



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

Caracterización morfométrica y análisis morfológico de  
tres poblaciones de *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811)  
en México.

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**BIÓLOGO**

P R E S E N T A

FERNANDO JOSE SANTANA CEDILLO

DIRECTOR DE TESIS:

M. C. JUAN LUIS TÉLLEZ RENDÓN

Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México. Enero, 2017.





Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## DEDICATORIAS

### A MIS PAPÁS

*Martha Cedillo T. y Fernando Santana S. Para quienes cualquier agradecimiento se quedaría corto.*

*Es todo un orgullo tenerlos como padres.*

### A MIS HERMANAS

*Brenda, Arely y Rubí. Siempre han sido mi razón y motivación.*

### A MIS TÍOS Y TÍAS

*Quienes han estado siempre al pendiente de mí durante mi formación académica.*

### A MIS ABUELITOS

*Adelaida Salgado, Carmen Taboada, José Cedillo. Quienes me han maravillado, motivado y concientizado con sus historias de vida.*

## AGRADECIMIENTOS

*A la UNAM FES-Iztacala, mi alma máter. A los académicos, investigadores, técnicos y administrativos.*

*Al Instituto de Diagnóstico y Referencia Epidemiológicos (InDRE) por su notable compromiso con la formación de recursos humanos.*

*Al personal del Laboratorio de Entomología del InDRE, donde se llevó a cabo el presente proyecto.*

*A mi director de tesis M. en C. Juan Luis Téllez Rendón por darme la oportunidad de realizar este proyecto. Por ser siempre muy comprensivo y respetuoso. Por el permanente apoyo y por el tiempo dedicado.*

*A la M. en C. Lyda Esteban Adarme por su enorme colaboración y asesoría en el proyecto, que sin duda fue fundamental para el desarrollo del mismo. Por compartirme su conocimiento y experiencias. Por acercarme al gusto por la estadística, por su paciencia y el tiempo dedicado.*

*A mis sinodales Dr. Esteban Jiménez Sánchez, M. en C. Jorge R. Padilla Ramírez, M. en C. Ana Lilia Muñoz Viveros y Biol. Marcela P. Ibarra González por su revisión, correcciones y sugerencias. Por ser tan accesibles al dialogo. Por su contribución en mi formación académica y pasión por la entomología.*

*A los profesores e investigadores en los que encontré motivación tras cada conversación: Biol. Saharay G. Cruz Miranda, M. en C. Ana Lilia Muñoz Viveros, M. en C. Lyda Esteban Adarme, Biol. Luis E. Páez Gerardo, M. en C. Jorge R. Padilla Ramírez, M. en C. Herón Huerta Jiménez, MVZ. Mario O. González Reyes.*

## TABLA DE CONTENIDO

<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
<b>2. MARCO TEORICO</b>	<b>3</b>
<b>2.1. VECTORES DE LA ENFERMEDAD DE CHAGAS</b>	<b>3</b>
2.1.1. Biología de los triatominos	3
2.1.2. Hábitat	4
2.1.3. Distribución geográfica	4
<b>2.2. <i>Triatominae</i> EN MÉXICO</b>	<b>4</b>
<b>2.3. <i>Triatoma dimidiata</i> (LATREILLE, 1811)</b>	<b>5</b>
2.3.1. Taxonomía	5
2.3.2. Morfología	6
2.3.3. Biología	6
2.3.4. Distribución	7
2.3.5. Hábitat	8
2.3.6. Variación Morfológica	9
2.3.7. Marcadores fenéticos para el estudio de la variación en <i>T. dimidiata</i>	10
2.3.7.1. Morfometría	10
2.3.7.2. Genitalia externa de machos	12
2.3.8. Marcadores genéticos para el estudio de la variación en <i>T. dimidiata</i>	13
<b>3. JUSTIFICACION</b>	<b>16</b>
<b>4. OBJETIVOS</b>	<b>17</b>
<b>4.1. GENERAL</b>	<b>17</b>
<b>4.2. PARTICULARES</b>	<b>17</b>
<b>5. MATERIALES Y METODO</b>	<b>18</b>
<b>5.1. CABEZA</b>	<b>19</b>
<b>5.2. GENITALIA</b>	<b>21</b>
<b>6. RESULTADOS</b>	<b>23</b>
<b>6.1. ANÁLISIS DE LA CABEZA</b>	<b>23</b>
6.1.1. ANÁLISIS UNIVARIADO	23
6.1.1.1. HEMBRAS	23
6.1.1.2. MACHOS	25
6.1.1.1. DIMORFISMO SEXUAL	27
6.1.2. MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA	28
6.1.2.1. HEMBRAS	28
6.1.2.1. MACHOS	31
6.1.2.2. DIMORFISMO SEXUAL	33
<b>6.2. ANÁLISIS DE LA GENITALIA</b>	<b>34</b>
6.2.1. ANÁLISIS CUANTITATIVO	34
6.2.1. ANÁLISIS CUALITATIVO	35
<b>6.3. FACTORES AMBIENTALES</b>	<b>38</b>
<b>7. DISCUSIÓN</b>	<b>41</b>

<b>8. CONCLUSIONES</b>	<b>47</b>
<b>9. LITERATURA CITADA</b>	<b>50</b>
<b>10. ANEXOS</b>	<b>57</b>

## ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. Sitios de colecta y numero muestral de tres poblaciones de <i>Triatoma dimidiata</i> en México. ....	18
TABLA 2. Variables ambientales de tres poblaciones de <i>T. dimidiata</i> en México. ....	20
TABLA 3. Estadística descriptiva de caracteres medidos en la cabeza en tres poblaciones de hembras de <i>T. dimidiata</i> . ...	24
TABLA 4. Variables de la cabeza de hembras de <i>T. dimidiata</i> de tres poblaciones de México, con diferencias significativas. ....	24
TABLA 5. Estadística descriptiva de caracteres medidos en la cabeza de tres poblaciones de machos de <i>T. dimidiata</i> . ....	26
TABLA 6. Variables de la cabeza de machos de <i>T. dimidiata</i> de tres poblaciones de México, con diferencias significativas. ....	26
TABLA 7. Dimorfismo sexual en tres poblaciones de <i>T. dimidiata</i> de México. ....	27
TABLA 8. Distancia de Mahalanobis entre poblaciones hembras de <i>T. dimidiata</i> de México. ....	30
TABLA 9. Análisis discriminante de hembras de <i>T. dimidiata</i> . ....	30
TABLA 10. Distancia de Mahalanobis entre poblaciones machos de <i>T. dimidiata</i> de México. ....	32
TABLA 11. Análisis discriminante de machos de <i>T. dimidiata</i> . ....	32
TABLA 12. Estadística descriptiva de caracteres medidos en la genitalia externa en tres poblaciones de <i>T. dimidiata</i> . ....	35
TABLA 13. Variables de la genitalia externa de machos de tres poblaciones de <i>T. dimidiata</i> con diferencias significativas. ....	36

## ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. Esquema y fotografía de un adulto hembra de <i>Triatoma dimidiata</i> .....	6
FIGURA 2. Distribución potencial de <i>T. dimidiata</i> en México asociada a cuatro ecoregiones.....	8
FIGURA 3. Caracteres morfométricos de la cabeza.....	20
FIGURA 4. Estructuras de la genitalia externa analizadas.....	22
FIGURA 5. Perfil de Guillaumin de las variables de la cabeza con diferencias significativas en hembras de <i>T. dimidiata</i> ... ..	25
FIGURA 6. Perfil de Guillaumin de las variables de la cabeza con diferencias significativas en machos de <i>T. dimidiata</i> . ...	26
FIGURA 7. Variación del tamaño (Central Size) en hembras de tres poblaciones de <i>T. dimidiata</i> de México.....	29
FIGURA 8. Análisis discriminante de tres poblaciones de <i>T. dimidiata</i> hembras de México.....	29
FIGURA 9. Fenograma de tres poblaciones de <i>T. dimidiata</i> hembras de México (NTSYS pc 2.02j). .....	30
FIGURA 10. Variación del tamaño (Central Size) en machos de tres poblaciones de <i>T. dimidiata</i> de México. ....	31
FIGURA 11. Análisis discriminante de tres poblaciones de <i>T. dimidiata</i> machos de México.....	32
FIGURA 12. Fenograma de tres poblaciones de <i>T. dimidiata</i> machos de México (NTSYS pc 2.02j). .....	33
FIGURA 13. Dimorfismo sexual del tamaño (CS) en ejemplares de tres poblaciones de <i>T. dimidiata</i> de México.....	33
FIGURA 14. Fenograma de poblaciones de <i>T. dimidiata</i> de México (NTSYS pc 2.02j). .....	34
FIGURA 15. Perfil de Guillaumin de las variables de la genitalia externa con diferencias significativas en machos de tres poblaciones de <i>T. dimidiata</i> de México.....	36
FIGURA 16. Análisis de correlación entre las variables CS y Temperatura (°C) en hembras de tres poblaciones de <i>T. dimidiata</i> de México.....	39
FIGURA 17. Análisis de correlación entre las variables CS y Precipitación pluvial (mm) en hembras de tres poblaciones de <i>T. dimidiata</i> de México. ....	39
FIGURA 18. Análisis de correlación entre las variables CS y Altitud (msnm) en hembras de tres poblaciones de <i>T. dimidiata</i> de México.....	40

## RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue caracterizar y comparar tres poblaciones de *Triatoma dimidiata* de México, utilizando la cabeza y la genitalia externa de los machos como marcadores fenéticos. Esto con la finalidad de entender la estructura poblacional de esta especie en el territorio nacional. Mediante métodos morfométricos y la descripción morfológica, se estudiaron un total de 118 organismos pertenecientes a tres poblaciones; Chiapas (20 ♂ y 20 ♀), Hidalgo (20 ♂ y 19 ♀) y Yucatán (20 ♂ y 19 ♀). En cuanto al análisis univariado, el tamaño de la Sinlipsis (SY) de la cabeza reveló un patrón diferencial de menor a mayor entre las hembras, en un sentido este-oeste (Yucatán-Chiapas-Hidalgo), mientras que el Largo del Proceso del Endosoma (LPE) permite también diferenciar a las tres poblaciones (machos) mostrando en este caso un patrón creciente en dirección oeste-este (Hidalgo-Chiapas-Yucatán), evidenciando el potencial de estos caracteres para la discriminación de las poblaciones de *T. dimidiata*. El análisis morfométrico mostró también un aparente aislamiento ecológico de la población de Yucatán, asociado a un hábitat selvático, mientras que el análisis morfológico de las estructuras genitales de los machos mostró variación intrapoblacional tal que no permite identificar agrupamiento de ningún tipo entre las poblaciones.

## 1. INTRODUCCIÓN

En la actualidad, a más de 100 años de su descubrimiento, y luego de muchos trabajos de investigación, y esfuerzos por controlarla, la enfermedad de Chagas o Tripanosomiasis Americana continúa siendo uno de los problemas de salud pública más graves de América Latina, siendo una de las endemias más expandida del continente americano. Es, económicamente hablando, más importante que todas las enfermedades parasitarias juntas (Imbert, 2003; OMS, 2007; Sanmartino, 2009).

La enfermedad de Chagas es una parasitemia, cuyo agente causal es el protozoo flagelado *Tripanosoma cruzi* (Chagas, 1909), el cual es transmitido por hemípteros reduvidos de la subfamilia Triatominae conocidos comúnmente como “chinche besucona” (según la región) y que afecta a más de 150 especies de mamíferos silvestres y domésticos, así como al ser humano (Ghul, 2009; Rassi et. al., 2010).

Existen tres ciclos de transmisión vectorial de esta enfermedad; silvestre, peridoméstico, y doméstico. El ciclo silvestre se lleva a cabo entre las chinches y decenas de mamíferos de toda América Latina. Este ciclo es el menos estudiado y caracterizado debido, entre otras cosas, a lo críptico de las especies vectoras. El ciclo peridoméstico ocurre cuando el vector es atraído alrededor del domicilio por fototropismo o en busca de alimentos –en este caso los animales domesticados-. El ciclo doméstico es el más estudiado y mejor conocido y se caracteriza por la colonización de triatominos al interior del hogar por diversas causas (fototropismo, acarreo accidental, etc.) y en el cual la fuente de alimento principal es el ser humano (Lent y Wygodzinsky, 1979; Argolo et al., 2008; CFSPH, 2009).

Es transmitida al ser humano de la siguiente manera: la forma infectante de *T. cruzi* sale en las deyecciones de los triatominos durante o después de la alimentación y puede transmitirse al interior del cuerpo humano a través del orificio de la picadura, heridas o excoriaciones de la piel o atravesando directamente la mucosa ocular, nasal o bucal (Botero, 1998; Argolo et al., 2008).

Además de la vectorial, existen otras vías de transmisión de esta patología, aunque menos frecuentes, como la transfusión de sangre o el trasplante de órganos de donantes infectados, la transmisión congénita de madres infectadas, la ingestión de sustancias contaminadas con los excrementos de los insectos vectores y por accidentes laborales (Sanmartino, 2009; Rassi et al., 2010; Barrios, 2010).

Se estima que existen aproximadamente siete millones de personas infectadas con *T. cruzi* y más de 80 millones se encuentran en riesgo de contraerla. La incidencia se calcula en 50 mil casos nuevos al año y alrededor de 12, 500 personas infectadas mueren cada año a causa de esta enfermedad (Guhl, 2009; Rassi et al., 2010; Carabarin et al., 2011; OMS, 2016).

El desarrollo del ciclo doméstico de la enfermedad de Chagas, que afecta al ser humano, se ve favorecido por diversos factores ambientales, como la temperatura y la humedad, así como de factores socioeconómicos como las condiciones precarias de la vivienda, la presencia de fauna doméstica y la cercanía a los hábitats silvestres de los vectores.

En México, las características geográficas y climáticas, así como las condiciones socioeconómicas, propician una alta incidencia de la transmisión vectorial en la gran mayoría del territorio nacional (NOM-032-SSA2- 2014). De esta alta incidencia suelen ser responsables las especies de triatomíneos que interactúan con el hombre en las casas-habitación, siendo para México *Triatoma barberi* (Usinger, 1939) y *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811) las principales especies domiciliarias. Esta última se distribuye en alrededor de veinte estados de la República Mexicana (Dávalos-Becerril, 2013) y representa a la especie con mayor distribución en el continente, distribución que se refleja en la variación de su morfología.

Dado que no existe vacuna contra *T. cruzi*, la prevención en la transmisión está dirigida al control vectorial (OMS, 2016). Así que el conocimiento de la biología, ecología, comportamiento y distribución de las especies con potencial vectorial es sumamente importante en la implementación de estrategias de control.

Cualquier programa de control parte del reconocimiento de la especie vectora, por lo que es menester la correcta determinación taxonómica (López-Ordoñez et al., 2009). Esto a veces se complica en ciertas especies como *T. dimidiata*, en la que la variación morfológica en ejemplares de distinta procedencia geográfica provoca desconcierto e incertidumbre, ya que esta variación morfológica puede estar asociada a la adaptación a nuevos ambientes, incluido el ambiente doméstico (Dujardin et al., 1999c).

Una manera de contribuir a la disminución de esta incertidumbre, es la caracterización morfológica de las poblaciones y su comparación interpoblacional, para poder determinar las estructuras en las que se presenta la variación, e identificar caracteres que posibiliten la diferenciación entre las poblaciones.

Para la caracterización morfológica pueden emplearse diferentes marcadores fenéticos y diversos métodos experimentales. Dos de los marcadores más utilizados en la subfamilia Triatominae son la cabeza y la genitalia externa de machos y cuyo método es la descripción cuantitativa a partir de distancias lineales (morfometría tradicional) y de coordenadas de puntos de referencia (morfometría geométrica). De esta manera se puede acercar a la identificación de caracteres con potencial diagnóstico entre las poblaciones de *T. dimidiata*. Esto permitiría a los investigadores del grupo tener más herramientas para una mejor determinación taxonómica que posibilite la aplicación de estrategias de control específicas.

## 2. MARCO TEORICO

### 2.1. VECTORES DE LA ENFERMEDAD DE CHAGAS

Los vectores de *T. cruzi* son insectos hemípteros heterópteros de la familia Reduviidae y subfamilia Triatominae. Se conocen alrededor de 140 especies pertenecientes a 5 tribus y 18 géneros (Dujardin et al., 2002; Galvão, 2003; Jurberg y Galvão, 2006).

A pesar del gran número de especies de triatominos existentes, son solo algunas especies de los géneros *Triatoma* (Laporte, 1832), *Rhodnius* (Stal, 1859) y *Pastronylus* (Berg, 1879) que tienen real importancia como vectores de *T. cruzi* entre animales domésticos y humanos (OMS, 2002).

#### 2.1.1. Biología de los triatominos

Los triatominos tienen un desarrollo de tipo paurometábolo (Triplehorn y Johnson, 2005) su ciclo de vida comprende el huevo, cinco estadios ninfales y el adulto (alado y con desarrollo de la genitalia externa). La duración del ciclo de vida es particular para cada especie, oscilando entre unos tres meses (*Rhodnius prolixus* Stal, 1859) hasta uno a dos años (*Triatoma dimidiata* Latreille, 1811, *Pastronylus megistus* Burmesteir, 1835 y *Dipetalogaster máxima* Uhler, 1894). Algunos factores ambientales pueden alterar la duración del ciclo de vida como la temperatura y la humedad. Un adulto puede superar los 2 años de vida y su tamaño es variable, desde 0.5 a 4.5 cm (Argolo et al., 2008). Después de la copula, los huevos son depositados entre los siguientes diez a treinta días, y eclosionan de diez a cuarenta días después de la puesta. En promedio una hembra produce alrededor de 500 huevos (Lent y Wygodzinsky, 1979).

La característica más destacable de los triatominos es su hematofagia estricta. Es el único insecto vector de parasitosis humana que es hematófago en la totalidad de sus estadios y en ambos sexos. La cantidad de sangre ingerida varía según la especie y el estadio ninfal y para la mayoría de las especies no existe especificidad de huésped, cualquier animal de sangre caliente es una buena fuente de alimentación (Dujardin et al., 2002).

Este hecho adquiere gran relevancia, significa que desde el primer estadio, el triatomino debe alimentarse de sangre, pudiéndose infectar con *T. cruzi* desde su primer ingesta, teniendo así más oportunidades de transmitir el parásito a un nuevo huésped a lo largo de todo su desarrollo.

En general, las especies de triatominos son de hábitos nocturnos, permaneciendo refugiados durante el día, manteniéndose fuera de peligro. La alimentación suele durar entre 20 y 30 minutos, y algunas especies suelen defecar durante la ingesta o inmediatamente después. Este hecho caracteriza a las especies como buenos o malos transmisores del agente causal de la enfermedad de Chagas, ya que las formas infectantes de *T. cruzi* se localizan en el intestino de la chinche y son deyectadas a través de las heces. Así, es más eficaz como vector una especie que defeca al tiempo que se alimenta pues las

heces estarán más cerca de la herida provocada por la picadura, incrementando la posibilidad de que *T. cruzi* ingrese a su huésped (Lent y Wygodzinsky, 1979; Dujardin et al., 2002; Jurberg y Galvão, 2006). Los triatominos son señalados como vectores potenciales de acuerdo a ciertas características fisiológicas y de conducta: 1) el grado de susceptibilidad a la infección con *T. cruzi*, 2) el intervalo de tiempo entre la alimentación y defecación de la chinche, 3) el grado de contacto con humanos (Menes, 2004).

### **2.1.2. Hábitat**

Los triatominos se encuentran casi en cualquier hábitat que ofrezcan acceso a una fuente de sangre, buenas condiciones climáticas y alto grado de permanencia (como nidos de aves o madrigueras de roedores). Sin embargo, algunas especies han adquirido la capacidad de colonizar hábitats artificiales hechos por el hombre cerca de su casa-habitación, como gallineros y chiqueros, en cuyo caso son llamadas especies peridomésticas. Otras especies llegan incluso a colonizar las habitaciones humanas, por lo cual se les llama domésticas (o domiciliarias). Las especies cuyo hábitat es estrictamente domiciliar o las que habitan el peridomicilio y frecuentan el interior de la vivienda, son las especies con mayor trascendencia epidemiológica por ser las responsables de la transmisión de *T. cruzi* al ser humano en la mayoría de los casos (Carcavallo et al., 1997; Jurberg y Galvão, 2006).

### **2.1.3. Distribución geográfica**

La distribución geográfica de los triatominos a nivel mundial se registra en cuatro continentes (América, Asia, África y Oceanía). Sin embargo, como se mencionó previamente, la transmisión vectorial solo existe en el Continente Americano y es donde su distribución toma gran relevancia. La mayoría de los triatominos (>90%) se distribuye a lo largo del territorio que conforma el Nuevo Mundo, desde el sur de los Estados Unidos, hasta la zona sur de Argentina y Chile. Estas especies se localizan entre los paralelos 42°N y 46°S, abarcando las regiones Neártica y Neotropical. A su vez, la mayoría de las especies presentes en este continente habitan la región Neotropical (desde el sur de México, hasta el sur de Chile y Argentina), encontrándose aquí las especies con mayor importancia epidemiológica (Dujardin et al., 2002; Jurberg y Galvão, 2006).

## **2.2. *Triatominae* EN MÉXICO**

En México se han reportado alrededor de 32 especies de triatominos, de las cuales 23 son endémicas. Las 32 especies reportadas en México representan aproximadamente el 20% de la diversidad total de especies conocidas de la subfamilia Triatominae, siendo el segundo país con mayor riqueza de triatominos, solo después de Brasil. Estas 32 especies están repartidas en 8 géneros, *Triatoma* (Laporte, 1832) con 19 especies, *Meccus* (Stal, 1859) con 6, *Pastronylus* (Berg, 1879) con 2 y *Belminus* (Stal, 1859), *Dipetalogaster* (Usinger, 1939), *Eratyrus* (Stal, 1859), *Paratriatoma* (Barber, 1938), y *Rhodnius* (Stal, 1859) con una especie cada uno. Del total de las especies, más del 50% se ha reportado con infección natural de *T. cruzi*. Los Triatominos presentes en México se distribuyen por todas

las entidades federativas y se les ha colectado en alturas que van desde el nivel del mar hasta los 2400 msnm (Carcavallo et al., 2000; Salazar-Schettino et al., 2010).

Algunas de las especies epidemiológicamente sobresalientes para el país, por su capacidad vectorial y amplia distribución son: *T. barberi*, *T. dimidiata*, *Meccus phyllosomus*, *M. longipennis*, *M. mazzottii*, *M. pallidipennis*, *M. picturatus*, *T. mexicana* y *T. gerstaeckeri* en orden de importancia (Vidal-Acosta et al., 2000). Sin embargo, de estas especies son solo dos las que se reportan como domiciliadas; *Triatoma barberi* y *Triatoma dimidiata*, mientras que el resto se encuentran en aparente proceso de domiciliación (Carcavallo et al., 2000; Salazar-Schettino et al., 2005; Salazar-Schettino et al., 2010).

## **2.3. *Triatoma dimidiata* (LATREILLE, 1811)**

### **2.3.1. Taxonomía**

*Triatoma dimidiata* es la segunda especie descrita de la subfamilia Triatominae, por parte de Latreille (1811), llamada en principio *Reduvius dimidiatus* a partir de ejemplares de Ecuador. En 1859, Stal renombró a esta especie como *Conorhinus dimidiatus* al crearse este género previamente por parte de Burmeister (1835), hasta que Neiva (1914) la ubica en el género *Triatoma* que había creado Laporte en 1832. En ese entonces, Neiva (1914) crea la subespecie *T. dimidiata maculipennis* a partir de ejemplares mexicanos (Zeledón, 1981).

Posteriormente Usinger (1941) describe la especie *Triatoma capitata* para ejemplares de Colombia que presentaban una cabeza más larga y delgada, ojos más pequeños y ángulos humerales más aguzados que *T. dimidiata*. Años más tarde, Usinger (1944) propuso las subespecies *Triatoma dimidiata maculipennis* para poblaciones mexicanas, *Triatoma dimidiata capitata* para poblaciones colombianas y *Triatoma dimidiata dimidiata* para poblaciones de América Central, diferenciadas por las proporciones de la cabeza, los ojos y la forma de los humeri. Sin embargo, Lent y Wygodzinsky (1979) sugirieron que se mantuvieran las formas conocidas en una sola especie, *T. dimidiata*, debido a la gran variabilidad que se presentaba en todo el continente.

Años más tarde, con los primeros trabajos basados en marcadores genéticos, fue posible identificar nuevamente la variación de *T. dimidiata* a lo largo de su distribución (Marcilla et al., 2001), abriendo de nuevo el interés por su taxonomía.

Así, algunos autores apoyan con sus investigaciones (morfológicas o genéticas) la propuesta de las subespecies (Bargues et al., 2008; Esteban, 2010), aunque existen otras investigaciones que se oponen a esta clasificación (Monteiro et al., 2013), y en su lugar sugieren que *Triatoma dimidiata* es un complejo de especies con hábitats y capacidades de domiciliación particulares (López-Ordoñez et al., 2009).

### 2.3.2. Morfología

*Triatoma dimidiata* es una especie de gran tamaño, en la que las características cromáticas toman mucha importancia al momento de definirla como especie. Además, a esto se suman características generales de su morfología y que también son relevantes para su identificación.

El tamaño de esta especie oscila entre 24.5 y 32.0 mm en los machos y 24.5 a 35.0 mm en las hembras. Los ángulos humerales son redondeados, la cabeza y el tórax son glabros dorsalmente, además el primer segmento antenal nunca sobrepasa el ápice del clípeo. Los segmentos del conexivo, dorsal y ventralmente, presentan una mancha amarilla o amarillo-anaranjada, la cual ocupa más del tercio posterior de cada segmento. El clavo es negro en su base y amarillo en la parte apical, mientras que el corio es principalmente amarillo o amarillo-anaranjado, con una mancha apical oscura y otra mancha central de tamaño variable también oscura, incluso en ocasiones esta mancha central no se presenta (Figura 1) (Lent & Wygodzinsky, 1979; Zeledón, 1981; Carcavallo et al., 1997).

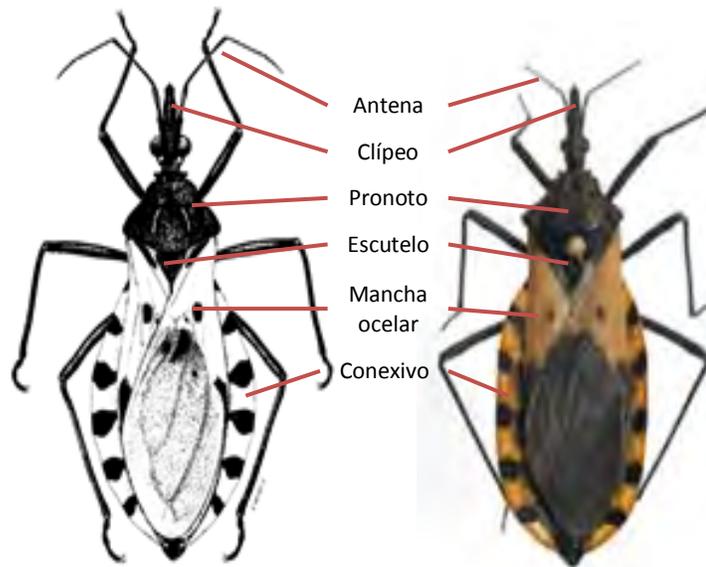


FIGURA 1. Esquema (Zeledón, 1981) y fotografía (Dávalos-Becerril, 2013) de un adulto hembra de *Triatoma dimidiata*. Se muestran algunas estructuras generales de su morfología.

