

Artículo Científico

Redescripción de las especies del género *Eratyrus* Stål (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae): nueva propuesta para la distinción interespecífica y una breve nota biogeográfica

Redescription of species of the genus *Eratyrus* Stål (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae): new proposal for interspecific distinction and a brief biogeographic note

Oscar Páez-Rondón^{1,2}, Elis Aldana ^{1*}, Fernando Otálora-Luna ^{1,4} y Omar Cantillo-Barraza³

¹Laboratorio de Entomología "Herman Lent", Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, República Bolivariana de Venezuela.

²Laboratorio de Ecología Sensorial, Centro Multidisciplinario de Ciencias, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Mérida, República Bolivariana de Venezuela.

³Grupo Biología y Control de Enfermedades Infecciosas, BCEI, Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia.

⁴Department of Biology, School of Arts & Sciences, University of Richmond, Virginia, USA.

*E-mail: elis.aldana@gmail.com

ZooBank: urn:lsid:zoobank.org:pub: 747371F4-7DE5-4B65-B4BD-CC813CDC5422
<https://doi.org/10.35249/rche.45.3.19.22>

Resumen. *Eratyrus mucronatus* Stål, 1859 y *Eratyrus cuspidatus* Stål, 1859 pertenecen a la subfamilia Triatominae, cuyas especies son todas potenciales transmisoras del agente etiológico de la enfermedad de Chagas (*Trypanosoma cruzi* Chagas, 1909). En el presente trabajo se analizan los caracteres morfológicos diagnósticos de machos y hembras de *E. cuspidatus* provenientes de Talaigua Nuevo, Bolívar (Colombia) y *E. mucronatus* provenientes de Ejido, Mérida (Venezuela). Se analizaron 7 hembras y 7 machos de *E. mucronatus* y 4 machos y 4 hembras de *E. cuspidatus*. Se describen y sustentan los caracteres: color del cuerpo, morfología de la vesícula o proceso mediano distal, denticulos del fémur, y se aportan nuevos caracteres de interés taxonómico como: escutelo, vellosidad corporal, genital externo de la hembra, hemielitros y urotergito I. Se sugiere que cada especie está a cada lado de la cordillera de los Andes en un devenir ortogénico restringido por una conformación triangulada por: la forma (como Hemiptera, Reduviidae, Triatominae), el tiempo (especiación reciente, emergente) y el espacio (este y oeste de la cordillera andina).

Palabras clave: Enfermedad de Chagas, biogeografía, Triatominae, taxonomía, vicarianza.

Abstract. *Eratyrus mucronatus* Stål, 1859 and *Eratyrus cuspidatus* Stål, 1859 belong to the subfamily Triatominae, whose species are all potential vectors of the etiological agent of Chagas disease (*Trypanosoma cruzi* Chagas, 1909). In the present work we analyze the morphological characters of males and females of *E. cuspidatus* from Talaigua Nuevo, Bolívar (Colombia) and *E. mucronatus* from Ejido, Mérida (Venezuela). The analysis included 7 females and 7 males of *E. mucronatus* and 4 males and 4 females of *E. cuspidatus*. The following characters were redescribed and supported: body color, morphology of the vesica or the median distal process denticles of the femur. And new taxonomic characters were presented: scutellum, body vellosity, female external genitalia, hemelytron and urotergite I. It is suggested that each species is on either side of the Andes mountain range due

Recibido 3 Agosto 2019 / Aceptado 11 Septiembre 2019 / Publicado online 27 Septiembre 2019
Editor Responsable: José Mondaca E.

to an orthogenic conformational process triangulated by: form (such as Hemiptera, Reduviidae, Triatominae), time (recent speciation, emergent) and space (west and east of the Andean Mountains).

Key words: Chagas disease, biogeography, taxonomy, Triatominae, vicariance.

Dedicado a la memoria de J.V. Scorza

Hardly any aspect of life is more characteristic than its almost unlimited diversity. No two individuals in the sexually reproducing populations are the same, no two higher taxa, nor any associations, and so ad infinitum. Wherever we look, we find uniqueness, and uniqueness spells diversity.

