

Universidad de Los Andes
Facultad de Ciencias
Departamento de Biología
Lab. Entomología «Herman Lent»

**Morfología construccional y tendencias evolutivas del aparato bucal de
los triatominos**

Autor: Br. María Betania Porras Romero

Tutor: Dr. Fernando Otálora Luna

Tutor Académico: Dr. Elis Aldana

Mérida, 2018

Agradecimientos

- ❖ A Dios, por siempre darme la fuerza para continuar a pesar de las adversidades y siempre acompañarme en mi camino.
- ❖ A mi mamá, por su amor incondicional y apoyo continuo durante toda mi vida y por enseñarme a crecer como persona.
- ❖ A mi papá, por su cariño y apoyo, por enseñarme el valor de la humildad y de la perseverancia.
- ❖ A Oscar, por siempre estar allí con tu apoyo y amor incondicional, no lo hubiese logrado sin tu apoyo.
- ❖ Al Profesor Elis Aldana, por enseñarme que la ciencia también es un arte, por ser más que un tutor, un mentor.
- ❖ A Fernando, por enseñarme a ver las cosas con diferentes perspectivas y recordarme lo humano de la ciencia.
- ❖ Al jurado, por sus consejos y recomendaciones que hicieron posible el desarrollo de este trabajo de investigación.
- ❖ Al Centro de Microscopía Electrónica (CME) “Ernesto Luis Palacios Prü” por su servicio y apoyo técnico, sin ustedes no se hubiese podido elaborar este Trabajo Especial de Grado.
- ❖ A mis amistades de la facultad: Marcela, Rosa, Mayelin y Génesis, por su cariño, apoyo, risas y consejos que compartimos a lo largo de la carrera.
- ❖ A mi familia y amigos más cercanos, por su cariño y apoyo a lo largo de mi vida.
- ❖ A mis profesores, que a lo largo de la carrera me enseñaron a mi y mis compañeros cómo hacer ciencia y por compartir su conocimiento.

A todos, muchas gracias.

ÍNDICE GENERAL

1. Resumen y Abstract	2
2. Introducción	3
2.1 Enfermedad de Chagas.....	3
2.2 Triatominos.....	4
2.3 Aparato bucal de los triatominos.....	4
2.4 Tendencias evolutivas del aparato bucal.....	8
2.5 Morfología Construccional.....	9
3. Hipótesis	12
4. Objetivos	12
4.1 Generales.....	12
4.2 Específicos.....	12
5. Justificación	13
5. Materiales y métodos	13
6.1 Materiales.....	13
6.2 Método epistemológico.....	13
6.3 Método experimental.....	13
6.4 Disecciones.....	14
6.5 Microscopía Fotónica.....	14
6.6 Microscopía Electrónica de Barrido.....	14
7. Resultados	15
7.1 Observaciones al Microscopio óptico de luz	15
7.1.1 Morfología del aparato bucal de <i>B. ferroae</i>	

7.1.2 Morfología del aparato bucal de <i>R. prolixus</i>	
7.1.3 Morfología del aparato bucal de <i>P. geniculatus</i>	
7.1.4 Morfología del aparato bucal de <i>T. maculata</i>	
7.2 Observaciones al Microscopio Electrónico de Barrido (MEB)...	20
7.2.1 Morfología del aparato bucal de <i>B. ferroae</i>	
7.2.2 Morfología del aparato bucal de <i>R. prolixus</i>	
7.2.3 Morfología del aparato bucal de <i>P. geniculatus</i>	
7.2.4 Morfología del aparato bucal de <i>T. maculata</i>	
7.3 Tabla comparativa.....	25
8. Discusión.....	26
9. Referencias bibliográficas.....	32

www.bdigital.ula.ve

“El neo-darwinismo adoptó la estrategia de sobrestimar el azar, para resaltar el papel creativo de la SN [selección natural]. El descubrimiento del azar aliviaba el inconformismo con el determinismo que imponía la visión mecánica, prefigurando un espacio ontológico a la indeterminación, la creatividad, (¿la libertad?), pero lamentablemente se interpretó como una expresión referida al carácter ciego de las respuestas de los organismos, al insistir que las variaciones evolutivas surgen independientemente del contexto de relaciones existentes entre los organismos y el medio ambiente. De esta manera la SN se posicionó como el argumento sustitutivo a todo tipo de actividad morfo-genética intrínseca a los organismos, convirtiéndose en una fuerza externa que impone el orden y el equilibrio a la diversidad de producciones de la naturaleza”.

Luis Eugenio Andrade 2017

Resumen

En el presente trabajo se estudió el diseño estructural y sus implicaciones funcionales en varias especies de triatomíneos de diferentes hábitats y preferencias alimentarias, a partir de la descripción morfológica de los aparatos bucales de *Belminus ferroae* (entomofágica y silvestre), *Rhodnius prolixus* (eurifágica, silvestre y domiciliar), *Panstrongylus geniculatus* (estenofágica y silvestre) y *Triatoma maculata* (ornitofágica y peridomiciliar), mediante microscopía óptica y electrónica de barrido. Así se contribuyó al entendimiento fisiológico, ecológico, epidemiológico y evolutivo del comportamiento alimentario de estas especies, dado su papel en la dinámica de transmisión del agente etiológico de la enfermedad de Chagas: *Trypanosoma cruzi*.

Palabras clave: Aparato bucal, triatomíneos, morfología construccional, morfología comparativa, tendencias evolutivas.

Abstract

In the present work we studied the structural design and its functional implications in several species of triatomines of different habitats and food preferences, from a morphological description of *Rhodnius prolixus* (euryphagic, wild and domiciliary), *Triatoma maculata* (ornithophageal and peridomiciliary), *Panstrongylus geniculatus* (stenophagic and wild) and *Belminus ferroae* (entomophagic and wild), by optic and scanning electron microscopy. This contributed to the physiological, ecological, epidemiological and evolutionary understanding of the feeding behavior of these species, given their role in the transmission dynamics of the etiological agent of Chagas disease: *Trypanosoma cruzi*.

Key-words: Buccal apparatus, Triatomines, constructional morphology, comparative morphology, evolutionary tendencies.

2. Introducción

2.1. Triatominos

Los triatominos son un grupo de insectos hemimetábolos pertenecientes al Orden Hemiptera, Familia Reduviidae, siendo Triatominae la única subfamilia de hábitos hematófagos. Todas las especies de esa subfamilia son potenciales vectores del agente etiológico de la enfermedad de Chagas, aunque no todas son igualmente competentes, lo cual depende de diversos factores que comprometen al vector, al parásito y al medio ambiente. La eficacia de la transmisión vectorial del parásito depende entre otras, de las características de la asociación entre la ingesta sanguínea sobre el hospedador vertebrado y la inmediatez temporal de las deyecciones que se producen una vez que tiene lugar dicha ingesta. A su vez la eficiencia de la ingesta depende entre otros factores de las capacidades limitadas por características estructurales, morfológicas y adaptaciones del aparato bucal de la especie triatomina. En tal sentido el conocimiento de dicho aparato es fundamental para la comprensión de la transmisión vectorial.

La enfermedad de Chagas fue descrita por primera vez por el brasileño Carlos Chagas, en 1909 en la localidad brasileña de Lassance. Esta enfermedad es producida por el parásito protozoario *Trypanosoma cruzi* y ha sido incluida entre las enfermedades tropicales ignoradas pese a que afecta a poblaciones desatendidas de la sociedad por su condición de pobreza, condición que las hace más vulnerables.

La enfermedad es endémica en 21 países de América, y se estima que entre 18 a 20 millones de personas están infectadas y otros 100 millones en riesgo de transmisión (Moncayo 2003). Para el año 2015 la Organización Mundial de la Salud (OMS) estimó que aproximadamente 6 millones de personas estaban infectadas en 21 países de Latinoamérica (WHO 2010).

Existen diferentes vías de transmisión del agente etiológico de la enfermedad de Chagas, entre las que se encuentran la vectorial, llevada a cabo por un grupo de insectos perteneciente a la subfamilia Triatominae; la transplacentaria, donde el parásito pasa de la madre al feto; la transfusional, a través de transfusiones sanguíneas y trasplantes de órganos infectados; y la recién conocida transmisión oral que ocurre por la ingesta de alimentos contaminados con el parásito de (Noya & González 2015).

Pese a lo complejo de su mecanismo que la pudiera hacer menos eficaz, la transmisión vectorial es la más común en América Latina, debido quizá a la precariedad de las viviendas y el deterioro ambiental asociado a las comunidades afectadas; razón por la cual se le conoce a esta tripanosomiasis como enfermedad de la pobreza.

En nuestro país, el uso de insecticidas y los programas de modificación de la vivienda en el medio rural venezolano en la década de los 60, lograron la reducción de los índices de prevalencia de la infección a nivel nacional. En los siguientes 40 años, aproximadamente, se observó un descenso progresivo de los índices de prevalencia, desde un 44,5% en la década de los años 50 a 60, pasando por un 9,2% en los años 90 hasta un 8,3% en el año 2000 (Aché 1993; Aché *et al.* 2001; OPS 1977-1985; Feliciangeli 2009). Sin embargo, la transmisión oral y la reinfestación de las viviendas por especies triatominas tradicionalmente reconocidas como de hábitos silvestres y asociadas al medio rural, han sido reportadas más recientemente en el medio urbano e infectadas por *T. cruzi* (Reyes y Rodríguez-Acosta 2000; Soto *et al.* 2007; Rojas *et al.* 2008; Aldana *et al.* 2011; Avendaño *et al.* 2011; Añez *et al.* 2013). Esto ha dado lugar a nuevos escenarios epidemiológicos que plantean la necesidad de revisar los criterios con que hasta ahora se ha abordado la transmisión vectorial en nuestro país por los Triatominae; esta subfamilia incluye más de 130 especies, todas potencialmente vectoras del *T. cruzi*.

2.2. Aparato bucal de los triatominos

Las partes bucales de los insectos generalmente consisten de un labro, un par de maxilas y mandíbulas, un labio y una hipofaringe. Dichas estructuras pueden sufrir modificaciones en los diferentes órdenes y, es por esto que, en algunos casos, pueden ser utilizadas con fines taxonómicos. El tipo de aparato bucal que presentan ciertos insectos se ve modificado dependiendo del tipo de hábito alimentario que ellos posean.

El aparato bucal de los Hemiptera generalmente cuenta con una probóscide segmentada. El labio superior o labro es un lóbulo corto en la base de la probóscide. La estructura externa segmentada que se considera el labio inferior o rostro, alberga a los estiletes, los cuales son cuatro y de dos tipos: dos mandibulares y dos maxilares; estos últimos se encuentran adosados y forman los canales alimenticios y salivar, y en la periferia se encuentran los mandibulares, tal como se ilustra en la Figura 1 (Triplehorn & Johnson 2005).

