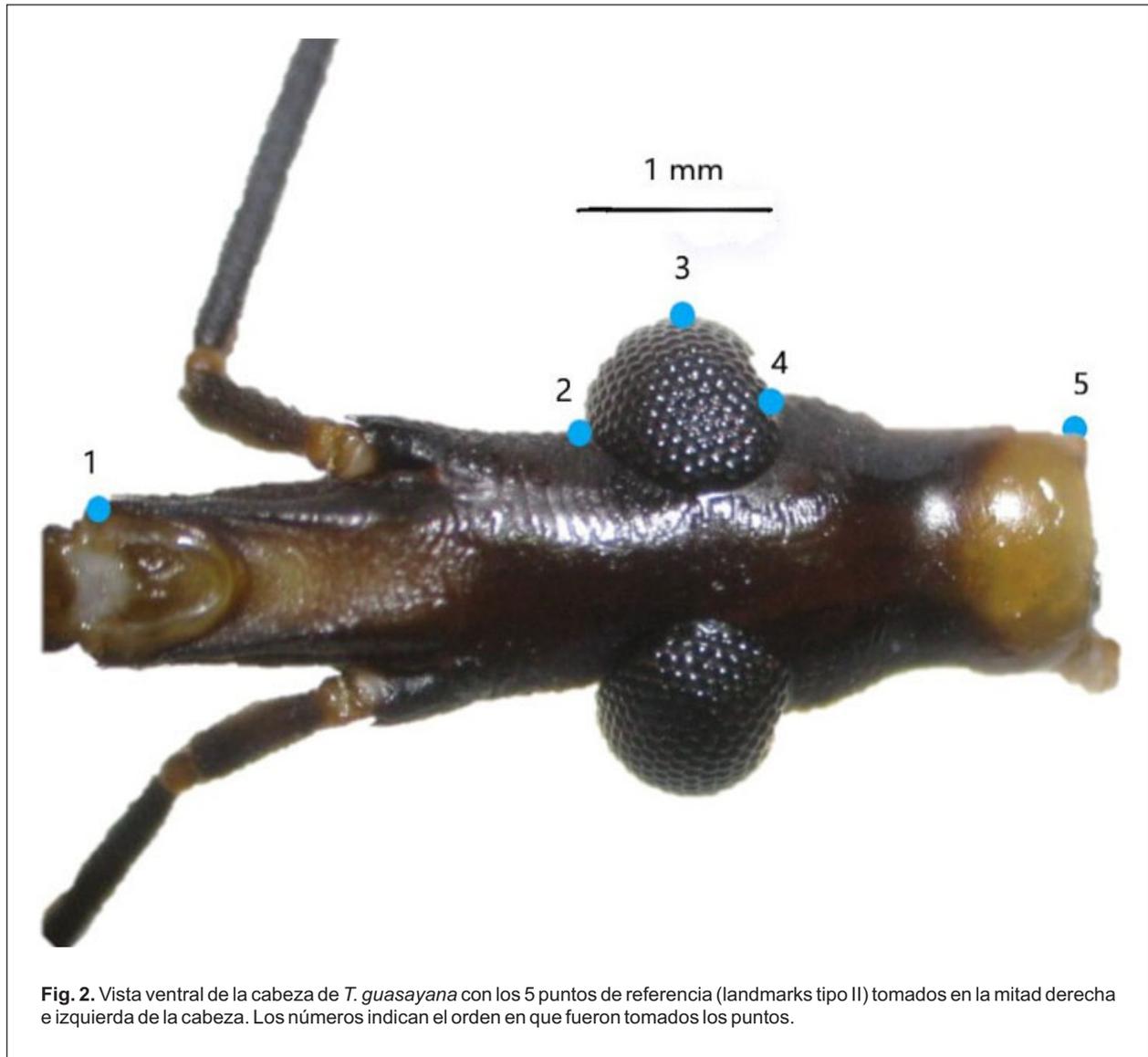


Fig. 2. Vista ventral de la cabeza de *T. guasayana* con los 5 puntos de referencia (landmarks tipo II) tomados en la mitad derecha e izquierda de la cabeza. Los números indican el orden en que fueron tomados los puntos.