Already Aristotle stated that some characters are more useful in delimiting groups of animals than others, and very few authors throughout the whole history of taxonomy have disagreed with this conclusion.

E. Mayr (1982: 133, 186)

Introducción

Eratyrus mucronatus Stål, 1859 y *Eratyrus cuspidatus* Stål, 1859 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) son las dos únicas especies descritas hasta ahora en el género *Eratyrus* Stål, 1859 (Stål 1859; Lent y Wygodzinsky 1979; Galvão *et al.* 2003). La distinción entre ambas no es obvia por tratarse de especies crípticas o gemelas. Sin embargo, se han propuesto los siguientes caracteres morfológicos para identificarlas: lóbulos anteriores del pronoto, proceso mediano del pigóforo, los tergitos IX y X de la hembra, los gonocoxitos y gonapófisis de los segmentos VIII y X (Lent y Jurberg 1970), así como la porción libre de la “vesica” *sensu* Lent y Wygodzinsky (1979), Lent y Jurberg (1984), Lent *et al.* (1995), Sandoval *et al.* (2007) y Páez-Rondón *et al.* (2017), también denominada “proceso mediano distal” *sensu* Rédei y Tsai (2011) y Gil-Santana y Galvão (2013).

Además de la dificultad que representa distinguir morfológicamente a ambas especies, también cabe resaltar que cada una posee una distribución geográfica que no se superpone con la de la otra (Lent y Jurberg 1970). *Eratyrus cuspidatus* está presente en América Central y al oeste de Los Andes en América del Sur, mientras que *E. mucronatus* ha sido encontrada en una extensa región continental que abarca el este de Los Andes. El hecho de que al género *Eratyrus* solo se le conozcan dos especies, la semejanza morfológica entre ambas, así como su distribución geográfica, ponen de manifiesto que el proceso de especiación que les dio origen probablemente ocurrió recientemente (Scorza 2004).

Tras la imposición del neodarwinismo la ortogénesis ha sido desvalorada (Otálora-Luna *et al.* 2017), sin embargo, ha venido retomando auge gracias al reciente descubrimiento de ciertos procesos genéticos que carecen de una explicación exclusivamente adaptativa (Grehan 2018). De acuerdo a la corriente neodarwinista, *E. mucronatus* y *E. cuspidatus* constituyen un caso de especiación alopátrica, con un posible centro de origen en el noroeste de Suramérica (Carcavallo *et al.* 1999). Por otro lado, la propuesta panbiogeográfica de León Croizat (1958), la cual ha sido especialmente reconocida en las escuelas de Nueva Zelanda, México y Venezuela (Grehan 1989; Llorente *et al.* 2000, 2003; Morrone 2000, 2004) y señalada por Craw y Heads (1988) como una *deconstrucción* (*sensu* Derrida 1986) del darwinismo, nos brinda una explicación ortogenética basada en la noción de vicarianza.

Se ha discutido de manera crítica que la propuesta de ortogénesis de León Croizat es teleológica, sin embargo, a consideración de él y varios intérpretes de su propuesta, no hay en ella finalismo alguno (Grehan 1984). O al menos la ortogénesis no es más finalista que la noción de selección natural; esta última según Walsh (2000) es de hecho una teleología naturalizada. Y es que en palabras de Griffiths (1993) “donde hay selección hay teleología”.

En cualquier caso, la ortogénesis tal como la plantea Croizat no va dirigida a un fin último, es decir, no está acotada sino que es un devenir restringido o canalizado. Este autor acuña e introduce el concepto de vicarianza en la teoría evolutiva basado en la noción de que la variación de la forma entre las especies es ortogénica, es decir, está restringida; y que la evolución del organismo tiene lugar en función de la conformación resultante de la interacción entre la forma, el tiempo y el espacio.