### 2.3.3. Biología

La biología de *Triatoma dimidiata* está ampliamente documentada en diversos trabajos desde la segunda mitad del siglo pasado (Zeledón et al., 1970a; Zeledón et al., 1970b; Zeledón, 1981), hasta trabajos más recientes (Canale et al., 1999; Martínez-Ibarra et al., 2001; Reyes y Angulo, 2009).

En principio es importante señalar que el desarrollo de *T. dimidiata* está fuertemente influenciada por condiciones medioambientales, principalmente por temperatura y humedad relativa, cuya variación afecta directamente su biología. En condiciones

controladas de laboratorio, la colonia de *T. dimidiata* se mantiene generalmente a una temperatura de  $25 \pm 2$  °C y una humedad relativa de 70% a 80%, con un fotoperiodo de 12:12 y una alimentación cada 15 días, por lo que los siguientes datos reflejan los resultados obtenidos en estas condiciones (Zeledón, 1981; Martínez-Ibarra et al., 2001; Reyes y Angulo, 2009).

El desarrollo de *T. dimidiata* de huevo a adulto tarda entre 180 y 336 días. La hembra es capaz de reproducirse con más de un macho en su vida y guardar en su organismo una gran cantidad de espermatozoides que le permitirán fecundar sus huevos. El periodo preovipocitorio es de quince días en promedio. El número de huevos que produce una hembra durante toda su vida varía de unos 400 hasta poco más de 2 mil, llegando a depositar en un día hasta treinta huevos. La vida de una hembra oscila entre 353 y 1075 días, mientras que en machos varía entre 157 y 1136 días. De acuerdo con Zeledón (1981), la infección de *T. dimidiata* con *T. cruzi*, no parece afectar las características antes mencionadas de fertilidad, ovoposición y longevidad.

Varios autores (Zeledón, 1981; Reyes y Angulo, 2009; Reyes-Novelo et al., 2011) coinciden en que *T. dimidiata* es una especie difícil de mantener en laboratorio, ya que se muestra tímida e inquieta al ofrecerle una presa, lo que dificulta su alimentación. El tiempo que tarda en alimentarse varía de acuerdo al estadio, pero de manera general pueden llegar a alimentarse a repleción hasta en un tiempo de diez minutos. La cantidad máxima de sangre que puede llegar a ingerir una ninfa de 5° estadio, un macho y una hembra en una sola ingesta son 421.3, 290.4 y 425.2mg respectivamente. Mientras que durante toda su vida, una hembra puede llegar a ingerir entre 4105 y 9643mg, y un macho entre 952 y 5329mg de sangre. *T. dimidiata* al igual que la generalidad de los Triatominae, resiste periodos prolongados de ayuno. Esta especie es capaz de alimentarse de las deyecciones fecales (coprofagia) o de la sangre presente en el abdomen de sus congéneres (cleptofagia) (Zeledón, 1981; Reyes-Novelo et al., 2011).

*Triatoma dimidiata* tarda en promedio once minutos en defecar después de la alimentación, aunque en ninfas se ha observado defecación durante la alimentación. Además, esta especie es atraída por la luz y posee una buena capacidad de vuelo, por lo que no es raro encontrarla en ambientes urbanos (Zeledón, 1981; Pacheco-Tucuch et al., 2012).

#### **2.3.4. Distribución**

*Triatoma dimidiata* es la especie de triatomino con mayor distribución. Se ha registrado su presencia a través de doce países del nuevo mundo, desde el sur de México, Guatemala, Belice, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Venezuela, Ecuador, hasta el norte de Perú (Lent y Wygodzinsky, 1979; Guhl, 2009). Es el vector de mayor importancia para los países de Centro América, y el segundo más importante para Honduras, Colombia y México (Dorn et al., 2007; Salazar-Schettino et al., 2010).

Su límite de distribución al norte del continente es México, en donde se ha registrado su presencia en veinte estados: Campeche, Colima, Chiapas, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán (Lent y Wygodzinsky, 1979; Zeledón, 1981; Dávalos-Becerril, 2013) (Figura 2). Se ha reportado desde el nivel del mar hasta los 2360 msnm (Vidal-Acosta et al., 2000; Ramsey, 2000; Salazar-Schettino et al., 2005). Lo anterior, convierte a *T. dimidiata* en el vector de tripanosomiasis americana con mayor distribución en México, lo cual contribuye a su estatus como especie con gran importancia epidemiológica para este país (Salazar-Schettino et al., 2010).

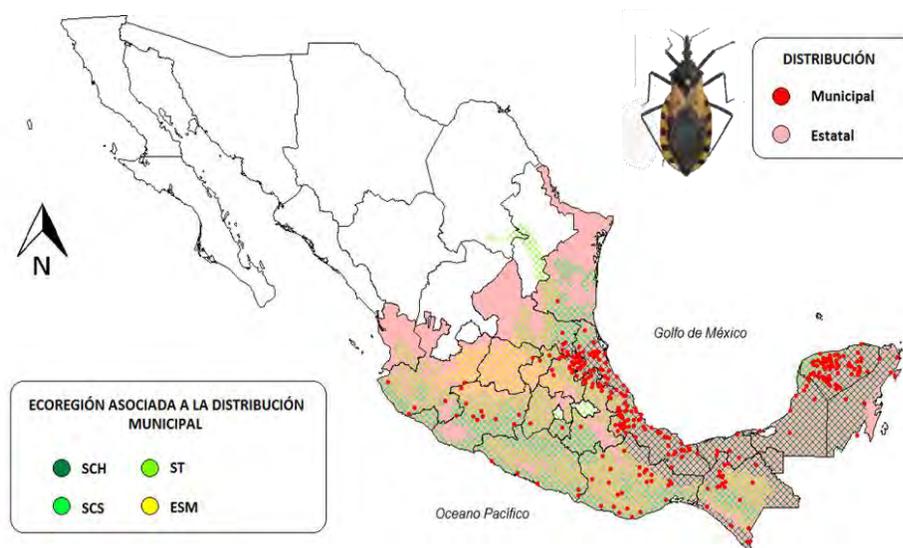


FIGURA 2. Distribución potencial de *T. dimidiata* en México asociada a cuatro ecoregiones. SCH=Selva cálido húmeda; SCS=Selva cálido-seca; ST=Sierras templadas; ESM=Elevaciones semiáridas meridionales (Dávalos-Becerril, 2013).

### 2.3.5. Hábitat

A lo largo del continente, esta especie ha colonizado gran variedad de ecosistemas. Se desarrolla, por ejemplo, en ambientes cálido-secos y cálido-húmedos (Zeledón, 1981). En México se encuentra asociada a zonas húmedas, selva cálido-seca, sierras templadas, y en menor grado a elevaciones semiáridas (Dávalos-Becerril, 2013). Además, se ha adaptado a una gran cantidad de hospederos. En ambientes silvestres, suele encontrarse en madrigueras de diferentes mamíferos como roedores, armadillos, zarigüeyas; en cuevas y agujeros asociados a murciélagos, serpientes y lagartos; en raíces de árboles como *Gymnopodium floribundum* (Polygonaceae), *Enterolobium cyclocarpum* y *Piscidia piscipula* (Fabaceae) (especies que las personas suelen usar para leña) y entre las hojas de diferentes palmas. En los ambientes domésticos y peridomésticos se le encuentra en rocas, agujeros o grietas en las paredes de las casas, en los muebles, en sitios de

almacenamiento de madera, techos de palma, detrás de cortinas o cuadros y en madrigueras y sitios donde se crían o guarecen animales domésticos o sinantrópicos. En el ambiente doméstico, particularmente, se les ha encontrado íntimamente relacionado al ser humano como principal fuente de alimentación, tanto en ambientes rurales como urbanos (Zeledón, 1981; Carcavallo et al., 1998; Zeledón et al., 2005; Reyes-Novelo et al., 2011; Dorn et al., 2007). Varios de estos factores, que externan la capacidad de adaptación de *T. dimidiata*, son relevantes al señalar a este insecto como un importante vector de la enfermedad de Chagas.

### **2.3.6. Variación Morfológica**

En la subfamilia Triatominae, la variación morfológica ha sido tema de estudio y polémica entre los investigadores de este grupo: la descripción de nuevas especies y subespecies, así como complejos de especies y sinonimias, es algo de lo que se ha echado mano para este grupo (Lent y Wygodzinsky, 1979; Carcavallo et al., 2000; Galvão et al., 2003).

La variación morfológica de *T. dimidiata* ha sido documentada desde los primeros estudios dirigidos a esta especie (Usinger, 1944; Lent y Wygodzinsky, 1979; Zeledón, 1981). Ahora numerosos investigadores se han dado a la tarea de indagar cada vez más en esta variación (Marcilla et al, 2001; Bustamante et al., 2004; Menes, 2004; Lehmann et al., 2005; Panzera et al., 2006; Bargues et al., 2008; Esteban, 2010; Monteiro et al. 2013).

Según Zeledón (1981), la variación cromática fue documentada por Palomo (1940) en poblaciones de México, especialmente en lo que respecta a la extensión de la mancha en los hemielitros (en el corio). Años después Biagi (1956), encontró en una sola población mexicana toda la variación cromática en el corio; desde una pequeña mancha negra, hasta una gran mancha que lo cubre casi totalmente.

En 1979, Lent y Wygodzinsky además de las variaciones cromáticas, mencionan la variación en las medidas relativas de la cabeza y los ojos. Documentaron que el tamaño global aumenta gradualmente de norte a sur, aunque se presentaban muchas excepciones. Finalmente, sinonimizaron las subespecies propuestas por Usinger (1944) al concluir que la variación intraespecífica era tal, incluso en una sola región geográfica, que era imposible clasificarlas de esta manera.

Vinieron después trabajos en los que se emplearon técnicas de estudio modernas como la morfometría geométrica, la biología molecular y la genética para aunar más en las diferencias que presenta la especie en cuestión, analizando poblaciones de diversas procedencias geográficas, ya que parece ser un aislamiento geográfico la principal causa de la variación intraespecífica para *T. dimidiata* (Dujardin et al., 2009; Esteban, 2010).

### **2.3.7. Marcadores fenéticos para el estudio de la variación en *T. dimidiata***

Se han utilizado diversos marcadores fenéticos para el estudio de *T. dimidiata*, destacando el uso de estructuras como la cabeza, las alas, los componentes de la genitalia externa en machos y las antenas, cuyos resultados han permitido identificar la variación de las poblaciones en relación a su procedencia geográfica (Bustamante et al., 2004; Menes, 2004; Arroyo et al., 2007; Van Tuylen, 2007; Esteban, 2010).

Estos marcadores se analizan a partir de diversas herramientas, desde la descripción estructural y cromática del organismo en general, que arroja datos cualitativos, hasta el análisis de datos cuantitativos mediante el uso de la morfometría. El estudio de la morfología de las especies es de gran importancia ya que podrían presentarse aquí variaciones que no se podrían observar en estudios genéticos (debido probablemente a un proceso de divergencia o convergencia evolutiva acelerado) (Dujardin et al., 1999a).

#### **2.3.7.1. Morfometría**

La morfometría es un campo particular de la biometría que se encarga de describir cuantitativamente la variación morfológica (Dujardin y Slice, 2007). La morfometría tradicional parte de medir distancias entre puntos de referencia, mientras que la morfometría geométrica se basa en calcular coordenadas de tales puntos de referencia (Jaramillo y Dujardin, 2002).

De acuerdo con Dujardin (2008), los insectos de importancia médica, están sometidos a diversas presiones debido a los métodos de control y a la modificación de su hábitat natural, por lo que es frecuente observar variación fenotípica en estos organismos. Esta variación es fuente de muchas preguntas taxonómicas y epidemiológicas.

La Morfometría Geométrica (MG), ha demostrado ser una herramienta rápida y de bajo costo para la identificación de especies cripticas, demostrado en Triatominae, flebotomos, himenópteros parasitoides y moscas de la fruta, por ejemplo. Este método posibilita, mediante comparaciones de las conformaciones, detectar variaciones morfológicas mínimas, que no suelen ser detectables mediante estudios morfológicos tradicionales, lo cual evidencia el poder taxonómico que tiene la MG (Dujardin et al., 2010).

En Triatominae, la morfometría se ha utilizado principalmente para la identificación de especies (como apoyo a la taxonomía), y en estudios de reinfestación de la habitación humana, después de una intervención de control. Son pocas las especies en las que se aplica la morfometría, principalmente a las especies con importancia epidemiológica, y *T. dimidiata* es una de ellas (Dujardin y Slice, 2007; Dujardin, 2008).

Por ejemplo, Bustamante et al. (2004), al analizar morfométricamente poblaciones de *T. dimidiata* de distintas procedencias geográficas, notaron que la divergencia entre *T. dimidiata* de cuevas y otras poblaciones de *T. dimidiata* era proporcional a las distancias

métricas interespecíficas con *T. mexicana*, *T. pallidipennis* o *T. ryckmani* lo que dio lugar a una revisión taxonómica de *T. dimidiata*.

Menes (2004) estudió, mediante morfometría tradicional, cabeza y alas de poblaciones de diferentes procedencias geográficas (México, Centro América y Colombia) y ecotopos (silvestre, peridomicilio y domicilio), observando una clara diferenciación con respecto a la procedencia geográfica (consistente con las subespecies propuestas por Usinger (1944)), mientras que para el ecotopo no hubo una diferenciación clara. Este estudio permitió interpretar la existencia de cuatro grupos dentro de la especie: (1) Lanquín (Guatemala), (2) Colombia, (3) Norte de Guatemala y México, (4) Centro América.

Por otra parte, Lehmann et al. (2005) realizaron un análisis morfométrico de *T. dimidiata* para poblaciones de México (San Luis Potosí, Veracruz y Yucatán) y Guatemala (El Petén), utilizando morfometría tradicional a partir de las distancias tomadas en la cabeza y las alas. Encontraron que las poblaciones de Yucatán son de menor tamaño que el resto de las poblaciones estudiadas, además existe dimorfismo sexual en el tamaño total del cuerpo para todas las poblaciones, siendo las hembras de mayor tamaño. A partir de un análisis discriminante (con variables libres de alometría) observaron que las poblaciones de Yucatán y El Petén se separaban de las poblaciones de Veracruz y San Luis Potosí. Detallan que, al analizar solo la morfometría de la cabeza, entre las poblaciones de Yucatán y El Petén existe ligero solapamiento, mientras que las poblaciones de Veracruz y San Luis Potosí son casi indistinguibles entre sí. Concluyen haciendo mención de que en México *T. dimidiata* es polimórfica, con aparente aislamiento poblacional.

Dumonteil et al. (2007) realizaron una valoración de la dispersión de *T. dimidiata* en la Península de Yucatán, a partir del muestreo en catorce localidades y tres ecotopos utilizando morfometría tradicional de cabeza y alas, así como microsatelites como marcadores. Mediante el análisis morfométrico, se detectó un gradiente oeste-este en el tamaño de los ejemplares. El análisis morfométrico arrojó diferencias significativas en relación al ecotopo en solo dos poblaciones; en la población de la localidad de Tetiz solo para los organismos machos y en la población de Dzidzilche solo en hembras. Los resultados sugieren una alta capacidad de dispersión en *T. dimidiata*, la cual se da en múltiples direcciones (entre el ecotopo silvestre, peridoméstico y doméstico). Finalmente reportan una débil estructura poblacional de *T. dimidiata* en la península de Yucatán.

Estos dos últimos trabajos están dirigidos al estudio de poblaciones mexicanas de *T. dimidiata*, lo que da cuenta del resurgimiento del interés por estudiar su variación desde un punto de vista morfológico. Este interés probablemente surgió por estudios genéticos y moleculares previos que sugerían el uso de marcadores fenéticos como complemento para la mejor comprensión de la estructura poblacional de *T. dimidiata* (Dorn et al., 2009), además de que en México se habían identificado previamente diferentes conductas en esta especie, que repercuten en su importancia epidemiológica como vector de *T. cruzi* (Dumonteil et. al., 2002; Salazar-Schettino et. al., 2010).

Otro trabajo que contribuye al conocimiento de la variación de *T. dimidiata* es el de Esteban (2010), quien analizó cuatro poblaciones colombianas a partir de la morfometría de la cabeza, la genitalia externa de machos y los patrones de coloración, además de varias proporciones corporales y la descripción morfológica en general, en cuyos resultados se evidencia la posible existencia de dos grupos morfológicos distinguibles; poblaciones de Occidente (departamentos de Cesar y Magdalena) y poblaciones de Oriente (departamentos de Santander y Boyacá). Dichas variaciones y la agrupación pueden deberse a factores geográficos y/o ecológicos, según el autor.

### **2.3.7.2. Genitalia externa de machos**

La genitalia externa del macho, representa uno de los caracteres más ampliamente utilizados en taxonomía y sistemática dentro de la clase insecta (Gutiérrez, 1999). Desde el punto de vista morfológico, los genitales, principalmente los masculinos, constituyen uno de los grupos de caracteres más diversos del reino animal (Eberhard, 1985, citado por Cordoba-Aguilar, 2000).

El estudio de las estructuras genitales en triatomíneos inició con la finalidad de aumentar el conocimiento de su morfología, lo cual con el tiempo resultó en una herramienta más para la taxonomía del grupo. El análisis de las estructuras fálicas permitió conocer de mejor manera la morfología del grupo y ha contribuido al esclarecimiento de diversos casos en los que existía controversia en cuanto a la ubicación taxonómica.

Jurberg (1996) ha demostrado que el solo análisis de las estructuras de la genitalia externa es capaz de separar especies afines. En sus trabajos, junto a diversos colaboradores, han descrito y analizado alrededor de 26 estructuras genitales masculinas. Dentro de estas estructuras es posible destacar la importancia taxonómica de parameros, falosoma, soporte del falosoma, proceso mediano del pigóforo, procesos del endosoma y la vesica, ya que permiten en mayor medida describir y hacer comparaciones entre los diferentes niveles taxonómicos.

Además, el análisis de las estructuras genitales de machos, asociado con otros caracteres de la morfología externa, ha demostrado ser una importante herramienta para la taxonomía de los triatomíneos. Especies morfológicamente similares han sido separadas usando estas estructuras: *Rhodnius stali* y *R. pictipes* (Lent et al., 1993); *T. maculata* y *T. pseudomaculata* (Galvão, 1973), por ejemplo.

Sin embargo, las estructuras genitales suelen analizarse desde un punto de vista cualitativo; forma, posición, presencia o ausencia y algunas proporciones (Jurberg, 1996). Son pocos los trabajos que analizan cuantitativamente las estructuras de la genitalia externa y cuyos resultados manifiestan la importancia de algunas estructuras para el análisis cuantitativo, que permiten identificar aislamiento o agrupamiento en los estudios intrapoblacionales, particularmente de *T. dimidiata* (Lent y Jurberg, 1985; Van Tuylén, 2007; Esteban, 2010).

En 1985, Lent y Jurberg analizaron de manera cualitativa las estructuras genitales de ejemplares de *T. dimidiata* de diferente procedencia geográfica (México, Costa Rica, Ecuador y Colombia). El análisis se centró en cuatro estructuras: falosoma, soporte del falosoma, proceso del endosoma y vesica. Al someter estas estructuras a comparación, los autores dan cuenta de la alta variación existente en las estructuras fállicas, al igual que en sus patrones cromáticos y las proporciones métricas del cuerpo. Aunque es importante mencionar que debe tomarse este trabajo con reservas ya que sólo se utilizó un ejemplar para cada población de estudio, y podría no ser representativo.

Por otra parte, mediante un análisis cuantitativo de varias poblaciones de *T. dimidiata* con procedencia geográfica distinta, permitió a Van Tuylen (2007) identificar posibles grupos morfológicos; uno con las poblaciones del Norte (México y Yaxhá, Guatemala) y el otro con las poblaciones localizadas al Sur (Lankín (Guatemala)-La brea (Guatemala)-El Salvador). Mientras que los resultados obtenidos por Esteban (2010), en poblaciones de *T. dimidiata* de Colombia, permitieron identificar dos posibles grupos morfológicos distinguibles, en donde los factores geográficos y/o ecológicos parecen ser los responsables de esta diferenciación.

### **2.3.8. Marcadores genéticos para el estudio de la variación en *T. dimidiata***

La aplicación de diversas metodologías genéticas ha permitido identificar especies crípticas o gemelas, es decir, especies morfológicamente indistinguibles pero que están aisladas en términos reproductivos y cuya importancia radica en que tienen valor epidemiológico distinto. La mayoría de estos estudios están dirigidos a grupos con capacidad vectorial significativa como los complejos *brasiliensis*, *sordida*, *prolixus* y *dimidiata*. Esto responde principalmente a que para la reducción de la transmisión vectorial es necesario contar con conocimiento de las características biológicas de los insectos vectores, incluyendo las genéticas (López-Ordoñez et al., 2009).

En *T. dimidiata*, la discusión acerca de su posición taxonómica, se agudizó a partir del trabajo de Marcilla et al. (2001) por medio de marcadores moleculares (ITS-2 del rDNA), en donde observaron una clara diferenciación de las poblaciones de *T. dimidiata* de Yucatán con las del resto de México (San Luis Potosí, Veracruz, Morelos y Oaxaca) y poblaciones de Honduras y Nicaragua. Además, las poblaciones del resto de México (San Luis Potosí, Veracruz, Morelos y Oaxaca) eran casi indistinguibles entre sí, pero al comparar éstas con las poblaciones de Honduras y Nicaragua, las diferencias aumentaban, por lo que proponen una variación clinal de Norte a Sur. Mencionan también que las diferencias de las poblaciones de Yucatán son consistentes con el nivel de especie.

Por otra parte, Panzera et al. (2006), con base en estudios citogenéticos, proponen tres Citotipos para *T. dimidiata*. El Citotipo 1 abarca poblaciones de México (San Luis Potosí, Hidalgo y Veracruz) el Citotipo 2 incluye poblaciones solo de Yucatán, y el Citotipo 3

incluye solo poblaciones de El Petén, Guatemala. Al comparar estos resultados con datos epidemiológicos y ecológicos, indican también que el Citotipo 1 es el que tiene mayor relevancia epidemiológica, debido a que se encuentra comúnmente asociado a las habitaciones humanas. El Citotipo 2 incluye poblaciones que infestan habitaciones humanas de manera estacional, pero su ciclo es silvestre, mientras que el Citotipo 3 incluye poblaciones exclusivamente silvestres.

Tamay-Segovia et al. (2008) analizaron la variación genética en poblaciones de *T. dimidiata* de diferentes procedencias geográficas, incluyendo por primera vez poblaciones del estado de Campeche. El análisis se llevó a cabo utilizando ITS-2 como marcador molecular, reportando la existencia de 2 clados, ambos presentes en el estado de Campeche, con una distribución en hábitat selvático en el clado 1, preferentemente en la región del bosque tropical lluvioso, mientras que el clado 2 está asociado a la región costera de Campeche, asociado a bosque tropical seco. El clado 1 incluye poblaciones del sureste de Campeche, de Yucatán y de Yaxhá (Guatemala), mientras que el clado 2 incluye poblaciones de la costa de Campeche, Veracruz, San Luis Potosí, Oaxaca, Chaoj (Guatemala), Nicaragua, Honduras y El Salvador. Campeche es el primer lugar en México donde se reporta la presencia de estos 2 clados. Además, las distancias observadas entre clado 1 y 2 son mayores que las que se observan entre las especies del complejo *phyllosoma* en este mismo estudio. Concluyen mencionando que, considerando como el origen de *T. dimidiata* la península de Yucatán, el clado 1 es el genotipo original restringido a la región de bosque lluvioso. Mientras que el clado 2 colonizó los hábitats doméstico y peridoméstico en otras áreas climáticas. Y posteriormente la extensa distribución de *T. dimidiata* clado 2 pudo ser el resultado del constante movimiento de las poblaciones mayas originales a diferentes regiones geográficas y la adaptación a los hábitats peridoméstico y doméstico.

En 2008, BARGUES et al. realizaron el estudio intraespecífico con el mayor número de poblaciones y localidades de *T. dimidiata* hasta el momento. La secuenciación de ITS-2 de rDNA, las correspondencias filogenéticas, y los análisis genéticos, aportaron los siguientes grupos: Subgrupo 1A que incluye principalmente poblaciones de Guatemala y Honduras, y secundariamente poblaciones de México, Nicaragua y Ecuador; el Subgrupo 1B incluye poblaciones de Colombia y Panamá; el Grupo 2 que incluye poblaciones de México y rara vez se encuentra en Guatemala; y el Grupo 3 se diferencia como una especie propia, nombrada por los autores como *T. sp. Aff. dimidiata* distribuida principalmente en la península de Yucatán, la parte norte de Chiapas y las tierras bajas del norte de Guatemala. Además, proponen la revalidación del nivel subespecífico para las poblaciones de *T. dimidiata* al soportarse esta clasificación con sus resultados. *T. d. dimidiata* (Subgrupo 1A), *T. d. capitata* (Subgrupo 1B) y *T. d. maculipennis* (Grupo 2).

Dorn et al. (2009), estudiaron poblaciones de *T. dimidiata* para más de 50 sitios de colecta a lo largo de toda su distribución, agregando también poblaciones de Belice. Este estudio se basó en análisis genético de ITS-2 y mt *cyt b*. Sus resultados apoyan los grupos asignados por BARGUES (2008). Aunado a esto, observaron una extensión del grupo 2 (sur

de México) hacia Guatemala donde se solapa con el grupo 1A (Centro América). Sin embargo, no se pronuncian a favor de la revalidación de las subespecies, y mencionan que antes de esto deben buscarse secuencias de genes adicionales y usar múltiples marcadores, genéticos y fenéticos, todos sobre los mismos ejemplares.

Monteiro et al. (2013), utilizando como marcadores al cyt b y ND4 para el estudio intraespecífico de *T. dimidiata* a lo largo de toda su distribución, describen cuatro grupos: I) para ejemplares que se encuentran desde el sur de México (Chiapas), todo América Central, hasta Colombia y Ecuador; II) para ejemplares del oeste y suroeste de México (Hidalgo, San Luis Potosí, Veracruz y Oaxaca); III) comprende ejemplares para la Península de Yucatán; IV) Para ejemplares selváticos de Belice. Proponen que estos cuatro grupos sean elevados a nivel específico. Mencionan también que existen datos suficientes para reconocer a *T. dimidiata* como un complejo de cinco especies (estos cuatro grupos más *Triatoma hegneri*) y rechazan la clasificación por subespecies.

En la última década se ha incrementado el interés por definir la situación taxonómica de *T. dimidiata* con el fin de conocer de manera más clara su papel como vector de *T. cruzi* en todo el continente, para lo cual la biología molecular ha contribuido de manera sustanciosa. Es importante señalar que los análisis moleculares no deben sustituir a la taxonomía tradicional, sino que deben ser complementarias.