Clasificación K-means en base a Asimetría Fluctuante de tamaño y conformación

La asimetría fluctuante de la conformación de cabezas clasificó mejor los grupos macro y micrópteros de *T. guasayana* en comparación con la clasificación basada en el tamaño. Este resultado fue más evidente en hembras en relación a machos. El algoritmo k-means permitió la identificación de los morfotipos alares con un porcentaje de 45% en machos y 38 % en hembras basándose en los valores de asimetría fluctuante del tamaño ($K=3$). La clasificación según la asimetría fluctuante de la conformación, clasificó correctamente un 50% de los machos y 71.4% de hembras con un valor de $K=3$ para ambos sexos.

Disparidad métrica (DM) de macrópteros vs micrópteros

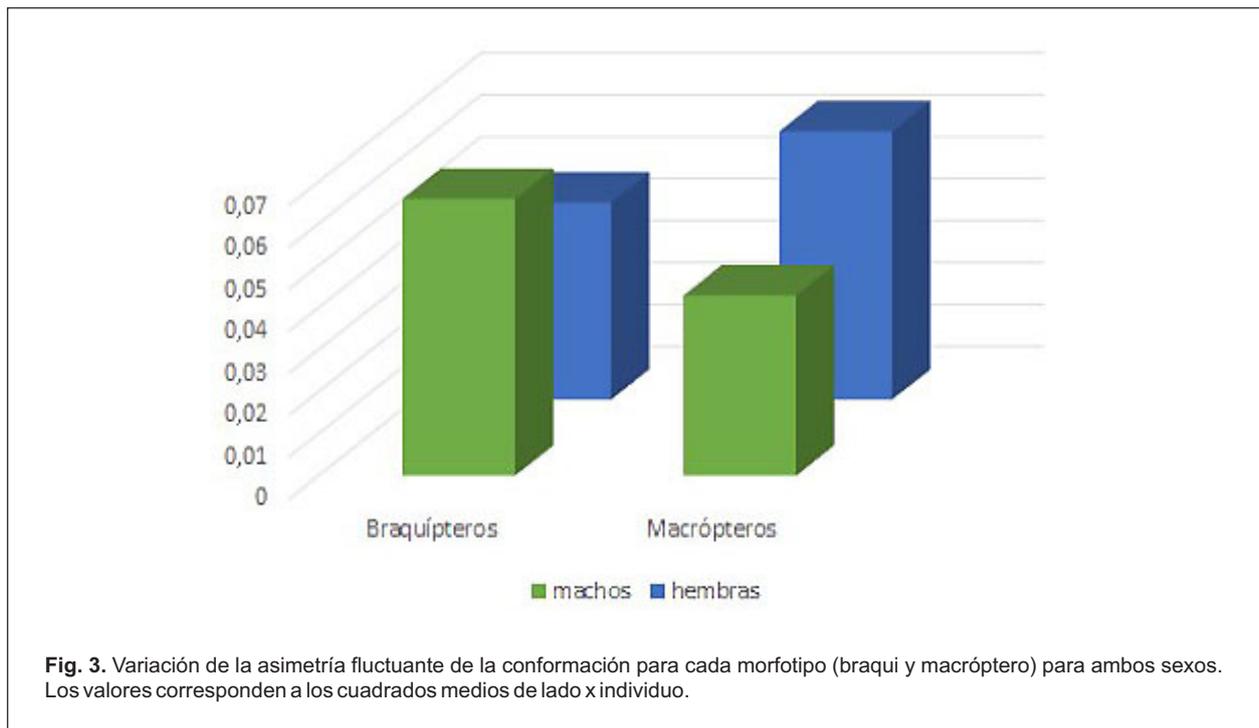
La varianza de la conformación de cabezas (DM) resultó significativamente diferente entre macro y braquípteros para machos (DM macrópteros: 0.000324, braquípteros: 0.000480, $p<0.05$, $F=0.95$) pero no en las hembras (DM macrópteros: 0.000359, braquípteros: 0.000351, $p>0.05$, $F=0.65$).

DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran que el desarrollo de asimetría fluctuante se relaciona tanto con la geografía como con el morfotipo alar y su posible estrategia de dispersión. A su vez, dentro de cada morfotipo, machos y hembras responden de manera diferente mostrando

Tabla 1. ANOVA de dos vías mixto y de Procrustes para dividir en cuadrados medios direccional (MS lado), no direccional (MS lado*individuo) de tamaño y conformación de cabezas de adultos de *T. guasayana* braquípteros (BRAQUI) y macrópteros (MACRO). H: hembras, M: machos.