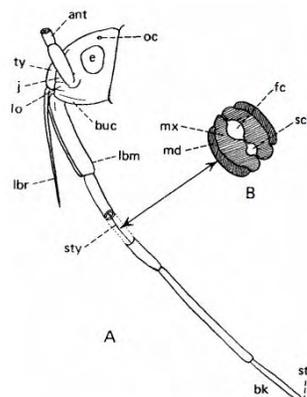


Figura 1. Partes bucales generales de un Hemiptera. A, cabeza mostrando el aparato bucal. B, corte transversal de los estiletes (diagrama). Imagen tomada de Triplehorn y Johnson (2005). ant. antena; bk. rostro (beak, en inglés); buc. búcula; e. ojo compuesto (eye, en inglés); fc, canal alimenticio (food channel, en inglés); j, jugula; lbm. labium; lbr. labro; lo, lorum; md. mandíbula; mx. maxila; oc. ocelo; sc. canal salival (salivary channel, en inglés); sty. estiletes; ty, tilus.

La forma y estructura del aparato bucal de los triatominos se conoce muy poco. Entre los escasos estudios que le han puesto énfasis a la morfología bucal, está el trabajo de Ramírez-Pérez (1969). Este autor, quien, estudió las diferentes estructuras anatómicas de los triatominos, elaboró un libro describiendo los componentes del aparato bucal. En la Figura 2 se muestra un esquema de la cabeza, donde se observa una probóscide de tres segmentos, un labio superior o labro y dos estiletes mandibulares y maxilares.

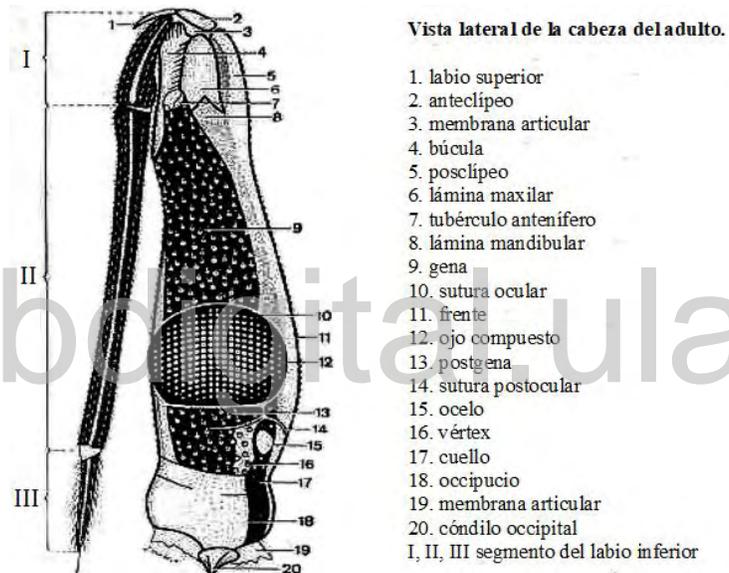


Figura 2. Esquema de la cabeza de *R. prolixus*, con las diferentes partes que la componen incluyendo las partes del aparato bucal. Imagen tomada y modificada de Ramírez-Pérez (1969).

Más recientemente Escandón-Vargas *et al.* (2017) mostraron cómo tiene lugar en los triatominos el mecanismo de la ingesta a nivel de la probóscide, ilustrando cómo están organizados los estiletes mandibulares y maxilares dentro del rostro, mediante un esquema basado en microscopía de barrido e histología y cómo están organizados los estiletes mandibulares y maxilares dentro del rostro. Mediante un corte transversal, estos autores muestran la disposición de dichos estiletes al momento de disponerse el insecto a realizar la ingesta y señalan la configuración que adoptan los mismos para conformar los canales salival y alimenticio (Figuras 3 y 4).

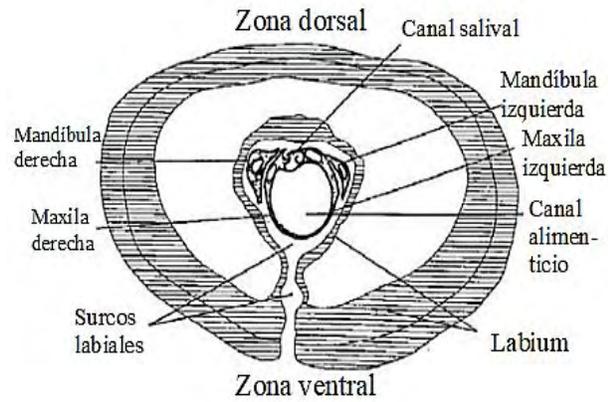


Figura 3. Esquema del corte transversal del aparato bucal de *R. prolixus*. Imagen tomada y modificada de Escandón-Vargas *et al.* (2017).

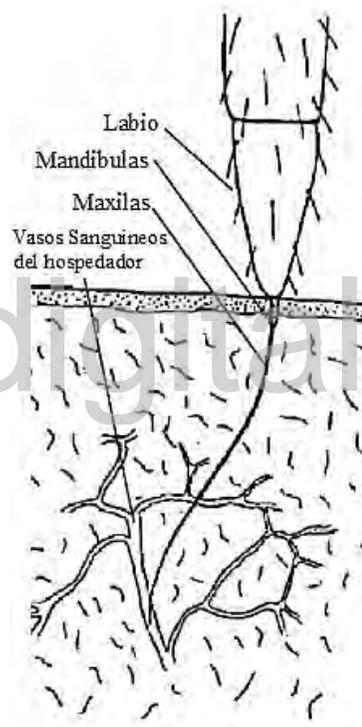


Figura 4. Esquema de conformación de los estiletes de *R. prolixus* al momento de la alimentación. Imagen tomada y modificada de Escandón-Vargas *et al.* (2017). Vista más cercana de la parte distal de la probóscide durante el final de la alimentación.

2.4. Tendencias evolutivas del aparato bucal

Uno de los estudios más elaborados y completos en relación a los estiletes mandibulares y maxilares de los hemípteros en general, incluyendo a los triatominos, fue el de Cobben (1978). Este autor no solamente hizo un análisis morfológico comparado entre los aparatos bucales de 16 familias dentro del orden Hemiptera, sino que también propuso tendencias evolutivas detalladas que se daban

dentro del orden e incluso para cada familia o subfamilia. El estudio cuenta con 600 ilustraciones que permiten observar las variaciones entre las diversas estructuras bucales de los diferentes especímenes, y cuenta también con un excelente conjunto de referencias bibliográficas.

Cobben (1978) aporta abundante y relevante información sobre la morfología y la filogenia del aparato bucal en los Heteroptera, proponiendo un modelo *anagenético*, es decir, un proceso de especiación progresiva y unidireccional, donde a partir de una especie ancestral sólo se da lugar a una especie descendiente. Este autor concluye que el modelo de especiación cladogenética -especiación por división o ramificaciones de un linaje (*sensu* Lickliter 2017) no se puede utilizar para desentrañar de manera efectiva las interrelaciones filogenéticas de los taxa superiores de Heteroptera debido a la naturaleza gradual de la evolución dentro del grupo, aspecto en el que aún no se cuenta con unanimidad de opinión entre expertos del tema (Schuh 1979).

Cobben (1978) propuso, para cada una de las familias, algunas tendencias evolutivas basadas en caracteres plesiomórficos como: barbas fuertemente desarrolladas, estiletes maxilares no desplazables entre sí y estiletes mandibulares más cortos que apenas tocan la superficie del hospedador. Específicamente para la familia Reduviidae propuso: la pérdida progresiva de las barbas, estiletes maxilares desplazables entre sí durante la succión, especialmente desarrollada en la subfamilia Triatominae y el mecanismo de balanceo con las puntas de los estiletes maxilares como adaptación a la extracción de fluidos de vasos sanguíneos, como es el caso de los triatominos.

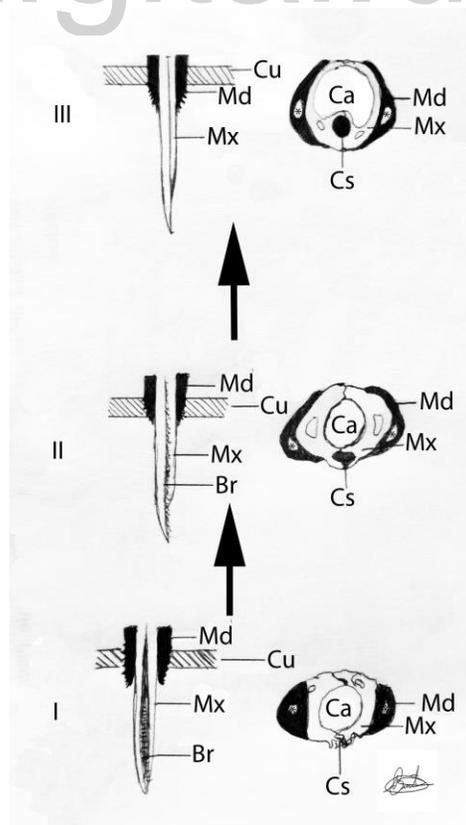


Figura 5. Esquema de las tendencias evolutivas en la familia Triatominae basadas en caracteres plesiomórficos (tomado y modificado de Figura 72 de Cobben 1978). Br, barbas; ca, canal alimenticio; Cs, canal salival cu, cutícula; Md, estiletes mandibulares; Mx, estiletes maxilares.

2.5. Morfología Construccional

Weber (1954) utilizó el término "Konstruktionsmorphologie" para referirse a un nuevo enfoque analítico de la forma orgánica, por considerar equivocado que la evolución se considerara un axioma de la morfología, y se propone una nueva base metodológica para el análisis morfológico. El método analítico propuesto por este autor parte de una detallada descripción empírica de un taxón, incluyendo lo morfogenético, ontogenético y su variación *generación tras generación*. El método de Weber considera tanto una escala de tiempo ontogénica como una escala de tiempo histórica-natural, basándose en un análisis de similitudes morfológicas. El propósito de Weber era ofrecer una descripción no especulativa de la filogenia de un grupo de taxones. Luego, los tipos analizados pasarían a ser ordenados jerárquicamente y a partir de esto se reconocería un prototipo del cual se derivarían las otras formas (Zweers & Dullemeijer 1985).

Posteriormente a su propuesta, se le ha incorporado una visión más integral añadiéndole la función, la operación mecánica, los cambios de función durante la ontogenia y el cambio de la forma (Zweers & Dullemeijer 1985). Según Zweers & Dullemeijer (1985) la morfología construccional es un enfoque analítico que intenta responder a preguntas como: "¿Cuál es la utilidad de un órgano?" y "¿Cómo opera el órgano?". Respecto a la primera pregunta señalan que la respuesta se podría encontrar en el dominio de la morfología funcional mediante un enfoque adaptativo; para la segunda pregunta la respuesta se podría encontrar en una integración entre la comprensión del diseño, la acción y los procesos físico-químicos del órgano en cuestión.