### 3. JUSTIFICACION

*Triatoma dimidiata* es una especie de gran importancia epidemiológica en México debido a su amplia distribución y su capacidad de dispersión. Esta amplia distribución y colonización de hábitats se ve reflejado en su variación morfológica, la cual ha sido observada y documentada desde la descripción de la especie. Para eso se han utilizado técnicas genéticas como secuenciación de genes, citometría de flujo, análisis de hidrocarburos cuticulares etc. y fenéticas como morfometría tradicional y geométrica, de cabeza y alas, estructuras genitales y fenotipo antenal, que permiten demostrar la variación de *T. dimidiata* a partir de datos más robustos.

Los trabajos moleculares de los últimos años han permitido diferenciar y agrupar mediante el uso de filogenias, a poblaciones de *T. dimidiata* de procedencias geográficas distintas. En México los estudios moleculares más recientes, sugieren la existencia de tres genotipos a lo largo del territorio nacional, por lo que en este estudio se incluyen poblaciones de tres regiones geográficas diferentes que concuerdan con la distribución de estos tres genotipos, Chiapas (Subgrupo 1A al sur del estado y Grupo 3 al norte, Barges et al., 2008; Grupo 1, Monteiro et al., 2013; Haplogrupo 2 y 3, Ramsey et al., 2015) Hidalgo (Citotipo 1, Panzera et al., 2006; Grupo 2, Barges et al., 2008; Grupo 2, Monteiro et al., 2013; Haplogrupo 2, Ramsey et al., 2015) y Yucatán (Citotipo 2, Panzera et al., 2006; Grupo 3, Barges et al., 2008; Grupo 3, Monteiro et al., 2013; Haplogrupo 1, Ramsey et al., 2015).

De acuerdo con estos antecedentes, es necesario realizar estudios fenéticos que, en este caso, describirán la morfología de tres poblaciones de *T. dimidiata* originarias de estas tres regiones geográficas del país, usando como marcador la morfometría de la cabeza y de la genitalia externa en machos. Esto permitirá conocer mejor la estructura poblacional de *T. dimidiata* en México y orientar hacia una observación más detallada y minuciosa de ejemplares de esta especie, permitiendo la discriminación de las poblaciones y aportando a los taxónomos del grupo importantes datos sobre la biología de estos vectores.

## **4. OBJETIVOS**

### **4.1. GENERAL**

- Caracterizar morfométricamente tres poblaciones de *T. dimidiata* de México, utilizando la cabeza y la genitalia externa de los machos.

### **4.2. PARTICULARES**

- Describir y comparar morfométricamente las hembras de tres poblaciones de *T. dimidiata* de México.
- Describir y comparar morfométricamente los machos de tres poblaciones de *T. dimidiata* de México.
- Analizar el dimorfismo sexual en tres poblaciones de *T. dimidiata* de México.
- Describir y comparar morfométricamente la genitalia externa en tres poblaciones de *T. dimidiata* de México.
- Describir y comparar cualitativamente la genitalia externa de machos de tres poblaciones de *T. dimidiata* de México.
- Analizar comparativamente a tres poblaciones de *T. dimidiata* de México en relación a variables ambientales.

## 5. MATERIALES Y METODO

Se utilizaron 118 organismos de *T. dimidiata* (60 machos y 58 hembras) procedentes de tres estados de la República Mexicana; Chiapas (20 machos y 20 hembras), Hidalgo (20 machos y 19 hembras) y Yucatán (20 machos y 19 hembras). Estos organismos fueron recolectados por técnicos y/o entomólogos de los servicios de salud de los estados y localidades endémicas donde existe *T. dimidiata*, los cuales fueron colectados en el interior del domicilio y enviados al Laboratorio de Entomología del Instituto de Diagnóstico y Referencia Epidemiológicos (InDRE) por la Red Nacional de Laboratorios de Salud Pública y forman parte de la Colección de Artrópodos de Importancia Medica (CAIM).

Las poblaciones se seleccionaron considerando los antecedentes moleculares (Panzer et al., 2006; Bagues et al., 2008; Monteiro et al., 2013; Ramsey et al., 2015), con el fin de coincidir en la distribución de los tres citotipos reportados para México, aunado a la distancia geográfica entre estas poblaciones, además de la disponibilidad de los organismos en la colección. Se procuró que cada población fuera lo más homogénea posible, de acuerdo al material disponible en la CAIM InDRE (Tabla 1).

TABLA 1. Sitios de colecta y numero muestral de tres poblaciones de *Triatoma dimidiata* en México.

Estado	Municipio	Localidad	Numero de insectos	♂	♀
<b>CHIAPAS</b>	Copainala	Miguel Hidalgo (Zacalapa)	23	8	15
		Benito Juárez	13	8	5
		Francisco Sarabia	4	4	0
		<b>Total</b>	<b>40</b>	<b>20</b>	<b>20</b>
<b>HIDALGO</b>	Huejutla de Reyes	Huejutla de Reyes	6	5	1
		Tehueltan	3	2	1
		Tepemaxac	4	3	1
		Tulaxtitla	1	1	0
		Tzinejeb	1	1	0
		Tetzahapa	5	3	2
		Los Humos	5	2	3
		La Corrala	7	2	5
		Santa María	1	1	0
		Xolostla	1	0	1
		Zapotitla	1	0	1
		Axcaco	2	0	2
		Chalahuiyapa	1	0	1
		Ixcuicuila	1	0	1
<b>Total</b>	<b>39</b>	<b>20</b>	<b>19</b>		
<b>YUCATAN</b>	Tikul	Ticul	31	19	12
		Tekit	1	1	0
	Tekax	Pustunich	4	0	4
		Tekax de A. Obregón	1	0	1
		Hunucma	1	0	1
	Tecoh	Telchaquillo	1	0	1
	<b>Total</b>	<b>39</b>	<b>20</b>	<b>19</b>	

## 5.1. CABEZA

Para el análisis morfométrico de la cabeza se tomaron fotografías con el objetivo de 2X con un microscopio Carl Zeiss, Discovery V8, con cámara fotográfica Canon EOS 10000D y software de análisis de imágenes AxioVision Rel. 4.8.2. Con este último se escalaron las imágenes, se rotularon y se tomaron los valores de las distancias de los siguientes caracteres: LTC = largo total de la cabeza incluyendo el cuello; SY = sinlipsis; ACD = ancho de la cabeza dorsalmente; LOTA = longitud del ojo al tubérculo antenifero; OCL = longitud del ojo al cípeo; LOD = largo del ojo dorsalmente; y AOD = ancho del ojo dorsalmente (Figura 3a), con base en estudios previos (Lent y Wygodzinsky, 1979; Dujardin et al., 1999c; Menes, 2004; Esteban, 2010), utilizando micrómetros ( $\mu\text{m}$ ) como unidad de medida. Para obtener un estimado de la precisión en la medición, se realizaron repeticiones de medidas a partir de una muestra de 30 organismos (Dujardin, 1999b). Con los valores de las mediciones tomadas se realizó una base de datos en una hoja de cálculo de Excel.

**Análisis estadístico univariado.** Se obtuvo el Logaritmo Natural ( $\ln$ ) de cada dato y se realizó un test de normalidad Shapiro-Wilk, seguido de un Test de Levene para corroborar la igualdad de las varianzas (homocedasticidad). A partir de la comprobación de las condiciones estadística pertinentes, se realizó una prueba de ANOVA de una vía para comparar las varianzas de cada carácter en todos los organismos (entre machos de las tres poblaciones y entre hembras de las tres poblaciones). Enseguida se aplicó el método secuencial de Bonferroni (para reducir el error tipo I) y finalmente una prueba de comparación múltiple de Tukey-HSD para las variables con diferencias significativas. Para observar los resultados de manera más gráfica, se realizaron perfiles de Gillaumin a partir de las variables con diferencias significativas. Se analizó también el dimorfismo sexual mediante una prueba de t-student o Mann-Whitney (según se cumplieran las condiciones de la estadística paramétrica o no). Todas las pruebas estadísticas se realizaron con el software R de uso libre (<https://www.r-project.org/>), con los paquetes básico y lawstat. Se calcularon también las medidas de tendencia central (media, desviación estándar, coeficiente de variación, valor mínimo y valor máximo) para cada carácter en cada estado y se representaron en una tabla para cada sexo.

**Morfometría Geométrica (MG).** Fueron ocho puntos de referencia o landmarks los que se tomaron en cuenta con base en estudios previos (Mojica et al., 2005; Patterson, 2007). Seis landmarks tipo 1 y dos tipo 3 (Bookstein, 1991), fueron identificados en las mismas fotografías de la cabeza utilizadas para el análisis univariado (Figura 3b).

Para la MG se utilizó el paquete estadístico CLIC (Collection of Landmark for Identification and Characterization. J-P Dujardin, 2004) de uso libre (<http://mome-clic.com/>) en su versión 78 (V. 78). Las coordenadas de estos landmarks fueron digitalizados con el software COO V. 78. Estas coordenadas se sometieron a un análisis generalizado de Procrustes para obtener los "Partial Warps" (PW) como variables de conformación (libres de tamaño isométrico). El Tamaño Centroide (CS, por sus siglas en inglés), se utilizó para

estimar el tamaño isométrico de las poblaciones. Tanto los PW como el CS de cada configuración, fueron calculados usando el software MOG V. 78.

El software PAD se utilizó para obtener la significancia del análisis discriminante, el cual se evaluó por los valores de Wilks y la distancia de Mahalanobis y esos valores fueron probados usando un test no paramétrico basado en permutaciones (1000). La corrección de Bonferroni se utilizó para las comparaciones multivariadas.

Se realizaron también fenogramas para identificar las relaciones fenéticas entre 1) hembras, 2) machos y 3) ambos sexos. Para esto se utilizó una matrix de similitud usando el algoritmo UPGMA y el software NTSYS pc 2.02j.

**Factores ambientales.** Para el análisis de los factores ambientales que probablemente influyen en la variación morfológica (en el tamaño) de estas tres poblaciones, se realizó una prueba de correlación entre el CS y algunas variables ambientales, particularmente la temperatura, la altitud y la precipitación media anual (INEGI, 2009; INAFED, 2010) (Tabla 2). Estos estadísticos se realizaron en una hoja de cálculo de Excel.

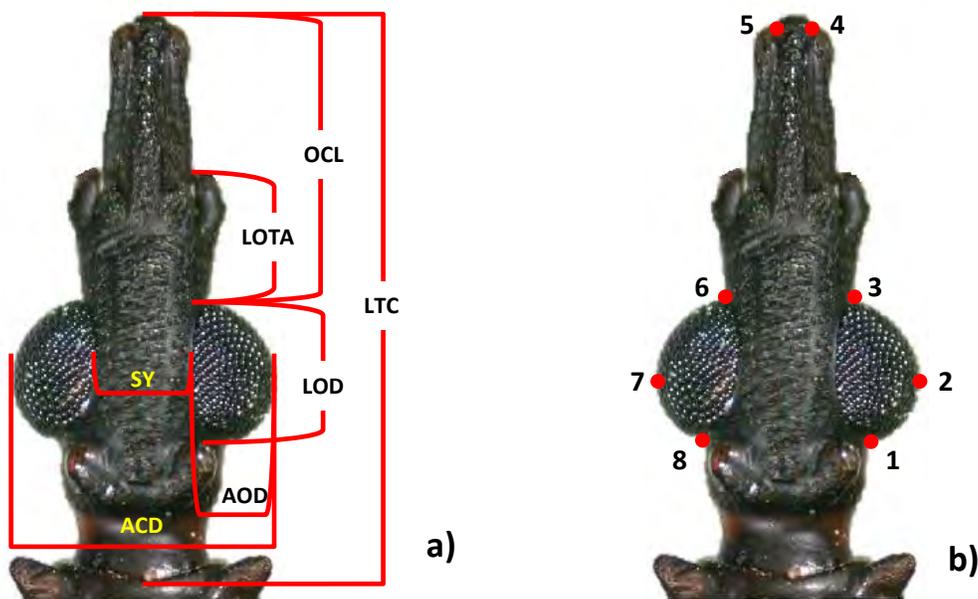


FIGURA 3. Caracteres morfométricos de la cabeza para el estudio de la variación de tres poblaciones de *T. dimidiata* de México. a) distancias morfométricas para el análisis univariado y b) puntos de referencia (landmarks) para el análisis por morfometría geométrica. Landmarks 1, 3, 4, 5, 6 y 8 tipo 1; landmarks 2 y 7 tipo 3 (Bookstein, 1991).

TABLA 2. Variables ambientales de tres poblaciones de *T. dimidiata* en México.

Estado	Municipio	Temperatura	P. Pluvial	Altitud
Chiapas	Copainalá	25.9 °C	1115mm	440msnm
Hidalgo	Huejutla de Reyes	31.1 °C	1500mm	140msnm
Yucatán	Ticul	25 °C	1000mm	30msnm

Los datos corresponden a la media anual según INEGI (2009) e INAFED (2010).

## 5.2. GENITALIA

Respecto a la genitalia, se utilizaron 60 organismos machos de *Triatoma dimidiata* procedentes de tres estados de la República Mexicana, con 20 organismos cada uno. Estos organismos fueron los mismos machos utilizados para el análisis de la cabeza.

Los insectos fueron hidratados en cámara húmeda dentro de una estufa Thermo Scientific modelo 6878, calibrada a 40°C durante dos días. Con ayuda de pinzas entomológicas y un microscopio estereoscópico Olympus SZX7 se extrajo el IX segmento abdominal, para después almacenarlo en tubos ependorff con alcohol al 70% y etiquetarlos debidamente. Los tubos permanecieron a temperatura ambiente.

El IX segmento que conforma la capsula genital se sometió a un proceso de aclaramiento con KOH al 10% en baño maría a 70°C durante 40min. Después se hizo una neutralización con ácido acético al 10% a temperatura ambiente, y posteriormente se extrajo el falo con ayuda de agujas entomológicas, pinzas de punta fina y el microscopio estereoscópico Carl Zeiss, Discovery V8. Este procedimiento está basado en la metodología de Esteban (2010).

Inmediatamente después, se realizó la disección del falo, se extrajo la vesica, el proceso del endosoma, el falosoma, el soporte del falosoma y el proceso mediano del pigóforo (Figura 4) mediante el uso de agujas entomológicas, pinzas de punta fina, bisturí y un microscopio estereoscópico. Estas estructuras se depositaron en tubos ependorff con glicerina, manteniéndolos a temperatura ambiente.

Posteriormente se tomaron fotografías de cada estructura con ayuda del microscopio estereoscópico Carl Zeiss Discovery V8 con cámara Canon EOS 1000D y se tomaron los datos morfométricos de las estructuras genitales antes mencionadas utilizando el Software AxioVision Rel. 4.8.2. Los caracteres utilizados para el análisis univariado de la genitalia fueron: largo del falosoma "LF", ancho del soporte del falosoma "ASF", apertura terminal del soporte del falosoma "ATSF", largo del paramero "LP", ancho del paramero "AP", largo del proceso del endosoma "LPE", ancho del proceso del endosoma "APE", largo de la vesica "LV", y ancho de la vesica "AV" (Figura 4).

El procedimiento para el análisis estadístico fue el mismo que para la cabeza. Para cada carácter se realizó una prueba de ANOVA o Kruskal-Wallis, según correspondiera. Enseguida se aplicó el método secuencial de Bonferroni y posteriormente una prueba de comparación múltiple de Tukey-HSD para las variables con diferencias significativas a partir del ANOVA, mientras que para las variables con diferencias significativas obtenidas a partir de Kruskal-Wallis, se utilizó un test de Mann-whitney (como alternativa a la prueba de comparación múltiple). Se realizó también un perfil de Guillaumin a partir de las variables con diferencias significativas, así como una tabla de las medidas de tendencia central para cada carácter genital. Las pruebas estadísticas se realizaron con el software R de uso libre (<https://www.r-project.org/>), con los paquetes básico y lawstat.

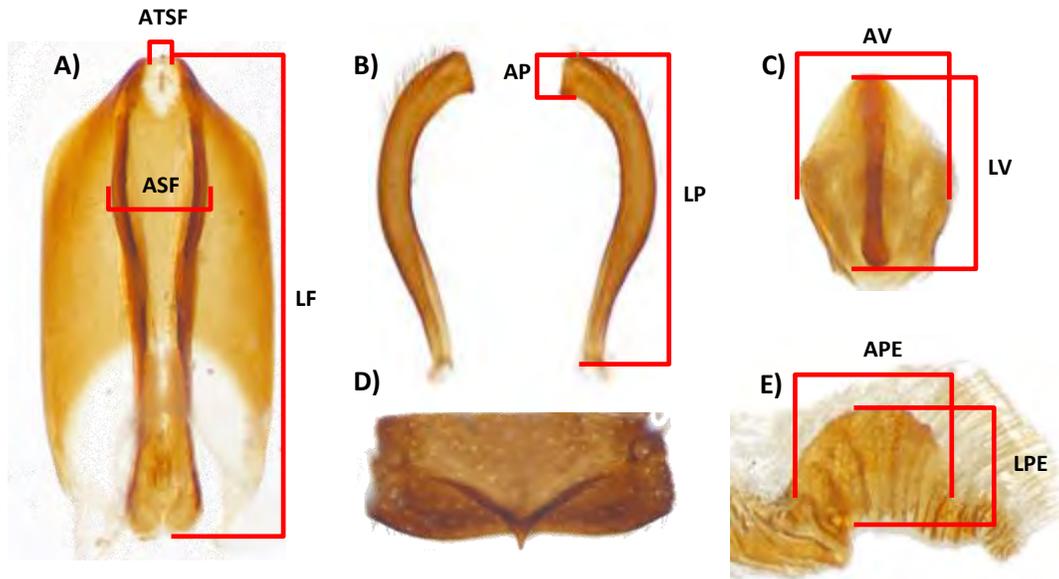


FIGURA 4. Estructuras de la genitalia externa analizadas. Se muestran los caracteres analizados cuantitativamente. A) Falosoma con Soporte; LF = Largo del Falosoma, ASF = Ancho del soporte del Falosoma, ATSF = Apertura Terminal del Soporte de Falosoma. B) Parameros; LP = Largo del Paramero, AP = Ancho del Paramero. C) Vesica; LV = Largo de la Vesica, AV = Ancho de la Vesica. D) Proceso Mediano del Pigoforo, el cual solo fue analizado cualitativamente E) Proceso del Endosoma; LPE = Largo del Proceso del Endosoma, APE = Ancho del Proceso del Endosoma.

## **6. RESULTADOS**

### **6.1. ANÁLISIS DE LA CABEZA**

#### **6.1.1. ANÁLISIS UNIVARIADO**

Para este apartado se realizaron los estadísticos para indagar en la variación morfométrica de 1) las hembras de las tres poblaciones, 2) los machos de las tres poblaciones, y 3) el dimorfismo sexual en cada una de las poblaciones las tres poblaciones de *T. dimidiata* mediante las medidas lineales de la cabeza. Todo esto con el fin de identificar las variables que pudieran ser diagnósticas entre las poblaciones de *T. dimidiata* en estudio.

La mayoría de las variables mostraron una distribución normal, a partir del test de Shapiro-Wilks ( $P > 0.05$ ), mientras que todas las variables presentaron homogeneidad de las varianzas (test de Levene  $P > 0.05$ ). Esto permitió definir el estadístico de prueba a realizar en cada caso (ANOVA o Kruskal-Wallis).

##### **6.1.1.1. HEMBRAS**

En cuanto a las hembras, fueron seis las variables con diferencias estadísticamente significativas ( $P < 0.05$ ): LTC, SY, ACD, LOTA, OCL y LOD (Tabla 4). La población de Yucatán es significativamente menor en tamaño en cinco de las seis variables con respecto a las poblaciones de Chiapas e Hidalgo, mientras que en el caso de la variable LOTA la población de Yucatán solo se diferenció de la de Hidalgo (Tablas 3 y 4). En el perfil de Guillaumin (Figura 5) se observa como la población de Yucatán se distancia claramente del resto, mientras que las poblaciones de Chiapas e Hidalgo aparecen estrechamente relacionadas excepto por la variable SY, que permitió diferenciar a las tres poblaciones. En las hembras la variación en el tamaño de la cabeza está representado por un mayor número de variables que hacen referencia al largo de esta (LTC, LOTA, OCL y LOD), mientras que el ancho quedó representado por solo dos variables (SY y ACD). Así, es evidente la importancia de las variables del largo de la cabeza, aunque también es de resaltar la relevancia de la variable SY, al permitir diferenciar a cada población a partir de su medición.

TABLA 3. Estadística descriptiva de caracteres medidos en la cabeza en tres poblaciones de hembras de *T. dimidiata*.

ESTADO	VARIABLE	LTC	SY	ACD	LOTA	OCL	LOD	AOD
<b>CHIAPAS</b> <i>(N=20)</i>	MEDIA	<b>4.93</b>	<b>0.92</b>	<b>2.35</b>	<b>1.10</b>	<b>2.45</b>	<b>1.21</b>	<b>0.68</b>
	DS	0.21	0.04	0.08	0.05	0.09	0.07	0.09
	CV	0.04	0.05	0.03	0.05	0.04	0.05	0.13
	MIN	4.52	0.83	2.23	1.01	2.25	1.11	0.42
	MAX	5.26	0.98	2.53	1.20	2.58	1.33	0.80
<b>HIDALGO</b> <i>(N=19)</i>	MEDIA	<b>4.95</b>	<b>0.97</b>	<b>2.39</b>	<b>1.12</b>	<b>2.45</b>	<b>1.19</b>	<b>0.71</b>
	DS	0.18	0.05	0.10	0.05	0.10	0.06	0.07
	CV	0.04	0.05	0.04	0.04	0.04	0.05	0.10
	MIN	4.56	0.88	2.24	1.06	2.28	1.09	0.58
	MAX	5.28	1.06	2.67	1.23	2.64	1.30	0.88
<b>YUCATAN</b> <i>(N=19)</i>	MEDIA	<b>4.75</b>	<b>0.85</b>	<b>2.27</b>	<b>1.07</b>	<b>2.37</b>	<b>1.12</b>	<b>0.71</b>
	DS	0.19	0.04	0.09	0.05	0.09	0.06	0.08
	CV	0.04	0.05	0.04	0.05	0.04	0.05	0.11
	MIN	4.28	0.78	2.09	0.98	2.20	1.00	0.56
	MAX	4.99	0.94	2.41	1.14	2.57	1.24	0.86

VARIABLES: LTC = largo total de la cabeza incluyendo el cuello; SY = sinlipsis; ACD = ancho de la cabeza dorsalmente; LOTA = longitud del ojo al tubérculo antenífero; OCL = longitud del ojo al clipeo; LOD = largo del ojo dorsalmente; AOD = ancho del ojo dorsalmente. ESTADÍSTICOS: MEDIA = promedio; DS = desviación estándar; CV = coeficiente de variación; MIN = valor mínimo; MAX = valor máximo. La unidad de medida es el milímetro (mm).

TABLA 4. Variables de la cabeza de hembras de *T. dimidiata* de tres poblaciones de México, con diferencias significativas.

Carácter	ANOVA	P-VALOR	Ajuste de Bonferroni	Tukey HSD
<b>LTC</b>	F=6.32	0.00338	0.016952428	Y vs C (0.0125)
				Y vs H (0.0063)
				H vs C (0.0023)
<b>SY</b>	F=37.85	4.6e-11	0.008512445	Y vs C (0.0000)
				Y vs H (0.0000)
<b>ACD</b>	F=8.569	0.000576	0.012741455	Y vs C (0.0224)
				Y vs H (0.0004)
<b>LOTA</b>	F=4.786	0.0121	0.025320566	Y vs H (0.0087)
<b>OCL</b>	F=4.192	0.0202	0.05	Y vs C (0.0397)
				Y vs H (0.0384)
<b>LOD</b>	F=9.72	0.000243	0.010206218	Y vs C (0.0004)
				Y vs H (0.0027)

Se muestra también un ajuste de Bonferroni para el valor de significancia (P=0.05), así como las poblaciones entre las que existieron diferencias significativas (Tukey HSD, P<0.05). VARIABLES: LTC = largo total de la cabeza incluyendo el cuello; SY = sinlipsis; ACD = ancho de la cabeza dorsalmente; LOTA = longitud del ojo al tubérculo antenífero; OCL = longitud del ojo al clipeo; LOD = largo del ojo dorsalmente. C = Chiapas, H = Hidalgo, Y = Yucatán.

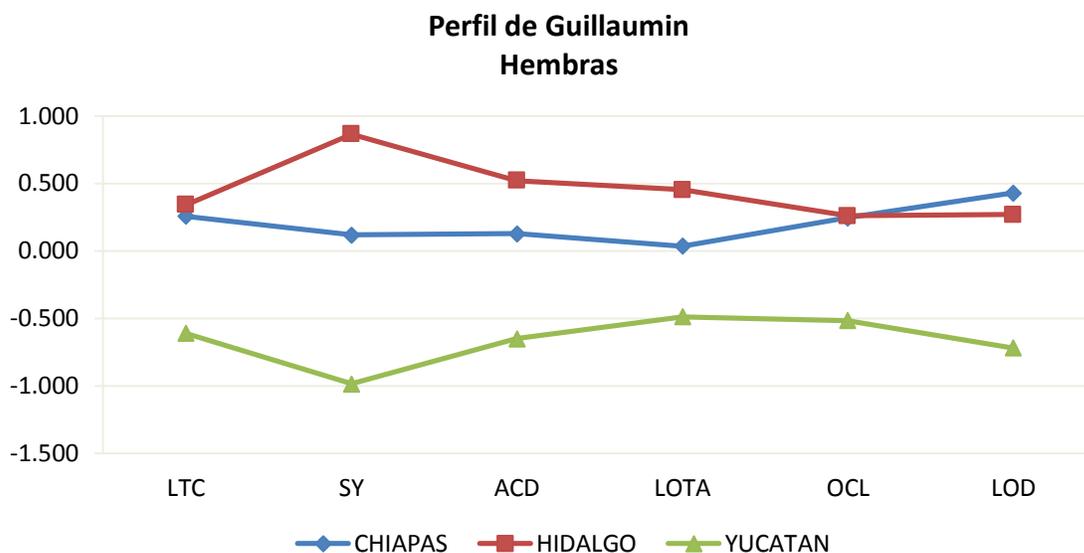


FIGURA 5. Perfil de Guillaumin de las variables de la cabeza con diferencias significativas en hembras de *T. dimidiata* de tres poblaciones de México. Variables: LTC = largo total de la cabeza incluyendo el cuello; SY = sinlipsis; ACD = ancho de la cabeza dorsalmente; LOTA = longitud del ojo al tubérculo antenífero; OCL = longitud del ojo al cípeo; LOD = largo del ojo dorsalmente.

### 6.1.1.2. MACHOS

Al comparar las poblaciones de machos, tres variables presentaron diferencias estadísticamente significativas; SY, OCL y LOD (Tabla 6).

Estas variables reflejan la variación en el tamaño a lo largo (OCL) y ancho (SY, LOD) de la cabeza. La media de SY es significativamente menor en la población de Yucatán con respecto a las poblaciones de Hidalgo y Chiapas, así como en LOD con respecto a Chiapas (Tabla 5). En cuanto al carácter OCL, permite diferenciar las poblaciones de machos de Chiapas e Hidalgo. Esto se ilustra en el perfil de Guillaumin (Figura 6), en donde además puede observarse como la población de Yucatán y de Chiapas se distancian claramente y de forma paralela en estas tres variables, lo que hace evidente la diferencia del tamaño entre éstas; machos de Yucatán de menor tamaño que los machos de Chiapas.