La importancia epidemiológica de las especies triatominas *E. mucronatus* y *E. cuspidatus* es evidente pues todas las especies de la subfamilia Triatominae son potencialmente vectoras de *Trypanosoma cruzi* Chagas, 1909, agente etiológico causante de la enfermedad de Chagas. Aun tratándose de dos especies de hábitos principalmente silvestres (Zeledón y Rabinovich 1981), ambas contribuyen notablemente al mantenimiento del ciclo zoonótico del parásito (Dib *et al.* 2009; Cantillo-Barraza *et al.* 2010; Triana *et al.* 2011; Sandoval *et al.* 2015). Además, recientemente se han hecho hallazgos de la infestación y domiciliación de dichas especies en el hábitat humano (Soto *et al.* 2001; Cortés y Suárez 2005; Rojas *et al.* 2008; Dib *et al.* 2009; Cantillo-Barraza *et al.* 2010; Avendaño-Rangel *et al.* 2011; Triana *et al.* 2011). Se pone pues de manifiesto la necesidad de conocer nuevos caracteres que contribuyan a la distinción de estas dos especies triatominas, más aún si se considera que el diseño de nuevas estrategias (Avendaño-Rangel *et al.* 2011) de control de los vectores incriminados en la enfermedad de Chagas comienza necesariamente por su identificación taxonómica (Páez-Rondón *et al.* 2017).

En el presente trabajo se redesciben morfológicamente a *E. mucronatus* y *E. cuspidatus*, mediante el análisis y sustentación de caracteres ya descritos por otros autores y se proponen nuevos caracteres morfológicos de los órganos genitales externos de hembras y machos, y en general del cuerpo de los adultos. Tal redescipción se realiza a partir de especímenes de ambas especies provenientes de Talaigua Nuevo, ubicado al oeste de la cordillera oriental andina colombiana, y de Ejido, ubicado al este de la cordillera andina venezolana, respectivamente. La interpretación y comprensión sistemática resultante de dicha redescipción se hacen en el marco del método panbiogeográfico propuesto por Croizat (1958), quien apartándose del dispersalismo, le confiere mayor protagonismo a los procesos geológicos en la distribución y formación de las especies.

Materiales y Métodos

Se estudiaron 7 hembras y 7 machos de *E. mucronatus* provenientes de Ejido, municipio Campo Elías, Estado Mérida, Venezuela, así como 4 machos y 4 hembras de *E. cuspidatus* provenientes de Talaigua Nuevo, Bolívar, Colombia. El análisis morfológico de los insectos se hizo mediante la observación de los lóbulos anteriores del pronoto, proceso mediano del pigóforo, tergitos IX y X de la hembra, gonocoxitos y gonapófisis de los segmentos VIII y IX, forma del escutelo, patrón de coloración, venación de las alas y morfología de los genitales externos de machos y hembras. Las observaciones de la morfología externa del cuerpo y el análisis morfológico los órganos externos masculinos y femeninos se realizaron tomando en consideración las descripciones de Lent y Jurberg (1970), y siguiendo las claves taxonómicas y terminología propuesta por Lent y Wygodzinsky (1979).

Los órganos genitales se disecaron a nivel del séptimo segmento del abdomen y se procesaron a través de una digestión suave en KOH al 10% en un mortero sin permitir que esta solución hirviera, seguidamente se realizó una digestión mayor manteniendo las muestras 36 hrs. en fenol al 90%, y un aclarado en guayacol durante 48 hrs. (Páez-Rondón *et al.* 2017). Finalmente se montaron con DPX en portaobjetos de vidrio y se observaron mediante un estereomicroscopio Leica S6D. Las imágenes se tomaron con una cámara CMOS Leica EC3 acoplada a dicho microscopio y luego fueron editadas en su balance de calidad de luz, manchas del fondo (Photoshop CS6). Los diseños de los diagramas fueron realizados en CorelDRAW Graphics Suite X8.