Seilacher (1970), quien también emplea el término "Konstruktionsmorphologie", propuso que las interpretaciones funcionales, a pesar de ser necesarias, no eran suficientes para dar una explicación de las formas orgánicas, por lo que propuso que ésta se puede entender con la integración de tres factores: el histórico-filogenético, el adaptativo-funcional y el estructural. El factor histórico-filogenético se centra, como bien lo indica el nombre, en que los diferentes órganos se ven influenciados por las formas heredadas a partir de un ancestro, siguiendo un patrón similar; el factor adaptativo-funcional, tiene un enfoque funcionalista, es decir, que las diferentes formas están adaptadas para cumplir una función y, por último, el factor en el que más ponía peso Seilacher (1970), el factor estructural o "Bautechnik", el cual se refiere a la naturaleza de los materiales y cómo éstos están regidos por principios de fabricación morfogenética. Tal factor es independiente de la acción de la selección natural. Propone además que las formas orgánicas cuentan con una amplia gama de formas posibles, sin embargo, dadas las características físico-químicas de los diferentes materiales de los que se componen

los diferentes órganos, sólo es posible la forma existente pudiendo tener lugar patrones que pueden ser "no adaptativos". La forma orgánica se vería así de alguna manera restringida por las limitantes físico-químicas del material que compone cada órgano y esto permitiría dar una explicación a diferentes fenómenos evolutivos como: estructuras subóptimas, evolución paralela, convergencia, entre otras.

Webster & Goodwin (1982), críticos de la teoría sintética de la evolución, han argumentado también a favor del estructuralismo al señalar: "El objetivo general de la teoría estructuralista es hacer inteligible el orden de un sistema unificado. Tiene como objetivo expresar un sistema formal en el que lo real se explique o interprete como una instancia de lo posible".

Según Schmidt-Kittler & Vogel (1991) si bien la morfología construccional ha sido adoptada por diferentes disciplinas (morfología, paleontología, sistemática, etc.), aún faltan desarrollos teóricos que indiquen bajo qué supuestos subyacentes y nomológicos se basan. Señalan estos autores que aparentemente no es suficiente decir que la morfología construccional es una metodología que se caracteriza en un triángulo de componentes que interactúan para dar explicación de las estructuras observadas que son resultado de las restricciones duales entre la fabricación y la función. Este tipo de conjeturas ha llevado al despliegue de discusiones controversiales desde el punto de vista epistemológico sobre la morfología construccional. Los autores señalan además que, desde el punto de vista epistemológico, en la ciencia se encuentran las explicaciones nomológicas-deductivas (N-DE) y las histórico-narrativas (H-NE), donde las primeras se acoplan más a la forma estándar de explicación en las ciencias y las segundas se refieren más a las explicaciones históricas. En cuanto a la morfología construccional, Schmidt-Kittler & Vogel (1991) encuentran que se han utilizado al menos dos significados diferentes de morfología construccional: (1) En una acepción se busca explicar de qué manera opera, cuál es el uso y la acción de un objeto, comenzando con el análisis de la composición y descomposición de sus partes. Esto con la finalidad de comprender las propiedades funcionales de las características morfológicas a partir de un análisis de las propiedades de la forma. (2) Mientras que el otro significado pretende explicar cómo se da la forma de un objeto, tomando en cuenta las influencias que ocurren sobre el mismo durante su desarrollo evolutivo y ontogenético, así como las características del ambiente externo que también tienen influencia sobre el objeto. Para el primer significado se considera un N-DE puro y por lo tanto el abordaje se hace exclusivamente con métodos acordes a este enfoque, mientras que, en el segundo significado, del desarrollo evolutivo y ontogenético de las características morfológicas, se hace necesaria la combinación de N - DE y H-NE (Schmidt-Kittler & Vogel 1991).

Dado que los triatominos, heredando la historia evolutiva de los hemípteros en cuanto a poseer un aparato bucal con propiedades succionadoras, tanto de líquidos provenientes de animales como de plantas, en el presente trabajo nos proponemos explicar e interpretar funcional y evolutivamente, lo que

ésta descripción morfológica de las cuatro especies de triatominos estudiadas y las descripciones publicadas previamente, le tributan a dichas propiedades, sobre la base de: el reconocimiento de tendencias evolutivas, la historia filogenética de los triatominos, las adaptaciones alimentarias y la naturaleza del material de las partes bucales; acogiendo así a una combinación de las explicaciones nomológicas-deductivas e histórico-narrativas.

De acuerdo con lo expuesto, la importancia del presente trabajo reside en su contribución al conocimiento de caracteres que faciliten la identificación taxonómica de los triatominos, siendo la vía vectorial el principal medio de transmisión del *T. cruzi* y su control una de las medidas de interrupción de dicha transmisión más eficaz combatiendo la enfermedad de Chagas. Dicha identificación resulta ser una etapa obligada en el diseño de cualquier medida de control vectorial, así como en el entendimiento de sus hábitos alimentarios, aspecto fundamental en la dinámica de transmisión vectorial, dada la estrecha relación entre la ingesta alimenticia y el acto de la deyección, evento en el cual tiene lugar la infección por el parásito.

2.6. Justificación

Siendo la vía vectorial el principal medio de transmisión del *T. cruzi* y su control una de las medidas de interrupción de dicha transmisión más eficaz combatiendo la enfermedad de Chagas, la importancia del presente trabajo reside en su contribución al conocimiento de caracteres que faciliten la identificación taxonómica. Dicha identificación resulta ser una etapa obligada en el diseño de cualquier medida de control vectorial, así como en el entendimiento de sus hábitos alimentarios, aspecto fundamental en la dinámica de transmisión vectorial, dada la estrecha relación entre la ingesta alimenticia y el acto de la deyección, evento en el cual tiene lugar la infección por el parásito.

3. Hipótesis

Aunque *R. prolixus*, *T. maculata* y *P. geniculatus* tienen un carácter hematofágico y *B. ferroae* un carácter entomofágico, se esperará que existan semejanzas en lo fundamental del diseño estructural del aparato bucal entre estas especies, sin embargo, se podrán observar diferencias en el arreglo funcional de los estiletes, debido a sus respectivas implicaciones en las preferencias alimentarias.

4. Objetivos

4.1. General

Analizar comparativamente el diseño estructural de los aparatos bucales de *Belminus ferroae*, *Rhondnius prolixus*, *Triatoma maculata* y *Panstrongylus geniculatus* y sus implicaciones funcionales.

4.2. Específicos

- Realizar disecciones del aparato bucal, de las diferentes especies de triatominos propuestos para el presente estudio.
- Identificar y describir las diferentes partes del aparato bucal de los triatominos, mediante microscopía óptica y electrónica de barrido.
- Registrar las diferencias y semejanzas encontradas en las partes bucales, de las cuatro especies de triatominos estudiados.
- Analizar morfológica y evolutivamente el diseño del arreglo operativo del aparato bucal de los triatominos.
- Proponer un diseño del arreglo operativo del aparato bucal.

6. Materiales y métodos

6.1. Material biológico de descripción

Para las disecciones se utilizaron seis individuos de las especies *B. ferroae*, *R. prolixus*, *P. geniculatus* y *T. maculata*, preservados en alcohol absoluto, provenientes de dos fuentes: del insectario mantenido en alcohol del Laboratorio Entomológico “Herman Lent” del Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida y de la colonia del Laboratorio de Ecología Sensorial-IVIC. Con el fin de comparar las especies triatominas con otros insectos succionadores, se incluyeron especímenes de la familia Reduviidae no incluido en la subfamilia Triatominae (Subfamilia Pieratinae) y hemípteros fitófagos de la familia Miridae, provenientes de condiciones de campo.

Dada las limitaciones de índole económico y técnico (tiempo de las sesiones de observación tanto al microscopio óptico como electrónico), para la descripción de las partes bucales se seleccionó sólo una de alguno de los seis aparatos bucales disectados, cuya orientación en sus respectivos soportes e integridad permitían la descripción más detallada posible.

6.2. Método epistemológico

Fundamentados en los recientes avances de la biosemiótica, nos planteamos una aproximación a nuestro objeto de estudio bajo un enfoque morfológico, sabiendo que, en biología, la morfología es la disciplina que estudia la estructura de una cosa viviente, su apariencia externa como color, textura, contorno, tamaño, etc, acogiéndonos a una combinación de las explicaciones nomológicas-deductivas e histórico-narrativas.

6.3. Método experimental

6.3.1. Disecciones

Las disecciones se realizaron bajo la lupa (LEICA) y con la ayuda de pinzas de disección entomológicas. Previamente fue separada la cabeza del triatomino del resto del cuerpo para facilitar la obtención de los estiletes, posterior a esto se retiró el rostro quedando expuestos los estiletes para ser conservada cada pieza (rostro, estiletes mandibulares, estiletes maxilares) individualmente en alcohol absoluto en tubos eppendorf.

6.3.2. Microscopía de luz de alta resolución

- Fotónica: El principio básico del microscopio de luz se basa en un sistema óptico de lentes convergentes que cumplen la función de aumentar la imagen de un objeto (Montalvo, 2010).
- Los estiletes una vez obtenidos de cada especie de triatomino, así como con el Mírido y el insecto entomófago (Peiratinae), fueron fijados en una solución de alcohol al 80% donde permanecieron durante cuatro días.
- Posteriormente se procedió a colocar los estiletes sobre láminas portaobjetos, para ser observados directamente a través de un microscopio de luz de alta resolución Axiophot-Zeiss, realizándose el registro fotográfico digitalizado utilizando un software Delta Pix (Dpx ViewPro).
- Se caracterizaron los estiletes maxilares y mandibulares de acuerdo con los caracteres: robustez, número de dientes, grado de quitinización y longitud de los estiletes mandibulares y maxilares.

6.3.3. Microscopía Electrónica de Barrido (MEB)

Este tipo de microscopio electrónico funciona con una fuente generadora de electrones, campos electromagnéticos que actúan como “lentes” concentradoras de los haces de electrones o como ampliadoras de imágenes. Los electrones no atraviesan el espécimen para formar las imágenes (Montalvo 2010).

El material entomológico a estudiar fue deshidratado con alcohol etílico en concentraciones ascendentes de 30% a 100% y finalmente con acetona 100%. Inmediatamente fue transferido al evaporador de vacío Hitachi HUS-5GB, a través del cual se extrajo, durante 5 segundos, el componente húmedo restante, completando así la desecación del material, permaneciendo el material en condiciones de vacío durante un tiempo mínimo de 48h.

Transcurrido este tiempo, se llevaron las muestras a un Ionizador Ion Coater 1B-2 y se procedió a la metalización de las mismas, durante 5 minutos, con vapores pulverizados de oro utilizando una corriente 8 mA, hasta obtener una capa de oro con un espesor promedio de 150 nm. La observación se hizo con un microscopio electrónico de barrido Hitachi S-2500.

7. Resultados

7.1. Morfología del aparato bucal de *Belminus ferroae* (triatomino entomofágico y silvestre)

1. Morfología de los estiletes mandibulares:

En la porción distal de los estiletes mandibulares se observan 9 dientes o procesos cuticulares en un orden creciente de tamaño hacia la región proximal, más quitinizada, dada la menor flexibilidad y transparencia que la región proximal (Figura 6,1-2).