TABLA 5. Estadística descriptiva de caracteres medidos en la cabeza de tres poblaciones de machos de *T. dimidiata*.

ESTADO	VARIABLE	LTC	SY	ACD	LOTA	OCL	LOD	AOD
<b>CHIAPAS</b> (N=20)	MEDIA	<b>4.88</b>	<b>0.86</b>	<b>2.41</b>	<b>1.07</b>	<b>2.41</b>	<b>1.22</b>	<b>0.75</b>
	DS	0.17	0.05	0.12	0.03	0.07	0.06	0.09
	CV	0.04	0.05	0.05	0.03	0.03	0.05	0.11
	MIN	4.59	0.81	2.22	1.00	2.19	1.13	0.62
	MAX	5.31	0.94	2.66	1.11	2.50	1.36	0.96
<b>HIDALGO</b> (N=20)	MEDIA	<b>4.76</b>	<b>0.89</b>	<b>2.40</b>	<b>1.06</b>	<b>2.34</b>	<b>1.20</b>	<b>0.76</b>
	DS	0.13	0.06	0.13	0.04	0.07	0.06	0.06
	CV	0.03	0.07	0.05	0.04	0.03	0.05	0.07
	MIN	4.43	0.78	2.21	0.96	2.19	1.10	0.67
	MAX	5.07	1.01	2.70	1.13	2.47	1.34	0.88
<b>YUCATAN</b> (N=20)	MEDIA	<b>4.82</b>	<b>0.82</b>	<b>2.36</b>	<b>1.06</b>	<b>2.36</b>	<b>1.16</b>	<b>0.76</b>
	DS	0.21	0.06	0.08	0.05	0.09	0.04	0.06
	CV	0.04	0.07	0.03	0.05	0.04	0.04	0.08
	MIN	4.40	0.71	2.15	0.99	2.16	1.06	0.65
	MAX	5.09	0.90	2.47	1.18	2.52	1.24	0.88

Variables: LTC = largo total de la cabeza incluyendo el cuello; SY = sinlipsis; ACD = ancho de la cabeza dorsalmente; LOTA = longitud del ojo al tubérculo antenifero; OCL = longitud del ojo al clipeo; LOD = largo del ojo dorsalmente; AOD = ancho del ojo dorsalmente. Estadísticos: MEDIA = promedio; DS = desviación estándar; CV = coeficiente de variación; MIN = valor mínimo; MAX = valor máximo. La unidad de medida es el milímetro (mm).

TABLA 6. Variables de la cabeza de machos de *T. dimidiata* de tres poblaciones de México, con diferencias significativas.

Carácter	ANOVA	P-VALOR	Ajuste de Bonferroni	Tukey HSD
<b>SY</b>	7.375	0.00142	0.01695243	Y vs C (0.0372992) Y vs H (0.0011275)
<b>OCL</b>	4.211	0.0197	0.05	H vs C (0.0167762)
<b>LOD</b>	6.367	0.00319	0.02532057	Y vs C (0.0025370)

Se muestra también un ajuste de Bonferroni para el valor de significancia (P=0.05), así como las poblaciones entre las que existieron diferencias significativas (Tukey HSD, P<0.05). Variables: SY = sinlipsis; OCL = longitud del ojo al clipeo; LOD = largo del ojo dorsalmente. C = Chiapas, H = Hidalgo, Y = Yucatán.

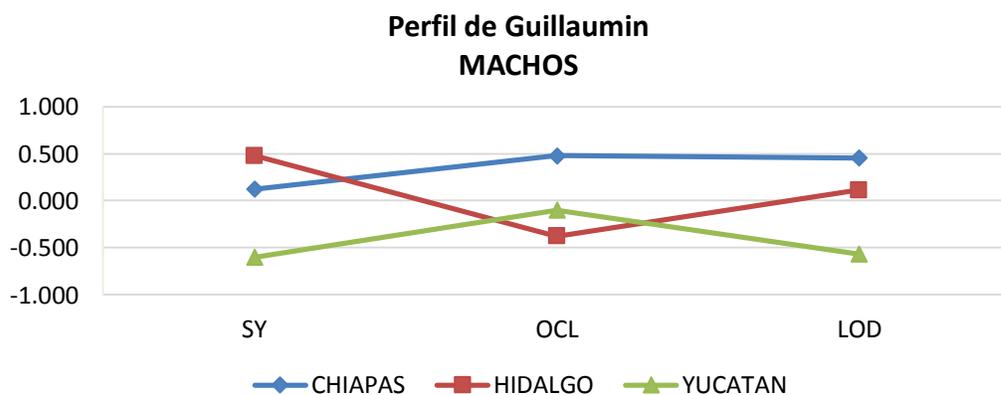


FIGURA 6. Perfil de Guillaumin de las variables de la cabeza con diferencias significativas en machos de *T. dimidiata* de tres poblaciones de México. Variables: SY = sinlipsis; OCL = longitud del ojo al clipeo; LOD = largo del ojo dorsalmente.

### 6.1.1.1. DIMORFISMO SEXUAL

Se observó dimorfismo sexual en las tres poblaciones de estudio (Tabla 7). Para los organismos de Chiapas el dimorfismo sexual se observa en las variables SY y LOTA, cuyas medias son mayores en las hembras. En Hidalgo las variables LTC, SY, LOTA, OCL y AOD representan el dimorfismo sexual, en donde solo AOD tiene mediana mayor en machos, mientras que en el resto de las variables las medias fueron mayores para las hembras. En Yucatán son las variables LOD y ACD quienes reflejan el dimorfismo sexual, y en las que la media/mediana fue mayor en machos.

En los organismos de Hidalgo es más evidente el dimorfismo sexual, con cinco caracteres y en donde la mayoría de las variables presentan un P-valor mucho menor al intervalo de confianza establecido (P=0.05). La variable AOD, donde la mediana fue significativamente mayor en machos, se acerca más al valor de P (0.05), sin dejar de ser estadísticamente diferente con mucha claridad.

El dimorfismo sexual está también representado por variables que hacen referencia al largo (LOTA, LTC, OCL y LOD) y ancho (SY, AOD y ACD) de la cabeza.

TABLA 7. Dimorfismo sexual en tres poblaciones de *T. dimidiata* de México.

ESTADO	VARIABLE	$\bar{X}/M_e$		t-student (t)/ Mann-Whitney (W)	P-VALOR (P=0.05)
		♀	♂		
CHIAPAS	SY	0.92	0.86	t=3.906	0.000
	LOTA	1.10	1.07	t=2.253	0.031
HIDALGO	LTC	4.95	4.76	t=3.866	0.000
	SY	0.97	0.89	t=5.014	0.000
	LOTA	1.12	1.06	t=4.134	0.000
	OCL	2.45	2.34	t=3.972	0.000
	AOD	6.54	6.63	W=94.5	0.007
YUCATAN	LOD	1.12	1.16	t=-2.124	0.041
	ACD	7.74	7.77	W=85.5	0.003

Variables: LTC = largo total de la cabeza incluyendo el cuello; SY = sinlipsis; ACD = ancho de la cabeza dorsalmente; LOTA = longitud del ojo al tubérculo antenífero; OCL = longitud del ojo al clipeo; LOD = largo del ojo dorsalmente; AOD = ancho del ojo dorsalmente.  $\bar{X}$  = media,  $M_e$  = mediana.

## **6.1.2. MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA**

Previo a los análisis multivariados, se extrajeron los datos atípicos por el método de Rango Intercuartil (RIC), quedando fuera de los análisis las hembras Y-22 y Y-14, así como el macho Y-10.

### **6.1.2.1. HEMBRAS**

Se encontraron diferencias significativas en relación a la variación en el tamaño (CS) ( $F=18.91$   $P<0.01$ ). Después de la prueba post hoc Tukey HSD, la población de Yucatán difiere significativamente de las poblaciones de Chiapas e Hidalgo ( $P=0.000$ , en ambos casos) (Figura 7). De acuerdo con la configuración promedio de cada población, las diferencias de Yucatán con respecto a Chiapas e Hidalgo, se localizan en la región anteocular, siendo más reducida (angosta) en la población de Yucatán.

En el análisis de variación canónica, la contribución del Factor Discriminante 1 (FD1) fue del 71%, mientras que el Factor Discriminante 2 (FD2) contribuyó con el 29% de la variación total (Figura 8), con un valor de Wilks Lambda de 0.174.

Los polígonos pertenecientes a la población de Yucatán y Chiapas difieren claramente, separándose principalmente a lo largo del eje X (FD1), mientras que la población de Hidalgo se solapa con ambas poblaciones, compartiendo en mayor medida el morfoespacio con Chiapas (Figura 8).

La distancia de Mahalanobis entre las tres poblaciones, después de 1000 permutaciones y de una corrección de Bonferroni, resultaron significativas ( $p<0.016$ ) (Tabla 8), en donde también puede observarse una mayor distancia entre las poblaciones de Chiapas y Yucatán.

La clasificación arrojada por el análisis discriminante revela la buena estructura poblacional de las hembras de Yucatán con un 100% de correcta clasificación de los ejemplares, mientras que para las poblaciones de Chiapas e Hidalgo fue de 85% y 78% respectivamente, también valores altos (Tabla 9).

En el fenograma se observa la clara separación de la población de Yucatán con respecto a Chiapas e Hidalgo (Figura 9), lo que está en concordancia con los resultados tanto del tamaño centroidal, como el Análisis Discriminante.

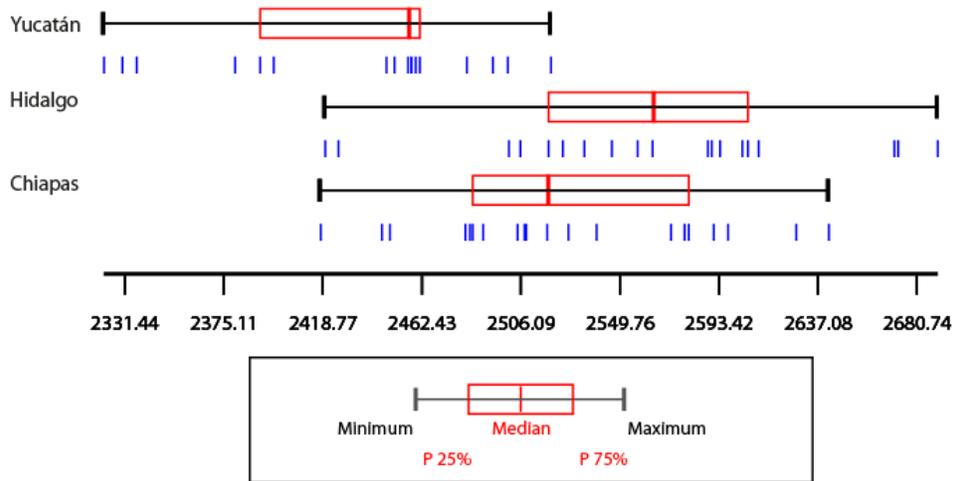


FIGURA 7. Variación del tamaño (Central Size) en hembras de tres poblaciones de *T. dimidiata* de México.

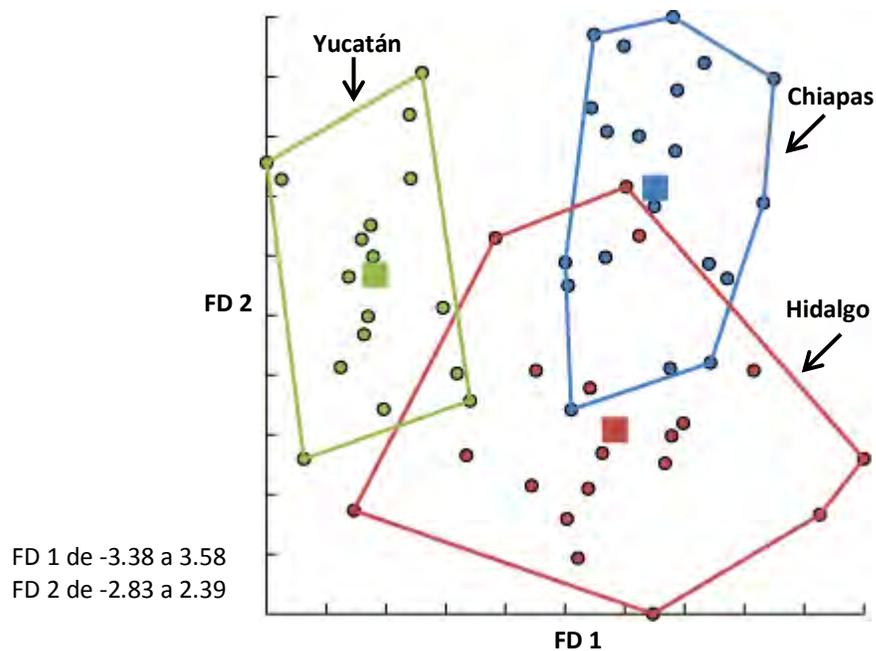


FIGURA 8. Análisis discriminante de tres poblaciones de *T. dimidiata* hembras de México, después de remover el efecto del tamaño isométrico; Chiapas (azul), Hidalgo (rojo) y Yucatán (verde). Los factores discriminantes 1 y 2 (FD 1 y FD2) explicaron el 71% y 29% respectivamente. Los cuadros dentro de los polígonos representan el centroide de cada grupo. Las diferencias entre los centroides fueron altamente significativas, con valor cercano al cero (Wilks Lambda= 0.174).

TABLA 8. Distancia de Mahalanobis entre poblaciones hembras de *T. dimidiata* de México.

Distancias de Mahalanobis en las poblaciones de hembras		
Poblaciones	d <sup>2</sup>	P<0.016
CH vs H	2.18	0.002
CH vs Y	3.36	0.000
H vs Y	3.11	0.000

TABLA 9. Análisis discriminante de hembras de *T. dimidiata*.

Análisis discriminante en Hembras		
Población	Proporción de clasificación	% de clasificación correcta
Chiapas	17/20	85%

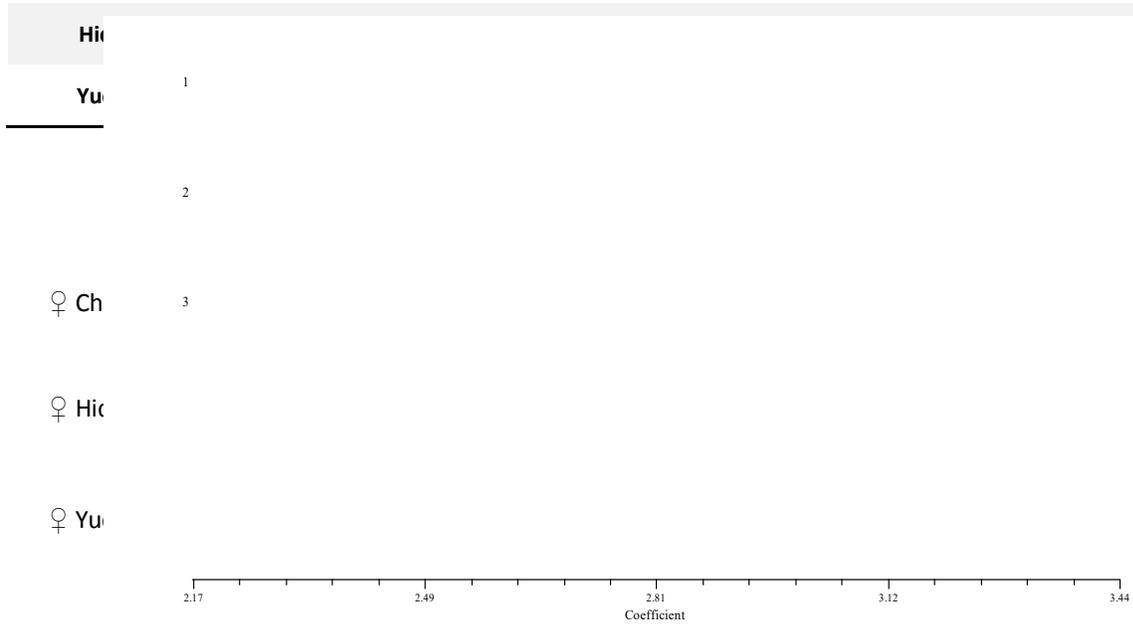
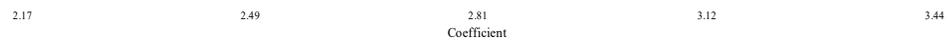


FIGURA 9. Fenograma de tres poblaciones de *T. dimidiata* hembras de México (NTSYS pc 2.02j).



### 6.1.2.1. MACHOS

No se encontraron diferencias significativas en relación al CS ( $F=2.23$ ,  $P=0.11$ ) (Figura 10).

En cuanto al análisis discriminante, la contribución a la variación total del FD1 fue de 75%, mientras que el FD2 de 25% (Figura 11), con un valor de Wilks Lambda de 0.243.

Las tres poblaciones se solapan, compartiendo el morfoespacio. Sin embargo, el valor de Wilks Lambda sugiere diferencias entre las tres poblaciones. Estas diferencias pueden observarse principalmente en el FD1 para el caso de Chiapas y Yucatán, mientras que la población de Hidalgo se ve más influenciada por el FD2, distanciándose así, de Chiapas y Yucatán (Figura 11).

Las Distancias de Mahalanobis entre las tres poblaciones, después de 1000 permutaciones y de una corrección de Bonferroni, resultaron significativas ( $p<0.016$ ) en dos de los tres casos (Tabla 10). En la clasificación arrojada por el análisis discriminante se observa que al igual que en las hembras, la población de Yucatán es la que mejor se agrupa en los machos, con un 89%, mientras que para la población de Chiapas e Hidalgo fue de 85% y 80% respectivamente (Tabla 11). El fenograma evidencia, al igual que en las hembras, la clara separación de la población de Yucatán (Figura 12).

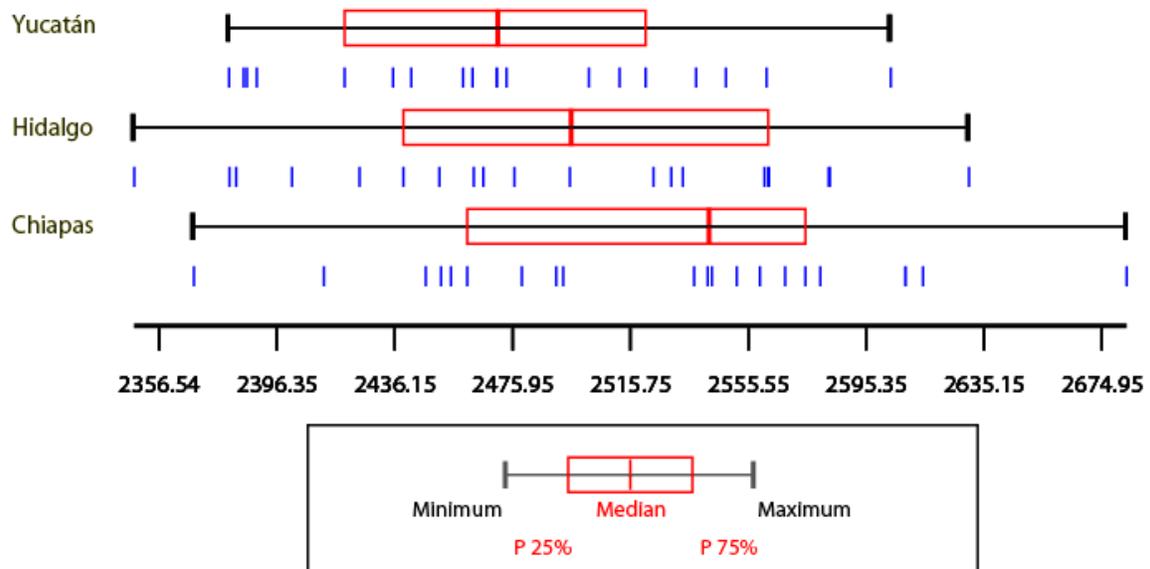


FIGURA 10. Variación del tamaño (Central Size) en machos de tres poblaciones de *T. dimidiata* de México.

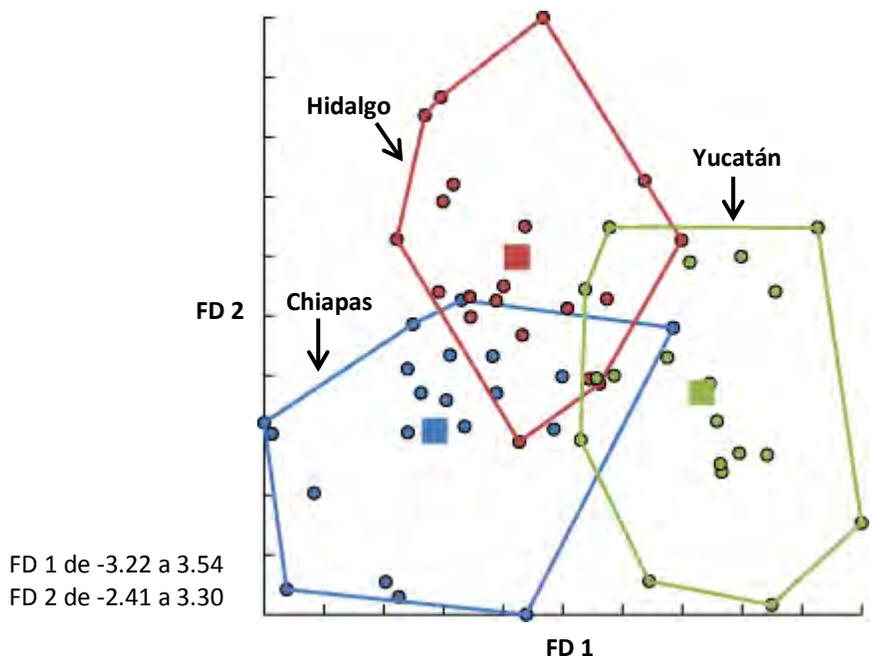


FIGURA 11. Análisis discriminante de tres poblaciones de *T. dimidiata* machos de México, después de remover el efecto del tamaño isométrico; Chiapas (azul), Hidalgo (rojo) y Yucatán (verde). Los factores discriminantes 1 y 2 (FD 1 y FD2) explicaron el 75% y 25% respectivamente. Los cuadros dentro de los polígonos representan el centroide de cada grupo. Las diferencias entre los centroides fueron altamente significativas, con valor cercano a cero (Wilks Lambda = 0.243).

TABLA 10. Distancia de Mahalanobis entre poblaciones machos de *T. dimidiata* de México.

Distancias de Mahalanobis en las poblaciones de Machos		
Poblaciones	d <sup>2</sup>	P<0.016
CH vs H	1.91	0.021
CH vs Y	3.05	0.000
H vs Y	2.47	0.001

TABLA 11. Análisis discriminante de machos de *T. dimidiata*.

Análisis discriminante en Machos		
Población	Proporción de clasificación	% de clasificación correcta
Chiapas	17/20	85%
Hidalgo	16/20	80%
Yucatán	17/19	89%



El fenograma manifiesta una clara separación de las formas de Yucatán con respecto a las otras poblaciones, formando un grupo bien definido. Es interesante cómo se comporta la población de machos de Hidalgo, quien se emparenta más con la población de Chiapas y particularmente con los machos de Chiapas, que con la población misma de hembras de Hidalgo (Figura 14).

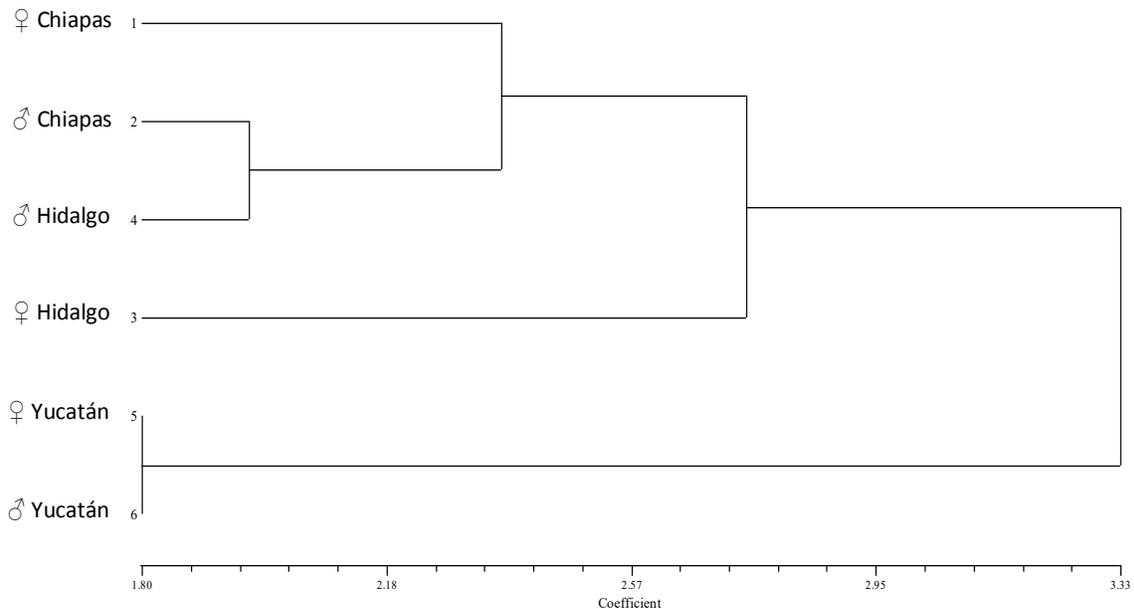


FIGURA 14. Fenograma de poblaciones de *T. dimidiata* de México (NTSYS pc 2.02j).

## 6.2. ANÁLISIS DE LA GENITALIA

### 6.2.1. ANÁLISIS CUANTITATIVO

La genitalia de las tres poblaciones de estudio se analizó cuantitativa y cualitativamente. Cualitativamente se analizaron el falosoma, el soporte del falosoma, los parameros, el proceso del endosoma, la vesica y el proceso mediano del pigóforo. Para el análisis cuantitativo se utilizaron todos los anteriores, excepto el proceso mediano del pigóforo. Durante la toma de medidas solo existió un dato perdido, que corresponde al largo de la vesica (LV) del organismo Y-13, debido al deterioro de esta estructura en particular (Anexos 5 y 6).

Es interesante mencionar que la población de Chiapas tuvo mayores dimensiones en cinco (LF, ASF, LP, AP y LV) de los nueve caracteres de estudio, mientras que la población de Hidalgo presenta menores dimensiones en seis (LP, AP, AV, LPE, APE) de los nueve caracteres. Sin embargo, son solo seis los caracteres que presentaron diferencias significativas (LF, LP, LV, AV, LPE, APE), y que permiten diferenciar al menos a una de las poblaciones (Tabla 13). Las variables LF, LP y LV permiten diferenciar claramente a la población de Chiapas, presentando mayor valor en la media (Tabla 12), mientras que AV y

APE permiten diferenciar a Hidalgo de Yucatán, siendo en ambas variables la población de Hidalgo la de mayor tamaño. Por otro lado, la variable LPE probablemente sea la de mayor importancia, ya que permite diferenciar a las tres poblaciones, siendo la población de Yucatán la de mayor tamaño, seguido de Chiapas y por último Hidalgo.