Resultados

Morfología externa de *E. mucronatus*. El color general del cuerpo varía entre marrón muy oscuro y negro. La cara dorsal y ventral del abdomen, y laterales del cuello, son de color marrón claro tendiendo hacia el color amarillo claro. Posee una mancha pequeña variable entre rojiza muy clara a casi blanca en la porción sub-apical del hemiélitro (Fig. 1). Hay setas cortas semi-erectas oscuras en todo el cuerpo, más abundantes en la cara dorsal. El integumento es de textura lisa. Cabeza alargada en forma de cilindro, de 5 a 6 mm de longitud, dos veces y media más larga que ancha (1:0,4), conspicuamente más larga que el pronoto (1:0,75-0,80) y revestida de setas cortas, oscuras, curvas y orientadas apicalmente hacia delante. Región antecular tres a cuatro veces más larga que la postocular (1:0,30-0,35). Clípeo estrecho, saliente en la mitad posterior y de ápice plano. Gena *sensu* Lent y Wygodzinsky (1979) o placa maxilar *sensu* Schuh y Slater (1995) y Weirauch (2008), estrecha y apicalmente no puntiaguda, cayendo por debajo del nivel del ápice del clípeo. Jugae obtuso apicalmente. Ojos laterales salientes, tan anchos como la distancia interocular, distancia interocular muy estrecha vista ventralmente. Ocelos pronunciados, localizados lateralmente, claros, en medio de la región postocular, tan alejados entre sí como los ojos. Tubérculos antenales situados en el medio de la región antecular. El primer segmento antenal alcanza o sobrepasa ligeramente el ápice del clípeo, segundo segmento antenal con setas inclinadas tan cortas como el diámetro del segmento. Relación de segmentos antenales de 1:4,6-5,60:3,6-3,9:2,9-3,2. Rostro o labio recto, largo, delgado, esbelto y con segmentos subcilíndricos, de color marrón y ligeramente más claro que la cápsula de la cabeza, con setas cortas dispersas. El primer segmento labial visible (o segmento labial II), se extiende más allá de la mitad de la distancia entre la inserción de los tubérculos antenales y el borde anterior del ojo. Segundo segmento labial visible (o segmento labial III) ligeramente más largo que el primero, extendiéndose hasta la base del cuello. El segmento labial IV (tercero visible) reposa en el surco estridulatorio con la punta de las mandíbulas más allá de la mitad de este surco, con setas más largas. Relación de segmentos labiales visibles 1:1,05-1,25:0,25-0,35. Pronoto de forma trapezoidal y aspecto grácil, de color marrón tendiendo al negro con setas largas, rígidas y curvas. Lóbulo anterior dividido 1+1 por un surco longitudinal profundo, casi liso, glabro y con crestas poco desarrolladas. Tubérculos disciales 1+1 en forma de espinas robustas, largas, acuminadas y ligeramente curvas anteroposteriormente. Lóbulo posterior rugoso, escasamente granuloso y con setas cortas y delgadas, carinas submedianas que se extienden desde el surco transversal del lóbulo anterior hasta el margen posterior del pronoto, de ápice curvado hacia la región media del pronoto. Ángulos humerales con espinas suberectas de longitud y proyección variable pero invariablemente más cortas que las espinas del lóbulo anterior. Proyecciones anterolaterales del pronoto amplias y prominentes, formando una cresta gruesa (Figs. 3, 5). Escutelo muy alargado con una impresión longitudinal ranurada transversalmente, y una depresión mediana cordiforme, resto del escutelo glabro. Distancia entre el margen posterior del pronoto y el margen anterior del escutelo corta. Ápice del escutelo con ángulos variables entre 30° y 40° respecto al dorso del abdomen. Ápice de la espina escutelar alargado y puntiagudo, orientado anteroposteriormente (Figs. 3, 5). Hemiélitro alcanzando a cubrir el tergito VII, de color marrón y región media del *corium* cubierta de setas cortas, curvadas y los ápices generalmente orientados posteriormente, de incidencia escasa que disminuye progresivamente entre las regiones delimitadas por 1) venas Cu y R+M, 2) venas M y R y 3) venas R y Sc. Presencia de una mancha ubicada en la región posterior del *corium*, delimitada por las venas M y Sc, escasamente pilosa, pálida y de color variable entre individuos, en unos rojiza y en otros blanca; dicha mancha alcanza o sobrepasa anteroposteriormente la intersección de la vena m-cu (Figs. 7, 9).

Patatas robustas y alargadas; profémur 5,7-6,3 veces más largo que ancho. Profémur y mesofémur con doble hilera de 6-8 pequeños denticulos setíferos en la mitad apical inferior. Metafémur con uno o dos denticulos similares entre sí. Protibia y mesotibia de los machos con fosetas esponjosas pequeñas, ausentes en las hembras. Abdomen oscuro, con el centro de la superficie dorsal y ventral amarillo pálido. Cara ventral convexa y obtusa, eje longitudinal aplanado en ambos sexos, aunque más notorio en la hembra. Los urosternitos se estrechan leve y superficialmente, con setas decumbentes. Urotergito I con margen posterior ondulado y recto en el ápice (Fig. 11). Espiráculos cercanos a la sutura del conexivo, éste uniformemente oscuro, con la cara dorsal casi el doble de ancho que la ventral.