2. Morfología de los estiles maxilares:

Los estiletes maxilares son de mayor longitud que los mandibulares. En la zona proximal se observa el canal alimenticio (Figura 6, 4). El extremo distal es de forma lanceolada y biselada (Figura 6, 3). Dada la transparencia de los estiletes maxilares se supone menos quitinoso que los estiletes mandibulares.

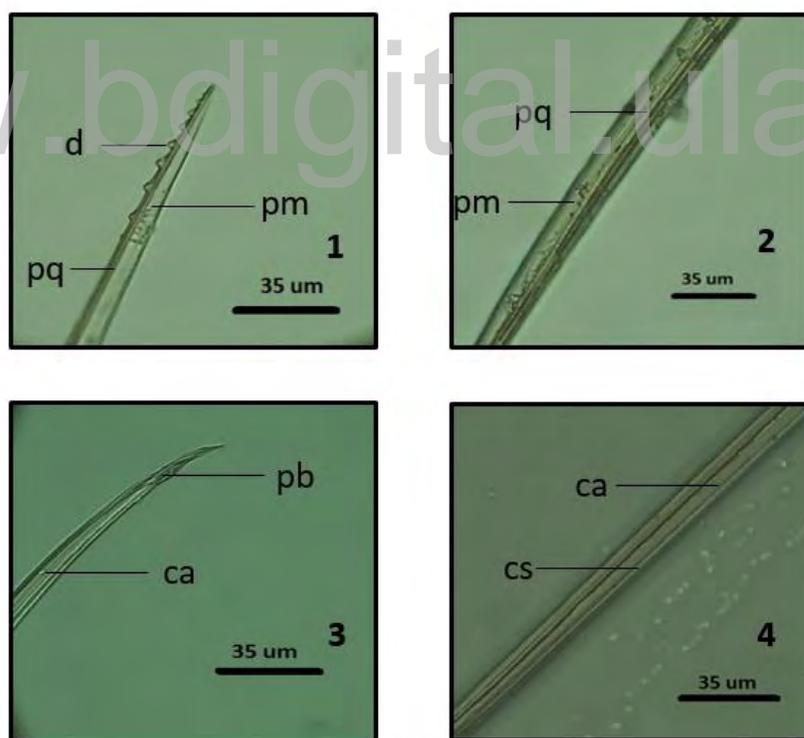


Figura 6. Estiletes mandibulares (1: porción distal, 2: porción proximal) y estiletes maxilares (3: porción distal, 4: porción proximal) de *B. ferroae*. d, dientes; ca, canal alimenticio; cs, canal salival pm, porción membranosa; pq, porción quitinosa; pb, porción biselada. Imágenes con microscopio óptico de luz.

7.2 Morfología del aparato bucal de *Rhodnius prolixus* (triatomino eurifágico, silvestre y domiciliar)

1. Morfología de los estiletes mandibulares:

En la figura 7 se observan 18 dientes o procesos cuticulares en un orden creciente de tamaño e inclinados hacia la región proximal. La región donde se localizan dichos procesos luce más quitinizada dada su menor transparencia, comparada con la región más proximal del estilete (Figura 7, 5-6).

2. Morfología de los estiletes maxilares:

El extremo distal de los estiletes maxilares es biselado y se observa la presencia de un septo cercano a dicho extremo. Es una estructura menos quitinosa a juzgar por la mayor transparencia y flexibilidad que los estiletes mandibulares, y lo es mucho menos aun hacia la zona donde se encuentra el canal alimenticio. Los estiletes maxilares son de mayor longitud que los mandibulares (Figura 7, 7-8).

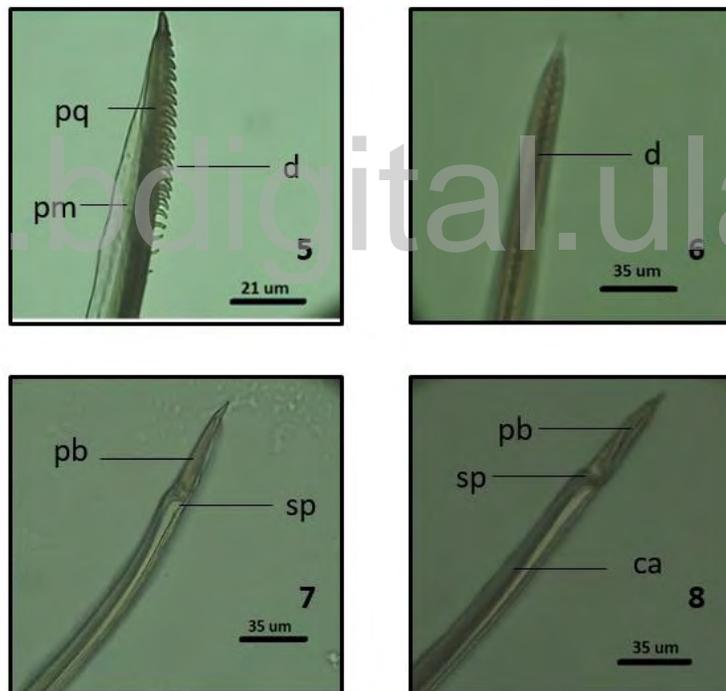


Figura 7. Extremos distales de los estiletes mandibulares (5, 6) y los estiletes maxilares (7, 8) de *R. prolixus*. d, dientes; ca, canal alimenticio; cs, canal salival; pm, porción membranosa; pq, porción quitinosa; pb, porción biselada; sp, septo. Imágenes con microscopio óptico de luz.

7.3. Morfología del aparato bucal de *Panstrongylus geniculatus* (triatomino estenofágico y silvestre)

1. Morfología de los estiletes mandibulares:

En la figura 8 se observan 11 dientes o procesos cuticulares en un orden creciente de tamaño e inclinados hacia la región proximal. La región donde se localizan dichos procesos luce más quitinizada dada la menor transparencia que la región más proximal del estilete (Figura 8, 9-10).

2. Morfología de los estiletes maxilares:

Los estiletes maxilares poseen un extremo biselado y un septo cercano a dicho extremo. La forma encorvada, aunque pudiera ser un artefacto por la deshidratación causada por el calor de la lámpara, da cuenta de ser menos quitinosa, a diferencia del resto del estilete. Esta baja quitinización la hace más sensible al calor de la lámpara del microscopio. Los estiletes maxilares son de igual longitud con respecto a los mandibulares (Figura 8, 11-12).

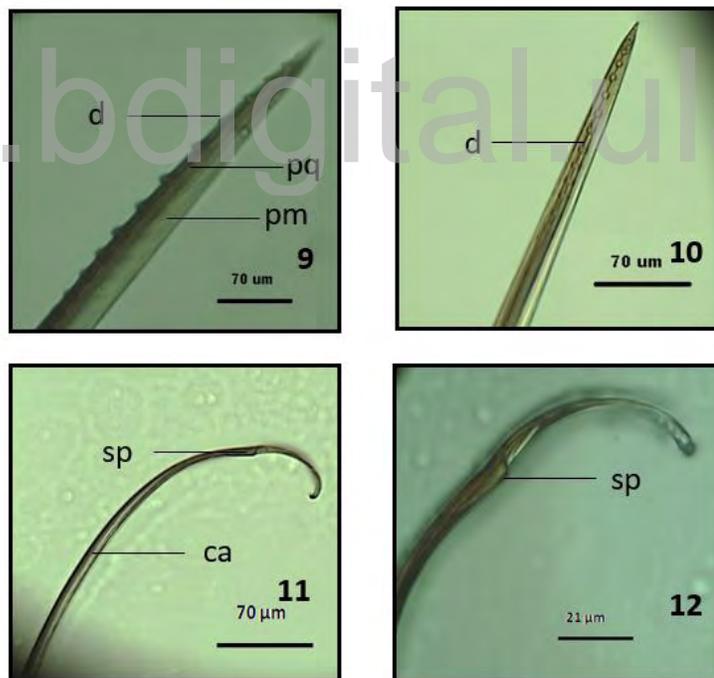


Figura 8. Estiletes mandibulares, extremo distal (9, 10) y estiletes maxilares, región proximal (11) y extremo distal (12) de *P. geniculatus*. ca, canal alimenticio; d, dientes; pm, porción membranosa; pq, porción quitinosa; sp, septo. Imágenes con microscopio óptico de luz.

7.4 Morfología del aparato bucal de *Triatoma maculata* (triatomino ornitofágico y peridomiciliario)

1. Morfología de los estiletes mandibulares:

En la figura 9 no se observan dientes o procesos cuticulares por encontrarse éstos quizá en la cara opuesta a la observada. Los estiletes son muy oscuros, lo cual da cuenta de ser fuertemente quitinizados. (Figura 9, 13-14).

2. Morfología de los estiletes maxilares:

Los estiletes maxilares son delgados y muy quitinizados a juzgar por la poca transparencia. Se observa un septo cercano al extremo distal, y además el canal alimenticio. Los estiletes maxilares y mandibulares son de igual longitud (Figura 9, 15-16).

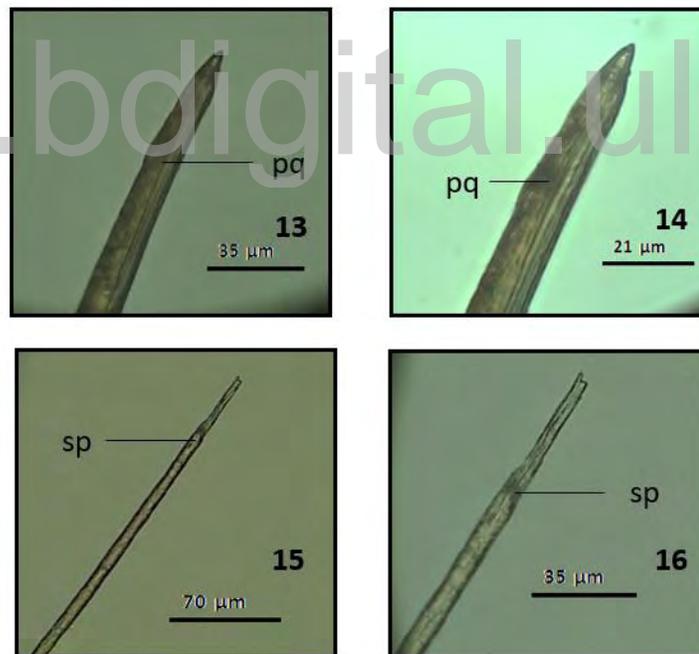


Figura 9. Estiletes mandibulares, región proximal (13) y extremo distal (14) y estiletes maxilares, región proximal (15) y extremo distal (16) de *T. maculata*. pq, porción quitinosa; sp, septo. Imágenes con microscopio óptico de luz.