En el perfil de Guillaumin pueden observarse estos resultados de manera más gráfica. Además, algo a resaltar en el perfil de Guillaumin es la distancia que se guarda entre la población de Chiapas e Hidalgo, las cuales en ningún punto se cruzan, mientras que la población de Yucatán cruza en algún punto a ambas poblaciones (Figura 15).

TABLA 12. Estadística descriptiva de caracteres medidos en la genitalia externa en tres poblaciones de *T. dimidiata*.

ESTADO	VARIABLE	LF	ASF	ATSF	LP	AP	LV	AV	LPE	APE	
<b>CHIAPAS</b>	MEDIA	<b>1.83</b>	<b>0.38</b>	<b>0.13</b>	<b>2.20</b>	<b>0.29</b>	<b>0.73</b>	<b>0.68</b>	<b>0.26</b>	<b>0.33</b>	
	DS	0.04	0.02	0.04	0.05	0.02	0.05	0.07	0.03	0.05	
	<b>(N=20)</b>	CV	0.02	0.04	0.28	0.02	0.08	0.07	0.10	0.11	0.14
	MIN	1.75	0.35	0.07	2.09	0.23	0.67	0.55	0.21	0.25	
	MAX	1.90	0.42	0.20	2.28	0.34	0.86	0.78	0.32	0.42	
<b>HIDALGO</b>	MEDIA	<b>1.73</b>	<b>0.37</b>	<b>0.15</b>	<b>2.10</b>	<b>0.27</b>	<b>0.67</b>	<b>0.64</b>	<b>0.23</b>	<b>0.30</b>	
	DS	0.09	0.03	0.03	0.09	0.03	0.06	0.05	0.03	0.05	
	<b>(N=20)</b>	CV	0.05	0.09	0.23	0.04	0.10	0.09	0.08	0.14	0.16
	MIN	1.53	0.27	0.07	1.84	0.22	0.58	0.55	0.18	0.22	
	MAX	1.85	0.42	0.19	2.21	0.32	0.76	0.75	0.29	0.44	
<b>YUCATAN</b>	MEDIA	<b>1.76</b>	<b>0.36</b>	<b>0.13</b>	<b>2.15</b>	<b>0.28</b>	<b>0.67</b>	<b>0.68</b>	<b>0.30</b>	<b>0.37</b>	
	DS	0.09	0.04	0.06	0.13	0.02	0.17	0.12	0.06	0.10	
	<b>(N=20)</b>	CV	0.05	0.13	0.43	0.06	0.09	0.25	0.18	0.19	0.27
	MIN	1.57	0.22	0.02	1.83	0.24	0.52	0.40	0.17	0.26	
	MAX	1.92	0.42	0.22	2.32	0.34	0.79	0.86	0.46	0.71	

Variables: LF = largo del falosoma; ASF = ancho del soporte del falosoma; ATSF = apertura terminal del soporte del falosoma; LP = largo del paramero; AP = ancho del paramero; LV = largo de la vesica; AV = ancho de la vesica; LPE = largo del proceso del endosoma; APE = ancho del proceso del endosoma. Estadísticos: MEDIA = promedio; DS = desviación estándar; CV = coeficiente de variación; MIN = valor mínimo; MAX = valor máximo. La unidad de medida es el milímetro (mm).

## 6.2.1. ANÁLISIS CUALITATIVO

### Falosoma (Anexo 1)

Con muchas variaciones individuales. Puede ser ovoide o rectangular con una gran tendencia a presentar una proyección en la región apical. Esta proyección suele presentar una muesca (o hendidura) en la parte más apical. Además, la parte apical presenta una porción pequeña de tejido poco esclerotizado de forma ovoide, con una mancha lineal al centro de esta, un poco más esclerotizada.

El falosoma suele estar más esclerotizado en los bordes superiores y aún más en la región apical. La apertura que se presenta en la región posterior es siempre en forma de media luna, ocupando desde 1/4 a casi la mitad de la longitud total del falosoma.

TABLA 13. Variables de la genitalia externa de machos de tres poblaciones de *T. dimidiata* con diferencias significativas.

Carácter	ANOVA (F)/ Kruskal-Wallis( $\chi^2$ )	P-VALOR	Ajuste de Bonferroni	Tukey HSD/ Mann-Whitney
LF	$\chi^2=16.705$	0.0002359	0.01020622	C vs H (P=0.00004) C vs Y (P=0.01106)
LP	$\chi^2 = 11.873$	0.002641	0.01274146	C vs H (P=0.00020)
LV	$\chi^2= 9.9921$	0.006764	0.01695243	C vs H (P=0.00855) C vs Y (P=0.00526)
AV	$\chi^2 = 6.6439$	0.03608	0.05	H vs Y (P=0.01424)
LPE	F= 13.24	1.89e-05	0.00851244	C vs H (P=0.02721) C vs Y (P=0.04109) H vs Y (P=0.00001)
APE	$\chi^2=7.974$	0.01856	0.02532057	H vs Y (P=0.01097)

Se muestra también un ajuste de Bonferroni para el valor de significancia (P=0.05), así como las poblaciones entre las que existieron diferencias significativas (Tukey HSD/ Mann-Whitney, P<.05). Variables: LF = largo del falosoma; LP = largo del paramero; LV = largo de la vesica; AV = ancho de la vesica; LPE = largo del proceso del endosoma; APE = ancho del proceso del endosoma. C = Chiapas, H = Hidalgo, Y = Yucatán.

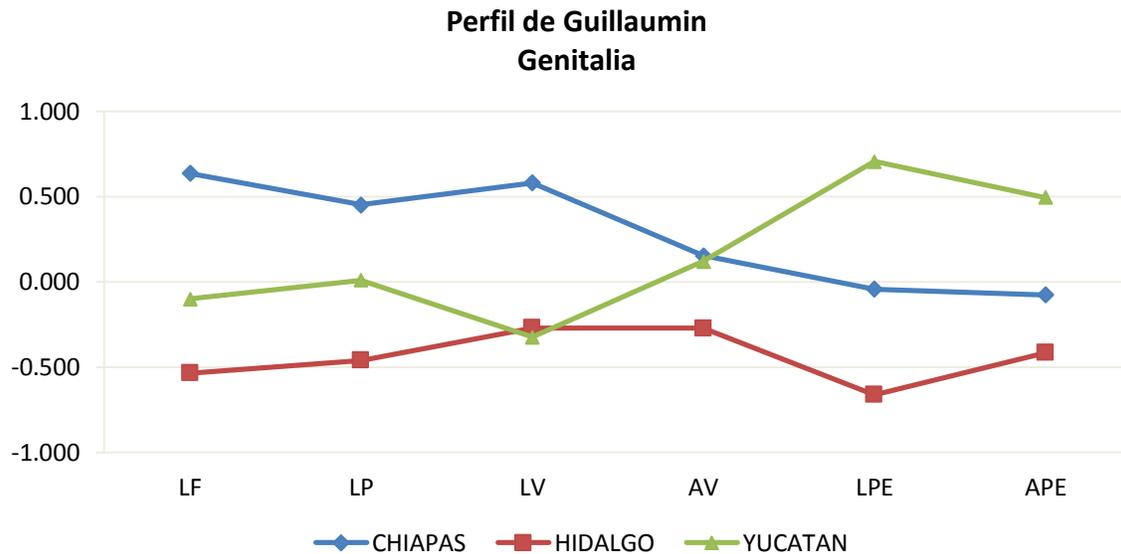


FIGURA 15. Perfil de Guillaumin de las variables de la genitalia externa con diferencias significativas en machos de tres poblaciones de *T. dimidiata* de México. Variables: LF = largo del falosoma; LP = largo del paramero; LV = largo de la vesica; AV = ancho de la vesica; LPE = largo del proceso del endosoma; APE = ancho del proceso del endosoma.

El falosoma tiende a ser muy similar en las tres poblaciones. Sin embargo, tres organismos de Yucatán presentan características claramente diferentes que el resto, y coincidentes entre sí. Los falosomas Y-15, Y-16 y Y-18 son en apariencia más cortos y angostos que el resto, además los mismos tres carecen del ovalo poco esclerotizado y la mancha central en la región apical. En cambio, la región apical de estos tres organismos tiene una porción de tejido poco esclerotizado de menores dimensiones y sin la mancha central. También la región posterior del falosoma tiene forma piramidal (en lugar de media luna) excepto en Y-16 que no es claro.

#### Soporte del falosoma (Anexo 1)

Se observó gran variación inter e intrapoblacional. El soporte del falosoma es una estructura esclerotizada que consiste en dos brazos tubulares unidos en la base por fuerte tejido membranoso y que tiene una forma fácilmente asociable a unas pinzas. La membrana une a los brazos a través del tercio posterior. Esta membrana puede o no tener una hendidura central que baja por dicha membrana hasta diferentes alturas, sin llegar a dividir los brazos. Esta misma puede proyectarse ligera o espesamente a lo largo de los brazos, pudiendo alcanzar la parte más apical de éstos. Los brazos suelen distanciarse entre sí por encima de la base membranosa para luego acercarse en la parte apical. Esta apertura o distanciamiento de los brazos es muy variable. Los brazos pueden o no unirse en la parte más apical del soporte del falosoma.

El soporte del falosoma está unido al falosoma, y los brazos del soporte del falosoma pueden prolongarse hasta la región apical del falosoma. En la mayoría de los casos la apertura apical de los brazos del soporte del falosoma está limitada por el tejido poco esclerotizado del falosoma, que se encuentra justo entre los brazos del soporte.

#### Parameros (Anexo 2)

En general tienen la forma característica. Forma cilíndrica alargada y curva, engrosados a partir del primer tercio y con el ápice curvado en forma de gancho, así como más esclerotizado. Con pelos en los dos tercios anteriores. Sin embargo, hubo variaciones ligeras en cuanto a la longitud, el grosor y la curvatura.

En la población de Yucatán pudieron observarse diferencias claras en los parameros Y-15, Y-16, y Y-18. Estos parameros son más cortos y engrosados. Sin embargo, al ser solo tres los organismos con estas características, la variación resulta no ser suficiente para pensar en algún agrupamiento.

Los parameros CH-2, CH-11, H-19, Y-8 y Y-20 se deterioraron durante el proceso de disección, mientras que en Y-6 se presentó un paramero ligeramente más delgado y más curvado que su par, lo cual se atribuye a una posible malformación individual.

#### Proceso del endosoma (Anexo 3)

Las tres poblaciones presentaron la forma clásica para esta especie. Forma de media luna, generalmente inclinada hacia un costado u otro, con proyecciones espiniformes en

cantidad muy variable y con estrías longitudinales en toda su superficie. No se observa una forma particular que pueda diferenciar a alguna de las poblaciones, debido a que existe gran variación en formas.

#### Proceso mediano del pigóforo (Anexo 4)

Es una estructura muy esclerotizada que consiste en dos brazos que se curvan y convergen formando una proyección que se presenta de leve a muy puntiaguda. Dicha proyección puede o no sobresalir de la base que sostiene al proceso mediano del pigóforo (H-15 y H-20 por ejemplo).

Dentro de cada población puede observarse variación en la forma de los brazos, en cuanto a su longitud y su curvatura. La proyección suele terminar en forma puntiaguda, con excepción de Y-16, Y-17 y Y-18 en las que la proyección termina en forma curva. Al mismo tiempo, la forma de los brazos en estos tres ejemplares es muy particular, más engrosados y son menos definidos. En H-13, H-18 y Y-11 se observan deterioros originados durante la disección, lo cual no afecta para el análisis de esta estructura.

#### Vesica (Anexos 5 y 6)

Estructura impar situada en el lado eversible del endosoma. En las tres poblaciones se presenta la forma característica en esta especie.

La forma de la vesica en H-18 se distingue de las del resto, debido a que en la parte apical presenta una curvatura en forma cóncava muy evidente, a diferencia del resto en que la parte apical suele terminar en forma de media luna (CH-3, H-6, Y-19) o algo achatadas (CH-10, H-14, Y-20), e incluso algunas presentan también una curvatura en el centro de la región apical pero esta suele ser muy pequeña (CH-12, H-10 y Y-17).

En la población de Yucatán tres vesicas son evidentemente más pequeñas, Y-15, Y-16 y Y-18. En Y-15 y en Y-18 puede observarse una forma más alargada, mientras que en Y-16 es más ancha que las dos anteriores. Sin embargo, las tres son notoriamente más pequeñas que el resto. En Y-13 puede observarse deterioro de la estructura originada durante la disección.

### **6.3. FACTORES AMBIENTALES**

Los resultados muestran una correlación positiva débil ( $R^2 = 0.2628$ ) entre la variable de tamaño (CS) y la temperatura (media anual) para las hembras; a menor temperatura, menor tamaño (Figura 16). La población de Yucatán es la de menor tamaño (25°C), seguida de la población de Chiapas (25.9°C), y al final la población de Hidalgo (31.1°C). También se encontró una correlación positiva débil entre el CS y la Precipitación pluvial ( $R^2 = 0.2959$ ), en el mismo orden que la correlación anterior (Figura 17). Por otro lado, la correlación entre el CS y la Altitud resultó nula (Figura 18).

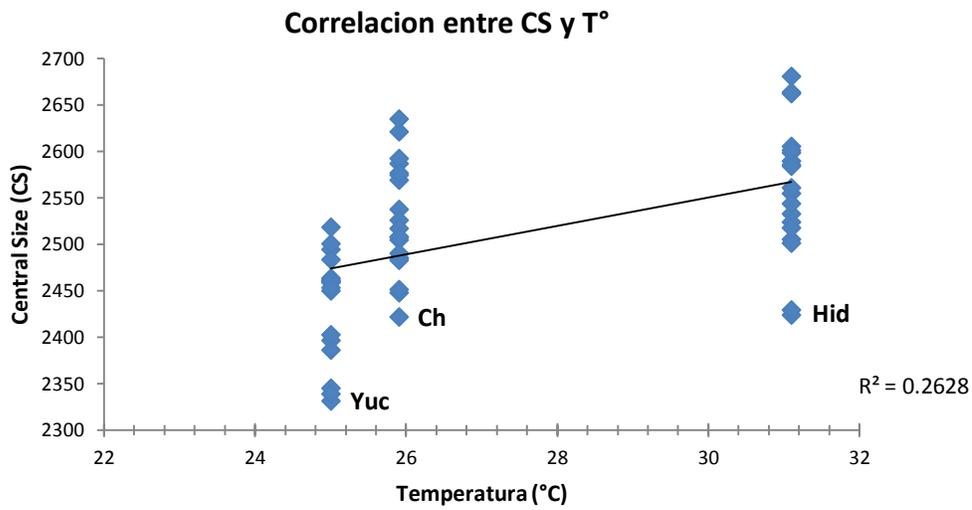


FIGURA 16. Análisis de correlación entre las variables CS y Temperatura (°C) en hembras de tres poblaciones de *T. dimidiata* de México. Yuc = Yucatán (25 °C), Ch = Chiapas (25.9 °C), Hid = Hidalgo (31.1 °C).

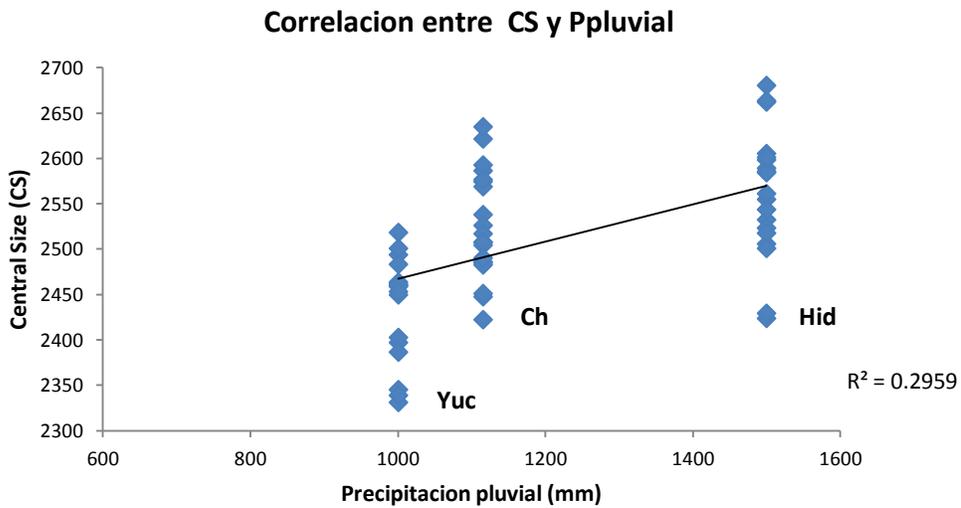


FIGURA 17. Análisis de correlación entre las variables CS y Precipitación pluvial (mm) en hembras de tres poblaciones de *T. dimidiata* de México. Yuc = Yucatán (1000mm), Ch = Chiapas (1115mm), Hid = Hidalgo (1500mm).

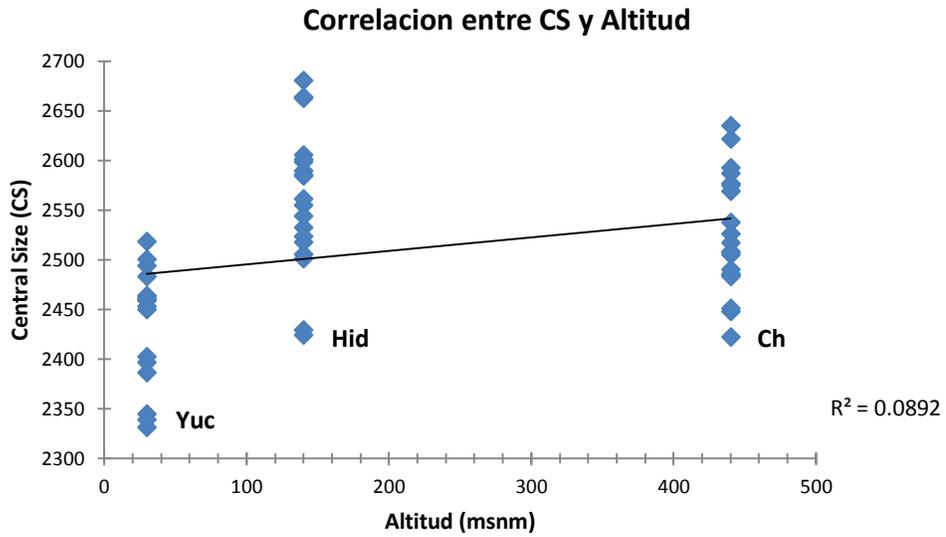


FIGURA 18. Análisis de correlación entre las variables CS y Altitud (msnm) en hembras de tres poblaciones de *T. dimidiata* de México. Yuc = Yucatán (30msnm), Hid = Hidalgo (140msnm), Ch = Chiapas (440msnm).

## 7. DISCUSIÓN

### CABEZA

Recientemente los trabajos morfológicos y genéticos dirigidos al análisis y comparación de las poblaciones de *T. dimidiata* a lo largo de su distribución, han arrojado cada vez más claridad acerca de su estructura como especie, su taxonomía y su papel como vector (Marcilla et al., 2001; Bustamante et al., 2004; Menes, 2004; Lehmann et al., 2005; Panzera et al., 2006; Bargues et al., 2008; Esteban, 2010; Monteiro et al., 2013).

En la presente investigación se observó la gran variación morfológica que está presente en *T. dimidiata* a nivel interpoblacional e incluso intrapoblacional. A partir de la caracterización morfométrica de la cabeza y genitalia externa de machos, queda en evidencia la influencia ambiental y geográfica en la estructura poblacional de *T. dimidiata*. Tal y como se ha documentado previamente (Bustamante et al., 2004; Menes, 2004; Arroyo et al., 2007; Van Tuylen 2007; Esteban, 2010) para esta y otras especies (Soares et al., 1999; López et al., 2002; Monrroy et al., 2003), la procedencia geográfica es un factor determinante en la estructuración de las poblaciones, debido principalmente a las condiciones ambientales particulares.

Similar a lo reportado por Lehmann et al., (2005) en su análisis sobre hembras de *T. dimidiata* (en donde las hembras de Yucatán son de menor tamaño en relación a las hembras de Veracruz y San Luis Potosí), en el presente estudio las hembras de Yucatán resultaron significativamente menores que las poblaciones de Chiapas e Hidalgo, tanto en el análisis univariado como en la MG. Por su parte, los machos de Yucatán presentaron un tamaño significativamente menor que los de Chiapas e Hidalgo, aunque esto sólo en el análisis univariado (SY y LOD, Tabla 6).

Este tamaño reducido en los triatominos ha sido asociado con la adaptación de las poblaciones al hábitat doméstico (Dujardin et al., 1997). Sin embargo, debido a que se sabe bien que en Yucatán *T. dimidiata* no es domiciliar, el tamaño de esta población podría responder a presiones ambientales particulares como la temperatura y la precipitación pluvial, como se reporta en este estudio, o incluso a la longitud geográfica como lo reporta Dumonteil et al., (2007).

*Triatoma dimidiata* es una especie sensible a las presiones ambientales. La presencia y abundancia de esta especie suelen estar relacionadas a factores como la precipitación, el tipo de vegetación y la altura (Dumonteil et al., 2002; Ramsey et al., 2000). Esto refleja una importante influencia del microhábitat para *T. dimidiata*, que bien podría explicar la variación interpoblacional que se presentó en este estudio.

La sola distancia geográfica entre las poblaciones es suficiente para imaginar que se presentaría variación morfológica, incluso que las barreras naturales permitirían evidenciar que las poblaciones se encuentran en aislamiento. Sin embargo, los resultados

indican un aparente estado de aislamiento sólo en la población de Yucatán, ya que en gran parte de los test comparativos resultó estadísticamente diferente a las de Chiapas e Hidalgo.

La población de Yucatán podría presentar un aislamiento ecológico, delimitado por las características ambientales propias de la península, principalmente al bosque tropical lluvioso como lo mencionan Tamay-Segovia et al. (2008) para el Clado 1 en su trabajo. Este aparente aislamiento poblacional de *T. dimidiata* de Yucatán había sido ya planteado en trabajos morfométricos (Lehmann et al., 2005) y moleculares, en los que se ha identificado diferencias consistentes con el nivel específico en relación a otras poblaciones de México (Mancilla et al., 2001; Bargues et al., 2008; Monteiro et al., 2013).

Por otro lado, a pesar de presentar diferencias significativas en la comparación de varios caracteres entre Chiapas e Hidalgo, la variación es mínima y no es posible identificar un aislamiento en alguna de ellas. La relación entre estas dos poblaciones no había sido reportada por análisis morfométrico, pero sí en análisis moleculares en donde se clasificaron en diferentes grupos (grupo 1-Chiapas y grupo 2-Hidalgo) por Monteiro et al. (2013), mientras que en Ramsey et al. (2015) pueden llegar a agruparse en un mismo haplogrupo.

Cabe mencionar que el análisis univariado y el multivariado (MG) en general concuerdan en los resultados que arrojan. El ejemplo más claro de esto es la comparación entre hembras de las tres poblaciones, en donde la configuración promedio de cada población (MG) refleja una reducción significativa de la región antecular en la población de Yucatán, mientras que en el análisis univariado, las variables SY y ACD representan una reducción significativa del ancho de la cabeza en la misma población.

Para el análisis del dimorfismo sexual por MG (Figura 14), en la población de Chiapas y Yucatán los machos fueron de mayor tamaño, aunque sin llegar a ser significativamente diferentes. Esto parece ser algo inesperado, ya que está ampliamente documentado que el dimorfismo sexual en triatominos corresponde a hembras de mayor tamaño. Sin embargo, resultados similares se han reportado en poblaciones de *Pastrongylus geniculatus* de Caracas Venezuela de ambientes silvestres (Aldana et al., 2011). Esto podría deberse a condiciones particulares en el desarrollo de algunos organismos (por ejemplo, condiciones de alimentación), que afectan directamente el tamaño, como se ha documentado para *T. infestans*, en donde la fuente de alimentación puede influir en la variación del tamaño y la forma de la cabeza (Nattero et al., 2013), evento que en este caso podría dar lugar a machos de mayor tamaño.

Esto puede observarse en los resultados de la población de Yucatán en el análisis univariado (Tabla 6), en el que las estructuras donde se identificó dimorfismo (LOD y ACD) resultaron tener una media significativamente mayor en los machos, lo que da cuenta de la influencia que tiene el tamaño global (influenciado por modificaciones fisiológicas

derivadas de las presiones ambientales y la alimentación) sobre el fenotipo de los organismos.

Con respecto a la población de Hidalgo, existe un marcado dimorfismo sexual (tanto en el análisis univariado como en la MG). Si bien esto corresponde a una situación normal (referente a que las hembras son de mayor tamaño), para este caso tiene que tomarse en cuenta los sitios de colecta, ya que si bien todos los organismos pertenecen al mismo municipio, el número de localidades tomadas para esta población es variado, abarcando probablemente diversos microhábitats que se reflejaría en el tamaño de los organismos y daría lugar a un marcado dimorfismo sexual. Al mismo tiempo, esta condición puede ser la causa de que el morfoespacio de esta población sea muy grande para el caso de las hembras (por la misma variación intrapoblacional), solapándose con las poblaciones de Chiapas y Yucatán (Figura 10), así como del hecho de que la población de machos de Hidalgo se encuentre más emparentada con las poblaciones de Chiapas que con las hembras mismas de Hidalgo (Figura 15).

El dimorfismo sexual según Dujardin et al. (1999c), resulta ser un buen marcador de colonización del domicilio, ya que las diferencias de tamaño de la cabeza entre el macho y la hembra son menores cuando los insectos colonizan el domicilio. De acuerdo con este argumento, la población de Chiapas y Yucatán tenderían a ser poblaciones domiciliarias, al no presentar dimorfismo sexual, mientras que la población de Hidalgo sería selvática pero con función de especie intrusa, ya que los organismos fueron colectados en el intradomicilio. Sin embargo, solo la población de Chiapas es consistente con los antecedentes, es decir, *T. dimidiata* en Chiapas está reportada como domiciliar (Salazar-Schettino et al., 2010), mientras que la población de Yucatán se reporta como selvática, con invasión estacional al domicilio (Dumonteil et al., 2002) e Hidalgo se reporta como domiciliar (Salazar-Schettino et al., 2010).

## **GENITALIA**

### **Análisis cuantitativo**

A pesar de los antecedentes que existen en cuanto al estudio morfológico de *T. dimidiata* en el que se incluyen poblaciones mexicanas, este es el primer trabajo que analiza y compara más de dos poblaciones mexicanas con procedencias geográficas distantes, a partir de las estructuras fállicas de los machos.

El estudio de la genitalia en triatomíneos, se enfatiza en estructuras que permitan caracterizar a las especies y confrontarlas entre sí, a partir de su forma, tamaño y posición, lo cual ha sido posible únicamente con organismos machos. Esto debido a que las estructuras de la genitalia externa en machos suelen ser más complejas, a diferencia de las estructuras genitales de las hembras que son más homogéneas entre las diferentes especies (Lent y Jurberg, 1987).

Los caracteres de la genitalia externa de *T. dimidiata* observados aquí, no permiten obtener evidencias concretas de un posible aislamiento o agrupamiento por parte de las poblaciones en estudio. A pesar de lo anterior, existen ciertos caracteres que permiten diferenciar a alguna de las poblaciones.