Morfología externa del genital de la hembra de *E. mucronatus*. El organo genital externo de la hembra está conformado por un arreglo de placas, constituidas por los esternitos VIII y IX, gonocoxitos (Gc) y gonapófisis (Gp) respectivamente. Las placas se proyectan y estrechan anteroposteriormente. Los tergitos IX y X se ubican paralelamente a los gonocoxitos y gonapófisis. Vista dorsal. Margen posterior del tergito VII recto a cóncavo en los extremos. Margen posterior del tergito VIII variable, recto a convexo. Arreglo de los segmentos abdominales IX-X de forma trapezoidal alargado. Márgenes posteriores del tergito IX ligeramente convexos y los laterales rectos. Margen posterior del tergito X variable, recto a levemente convexo (Fig. 13). Vista ventral. Margen posterior del esternito VII ondulado. El arreglo de los segmentos abdominales VIII-X es más largo que ancho, estrechándose anteroposteriormente. Gonocoxitos VIII (Gc8) triangulares, no convergentes e interconexión larga. Esternito IX no observable. Gonapófisis VIII (Gp8) alargada (Fig. 15). Vista posterior. Apéndices presentes y visibles. Gc8 alargado y ancho. Segmentos abdominales IX y X ligeramente orientados hacia la cara ventral, tan anchos como largos. Margen posterior del tergito IX claramente separado del tergito X (Fig. 17). Vista lateral. Gc8 alargado y triangular, más largo que el tergito IX. Gp8 y Gc9 alargados sobrepasando al tergito X. Tergito IX y X ligeramente decumbentes hacia la cara ventral. Protuberancia en el Gc8 dispuesta paralelamente respecto al eje longitudinal del cuerpo (Figs. 19, 21).

Morfología externa del genital del macho de *E. mucronatus*. El órgano genital externo del macho está constituido por los segmentos VIII y IX, este último denominado pigóforo y el *phallus* (P). El segmento VIII constituye en su totalidad al esternito correspondiente, siendo una placa ancha con el margen anterior excavado, cóncavo, y margen posterior ondulado. El tergito VIII es una simple y estrecha banda membranosa. Segmento IX o pigóforo. Globuloso, cubierto de setas largas excepto en el área proximal, la cual es glabra, ápices de los parámetros apenas visibles, margen posterior lacio. Región glabra del pigóforo y el segmento VIII acoplados. Tergito IX menos quitinizado, presentando setas escasas en la base. Posterior al segmento IX continúa el segmento X o tubo anal sobrepasando al proceso mediano del pigóforo (Figs. 23, 25). Parámetros. Apéndices externos de forma cilíndrica 1+1 articulados, con setas cortas y semi erectas, con ápices ligeramente curvos, oscuros y esclerotizados, parecidos a una uña (Fig. 33). Proceso mediano del pigóforo puntiagudo y con setas largas y escasas. Falosoma. De forma lenguada, de aspecto grácil, alargado. Soporte del falosoma recto, estrecho y dilatado en su extremo proximal ventral. Endosoma convexo, corto y globuloso, ubicado en la mitad distal del falosoma, más próximo a la cara ventral del mismo. Conjuntiva o pared del endosoma delgada, estrecha y cubriendo la cara ventral del falosoma. Aparato articulador delgado, grácil y dilatado apicalmente (Fig. 27). Vesica. Esclerotizada, cóncava y con procesos grandes y amplios o extendidos (Figs. 29, 31).