7.5 Morfología del aparato bucal del insecto Fitófago (Familia: Miridae)

1. Morfología de los estiletes mandibulares:

Los estiletes son muy quitinosos debido a la poca transparencia de los mismos, no se observan dientes, pero hacia la zona distal sobresale una estructura que la vamos a diferenciar de las demás con el nombre de uña (Figura 10, 17-18).

2. Morfología de los estiletes maxilares:

Estos estiletes al igual que los mandibulares se pueden considerar muy quitinosos por la poca transparencia, a lo largo de los estiletes se observa una zona más oscura y puede suponerse que se trata de uno de los canales (Figura 10, 19-20).

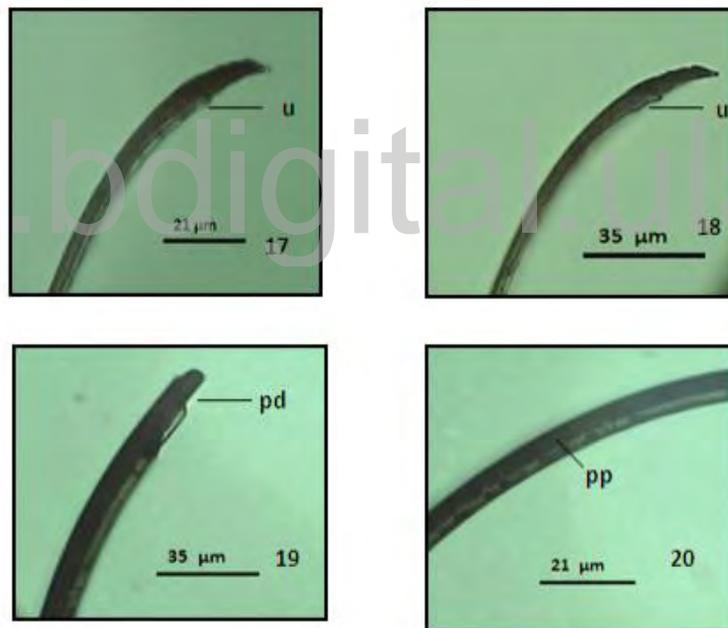


Figura 10. Estiletes mandibulares, extremo distal (17,18) y estiletes maxilares, región proximal (19) y extremo distal (20) del insecto fitófago (Miridae). u, uña; pd, porción distal; pp, porción proximal. Imágenes con microscopio óptico de luz.

7.1.6 Morfología del aparato bucal del insecto entomófago (Subfamilia: Peiratinae)

1. Morfología de los estiletes mandibulares:

Se observan tres hileras de dientes en la porción distal. Se suponen poco quitinosos debido a la transparencia de los estiletes (Figura 11, 21-22).

2. Morfología de los estiletes maxilares:

Los estiletes maxilares son poco quitinosos y se observa un canal más visible hacia la zona distal, así como la presencia de barbas a lo largo de los estiletes (Figura 11, 23-24).

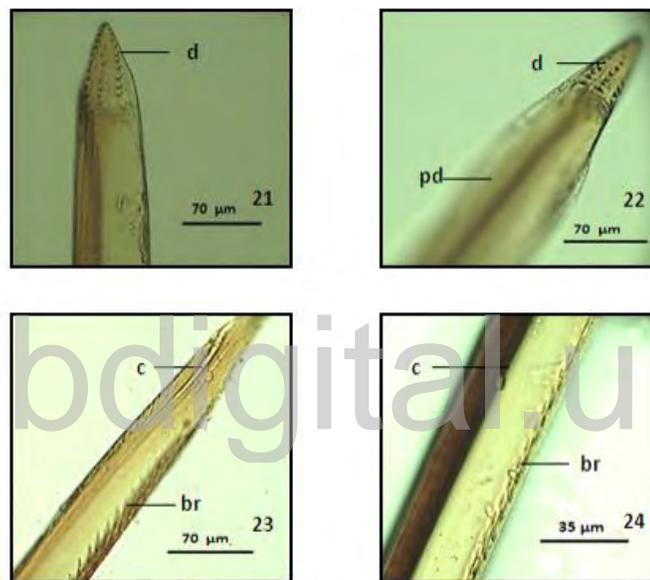


Figura 11. Estiletes mandibulares, extremo distal (17,18) y estiletes maxilares, región proximal (19) y extremo distal (20) del insecto reduído (Peiratinae). d, dientes; pd, porción distal; c, canal; br, barbas. Imágenes con microscopio óptico de luz.

7.2 Observaciones al Microscopio Electrónico de Barrido (MEB)

7.2.1 Morfología del aparato bucal de *Belminus ferroae* (triatomino entomofágico y silvestre)

1. Morfología de los estiletos mandibulares:

En la porción distal de los estiletos mandibulares se observan 9 dientes o procesos cuticulares en un orden creciente de tamaño hacia la región proximal (Figura 12,1).

2. Morfología de los estiles maxilares:

En la zona proximal se observa el canal alimenticio (Figura 12, 2-3). El extremo distal es de forma lanceolada y biselada (Figura 12, 4).



Figura 12. Estilete mandibular, extremo distal (1) y estiletos maxilares, región proximal (2) y extremo distal (3,4) de *B. ferroae*. d, dientes; pb, porción biselada; ca, canal alimenticio; u, uña; pq, porción quitinosa; pm, porción membranosa.

7.2.2 Morfología del aparato bucal de *Rhodnius prolixus* (triatomino eurifágico, silvestre y domiciliar)

1. Morfología de los estiletes mandibulares:

En la figura 13 se observan 18 dientes o procesos cuticulares. (Figura 13, 5).

2. Morfología de los estiletes maxilares:

En la Figura 13, 6 se observa la porción membranosa formando pliegues, el canal alimenticio en el centro y de mayor tamaño que el canal salival localizado en el borde del estilete. El estilete se observa flexionado, lo que indica la mayor flexibilidad en comparación con el estilete mandibular.

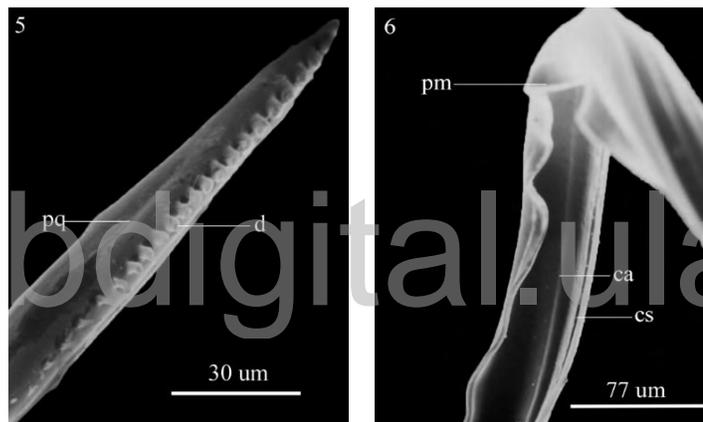


Figura 13. Estilete mandibular, extremo distal (5) y estilete maxilar, región proximal (6) de *R. prolixus*. d, dientes; pm, porción membranosa; pq, porción quitinosa; ca, canal alimenticio; cs, canal salival.

7.2.3 Morfología del aparato bucal de *Panstrongylus geniculatus* (triatomino estenofágico y silvestre)

1. Morfología de los estiletes mandibulares:

En la figura 14 se observan 12 dientes o procesos cuticulares en un orden creciente de tamaño e inclinados hacia la región proximal (Figura 14). En las Figuras 14 (8-10) se observan los extremos distales de los estiletes mandibulares con dientes o procesos cuticulares de menor tamaño, no observados en esta región en la figura anterior.

2. Morfología de los estiletes maxilares:

Los estiletes maxilares poseen un extremo biselado y un septo cercano a dicho extremo. El ondulamiento observado en la Figura 15 (11) pone de manifiesto la mayor flexibilidad de estos estiletes en comparación con los estiletes mandibulares. En las Figuras 15 (12-13) se observan los extremos distales muy puntiagudos y provistos de un septo transversal cuya función podría ser la de servir de soporte del extremo, confiriéndole así mayor poder de penetración al estilete.

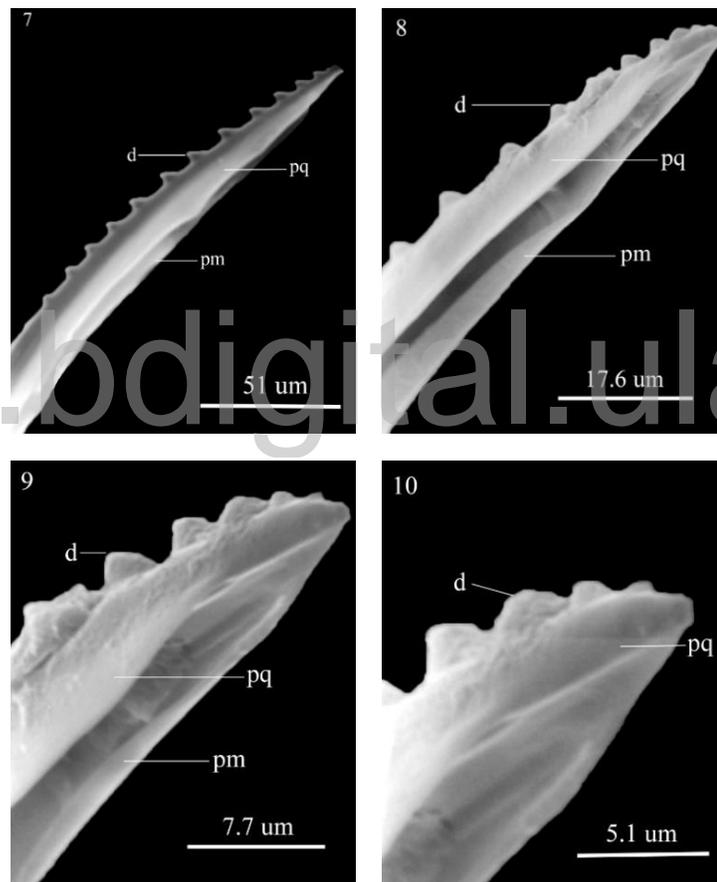


Figura 14. Estilete mandibular, extremo distal (7-10) de *P. geniculatus*. d, dientes; pq, porción quitinosa; pm, porción membranosa.