Condición alar	Sexo	Número de insectos	Tamaño ($\times 10^{-2}$)			Conformación ($\times 10^{-3}$)		
			MS lado	MS lado x individuo	ME	MS lado	MS lado x individuo	ME
BRAQUI	H	14	44.662	0.162	4.552	0.165	0.047***	0.016
	M	16	2.208	0.172	1.454	0.201	0.066***	0.016
	H	7	50.420	0.047	1.031	0.186	0.064***	0.016
MACRO	M	24	0.741	0.105	0.560	0.172	0.043***	0.019



variaciones en la AF en distintos sentidos para cada condición alar. Sobre la base de resultados anteriores sabemos que estos polimorfismos no solo se refieren al tamaño de las alas sino a cambios ya registrados previamente en tamaño y conformación de cabezas (Hernández et al., 2020).

Este estudio permite comparar el grado de inestabilidad de desarrollo y su relación con el morfotipo alar/ambiente en el que se desarrolló cada insecto. Nuestros resultados sugieren que no existe una relación directa entre morfotipo alar y mayor AF o viceversa, lo que ocurre es que cada sexo se ve influenciado diferente en cada ambiente y eso se ve reflejado por diferencias en la asimetría de cabezas. En los resultados observados, según el algoritmo k-means para tamaño y conformación, la clasificación de grupos evidenció un $k=3$ (y no $k=2$) como se esperaba

encontrar si los morfotipos tuvieran mayor influencia en la clasificación según la asimetría fluctuante. Estos resultados sugieren que la variación según geografía o variaciones ambientales pueden estar jugando un rol más importante que el polimorfismo alar en la diferenciación o variación morfológica de grupos. Por otro lado, si la influencia ambiental/geográfica fuera la única causa de la diferenciación en cuanto a la AF de los grupos, el grupo de macrópteros (el cual se compone de muestras de dos localidades) hubiera resultado con mayor disparidad métrica que el grupo de braquípteros, y eso no ocurrió. Los resultados observados permiten pensar que las AF encontradas en los morfotipos alares corresponden tanto al efecto de la geografía como de su fenotipo alar.

En braquípteros los machos resultaron ser los más asimétricos y en macrópteros las hembras resultaron

las más asimétricas. La asimetría parece tener bases más bien relacionadas a la forma de encontrar el alimento y el estrés asociado a esa búsqueda. En insectos braquípteros, quienes no utilizan el vuelo para la búsqueda de alimento y pareja (alas cortas, cabezas compatibles con menor potencial de vuelo) las hembras serían las que sufren menos estrés (ambiente más estable para las hembras). En el caso de insectos macrópteros, donde el vuelo interviene en la búsqueda de alimento y pareja, las hembras son las que sufren mayor estrés y muestra AF más elevada. Esta mayor AF de la conformación para hembras puede estar relacionada con un trade off entre reproducción y vuelo, en donde la actividad de vuelo se ve minimizada, priorizando la energía para actividades relacionadas con la producción de huevos (Rankin & Burchsted, 1992). La relación negativa entre una mayor AF y un menor potencial o agilidad de vuelo fue reportado en otros triatominos (Soares et al., 1996) y Odonatos (Beck & Pruett-Jones, 2002). Se esperaba aquí, que, en el ambiente asociado a braquípteros, posiblemente más estable (sin la posibilidad de vuelo o con la posibilidad de vuelo restringida), los insectos tengan menos estrés y su AF sea menor que en los macrópteros (eso ocurrió solo para las hembras). Estos resultados pueden sugerir: i) que, si existiera la posibilidad de dispersión por vuelos cortos o caminata, posiblemente ésta podría ocurrir mayormente en hembras y ii) que podría no existir un trade off entre reproducción y dispersión evidenciándose de esta forma en hembras más simétricas. En *T. guasayana* macrópteros los machos resultaron más simétricos por lo que podríamos pensar que su simetría se relaciona a una mayor probabilidad y/o agilidad de vuelo en relación a hembras.

Se observa que la condición alar no tiene mayor influencia en la presencia de mayor o menor AF en los grupos, sino que la geografía y el ambiente de desarrollo puede jugar un rol fundamental en la inestabilidad del desarrollo. Rodríguez y Ávila (2015) encontraron en Odonatos diferencias en los niveles de asimetría entre especies y entre regiones, las cuales podrían ser causa de inestabilidad en el desarrollo, estrés ambiental y reflejarse directamente en procesos como la selección de la pareja, la agilidad y la maniobrabilidad durante el vuelo.