Morfología externa de *E. cuspidatus*. Color general del cuerpo variable entre marrón muy oscuro a negro; cara dorsal y ventral del abdomen, y laterales del cuello de color marrón claro en la región ventral; en la porción sub-apical del hemiélitro se observa una mancha pequeña y variable entre roja a rojiza clara (Fig. 2). Abundantes setas cortas y erectas distribuidas en todo el cuerpo. Integumento de textura lisa. Cabeza alargada en forma de cilindro, de 5 a 6 mm de longitud, dos veces y media más larga que ancha (1:0,45), claramente más larga que el pronoto (1:0,75-0,95) y revestida de setas cortas, oscuras, semi-erectas y orientadas apicalmente hacia delante. Región anteocular de tres a cuatro veces más larga que la postocular (1:0,20-0,35). Clípeo estrecho, ligeramente saliente en la mitad posterior y de ápice recto. Gena o placa maxilar estrecha, no puntiaguda apicalmente, cayendo ligeramente por debajo del nivel del ápice del clípeo. Jugae obtuso apicalmente. Ojos laterales salientes, tan anchos como la distancia interocular, distancia interocular ventralmente muy corta. Ocelos acentuados, laterales, claros, en medio de la región post-ocular, tan alejados entre sí como los ojos. Tubérculos antenales situados en el centro de la región anteocular. El primer segmento antenal no alcanza el ápice del clípeo, segundo segmento antenal con setas inclinadas tan cortas como el diámetro del segmento. Relación de segmentos antenales de 1:4,0-4,5:3,75-4,05:3,15-3,45. Rostro o labio recto, largo, delgado y grácil, con segmentos sub-cilíndricos de color marrón ligeramente más claros que la cápsula de la cabeza, con abundantes setas cortas. El primer segmento labial visible (o segmento labial II), se extiende ligeramente más allá de la mitad de la distancia entre la inserción de los tubérculos antenales y el borde anterior del ojo. Segundo segmento labial visible (o segmento labial III), más largo que el primero, extendiéndose hasta la base del cuello. El segmento labial IV (tercero visible) reposa en el surco estridulatorio con la punta de las mandíbulas más allá de la mitad de este surco, con setas cortas y largas. Relación de segmentos rostrales 1:1,10-1,15:0,30-0,35. Pronoto de forma trapezoidal, con aspecto robusto y de color marrón claro tendiendo al negro con abundantes setas largas, rígidas y semi-curvas. Lóbulo anterior dividido 1+1 por un surco longitudinal profundo, casi liso, glabro y con crestas poco desarrolladas. Tubérculos discales 1+1 cortos, ligeramente acuminados. Lóbulo posterior rugoso, granuloso y con setas cortas y delgadas, carinas submedianas que se extienden desde el lóbulo anterior pasando por el surco transversal hasta el margen posterior del pronoto, con el ápice curvado hacia la región media del pronoto. Húmeros de longitud y proyección corta, elevados sólo en los ángulos posteriores, ligeramente agudos, sin espinas. Proyecciones anterolaterales del pronoto extendidas, prominentes, sin formar una cresta (Figs. 4, 6). Escutelo muy alargado con una impresión longitudinal ranurada transversalmente y una depresión mediana cordiforme, resto del escutelo glabro. Distancia entre el margen posterior del pronoto y el margen anterior del escutelo muy corta. Ápice del escutelo con ángulos variables entre 40° y 60° respecto al dorso del abdomen. Ápice de la espina escutelar alargado y puntiagudo, orientado lateralmente (Figs. 4, 6). Hemiélitro no alcanza a cubrir el tergito VII de color marrón oscuro y corium con abundantes setas cortas, erectas y ápices generalmente orientados posteriormente, de incidencia amplia, aunque disminuye progresivamente anteroposteriormente, entre la región delimitada por las venas R y Sc. Presencia de una mancha ubicada en la región posterior del *corium*, delimitada por las venas M y Sc, pilosa, de color variable entre individuos, en unos rojos y en otros casi rojiza; dicha mancha alcanza pero no sobrepasa anteroposteriormente la intersección de la vena m-cu (Figs. 8, 10). Patas robustas y alargadas; profémur de 5,5-6,8 veces más largo que ancho. Profémur y mesofémur con doble hilera de 6-8 pequeños dentículos setíferos en la mitad apical inferior. Metafémur sin dentículos. Protibia y mesotibia de los machos con foseas esponjosas pequeñas, ausentes en la hembra. Abdomen oscuro, con el centro de la superficie dorsal y ventral de color variable entre marrón a casi negro. Cara ventral convexa y obtusa, eje longitudinal aplanado en ambos sexos, aunque más notorio en la