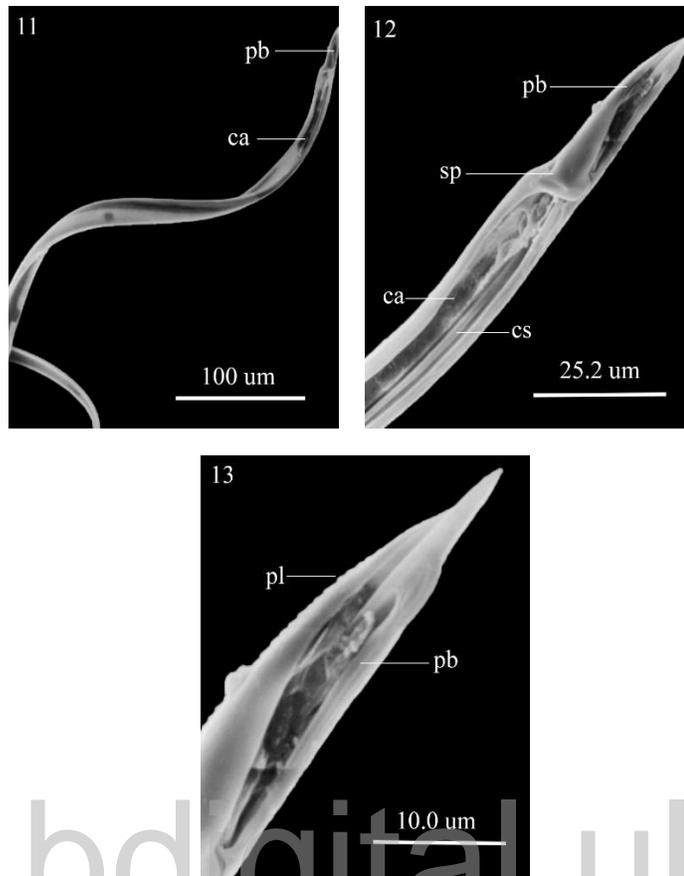


Figura 15. Estilete maxilar, extremo proximal (11) y distal (12-13) de *P. geniculatus*. pb, porción biselada; pl, pliegues; canal alimenticio; cs, canal salival; sp, septo.

7.2.4 Morfología del aparato bucal de *Triatoma maculata* (triatomino ornitofágico y peridomiciliar)

1. Morfología de los estiletos mandibulares:

En la figura 16 se observan dientes o procesos cuticulares reducidos y de aspecto romo debido quizá al desgaste.

2. Morfología de los estiletos maxilares:

Los estiletos maxilares son delgados y flexibles. Se observa el canal alimenticio, la porción biselada en el extremo distal y una estructura que dada su forma hemos denominado uña (Figura 17).

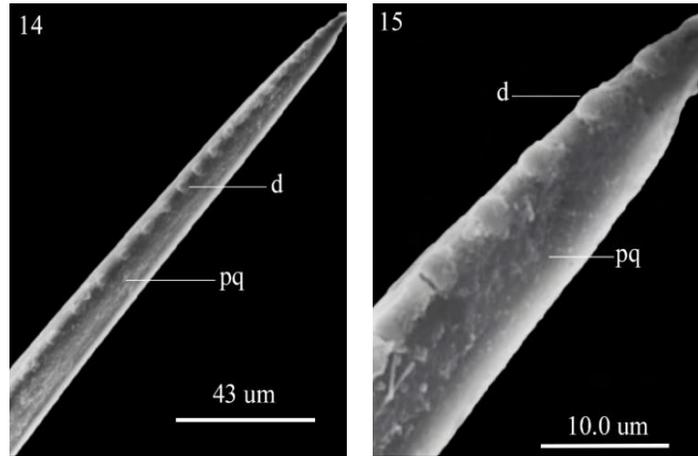


Figura 16. Estilete mandibular, extremo distal (14-15) de *T. maculata*. pq, porción quitinosa; d, dientes.

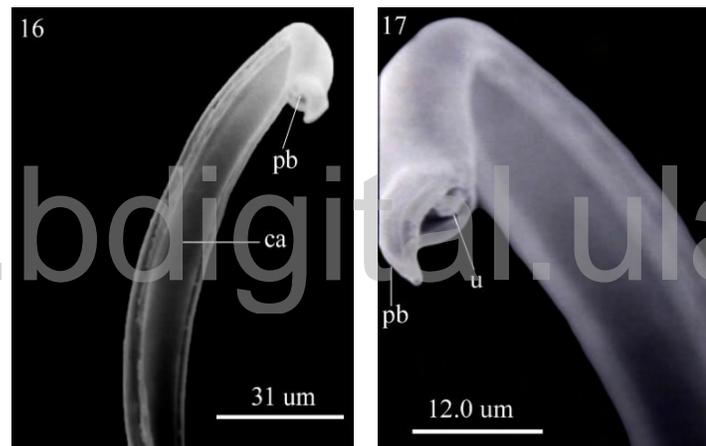


Figura 17. Estilete maxilar, extremo proximal (16) y distal (17) de *T. maculata*. pb, porción biselada; u, uña; ca, canal alimenticio.

7.2.5 Morfología del aparato bucal del insecto Fitófago (Familia: Miridae)

1. Morfología de los estiletes mandibulares:

Los estiletes carecen de dientes y son de forma cilíndrica. El extremo distal se observa muy desgastado. (Figura 18, 18-19).

2. Morfología de los estiletes maxilares:

En las Figuras 18 (20-21) se observan el canal alimenticio que aunque estrecho es aún más amplio que el canal salival, y dispuestos respectivamente en el centro y margen del estilete.

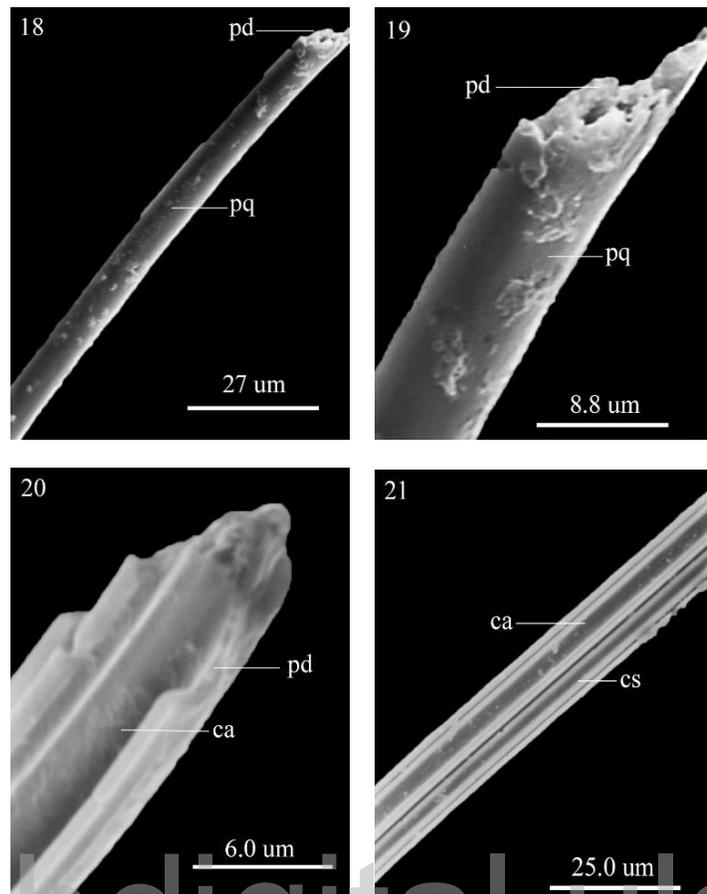
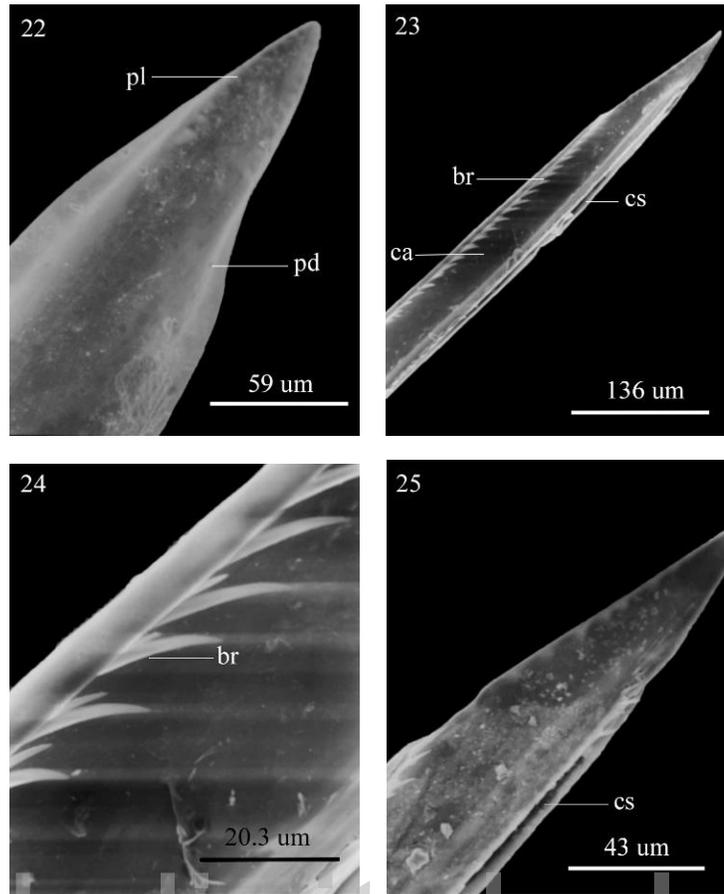


Figura 18. Estilete mandibular, extremo proximal (18) y distal (19), estilete maxilar extremo proximal (20) y distal (21) del fitófago (Miridae). pd, porción distal; pq, porción quitinosa; ca, canal alimenticio; cs, canal salival.

7.2.6 Morfología del aparato bucal del insecto entomófago (Subfamilia: Peiratinae)

1. Morfología de los estiletes mandibulares:

En la Figura 19 se observa una porción laminar en el extremo distal del estilete, el canal alimenticio es amplio mientras que el canal salival es estrecho y ubicado en el margen opuesto donde se observan las barbas.



www.bdigital.ula.ve

Figura 19. Estilete mandibular, extremo distal (22), estilete maxilar extremo proximal y distal (23-25) del redúvido (Peiratinae). pd, porción distal; pl, porción laminar; ca, canal alimenticio; cs, canal salival; br, barbas.

7.3 Tabla comparativa

Tabla N°1. Análisis comparativo de los aparatos bucales estudiados. P, presente; A, ausente. Entre las diferencias más importantes destacan los caracteres: maxilares más largos que los mandibulares y septo en estiletes maxilares.

Características morfológicas	B. <i>ferroae</i>	R. <i>prolixus</i>	P. <i>geniculatus</i>	T. <i>maculata</i>	Miridae (Familia)	Peiratinae (Subfamilia)
Tres segmentos rostrales	P	P	P	P	A	P
Dos estiletes maxilares	P	P	P	P	P	P
Dos estiletes mandibulares	P	P	P	P	P	P
Estiletes maxilares de mayor longitud	P	P	A	A	A	A
Septo en estiletes maxilares	A	P	P	P	A	A
Dientes de estiletes mandibulares de mayor grosor	A	P	P	A	A	A
Estiletes más quitinizados	A	A	P	P	P	A
I y II segmentos rostrales iguales	P	A	P	A	A	P

8. Discusión

Tanto la literatura como las observaciones morfológicas realizadas en el presente trabajo evidencian que, a pesar de la diversidad de hábitos alimentarios, que incluyen la fitofagia, la entomofagia y la hematofagia, el aparato bucal chupador de los insectos del Orden Hemiptera tiene un diseño común. La probóscide de este grupo consiste en un rostro que sirve como una funda que rodea y ayuda a ensamblar los estiletes, los cuales se encuentran en dos pares, uno mandibular y otro maxilar. Los primeros se encuentran hacia la periferia de los maxilares y estos últimos forman dos canales en el interior: el salival y el alimenticio. El salival es de menor diámetro que el alimenticio.