En este sentido, Vilaseca et al. (2022) encontraron en *T. infestans* que la combinación de características ambientales como temperatura, humedad relativa del ambiente, preferencia de la fuente de alimentación, características de los hábitats peridomésticos son los principales factores que influyen en el desarrollo de AF.

Este trabajo presenta por primera vez el análisis de la AF en insectos triatominos con distinto morfotipo alar. Los resultados obtenidos resultan de importancia para comprender como el fenotipo de las cabezas puede evidenciar el grado de adaptación al ambiente y su implicancia para el vuelo, en un triatomino vector de una parasitosis humana. El trabajo con insectos

provenientes de hábitats naturales, puede presentar ciertas limitaciones relativas a las condiciones ambientales, diferencias en los muestreos, número de insectos o agrupamiento de éstos para los análisis. Aún así, consideramos que los resultados obtenidos con *T. guasayana* de poblaciones naturales permiten comprender los cambios en las asimetrías, con una perspectiva realista, interpretando lo obtenido sobre la base de la inestabilidad en el desarrollo.

CONCLUSIONES

Este trabajo evidencia la presencia de inestabilidad del desarrollo y diferencias en la AF de la conformación en los grupos macro y braquípteros de *Triatoma guasayana*. Se encontró que, en este triatomino, el ambiente de desarrollo como así también la condición alar (y posible actividad de vuelo) influirían en el desarrollo de AF de la conformación en cabezas. Machos y hembras evidencian diferencias en la magnitud y sentido del cambio encontrado en cuanto a la AF. El seguimiento de la AF puede ser útil para detectar condiciones ambientales estresantes durante el desarrollo en poblaciones con morfotipos diferenciados. Nuevos análisis integrando los resultados obtenidos con morfometría de alas, pronotos y antenas, como así también con mayor número de poblaciones podrían ayudar con la interpretación del desarrollo de asimetrías y sus consecuencias.

AGRADECIMIENTOS

A los pobladores de los Departamentos Independencia y Castro Barros (La Rioja), por su colaboración en la colecta de los insectos. Al personal técnico del Centro Regional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de La Rioja (CRILAR-CONICET) por la ayuda en la conservación de los ejemplares utilizados. A J. Espinoza, M. Bustamante-Gómez y D. Gorla por los ejemplares braquípteros. Este trabajo recibió financiamiento del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina (CONICET).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abraham, 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(2), 232-239. <https://doi.org/10.1590/s0074-02762011000200019>
- Beck, M.L., & Pruett-Jones, S. (2002). Fluctuating asymmetry, sexual selection, and survivorship