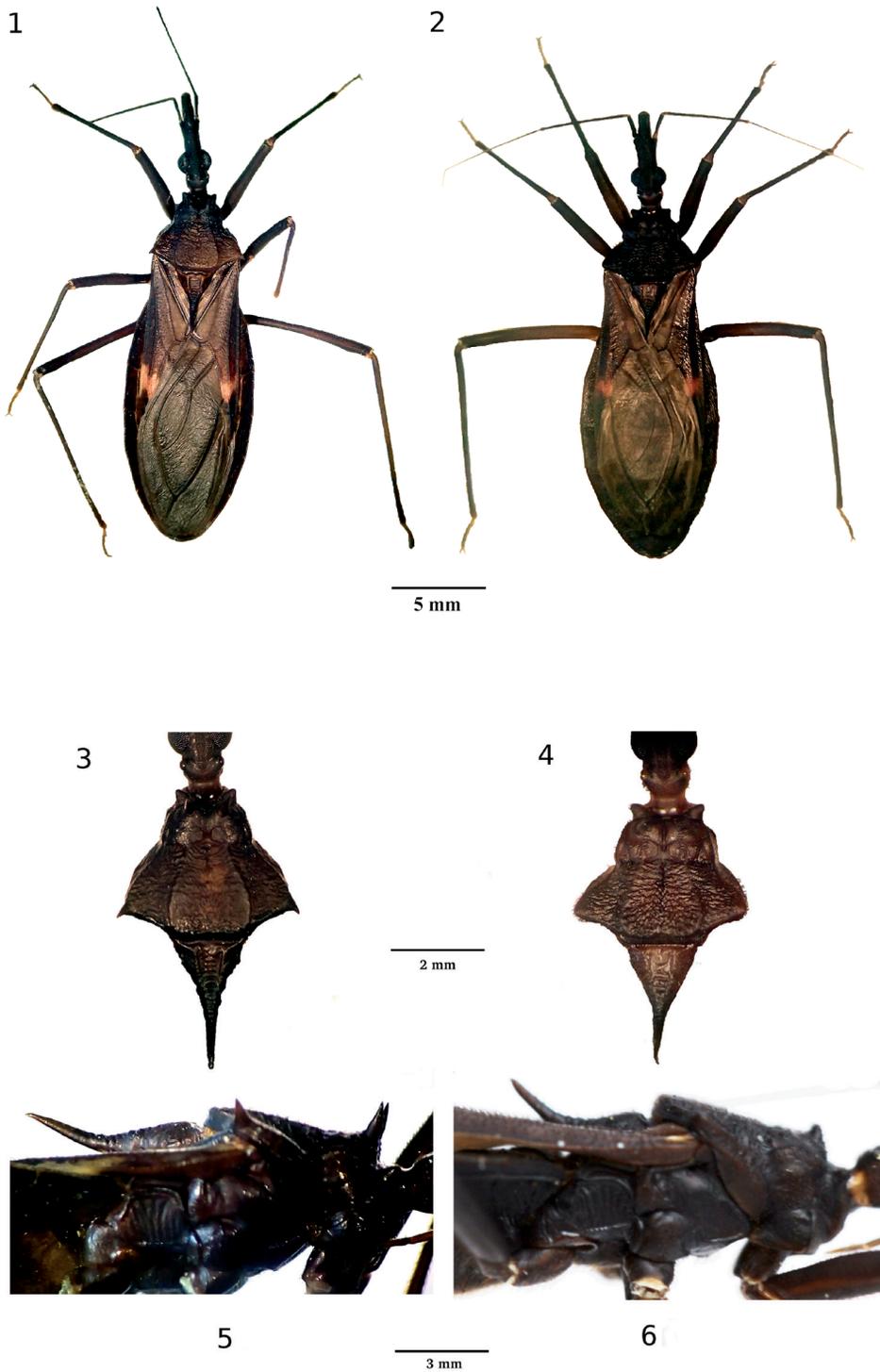
hembra. Los urosternitos se estrechan leve y superficialmente, con abundantes setas no decumbentes. Urotergito I con el margen posterior ligeramente ondulado y redondeado en su ápice (Fig. 12). Espiráculos cercanos a la sutura del conexivo, éste uniformemente oscuro, con la cara dorsal casi el doble de ancho que la ventral.