Si bien las especies de triatominos estudiadas en este trabajo se caracterizan por presentar este diseño único, también es cierto que se observaron evidentes variaciones entre *B. ferroae*, *R. prolixus*, *P. geniculatus* y *T. maculata*, cómo: número de dientes, separación entre dientes, estiletes maxilares de mayor tamaño que los mandibulares (para algunos casos), presencia de un septo en estiletes maxilares, entre otras; aunque hay que subrayar que tales diferencias no comprometen la funcionalidad y el diseño del aparato bucal, y más bien se explicarían a través de conceptos estéticos y ortogenéticos, como se discute más adelante.

A partir de lo reportado en la literatura, de nuestras observaciones del aparato bucal de los triatominos y lo que ya se conoce sobre el comportamiento asociado a la picada (Páez-Rondón *et al.*, 2018), proponemos la siguiente secuencia de pasos (a-d), ilustrada en la figura 20, que sigue luego del contacto de la probóscide con el tegumento exterior del hospedero vertebrado (piel) o invertebrado (cutícula):

Paso a: *Contacto de los estiletes mandibulares con la epidermis o superficie del hospedero (Figura 20a).*

En el caso de los triatominos con estiletes maxilares y mandibulares del mismo tamaño, suponemos que los estiletes mandibulares son los primeros en extenderse y penetrar la piel del hospedero. Para el caso de los triatominos con estiletes maxilares de mayor tamaño en comparación con los mandibulares, suponemos que los primeros se retraen para que los mandibulares sean los primeros en entrar en contacto con la piel del hospedero.

Paso b: *Los estiletes mandibulares penetran la piel del hospedero, abriendo paso a los estiletes maxilares (Figura 20b).*

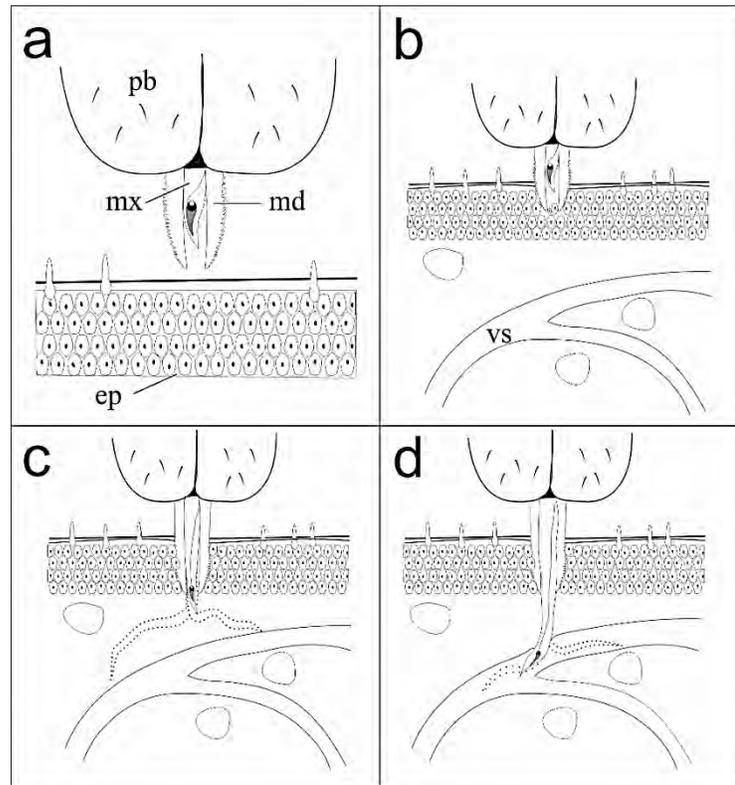


Figura 20. Esquema generalizado del aparato bucal durante la alimentación de un triatomo hematófago: a, aproximación de los estiletes mandibulares y maxilares a la piel del hospedero; b, penetración y anclaje de los estiletes mandibulares en la epidermis para abrir paso a los estiletes maxilares; c, búsqueda de capilares por parte de los estiletes maxilares; d, penetración de los estiletes maxilares a la luz del capilar. pb, probóscide; mx, estiletes maxilares; md, estiletes mandibulares; ep, epidermis; vs, vaso sanguíneo.

Los estiletes mandibulares penetran la piel atravesando la epidermis y dermis para luego quedar anclados en ella, abriendo el paso a los estiletes maxilares. Es muy probable que los dientes jueguen un papel protagónico en el anclaje de la probóscide a la piel.

Paso c: Los estiletes maxilares con movimientos serpenteantes comienzan la búsqueda de un capilar (Figura 20c).

Lahondere *et al.* (2017) indica que para dicha búsqueda se aprovecha el hecho de que los capilares se encuentran a una temperatura relativamente más elevada, con lo cual hay implícita una termodetección que acompaña este paso. Los termo-receptores, aunque no fueron identificados, podrían estar ubicados en los estiletes maxilares.

Paso d: El ápice de los estiletes maxilares penetra el capilar sanguíneo (Figura 21d).

Los estiletes maxilares penetran en la luz del capilar y dicha penetración probablemente se ve facilitada por la forma biselada de estos estiletes.

Paso e: Previo a una mezcla de la sangre por entrar y la saliva que sale ocurre la succión de sangre o hemolinfa.

Cuando ya la luz del capilar ha sido penetrada, el ápice de los estiletes maxilares ejerce un movimiento que genera turbulencia para inducir la mezcla de la sangre por entrar y la saliva que sale justo antes de la posterior succión de sangre o hemolinfa. Suponemos que dicho movimiento propuesto por Cobben (1978) tiene como finalidad la mezcla de la saliva del triatomino que contiene anti-hemostáticos (Ribeiro *et al.*, 2012) con la sangre o hemolinfa para que se facilite la succión de éstos. El conducto de la saliva es más pequeño que el de la sangre, el último que estaría restringido por el tamaño de los glóbulos rojos y otros componentes celulares de la sangre.

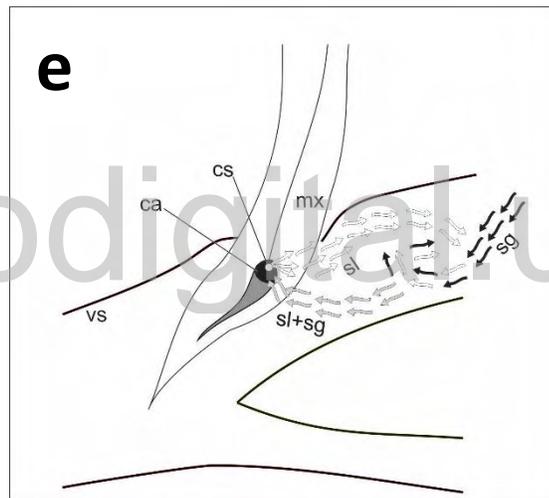


Figura 21. Esquema generalizado para la subfamilia Triatominae del papel que cumplen el canal salival y alimenticio en la mezcla de la sangre o hemolinfa del hospedero con la saliva del triatómido. Cs, canal salival; ca, canal alimentario; vs, vaso sanguíneo; sl, saliva; mx, estiletes maxilares; sg, sangre.

Si bien se nota un diseño general que facilita la función chupadora que se ilustra arriba en cinco (5) pasos, también es cierto que algunas diferencias entre las cuatro especies estudiadas se hicieron notar. Es difícil encontrar una relación obvia entre el diseño de, por ejemplo *B. ferroae* y su hábito preferentemente entomofágico, o entre el diseño de las piezas bucales de las otras especies y sus diversos hábitos hematofágicos. Posiblemente, la diversidad de formas observadas en las diferentes especies es exclusivamente ornamental (*lato sensu*), sin función utilitaria obvia (Otálora-Luna & Aldana, 2017). Probablemente cada especie tiene ornamentos peculiares en sus estiletes heredados tendenciosamente a través de su propia historia natural.

Además de estas diferencias que pudiéramos denominar estéticas, se podrían suponer otras diferencias que invoquen la noción de ortogénesis, es decir, de una tendencia evolutiva. Un método de análisis que podría poner de manifiesto dicha tendencia, podría ser el análisis de sinapomorfías, entre las cuales proponemos con base en este trabajo, número de dientes, grado de quitinización, la relación ancho y largo de los estiletes y tamaño de la base de los dientes. Basados en la propuesta de Cobben (1978) de una tendencia evolutiva en los Reduviidae y especialmente en los Triatominae, consistente en la simplificación de los estiletes, suponemos que dicha tendencia sería hacia una mayor gracilidad, la cual se podría registrar mediante cambios hacia un menor grado de quitinización y una relación mayor largo-ancho de los estiletes, y menor número y tamaño de los dientes en los estiletes mandibulares.

En el único espécimen en el cual se observaron barbas en los estiletes maxilares fue en el miembro de la familia Reduviidae no incluido en la subfamilia Triatominae (Peiratinae) (Fig. 19, 23-25), además de contar con tres filas de dientes en los estiletes mandibulares, por lo que lo podemos considerar como “más ancestral” de los especímenes estudiados, pues Cobben (1978) considera la presencia de barbas en los estiletes maxilares como una característica ancestral de los Heteroptera, y por esto igualmente considera que la carnivoría es ancestral en Heteroptera y que la hematofagia surgió secundariamente. Las observaciones mostradas en este trabajo coinciden con el diseño señalado por este autor, sin embargo, se observaron diferencias entre las especies en cuanto a los dientes mandibulares que van desde desarrollados, muy numerosos y muy poco espaciados entre sí como en *R. prolixus*, a poco desarrollados y muy espaciados entre sí como en *T. maculata*, esta especie además presentó estiletes maxilares más quitinizados y fue la única en no presentar el extremo distal de estos estiletes biselados. *B. ferroae* fue la única especie en presentar un espolón en los extremos de estiletes maxilares.