Van Tuylen (2007), resalta la importancia del aparato articular como un carácter que permite diferenciar poblaciones de *T. dimidiata* de procedencias geográficas distintas, al momento de compararlas cuantitativamente. En el presente estudio, la estructura que adquiere esta relevancia es el proceso del endosoma, que permite diferenciar a las poblaciones de Chiapas, Hidalgo y Yucatán.

Esteban (2010), realizó la disección completa del edeago, que permitió extraer la vesica y el proceso del endosoma para su análisis cuantitativo. En dicho estudio, la variable “longitud de la vesica” permitió diferenciar significativamente a una de las poblaciones, al igual que con la variable “longitud del proceso del endosoma”. En el presente trabajo, se realizó también la disección del edeago y extracción del proceso del endosoma y la vesica, y se midió el largo y ancho de cada estructura (LPE, APE, LV y AV, Figura 4). En este caso, en las variables AV y APE existen diferencias significativas entre las poblaciones de Hidalgo y Yucatán. La variable LV diferencia significativamente a la población de Chiapas de la de Hidalgo y Yucatán, mientras que la variable LPE permite diferenciar significativamente a las tres poblaciones en estudio. Esto evidencia la relevancia que tiene el análisis cuantitativo del proceso del endosoma y la vesica en la comparación intrapoblacional de *T. dimidiata*.

Por otro lado, el carácter LF permitió diferenciar significativamente a la población de Chiapas, teniendo mayores dimensiones que las poblaciones de Hidalgo y Yucatán. Estos resultados confirman la importancia que tiene el análisis cuantitativo de esta variable, como lo reportara Van Tuylen (2007) al permitirle diferenciar estadísticamente la población de Yaxha (Guatemala), de las poblaciones de Santa Ana (El Salvador), Lankin y La Brea (Guatemala), además permitió diferenciar también la población de Veracruz (México), de la población de Lankin y La Brea (Guatemala), siendo esta variable la que representó mejor la variación entre las poblaciones de estudio. También en Esteban (2010), esta variable fue relevante, al permitir separar la población de Santander, de la de Boyaca y Cesar, siendo significativamente más pequeña en la primera.

## **Análisis cualitativo**

Lent y Jurberg (1985) describen el falosoma como “rectangular, con proyección apical” para el ejemplar único de México (del cual no se menciona el municipio de colecta), mientras que en Van Tuylen (2007) se describe como “ovoide, con proyección apical” para 10 ejemplares de Tuxpan, Veracruz. En el presente trabajo se observaron ambas formas dentro de las tres poblaciones de estudio, además de formas totalmente ovaladas sin la proyección apical en el caso de Hidalgo (H-12). Las mismas formas fueron encontradas en poblaciones de Guatemala, El Salvador y Colombia, lo que da cuenta de que

cualitativamente no es posible diferenciar poblaciones de *T. dimidiata* a partir del falosoma, ni al interior de México, ni a través de toda su distribución.

Para el soporte del falosoma se describe como “cerrado” en Lent y Jurberg (1985), y en Van Tuijlen (2007) se describe como “abierto, curvado” para los ejemplares de México, mientras que en este trabajo se encontraron sólo soportes del falosomas abiertos y la gran mayoría curvados, en diferente grado. Esto también concuerda con las poblaciones de Guatemala y El Salvador descritas por Van Tuijlen (2007). Sin embargo, en Esteban (2010) se reportan soportes del falosoma cerrados en las poblaciones colombianas de Boyaca y Magdalena (18/20 y 11/11 respectivamente), lo que indica una mayor frecuencia de aparición del Sph cerrado en las poblaciones sudamericanas (Colombianas) de *T. dimidiata*. Así, en algún momento podría ser utilizado este carácter para identificar ciertas poblaciones, ya que en donde se presenta, aparece con una alta frecuencia (tomando en cuenta que en Lent y Jurberg (1985) solo se analizó un ejemplar y cuya procedencia se desconoce).

En el caso de los parameros, la descripción en el presente estudio coincide en general con la hecha por Van Tuijlen (2007) y Esteban (2010). Sin embargo, en la población de Yaxhá, Van Tuijlen reporta parameros “cortos, gruesos, muy curvados, con muchos pelos finos”, los cuales se asemejan a la descripción hecha para tres organismos de la población de Yucatán. Esta característica en los parameros parece ser muy particular, ya que no se ha observado en el resto de poblaciones previamente estudiadas (Costa Rica, México (Veracruz), Colombia (Boyaca y Santander), Ecuador (Guayaquil), Jurberg, 1985; Guatemala (Jutiapa y Alta Verapaz), El Salvador (Santa Ana), Van Tuijlen, 2007; Colombia (Santander, Boyaca, Cesar y Magdalena) Esteban, 2010), ni en las poblaciones de Chiapas e Hidalgo del presente trabajo. Esto sugiere una distribución restringida de este carácter al tipo de hábitat selvático y a poblaciones reportadas como silvestres en la zona de la península de Yucatán (Dumonteil et al., 2002; Van Tuijlen, 2007), además de que esta región geográfica puede ser una crucial área evolutiva para *T. dimidiata*, como lo mencionara anteriormente Bagues et al. (2008).

El PrEn es variable en cada población, lo cual no permite en su apariencia diferenciar a las poblaciones. Sin embargo, Esteban (2010) realizó el conteo del número de espinas presentes en esta estructura, cuyo análisis estadístico le permitió diferenciar a cada una de las cuatro poblaciones con procedencia geográfica distinta. Esto deja de manifiesto nuevamente la importancia del análisis del PrEn, que aunque cualitativamente parece no tener gran relevancia, cuantitativamente ha demostrado ser una estructura que arroja información relevante para la identificación de poblaciones geográficamente distantes (Rocha et al., 1998; Van Tuijlen, 2007; Esteban, 2010).

La vesica y el PMP son muy particulares para cada organismo, por lo que resulta imposible relacionar sus diferentes formas con la procedencia geográfica de las poblaciones en estudio, como también reportan Van Tuijlen (2007) y Esteban (2010) para *T. dimidiata* y Rocha et al. (1998) para *Triatoma Infestans*.

El análisis de los caracteres genitales en los machos de *T. dimidiata* no permite identificar algún posible aislamiento mecánico para la reproducción. García et al. (2013) demostraron la posibilidad de cruce entre poblaciones geográficamente distantes de Guatemala, aunque con huevecillos inviables entre algunas de las cruces, por lo que los autores sugieren aislamiento geográfico como mecanismo de aislamiento reproductivo. Este mecanismo podría estar ocurriendo para las poblaciones mexicanas, por lo que resultaría interesante documentar las cruces experimentales de poblaciones distantes geográficamente distantes.

## 8. CONCLUSIONES

- El análisis morfométrico de cabeza y genitalia externa de machos, permitió distinguir a dos poblaciones de *Triatoma dimidiata* de México con diferente procedencia geográfica: 1) Yucatán y 2) Chiapas-Hidalgo.
- Los resultados permiten suponer que la población de Yucatán podría estar en aislamiento, como se reportara previamente por estudios moleculares. Este aparente aislamiento parece ser de tipo ecológico, asociado a un hábitat selvático y distribuida a través de la península.
- Las poblaciones de Chiapas e Hidalgo parecen pertenecer a un mismo grupo morfológico, con múltiples variaciones entre sí que podrían deberse a las condiciones ambientales de cada región.
- El tamaño de la sinlipsis (SY) reveló un patrón diferencial de menor a mayor entre las hembras, en un sentido este-oeste (Yucatán-Chiapas-Hidalgo), por lo que en este carácter se presenta el mayor potencial para la discriminación de las poblaciones de *T. dimidiata* en lo que respecta al uso de la cabeza como marcador.
- El análisis del dimorfismo sexual sugiere mayor adaptación al hábitat doméstico por parte de las poblaciones de Chiapas y Yucatán, mientras que la población de Hidalgo parece encontrarse en un temprano proceso de domiciliación.
- El análisis cuantitativo de la genitalia permite diferenciar a las tres poblaciones, siendo el Largo del Proceso del Endosoma (LPE) la variable que más aporta para su diferenciación y que presenta un patrón creciente en dirección oeste-este (Hidalgo-Chiapas-Yucatán).
- Los parameros cortos, gruesos y muy curvados se reportan por primera vez en una población mexicana de *T. dimidiata*. El presentarse esta característica hasta el momento, solo en Yucatán y Yaxhá (Guatemala), sugiere una distribución restringida de este carácter a hábitats de tipo selvático y poblaciones silvestres.
- El análisis de las estructuras genitales no permite identificar posibles barreras físicas para la reproducción entre estas tres poblaciones.
- *Triatoma dimidiata* es una especie muy sensible a la variación de su entorno, por lo que las condiciones ambientales particulares para cada población en estudio, parece ser una de las principales causas de la variación intraespecífica.

- Los caracteres diagnósticos reportados aquí, posibilitan a los taxónomos del grupo, utilizarlos como complemento en su labor de identificación taxonómica de las poblaciones de *T. dimidiata* del país.

## SUGERENCIAS

- En posteriores estudios comparativos de *T. dimidiata*, incluir a alguna especie cercana que permita reducir el espacio morfométrico y así tener una referencia de la variación inter e intraespecífica.
- Incluir poblaciones de *T. dimidiata* procedentes de regiones que suelen no incluirse o incluirse poco en los estudios intraespecíficos, como el estado de Michoacán, Guerrero, Colima, Tabasco, Puebla y Querétaro, por mencionar algunos.
- Realizar cruces experimentales de las poblaciones mexicanas de *T. dimidiata* para evaluar la probable existencia de aislamiento reproductivo entre éstas.

## 9. LITERATURA CITADA

1. Aldana, E., Heredia-Coronado, E., Avendaño-Rangel, F., Lizano, E., Concepción, J. L., Bonfante-Cabarcas, R.,... Pulido M. M. (2011). Análisis Morfométrico de *Panstrongylus geniculatus* de Caracas, Venezuela. *Biomédica* 31, 108–117.
2. Argolo, A. M., Felix, M., Pacheco, R., y Costa, J. (2008). *La enfermedad de Chagas y sus principales vectores en Brasil*. Rio de Janeiro, Brasil: Imperial Novo Milênio.
3. Arroyo, C. M., Esteban, L., Catalá, S., y Angulo, V. M. (2007). Variación del fenotipo antenal de poblaciones del domicilio, peridomicilio y silvestres de *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae) en Santander, Colombia. *Biomédica*. 27(1), 92-100.
4. Bargues, M. D., Klisiowicz, D. R., González-Candelas, F., Ramsey, J. M., Monroy, C., Ponce, C.,... Mas-Comma S. (2008). Phylogeography and Genetic Variation of *Triatoma dimidiata*, the Main Chagas Disease Vector in Central America, and Its Position within the Genus *Triatoma*. *PLoS Negl Trop Dis*. 2(5), e233. doi:10.1371/journal.pntd.0000233.
5. Barrios, J. J. (2010). Evaluación de Impacto de la Enfermedad de Chagas. OPS/OMS, comisión de zoonosis.
6. Bookstein, F. L. (1991). *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Recuperado de [https://books.google.com.mx/books?id=amwT1ddIDwAC&printsec=frontcover&hl=es&source=gbs\\_ge\\_summary\\_r&cad=0#v=onepage&q&f=false](https://books.google.com.mx/books?id=amwT1ddIDwAC&printsec=frontcover&hl=es&source=gbs_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f=false)
7. Botero, D., y Restrepo, M. (1998). *Parasitosis Humanas*. Medellín, Colombia: Corporación para Investigaciones Biológicas.
8. Bustamante, D. M., Monroy, C., Menes, M., Rodas, A., y Salazar-Schettino P. M. (2004). Metric variation among geographic populations of the Chagas vector *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) and related species. *J Med Entomol*. 41(3), 296–301.
9. Canale, D. M., Jurberg, J., Carcavallo, R. U., Galvão, C., Galíndez-Girón, I., Mena-Segura, C. A.,... Martínez A. (1999). Bionomics of some species. En R.U.Carcavallo, I. Galíndez-Girón, J. Jurberg y Lent H. (Eds), *Atlas of Chagas disease vectors in the Americas* (pp. 839-890). Rio de Janeiro, Brasil: Editora Fiocruz.
10. Carabarin, A., González, M., Bayon, L., y Rosales, J. (2011). Enfermedad de Chagas: una enfermedad olvidada. *Elementos* 84, 5-11.
11. Carcavallo R.U., I. Galíndez-Girón, J. Jurberg y H. Lent, 1997. Bibliographic checklist of the American Triatominae (Hemiptera: Reduviidae). En: Carcavallo R.U., I. Galíndez-Girón, J. Jurberg y H. Lent (Eds.), *Atlas of Chagas disease vectors in the Americas*. Vol. 1. FIOCRUZ, Rio de Janeiro, Brasil.
12. Carcavallo, R.U., Jurberg, J., Lent, H., Noireau, F. y Galvão C. (2000). Phylogeny of the Triatominae (Hemiptera: Reduviidae). Proposals for taxonomic arrangements. *Entomología y Vectores*, 7(1), 1-99.

13. Córdoba-Aguilar, A. (2000). Evolución y diversidad de la morfología de los genitales masculinos en insectos. *Folia Entomológica Mexicana*, 110, 95-111.
14. Dávalos-Becerril, E. (2013). *Revisión de la distribución de 19 especies de Triatominae (Reduviidae- Triatominae) de México, con nuevos registros* (Tesis de pregrado). Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
15. Dorn, P. L., Monroy, C., y Curtis, A. (2007). *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811): A review of its diversity across its geographic range and the relationship among populations. *Infect. Genet. Evol.* 7, 343-352.
16. Dorn, P. L., Calderón, C., Melgar, S., Moguel, B., Solórzano, E., Dumonteil, E.,... Monroy, C. (2009). Two distinct *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811) Taxa are found in sympatry in Guatemala and Mexico. *PLoS Negl Trop Dis* 3(3) e393.
17. Dujardin, J. P., Bermudez, H., Casini, C., Schofield, C. J., Tibayrenc, M. (1997). Metric differences between sylvatic and domestic *Triatoma infestans* (Heteroptera: Reduviidae) in Bolivia. *J Med Entomol*, 34(5), 544-551.
18. Dujardin, J. P., Panzera, F., y Schofield, C. J. (1999a). Triatominae as a Model of Morphological Plasticity under Ecological Pressure. *Mem. Inst Oswaldo Cruz*, 94(1), 223-228.
19. Dujardin, J. P. (1999b). Memorias, Curso Morfometría Geométrica, Morfometría Tradicional y Biología Evolutiva. ORSTOM/IBBA, La Paz, Bolivia, Sep. 27-Oct 7.
20. Dujardin, J. P., Steindel, M., Chavez, T., Machane, E., y Schofield C. J. (1999c). Changes in the sexual dimorphism of Triatominae in the transition from natural to artificial habitats. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 94(4) 565-569.
21. Dujardin, J. P., Schofield, C.J. y Panzera, F. (2002). *Los vectores de la Enfermedad de Chagas*. Academie Royale des Sciences d' Outre-Mer. Bruxelles, Belgique: Academie royale des sciences d'outre-mer.
22. Dujardin, J. P. CLIC (Collection of Landmark for Identification and Characterization) (2004). Software libre, disponible en: <http://mome-clic.com/>
23. Dujardin, J. P., y Slice D. (2007). Contributions of morphometrics to medical entomology. En Tibayrenc, M. (Ed.). *Encyclopedia of infectious diseases. Modern methodologies* (pp. 433-446). Hoboken, N. J., Canada: John Wiley & Sons.
24. Dujardin, J. P. (2008). Morphometrics applied to medical entomology. *Infect Gen Evol.*, 8, 875-890. doi: 10.1016/j.meegid.2008.07.011
25. Dujardin, J. P., Costa, J., Bustamante, D., Jaramillo, N., y Catalá S. (2009). Deciphering morphology in Triatominae: the evolutionary signals. *Acta Trop* 110, 101-111.
26. Dujardin, J., Kaba, D. y Henry, A. (2010). The exchangeability of shape. *BMC Research Notes*, 3(266), 1-7. doi: 10.1186/1756-0500-3-266.

27. Dumonteil, E., Gourbière, S., Barrera-Perez, M., Rodriguez-Felix, E., Ruiz-Piña, H., Baños-Lopez, O.,... Rabinovich, J. E. (2002). Geographic distribution of *Triatoma dimidiata* and transmission dynamics of *Trypanosoma cruzi* in the Yucatan peninsula, México. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 67(2), 176-183.
28. Dumonteil, E., Triplet, F., Ramírez-Sierra, M. J., Payet, V., Lanzaro, G., y Menu, F. (2007). Assessment of *Triatoma dimidiata* dispersal in the Yucatan Peninsula of Mexico by morphometry and microsatellite markers. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 76(5), 930-937.
29. Esteban, L., (2010). Variabilidad morfológica entre poblaciones de *Triatoma dimidiata* (Latreille 1811), procedentes de cuatro departamentos de Colombia (tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, Colombia.
30. Galvão, A. B. (1973). Contribuição ao conhecimento do *Triatoma maculata* (Erichson, 1848) e do *Triatoma pseudomaculata* Corrêa & Espínola, 1964 (Hemiptera: Reduviidae). *Rev. Soc. Bras. Med. Trop.*, 7(6), 367-380.
31. Galvão, C., Carcavallo, R. U., Rocha, D. S. y Jurberg, J. (2003). A checklist of the current valid species of the subfamily Triatominae Jeannel, 1919 (Hemiptera: Reduviidae) and their geographical distribution, with nomenclatural and taxonomic notes. *Zootaxa*, 202, 1-36.
32. García, M., Menes, M., Dorn, P. L., Monroy, C., Richard, B., Panzera, F., y Bustamante, D. M. (2013). Reproductive isolation revealed in preliminary crossbreeding experiments using field collected *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae) from three ITS-2 defined groups. *Acta Tropica*, 128(3), 714-718.
33. Guhl, F. (2009). Enfermedad de Chagas: realidad y perspectivas. *Rev. Biomed.*, 20(3), 228-34.
34. Gutiérrez, F. (1999). Valor de la genitalia como carácter taxonómico en la identificación de géneros de Apiomerini (Hemiptera: Reduviidae). *Bioagro*, 11(1), 29-39.
35. Imbert, J. L., Figueroa, A. H., y Gómez, J. V. (2003). Tripanosomiasis americana o enfermedad de Chagas, otra enfermedad de la pobreza. *Elementos: ciencia y cultura*, 10(49), 13-21.
36. INAFED. 2010. Enciclopedia de los municipios y delegaciones de México. Instituto para el Federalismo y el Desarrollo Municipal. Recuperado de <http://www.inafed.gob.mx/work/enciclopedia/>
37. INEGI. (2009). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos.
38. Jaramillo, N., y Dujardin, J. P. (2002). Análisis Morfométrico: significado biológico del tamaño y la conformación. Colombia. Inédito.

39. Jurberg, J. (1996). *A Taxonomia Dos Triatomíneos Baseada Nas Estruturas Fálicas (Hemiptera: Reduviidae)* (Tesis Doctoral). Universidad Federal Rural Do Rio de Janeiro, Instituto de Biología. Rio de Janeiro, Brasil.
40. Jurberg, J., Galvão, C. (2006). Biology, ecology, and systematics of Triatominae (Hemiptera, Reduviidae), vectors of Chagas disease, and implications for human health. *Denisia* 19, 1095-1116.
41. Lehmann, P., Ordoñez, R., Ojeda-Baranda, R., Mendez de Lira, J., Hidalgo-sosa, L. Monroy, C., y Ramsey, J. M. (2005) Morphometric analysis of *Triatoma dimidiata* populations (Reduviidae: Triatominae) from Mexico and Northern Guatemala. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 100(5), 477–482.
42. Lent, H., y Wygodzinsky, P. (1979). Revision of the Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) and their significance as vectors of Chagas disease. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 163(3), 125-520.
43. Lent, H., y Jurberg, J. (1985). Sobre a variação intra-específica em *Triatoma dimidiata* (Latreille) e *Triatoma infestans* (Klug) (Hemiptera: Reduviidae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 80(3), 285-299.
44. Lent, H., y Jurberg, J. (1987). A genitalia externa dos machos de sete espécies de *Triatoma* Laporte, 1832 da região Neártica (Hemiptera: Reduviidae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 82(2), 227-246.
45. Lent, H., Jurberg, J. y Galvão, C. (1993). *R. stali* n. sp. Afim de *Rhodnius pictipes* Stal, 1872 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 88(4) 605–614.
46. López, E., Acosta, N., Gonzáles, N., Fernández, M. J., Ferreira, E., y Rojas de Arias, A. (2002). Diferencias morfológicas en poblaciones de *Triatoma infestans* provenientes de las regiones oriental y occidental del Paraguay. *Mem. Inst. Invest. Cienc. Salud*, 1(1), 51-57.
47. López-Ordoñez, T., Panzera, F., Tun-Ku, E., Ferrandis, I., Ramsey, J. M. (2009). Contribuciones de la genética y la proteómica al estudio de la enfermedad de Chagas. *Salud Pública de México*, 51(3), 410-423.
48. Marcilla, A., Bargas, M. D., Ramsey, J., Magallon, E., Salazar, P. M., Abad-Franch, F.,... Mas-Coma, S. (2001). The ITS-2 of the nuclear rDNA as a molecular marker for populations, species and phylogenetic relationships in Triatominae (Hemiptera: Reduviidae), vectors of Chagas disease. *Molecular Phylogenetics Evolution*, 18(1), 136-142.
49. Martínez-Ibarra, J. A., Miguel-Álvarez, A., Arredondo-Jiménez, J. I. y Rodríguez-López, M. H. (2001). Update on the biology of *Triatoma dimidiata* Latreille (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 17(3), 209-210.
50. Menes, M. (2004). Diferencias métricas entre poblaciones de *Triatoma dimidiata* Latreille (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) de México, Centro América y Colombia;

efecto de la procedencia geográfica y el ecotopo (Tesis de pregrado). Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, USAC. Guatemala.

51. Mojica, M. T., Aguilera, G., Pinto, N. y Guhl, F. (2004). Morfometría geométrica aplicada a *Rhodnius prolixus*, *Triatoma dimidiata* y *T. maculata*. En: Guhl, F., Memorias Primer Taller Internacional sobre Control de la Enfermedad de Chagas Curso de Diagnóstico, Manejo y Tratamiento de la Enfermedad de Chagas. VI Reunión de la Iniciativa Andina para el Control de la Enfermedad de Chagas. CIMPAT, Universidad de los Andes. Bogotá, Colombia.
52. Monroy, C. Bustamante, D. Rodas, A. Rosales, R. Mejía, M. Tabaru, Y. (2003). Geographic Distribution and Morphometric Differentiation of *Triatoma nitida* Usinger 1939 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) in Guatemala. *Mem Inst Oswaldo Cruz*, 98(1), 37-43.
53. Monteiro, F., Peretolchina, T., Lazoski, C., Harris, K., Dotson, E., Abad-Franch F.... Marcet, P. (2013). Phylogeographic pattern and extensive mitochondrial DNA divergence disclose a species complex within the Chagas disease vector *Triatoma dimidiata*. *PLoS One*, 8(8), e70974. doi: 10.1371/journal.pone.0070974
54. Nattero, J., Malerba, R., Rodríguez, C. S. y Crocco L. (2013). Phenotypic plasticity in response to food source in *Triatoma infestans* (Klug, 1834) (Hemiptera, Reduviidae: Triatominae). *Infect. Genet. Evol.* 19, 38–44.
55. Norma Oficial Mexicana NOM-032-SSA2-2014 (2014). Para la vigilancia epidemiológica, promoción, prevención y control de las enfermedades transmitidas por vectores.
56. OMS. (2002). *Control de la enfermedad de Chagas* (Serie de informes técnicos no. 905). Ginebra. Recuperado de: [http://apps.who.int/iris/bitstream/10665/42738/1/WHO\\_TRS\\_905\\_spa.pdf](http://apps.who.int/iris/bitstream/10665/42738/1/WHO_TRS_905_spa.pdf)
57. OMS. (2007). *Reporte del grupo de trabajo científico sobre la enfermedad de Chagas*. Buenos Aires, Argentina Recuperado de: [http://apps.who.int/iris/bitstream/10665/69724/1/TDR\\_SWG\\_09\\_spa.pdf](http://apps.who.int/iris/bitstream/10665/69724/1/TDR_SWG_09_spa.pdf)
58. OMS. (2016). *La enfermedad de Chagas (tripanosomiasis americana)*. Nota descriptiva N°340. Recuperado de <http://www.who.int/mediacentre/factsheets/fs340/es/>
59. Pacheco-Tucuch, F. S., Ramirez-Sierra, M. J., Gourbière, S., y Dumonteil E. (2012). Public street lights increase house infestation by the Chagas disease vector *Triatoma dimidiata*. *PLoS ONE*, 7(4), e36207. doi:10.1371/journal.pone.0036207
60. Panzera, F., Ferrandis, I., Ramsey, J., Ordóñez, R., Salazar-Schettino, P. M., Cabrera,... Pérez, R. (2006). Chromosomal variation and genome size support existence of cryptic species of *Triatoma dimidiata* with different epidemiological importance as Chagas disease vectors. *Trop Med Int Health*, 11(7), 1092-1103. doi:10.1111/j.1365-3156.2006.01656.x