- in male dark-winged damselflies. *Ethology*, 108(9), 779-791. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2002.00814.x>
- Bookstein, F.L. (1992). *Morphometric Tools for Landmark data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press.
- Davidowitz, G., D'Amico, L.J., & Nijhout, H.F. (2003). Critical weight in the development of insect body size. *Evolution and Development*, 5(2), 188-197. doi: 10.1046/j.1525-142x.2003.03026.x. PMID: 12622736
- Diotaiuti, L., Paula, O. R. D., Lima Falcão, P., & Pinto Dias, J. C. (1995). Avaliação do programa de controle vetorial da doença de Chagas em Minas Gerais, Brasil, com referência especial ao *Triatoma sordida*. *Boletín de la Oficina Sanitaria Panamericana*, 118(3), 211-219.
- Dujardin, S., & Dujardin, J.P. (2019). Geometric morphometrics in the cloud. *Infection, Genetics and Evolution*, 70, 189-196. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2019.02.018>
- 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(2), 413-421. <https://doi.org/10.1007/s42690-019-00092-9>
- Klingenberg, C.P. (2015). Analyzing Fluctuating Asymmetry with Geometric Morphometrics: Concepts, Methods, and Applications. *Symmetry*, 7, 843-934. <https://doi.org/10.3390/sym7020843>
- Klingenberg, C.P., McIntyre, G.S., & Zaklan, S.D. (1998). Left-right asymmetry of fly wings and the evolution of body axes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1402), 1255-1259. <http://doi.org/10.1098/rspb.1998.0427>
- Klingenberg, C.P., Barluenga, M., & Meyer, A. (2002). Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*, 56(10), 1909-1920. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00117.x>
- 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, 408.
- Nijhout, H.F., & Davidowitz, G. (2003). Developmental perspectives on phenotypic variation, canalization, and fluctuating asymmetry. *Developmental instability: causes and consequences*, 3-13.
- Palmer, A.R. (1994). Fluctuating asymmetry analyses: a primer. In *Developmental instability: its origins and evolutionary implications: proceedings of the international conference on developmental instability: its origins and evolutionary implications, Tempe, Arizona, 14-15 June 1993* (pp. 335-364). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Palmer, A. R., & Strobeck, C. (1986). Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annual review of Ecology and Systematics*, 391-421. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.002135>
- Pérez-Ortega, J., Almanza-Ortega, N. N., Vega-Villalobos, A., Pazos-Rangel, R., Zavala-Díaz, C., & Martínez-Rebollar, A. (2020). The K-means algorithm evolution. *Introduction to data science and machine learning*, 69-90.
- Rankin, M. A., & Burchsted, J.C.A. (1992). The cost of migration in insects. *Annual Review of Entomology*, 37, 533-559.
- Rodríguez, M.H., & Ávila, D.D. (2015). Diferencias interespecíficas y geográficas en los niveles de asimetría fluctuante en las alas de *Erythrodiplax umbrata*, *Macrothemis celeno* y *Pantala flavescens* (Odonata: Libellulidae). *Poeyana*, 501, 8-19.
- Roff, D. (1990). The Evolution of Flightlessness in Insects. *Ecological Monographs*, 60, 389-421. <https://doi.org/10.2307/1943013>.
- Schofield, C.J., Diotaiuti, L., & Dujardin, J.P. (1999). The process of domestication in Triatominae. *Mem Inst Oswaldo Cruz*, 94, 375-378.
- Schofield, C.J., & Matthews, J.N. (1985). Theoretical approach to active dispersal and colonization of houses by *Triatoma infestans*. *The Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 88(3), 211-222.
- Schweigmann, N., Vallvé, S., Muscio, O., Ghillini, M., Alberti, A., & Wisnivesky-Colli, C., (1988). Dispersal flight by *Triatoma infestans* in an arid area of Argentina. *Medical and Veterinary Entomology*, 2(4), 401-404. doi: 10.1111/j.1365-2915.1988.tb00215.x. PMID: 2980200
- Soares, R.P.P. (1997). *Aspectos Biológicos e Morfológicos Relacionados a Atividade de Vôo das Principais Espécies Vetoras da Doença de Chagas no Brasil*, Tese, UFMG, Belo Horizonte, Brasil, 94 pp.
- Soares, R.P.P., Dujardin, J.P, Schofield, C.J., & Diotaiuti, L. (1996). Wing symmetry and flight activity- fdi010007847- *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 1996, 91, p. 143 ISSN 0074-0276. Vilaseca, C., Pinto, C.F., Órdenes-Claveria, R., Laroze, D., Méndez, M.A., & Benítez, H.A. (2022). Insect Fluctuating Asymmetry: An Example in Bolivian Peridomestic Populations of *Triatoma infestans* (Klug, 1834) (Hemiptera: Reduviidae). *Symmetry*, 14, 526. <https://doi.org/10.3390/sym14030526>
- Waddington, C.H. (1942). Canalization of development and the inheritance of acquired characters.

- Nature*, 150, 563-565.
- Waddington, C.H. (1957). *The strategy of the genes*. London: George Allen and Unwin.
- Wagner, D.L., & Liebherr, J.K. (1992). Flightlessness in insects. *Trends in ecology & evolution*, 7(7), 216-220.
- Zakharaov, V.M. (1992). Population phenogenetics: analysis of developmental stability in natural populations. *Acta Zoologica Fennica*, 191, 7-30.
- Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., & Sheets, H.D. (2014). *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*, 2a ed. Academic Press <https://books.google.at/books?id=5DLZ4IALRTEC>
- Zera, A.J., & Denno, R.F. (1997-9). Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annual Review of Entomology*, 42, 207-30. doi: 10.1146/annurev.ento.42.1.207. PMID: 15012313

Editoras de Sección:
Anita Aisenberg, Macarena González,
Carolina Rojas-Buffer