Se pudo observar para el caso del fitófago de la familia Miridae (Fig. 18, 20-21), así como en el caso de *T. maculata* (Fig. 16, 14-15) y *P. geniculatus* (Fig. 14, 7-10), un aparente desgaste de los dientes mandibulares que los hace lucir más redondeados. Tal desgaste, el cual es más notable para el caso del espécimen fitófago, se presume que se debe a la naturaleza del material al que se ve sometido sus estiletes mandibulares, los cuales deben penetrar tejidos quitinosos. Por otro lado, *P. geniculatus* se ha asociado con el armadillo (*Dasypus sp.*) cuya epidermis se supone tiene un grosor considerable, *T. maculata* por otro lado, se ha relacionado con aves de corral como se ha mencionado previamente y cuya epidermis igualmente se puede considerar gruesa; estos diferentes tejidos en comparación con el grosor de la epidermis del humano y con la cutícula membranosa intersegmental de los conexivos de los insectos se puede hacer una relación del porqué del presumible desgaste de los dientes de los estiletes mandibulares de estas dos especies, recordando que *R. prolixus* suele asociarse con humanos, *B. ferroae* y los reduvidos con insectos y en estos tres grupos no se observó

un desgaste considerable de los dientes de los estiletes mandibulares. Este estudio da pie a futuras investigaciones relacionadas con tales desgastes, relacionándolos con su fuente alimentaria.

Tomando en cuenta la propuesta de Seilacher (1970), podemos decir que la relación de los tres factores *estructural*, *funcional* e *histórico-evolutivo* prevalece. No se puede pues comprender la morfología del aparato bucal de estas especies como si cada una de las formas observadas estuviese aislada y exclusivamente ligada a una función (adaptativa). Cada una de las estructuras observadas tiene una íntima relación con las otras formas en el contexto estructural, funcional e histórico-evolutivo. Con respecto a lo estructural, por ejemplo, consideramos que el material del cual están hechas las piezas bucales, es decir, la quitina, determina algunas características que le son propias. De este modo la quitinización permite endurecer los estiletes donde sea conveniente. Con respecto a lo funcional, justo sirve como ejemplo lo dicho anteriormente, pues se requiere un alto grado de quitinización en las partes responsables de a) penetrar el tegumento, como es el caso de los ápices y b) de fijar el aparato bucal al tegumento, como es el caso de los dientes mandibulares. Con respecto a lo histórico evolutivo, vale decir que para cualquier cosa que los triatominos quieran hacer para penetrar y chupar la sangre o la hemolinfa de su presa sólo pueden contar con lo que han heredado de sus ancestros, en este caso un aparato chupador que fue anteriormente utilizado para la fitofagia y la depredación. Los triatominos heredaron esa “caja de herramientas” y de cara a la hematofagia las modificaciones que le puedan hacer para adaptarla a la nueva función no solo estarán restringidas por lo estructural (ej. quitina), lo funcional (ej. chupar sangre), sino además por la historia evolutiva que impediría que por ejemplo puedan hacer como los flebotomos. Estos, a diferencia de los triatominos, heredaron una “caja de herramientas” que definitivamente no es para perforar, pues ellos rompen la piel y luego succionan sin profundizar en la búsqueda de vasos sanguíneos. Los triatominos están de alguna manera “obligados” a utilizar la actual configuración de cuatro estiletes organizados como se ha referido arriba, de acuerdo a los factores estructurales, funcionales e histórico-evolutivos que pregona Seilacher (1970). La selección natural no es la fuerza que guía el proceso evolutivo, por el contrario, como refiere Croizat (1962) y Grehan (1998), se somete a lo estructural.

A pesar de los diferentes hábitos alimentarios, aparentemente existe un diseño único en la organización de los estiletes, ya se trate de hemípteros fitófagos, zoófagos o hematófagos y que cumple con la función de picada y succión de fluidos, y es por esto que este diseño pueda regirse más por factores morfoconstruccionales (Seilacher 1970) y no exclusivamente por factores adaptativos como pregona el neodarwinismo. Y lo que evidencian nuestras observaciones es que no hay diferencias marcadas entre los aparatos bucales de los hemípteros estudiados a pesar de sus diferentes hábitos alimentarios. Además, las diferencias de robustez entre las diferentes especies coinciden con la propuesta de tendencias evolutivas observadas por Cobben (1978) dentro de los redúvidos; lo cual devela la existencia de un proceso de ortogénesis en los triatominos. Tal direccionalidad apuntaría

según este autor a una pérdida de las barbas y dientes maxilares, reducción de los dientes mandibulares y ambos tipos de estiletes muy esculpidos, es decir, hacia una probóscide menos robusta o más estilizada. Lo cual permite considerar a esta subfamilia como una de las más apomórficas de la familia Reduviidae.

8. Conclusiones

Aunque se encontraron diferencias morfológicas de los estiletes mandibulares y maxilares entre *B. ferroae*, *R. prolixus*, *P. geniculatus* y *T. maculata*, tales diferencias no comprometen la funcionalidad utilitaria y diseño del aparato bucal, sino que más bien se explicarían mediante conceptos estéticos y ortogenéticos, cumpliéndose así la hipótesis que guió el presente trabajo.

www.bdigital.ula.ve

Referencias bibliográficas

- Aché A. 1993. Programa de control de la enfermedad de Chagas en Venezuela. *Bol Dir Malariol Saneam Ambient.* 33: 11-22. 3.
- Aché A., Matos A. J. 2001. Interrupting Chagas' disease transmisión in Venezuela. *Rev Inst Med Trop São Paulo.* 43: 37-43.
- Aldana E., Avendaño F., Lizano, E., Rodríguez-Bonfante & Bonfante-Cabarcas R. 2011. Morphological analysis of *Panstrongylus geniculatus* eggs (HETEROPTERA, REDUVIIDAE, TRIATOMINAE) from a Chagas' endemic area in the Center-West of Venezuela. *Acta Microscopica.* 20: 103-111.
- Añez N., Crisante G., Rojas A., Dávila D. 2013. Brote de enfermedad de Chagas agudo de posible transmisión oral en Mérida, Venezuela. *Bol Mal Salud Amb.* 53: 01-10.
- Avendaño-Rangel F., Péfaur J., Lizano E., Aldana E., Velásquez-Olivares, D., Concepción L. 2011. *Eratyrus mucronatus* (Hemiptera, Triatominae) Domiciliated and Fed with Human and Dog Blood in Mérida State, Venezuela: A Potential Risk in the Transmission of the Chagas Disease: Technical Note. *Rev Cient, FCV-LUZ.* XXI(5): 421 – 424.
- de Noya, B. A. González, O. N. (2015). An ecological overview on the factors that drives to *Trypanosoma cruzi* oral transmission. *Acta tropica.* 151: 94-102.
- Cobben, R. 1978. Evolutionary trends in Heteroptera. Part II Mouthpart-structures and feeding strategies. Agricultural University, Wageningen, The Netherlands. 78-5.
- Croizat L. Space, time, form: the biological synthesis. Published by the author, Caracas. 1962.
- Escandón-Vargas K., Muñoz-Zuluaga C., Salazar L. 2017. Blood-feeding of *Rhodnius prolixus*. *Biomédica.* 37: 299-302.
- Feliciangeli M. D. 2009. Control de la enfermedad de Chagas en Venezuela: Logros pasados y retos presentes. *Interciencia.* 34(6): 393-399.
- Grehan, J. 1998. Evolution by Law: Croizat's "Orthogeny" and Darwin's "Laws of growth". *J Biol Soc, tuatara:* Vol. 27
- Lahondere C., Insausti T. C., Paim R. M., Luan X., Belev G., Pereira M. H., Lazzari C. R. 2017. Countercurrent heat exchange and thermoregulation during blood-feeding in kissing bugs. *eLife,* 6, e26107.

- Lickliter R. Anagenesis. In: Vonk J., Shackelford T. 2017. Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior. Springer, Cham.
- Montalvo, C. MICROSCOPIA. Agosto de 2010. http://www.facmed.unam.mx/deptos/biocetis/PDF/Portal%20de%20Recursos%20en%20Linea/Apuntes/2_microscopia.pdf Fecha de acceso: 27-07-18.
- Moncayo A. 2003. Chagas' disease: current epidemiological trends after the interruption of vectorial and transfusional transmission in the southern cone countries. *Mem Inst Oswaldo Cruz*. 98: 577-91
- Ramírez-Pérez J. Anatomía de *Rhodnius prolixus*. 1969. *Rev Ven San Asist Soc. Ven*. 34: 1,2.
- OPS 1977-1985. Organización Panamericana de la Salud/Organización Mundial de la Salud. 1977-1985. Análisis preliminar de la situación de salud de Venezuela. Trujillo, Venezuela.
- Otálora-Luna F., Aldana E. 2017. The beauty of sensory ecology. *Hist philos life sci*. 39(3): 20.
- Páez-Rondón O., Aldana E., Dickens J., Otálora-Luna F. 2018. Ethological description of a fixed action pattern in a kissing bug (Triatominae): vision, gustation, proboscis extension and drinking of water and guava. *J Ethol*, 36(2): 107-116
- Reyes L, Rodríguez-Acosta A. 2000. Domiciliation of the sylvatic Chagas disease vector *Panstrongylus geniculatus* Latreille, 1811 (Triatominae: Reduviidae) in Venezuela. *Trans Roy Soc Trop Med Hyg*. 94(5); 508.
- Ribeiro J.M.C., Assumpção T. C., Francischetti I.M. B. 2012. An Insight into the Sialomes of Bloodsucking Heteroptera. *Psyche*. 16. 1:16
- Rojas E., Várquez P., Villareal M., Velandria C., Vergara L., Morán-Borgues Y., Ontiveros J., Calderón M., Chiurillo-Siervo M., Rodríguez-Bonfante C., Aldana E., Concepción, L., Bonfante-Cabarcas R. 2008. Estudio seroepidemiológico y entomológico sobre la enfermedad de Chagas en un área infestada por *Triatoma maculata* (Erichson 1848) en el centro-occidente de Venezuela. *Cad Saúde Pública*, Rio de Janeiro. 24(10): 2323-2333.
- Schuh, T. 1979. Review: Evolutionary Trends in Heteroptera. Part II. Mouthpart-Structure and Feeding Strategies. By R. H. Cobben. *Syst Zool*. 28(4): 653-656.
- Schmidt-Kittler N., Vogel K. 1991. Constructional Morphology & Evolution. Springer-Verlag. 3113145-543210.
- Seilacher, A. 1970. Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. [Konstruktions-Morphologie, Nr. 1.1 Lethaia. 3: 393-396.

- Soto A., Rodríguez C., Bonfante-Cabarca R., Aldana E. 2007. Morfometría geométrica de *Triatoma maculata* (Erichson, 1848) de ambientes doméstico y peridoméstico, estado Lara, Venezuela. *Bol Mal Salud Amb.* 47: 231-235.
- Triplehorn C.A., Johnson N. F. 2005. Borror & DeLong's. Introduction to the study of insects. 7th Edition. Triplehorn, C. and Johnson N.
- Weber H. 1954. Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart, in: Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. 47: 137-159.
- Webster, G., Goodwin, B.C. 1982. The origin of species: a structuralist approach. *J Social Biol Struct.* 5: 15-47.
- WHO 2010. World Health Organization. Chagas disease in Latin America: An epidemiological update based on 2010 estimates. *Wkly Epidemiol.* 6:33-44.
- Zweers G., Dullemeijer P. 1985. Architecture in Living Structure. *Acta Biotheoretica.* 34: 2-4.

www.bdigital.ula.ve