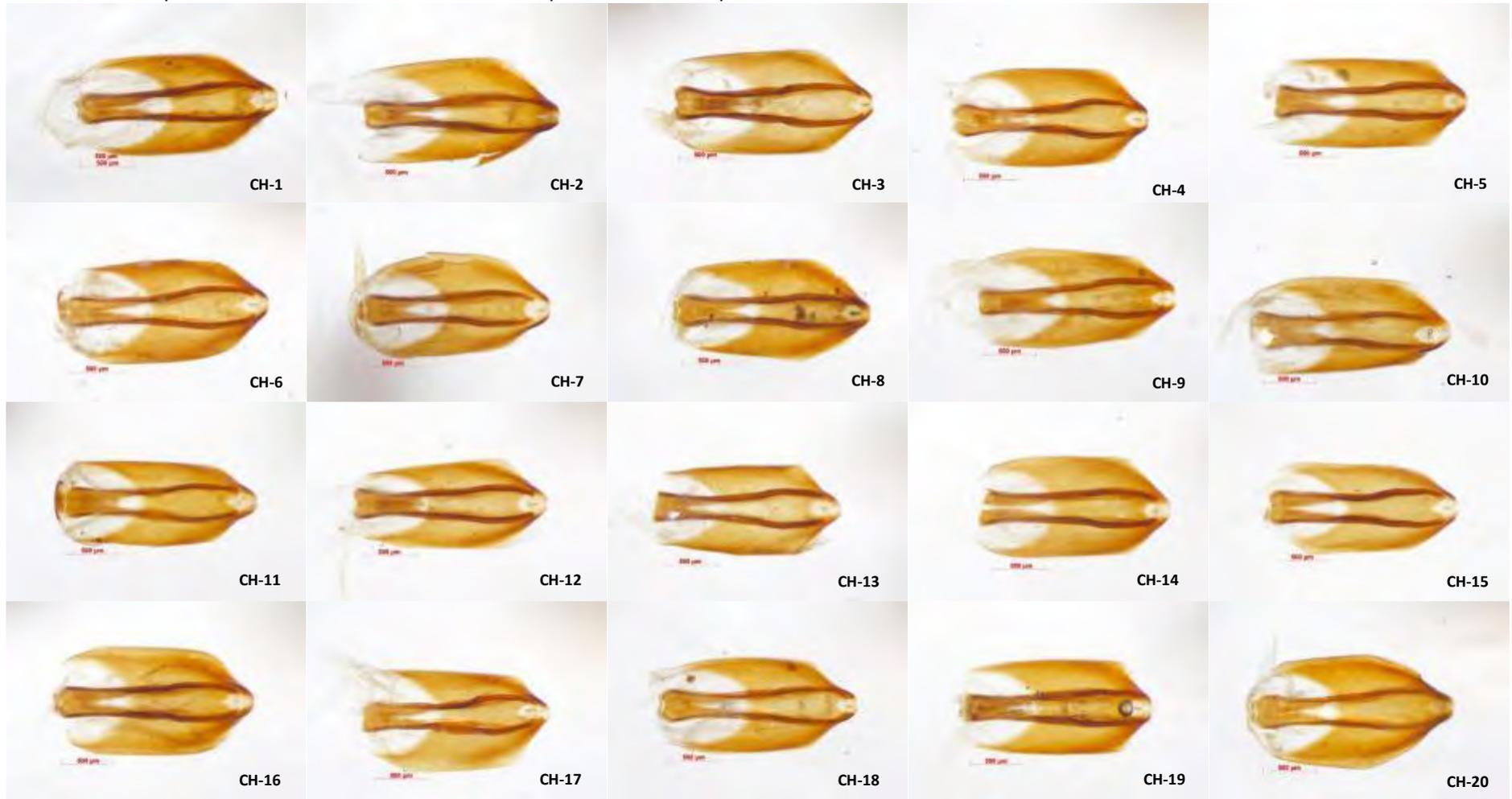
61. Patterson, J. (2007). Comparative morphometric and molecular genetic analyses of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) (PhD tesis). London School of Hygiene & Tropical Medicine, London. doi: 10.17037/PUBS.00682370
62. Ramsey, J. M., Ordoñez, R., Cruz-Celis, A., Alvear, A. L., Chavez, V., Lopez, R.,... Carrillo, S. (2000). Distribution of domestic Triatominae and stratification of Chagas disease transmission in Oaxaca, Mexico. *Medical and Veterinary Entomology*, 14, 19-30.
63. Ramsey, J. M., Townsend, A. P., Carmona-Castro O., Moo-Llanes D. A., Nakazawa Y., Butrick M.... Ibarra-Cerdeño C. (2015). Atlas of Mexican Triatominae (Reduviidae: Hemiptera) and vector transmission of Chagas disease. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 110(3), 339-352.
64. Rassi A. Jr., Rassi A., Marin-Neto J. A. (2010). Chagas disease. *Lancet* 375(9723), 1388-402.
65. Reyes, M. y Angulo, V. M. (2009). Ciclo de vida de *Triatoma dimidiata* Latreille, 1811 (Hemiptera, Reduviidae) en condiciones de laboratorio: producción de ninfas para ensayos biológicos. *Biomédica*, 29, 119-126.
66. Reyes-Novelo, E., Ruiz-Piña, H. A., Escobedo-Ortegón, J., Barrera-Pérez, M. A. (2011). Biología y ecología de *Triatoma dimidiata*, algunos aspectos de estudio. *Dugesiana*, 18(1), 11-16.
67. Rocha, H. H., Barbosa, S. E., Margonari C., Jurberg, J., Diotaiuti, L. (1998). Variations of the external male genitalia in three populations of *Triatoma infestans* Klug 1834. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 93(4), 479-483.
68. Salazar-Schettino, M.P., de Haro-Arteaga, I. y Cabrera-Bravo, M. (2005). Tres especies de triatominos y su importancia como vectores de *Trypanosoma cruzi* en México. *Medicina*, 65(1), 63-69.
69. Salazar-Schettino, M. P., Rojas-Wastavino, G. E., Cabrera-Bravo, M., Bucio-Torres, M. I., Martínez-Ibarra, J. A., Monroy-Escobar, M. C.,... Torres-Gutiérrez, E. (2010). Revisión de 13 especies de la familia Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) vectores de la enfermedad de Chagas, en México. *Journal of the Selva Andina Research Society*, 1(1), 57-80.
70. Sanmartino, M. (2009). 100 años de Chagas (1909-2009): revisión, balance y perspectiva. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 68(3-4), 243-252.
71. Soares, R. P., Barbosa, S. E., Dujardin, J. P., Schofield, C. J., Siqueira, A. M. y Diotaiuti, L. (1999). Characterization of *Rhodnius neglectus* from two regions of Brazil using isoenzymes, genitalia morphology and morphometry. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 94, 161-166.
72. Tamay-Segovia, P., Alejandre-Aguilar, R., Martinez, F., Villalobos, G., de la Serna, F. J., de la Torre,... Espinoza, B. (2008). Two *Triatoma dimidiata* clades (Chagas disease vector) associated with different habitats in southern Mexico and Central America. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 78(3), 472-478.

73. The Center for Food Security & Public Health. (2009). Chagas Disease/ Tripanosomiasis Americana/Enfermedad de Chagas. Recuperado de [http://www.cfsph.iastate.edu/Factsheets/es/trypanosomiasis\\_american-es.pdf](http://www.cfsph.iastate.edu/Factsheets/es/trypanosomiasis_american-es.pdf)
74. The R Project for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
75. Triplehorn, C. A., & Johnson N. F. (2005). *Borrór and Delong's Introduction to the Study of Insects*. Belmont, CA., U.S.A. Brooks/Cole.
76. Usinger, R. L. 1941. Notes and descriptions of neotropical Triatominae. *Pan Pac Entomol.*, 17(2), 49-58.
77. Usinger, R. L. (1944). The Triatominae of North and Central America and the West Indies and their public health significance. *Public Health Bulletin*, 288(1): 1-83.
78. Van Tuylen, S. (2007). Variación de la genitalia externa de machos en poblaciones de *Triatoma dimidiata* Latreille (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) (tesis de pregrado). Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. USAC. Guatemala.
79. Vidal-Acosta, V., Ibañez-Bernal, S., y Martínez-Campos, C. (2000). Infección natural de chinches Triatominae con *Trypanosoma cruzi* asociadas a la vivienda humana en México. *Salud Pública de México*, 42(6), 496-503.
80. Zeledón, R., Guardia, V. M., Zuñiga A. y Swartzwelder, C. (1970a). Biology and ethology of *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811): I. Life cycle, amount of blood ingested, resistance to starvation, and size of adults. *Journal of Medical Entomology*, 7(3), 313-319.
81. Zeledón, R., Guardia, V. M., Zuñiga, A. y Swartzwelder, C. (1970b). Biology and ethology of *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811) II. Life span of adults and fecundity and fertility of females. *Journal of Medical Entomology*, 7(4), 462-469.
82. Zeledón, R. (1981). *El Triatoma dimidiata (Latreille, 1811) y su relación con la enfermedad de Chagas*. San José, Costa Rica: Editorial Universidad estatal a distancia.
83. Zeledón, R., Calvo, N., Montenegro, V. M., Lorosa, E. S., y Arévalo, C. (2005). A survey on *Triatoma dimidiata* in an urban area of the province of Heredia, Costa Rica. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 100(6), 507-512.

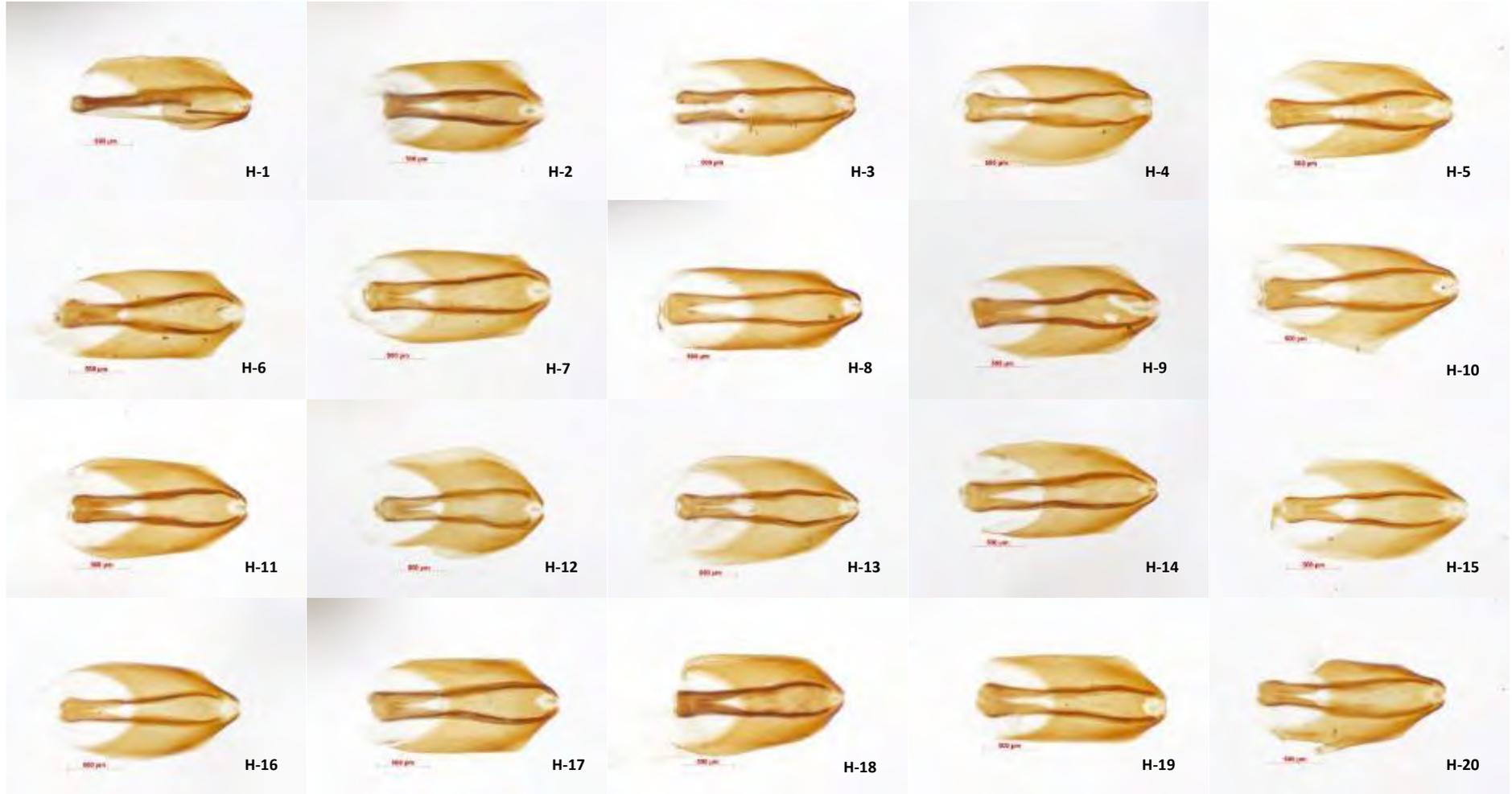
**10. ANEXOS**

## ANEXO 1. FALOSOMA CON SOPORTE DEL FALOSOMA

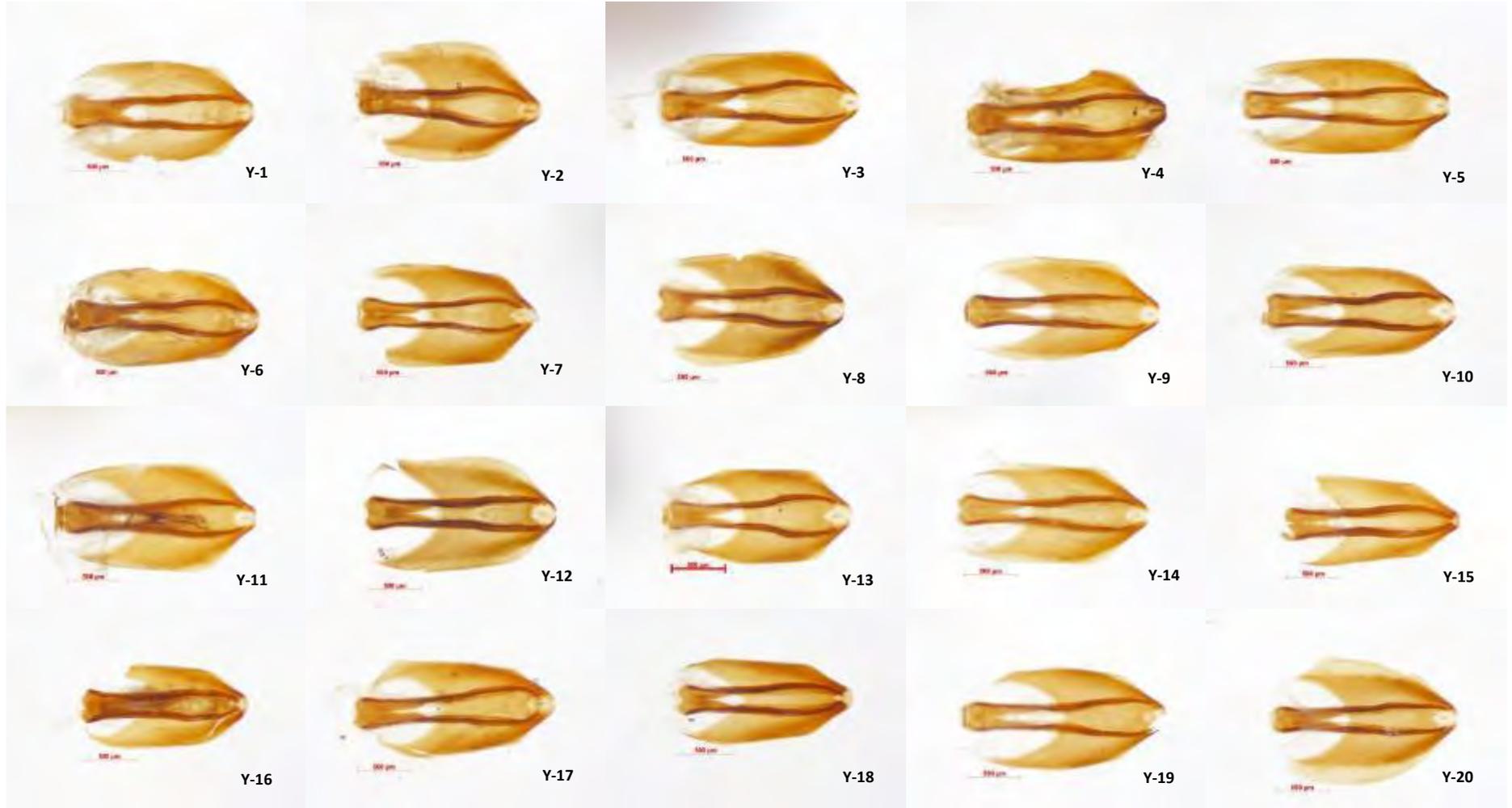
Falosoma con soporte del falosoma de *T. dimidiata* de la población de Chiapas.



Falosoma con soporte del falosoma de *T. dimidiata* de la población de Hidalgo.



Falosoma con soporte de falosoma de *T. dimidiata* de la población de Yucatán.



## ANEXO 2. PARAMEROS

Parameros de *T. dimidiata* de la población de Chiapas.



Parameros de *T. dimidiata* de la población de Hidalgo.

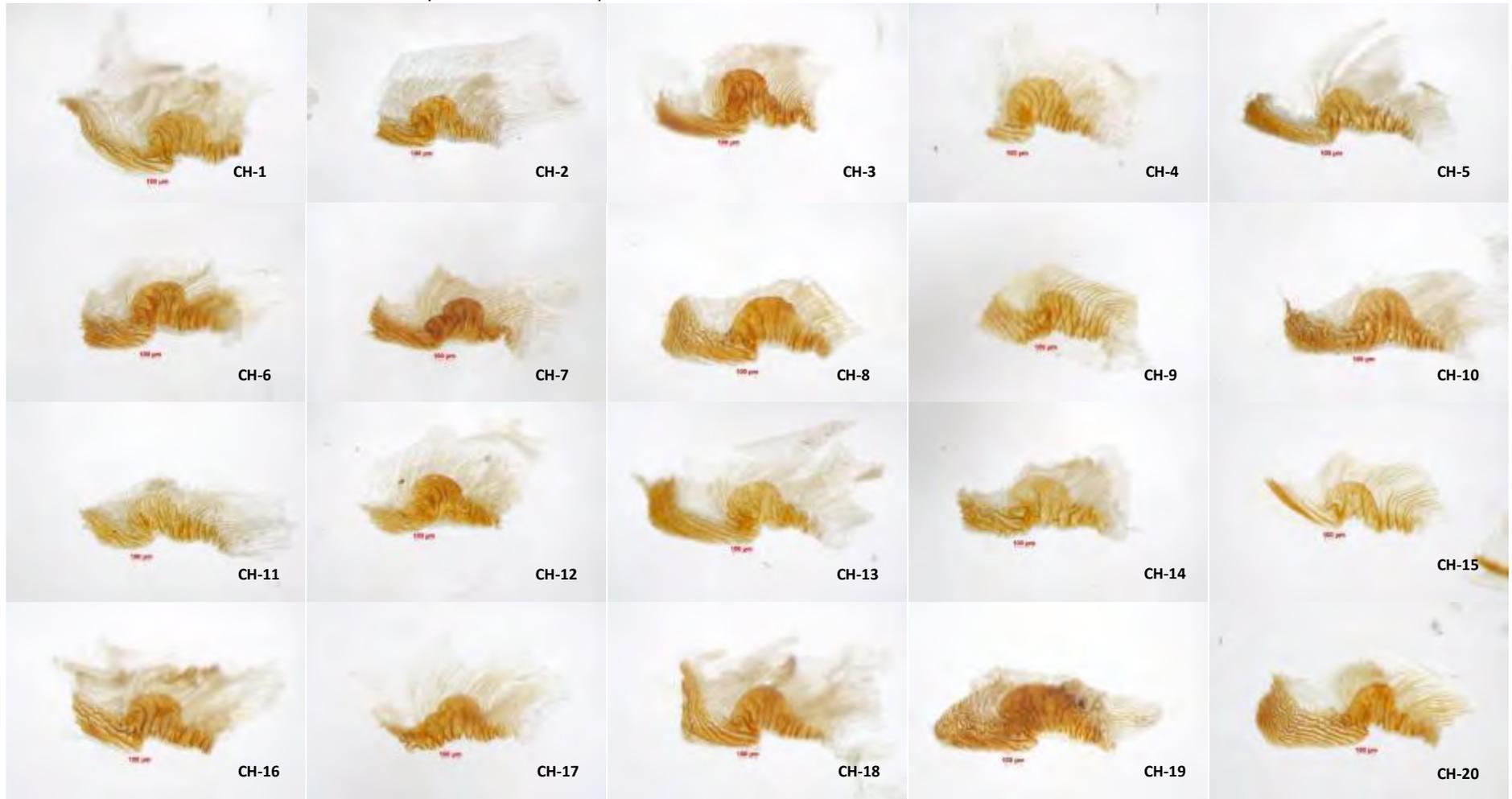


Parameros de *T. dimidiata* de la población de Yucatán.

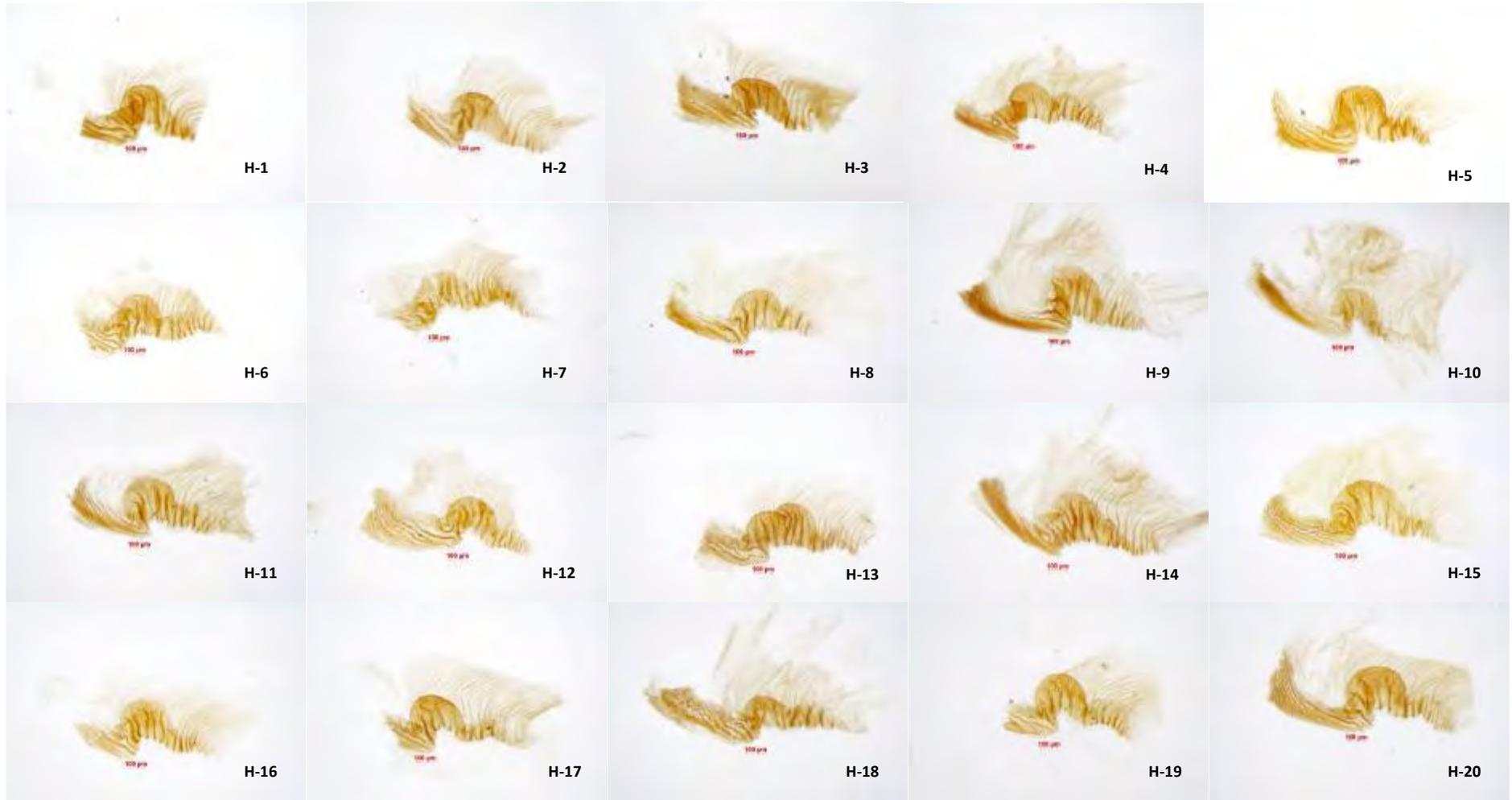


### ANEXO 3. PROCESO DEL ENDOSOMA

Proceso del endosoma de *T. dimidiata* de la población de Chiapas.



Proceso del endosoma de *T. dimidiata* de la población de Hidalgo.

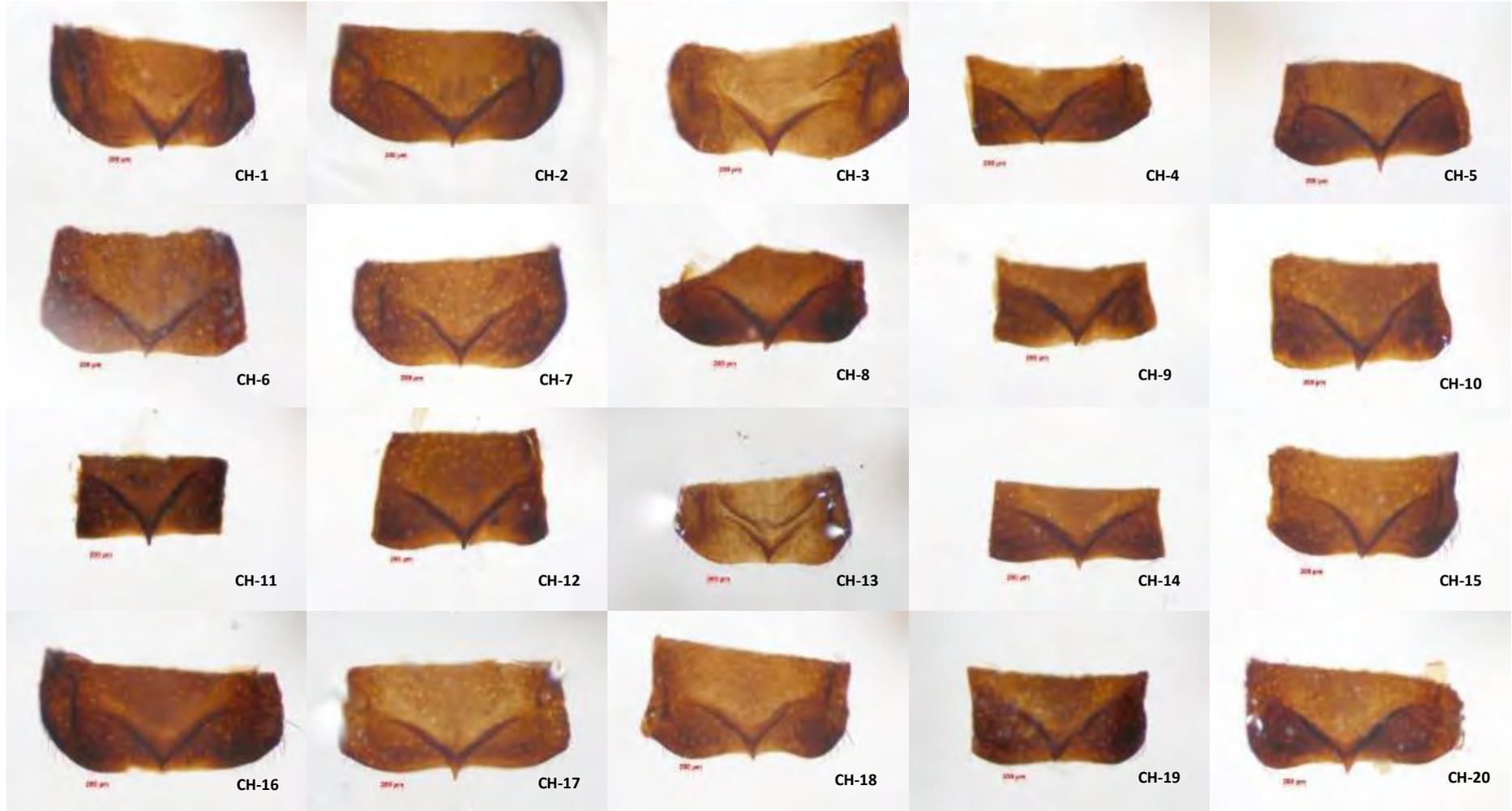


Proceso del endosoma de *T. dimidiata* de la población de Yucatán.

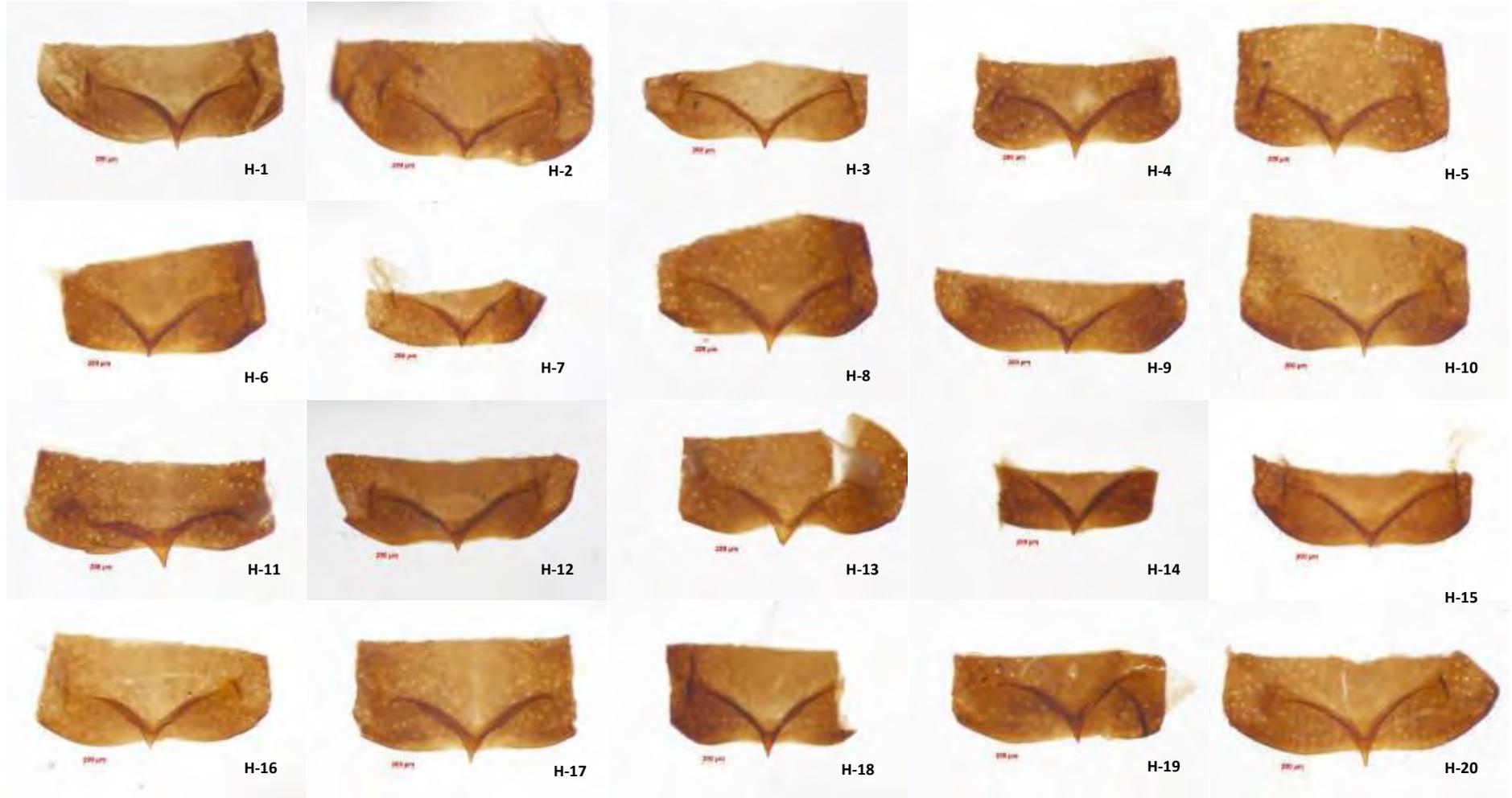


#### ANEXO 4. PROCESO MEDIANO DEL PIGOFORO

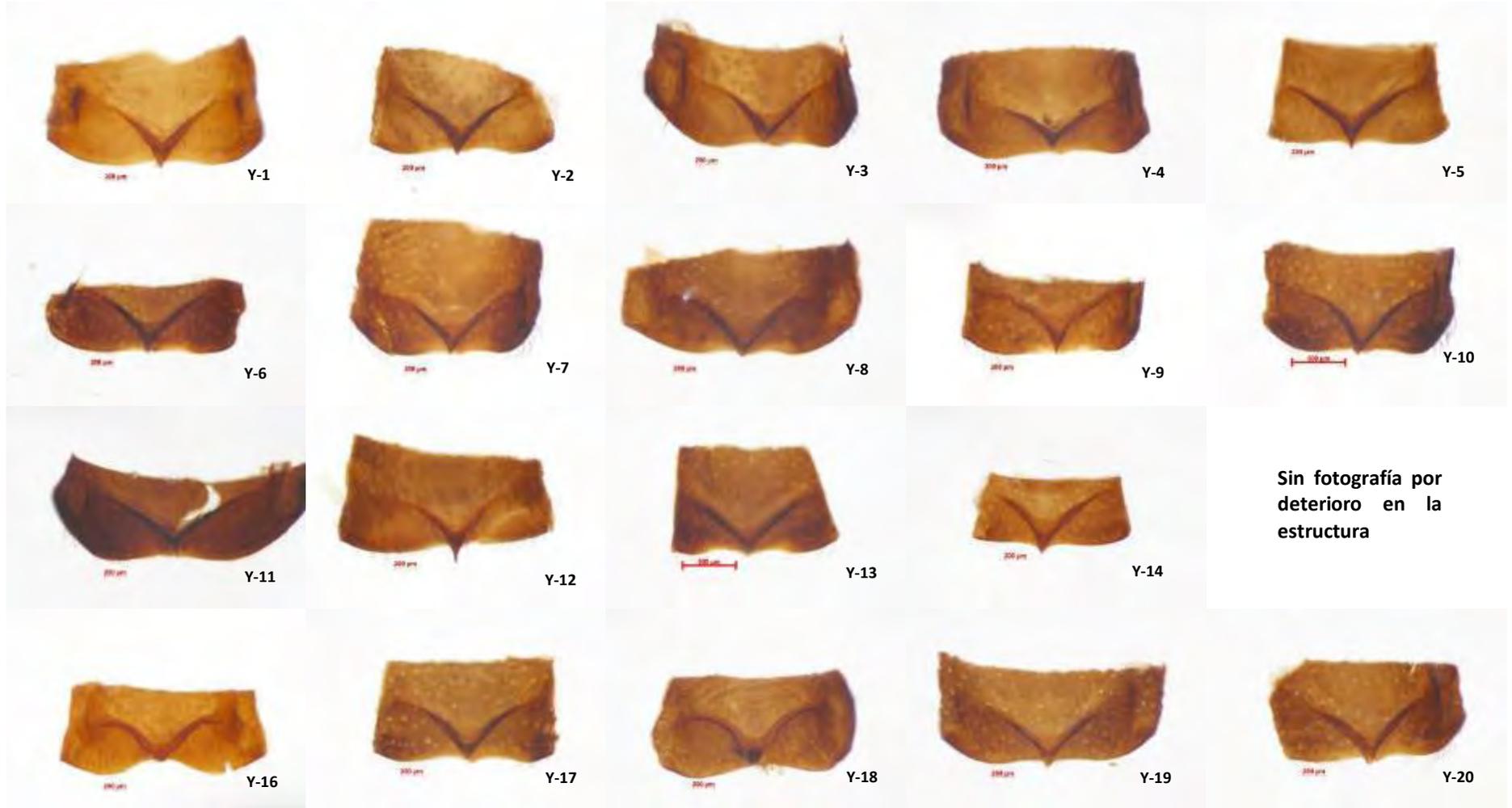
Proceso mediano del pigóforo de *T. dimidiata* de la población de Chiapas.



Proceso mediano del pigoforo de *T. dimidiata* de la población de Hidalgo.

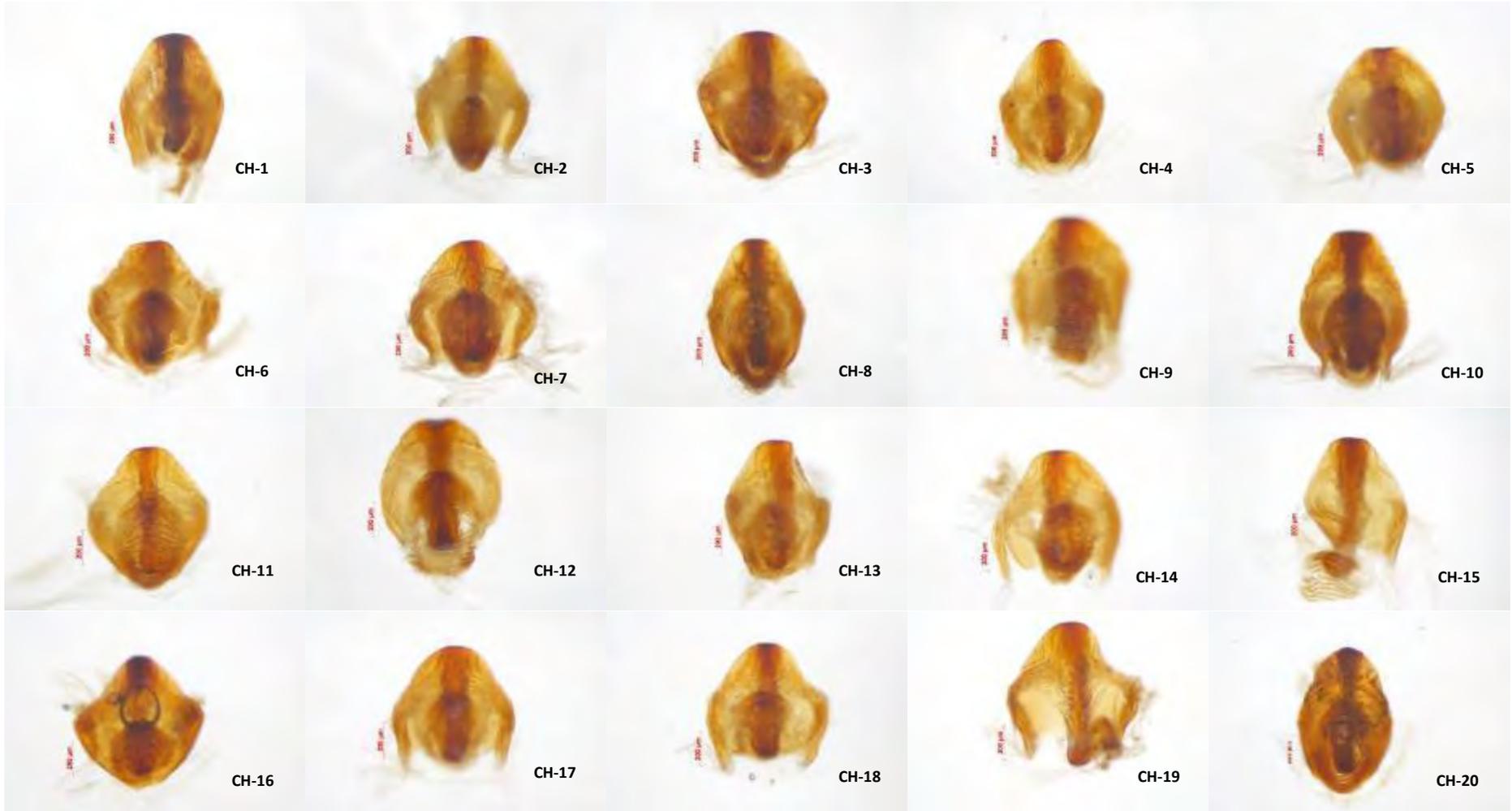


Proceso mediano del pigoforo de *T. dimidiata* de la población de Yucatán.

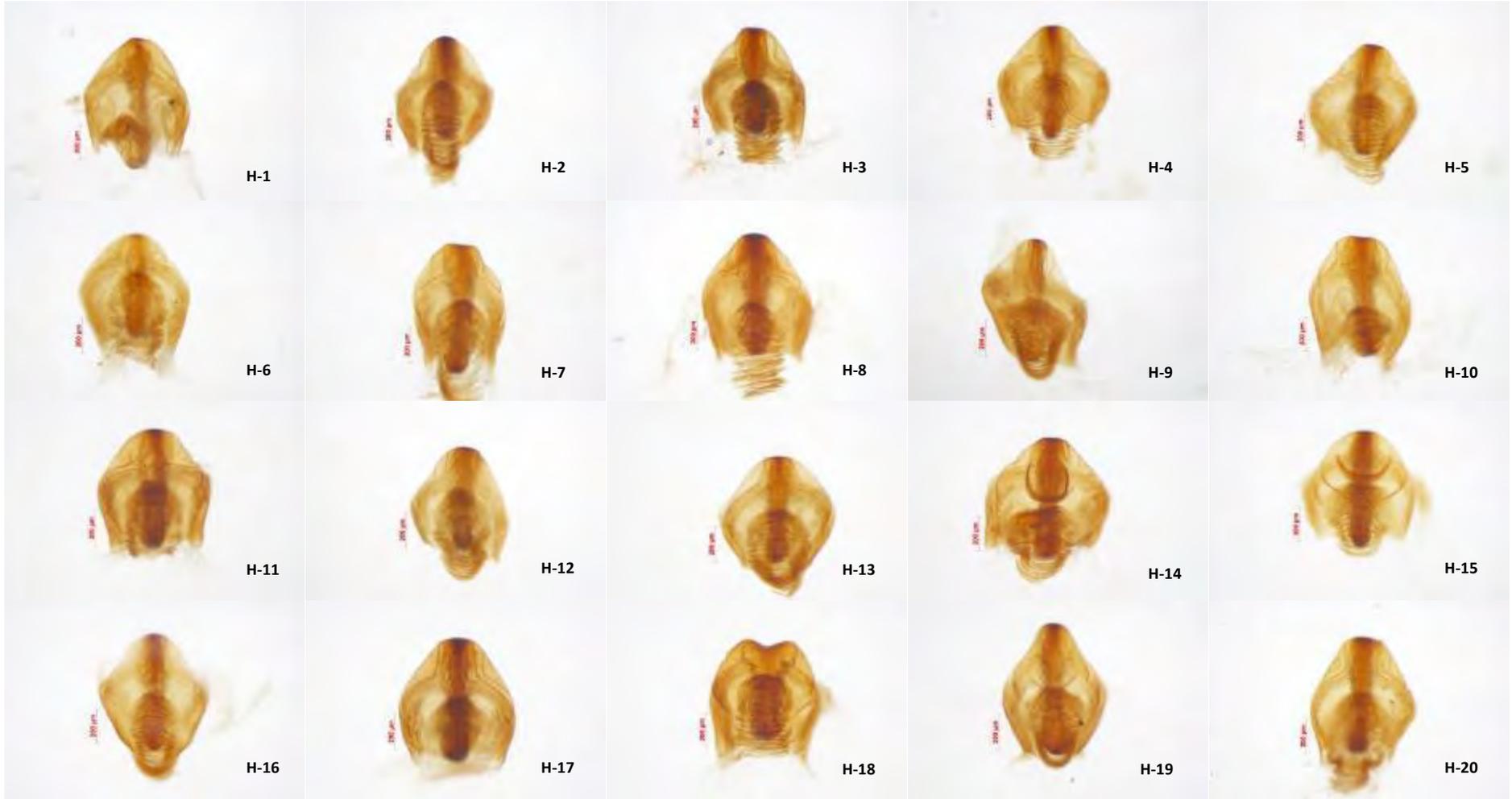


## ANEXO 5. VESICA EN VISTA DORSAL

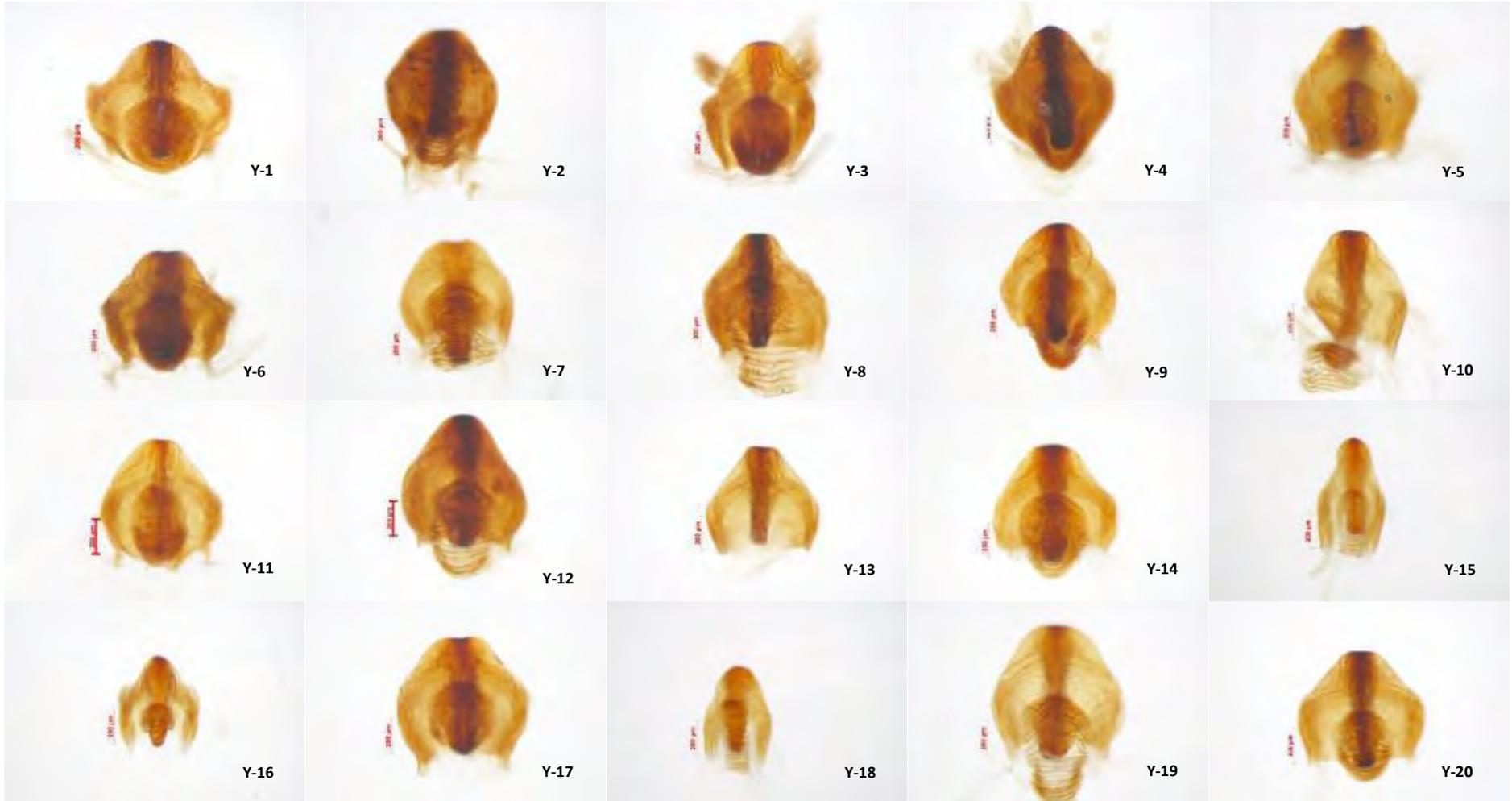
Vesica en vista dorsal de *T. dimidiata* de la población de Chiapas.



Vesica en vista dorsal de *T. dimidiata* de la población de Hidalgo.

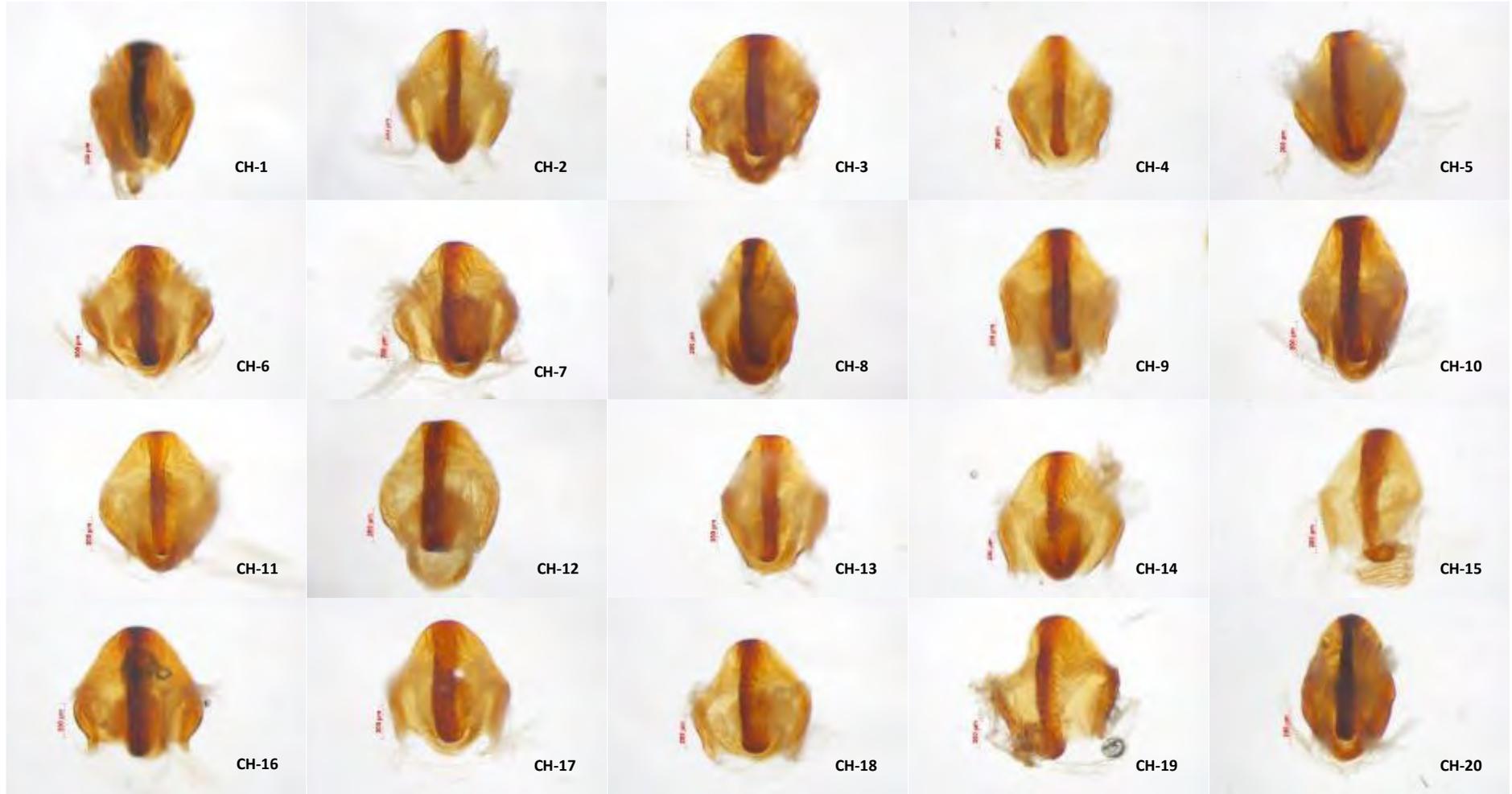


Vesica en vista dorsal de *T. dimidiata* de la población de Yucatán.

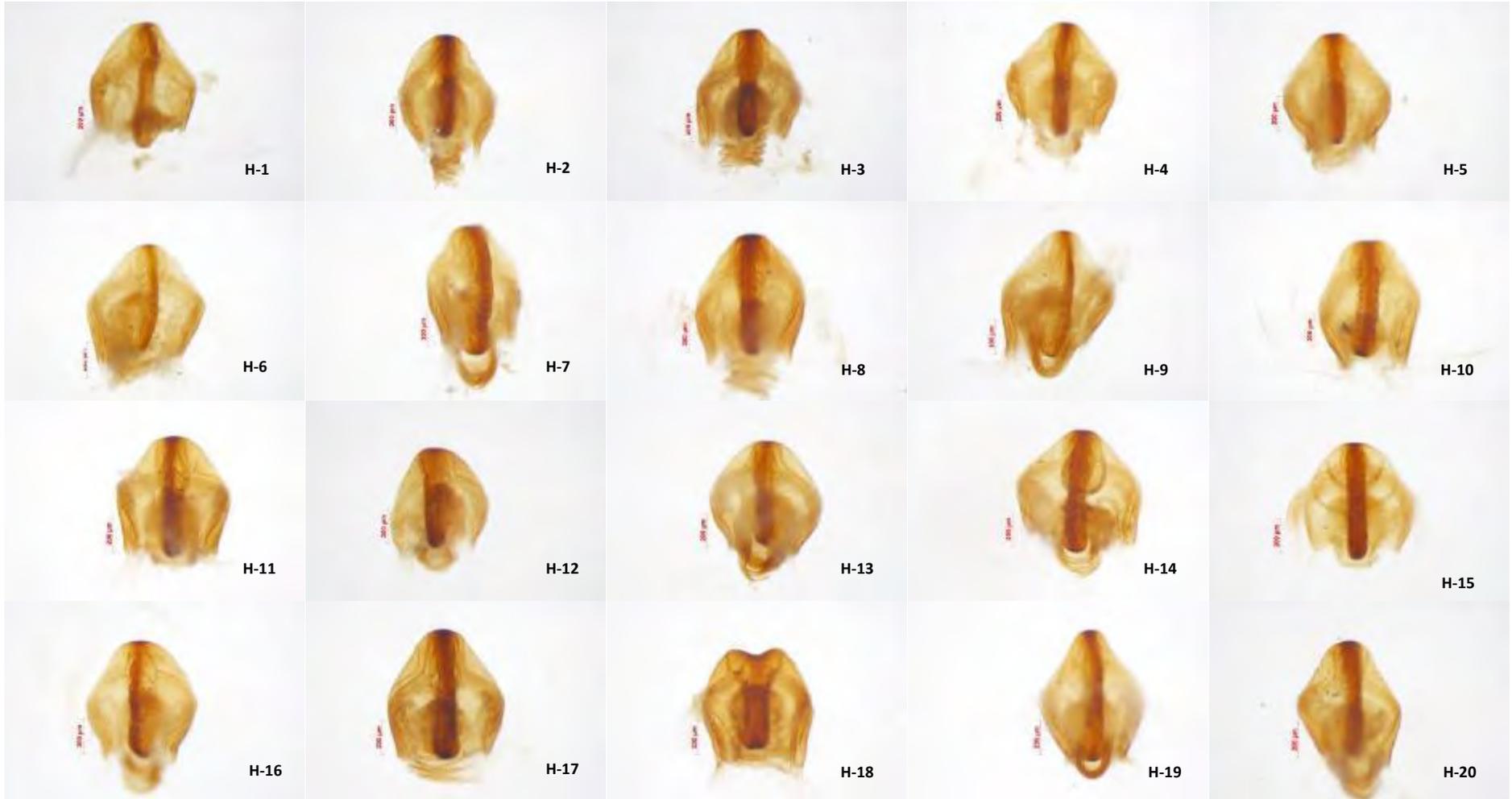


## ANEXO 6. VESICA EN VISTA VENTRAL

Vesica en vista ventral de *T. dimidiata* de la población de Chiapas.



Vesica en vista ventral de *T. dimidiata* de la población de Hidalgo.



Vesica en vista ventral de *T. dimidiata* de la población de Yucatán.