Morfología externa del genital de la hembra de *E. cuspidatus*. Vista dorsal. Margen posterior del tergito VII recto y robusto. Margen posterior del tergito VIII recto. Arreglo de los segmentos abdominales IX-X de forma trapezoidal corto. Márgenes posteriores del tergito IX ligeramente convexos y laterales rectos. Margen posterior del tergito X recto a levemente convexo (Fig. 14). Vista ventral. Margen posterior del esternito VII ligeramente ondulado. El arreglo de los segmentos abdominales VIII-X es más largo que ancho, estrechándose anteroposteriormente. Gonocoxitos VIII (Gc8) triangulares y ligeramente alargados, no convergentes, interconexión muy corta. Esternito IX observable. Gonapófisis VIII (Gp8) corta (Fig. 16). Vista posterior. Apéndices de parámetros visibles. Gc8 ligeramente alargados y orientados ventralmente. Segmentos abdominales IX y X orientados hacia la cara ventral, tan anchos como largos. Margen posterior del tergito IX continuo respecto al margen anterior del tergito X (Fig. 18). Vista lateral. Gc8 ligeramente alargado y triangular, más largo que el tergito IX. Gp8 y Gc9 alargados sobrepasando al tergito X. Tergito IX y X decumbentes hacia la cara ventral. Protuberancia en el Gc8 dispuesta transversalmente respecto al eje longitudinal del cuerpo (Figs. 20, 22).

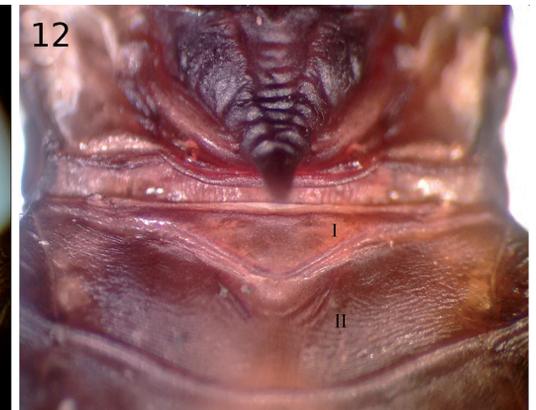
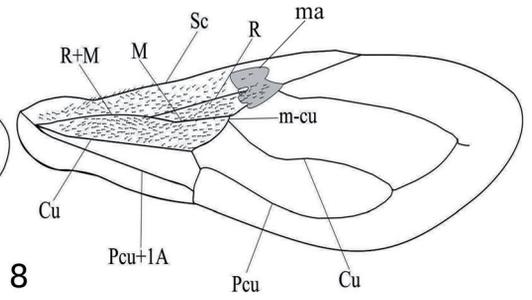
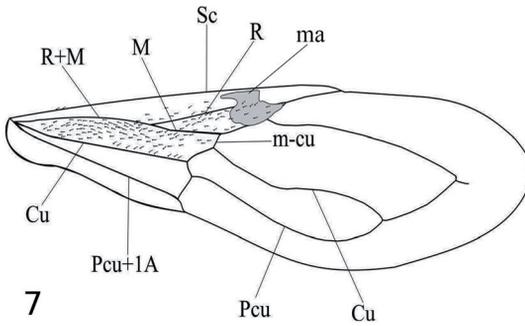
Morfología externa del genital del macho de *E. cuspidatus*. Segmento IX o pigóforo. Ligeramente globuloso tendiendo a tubular, cubierto de setas cortas y erectas excepto en el área proximal la cual es glabra; ápices de los parámetros salientes y muy visibles, margen posterior lacio y ondulado, permitiendo mostrar al proceso mediano del pigóforo. Región glabra del pigóforo y el segmento VIII acoplados. Tergito IX menos quitinizado, presentando setas escasas en la base posterior al segmento IX continúa el segmento X o tubo anal que se extiende sólo hasta el margen anterior del proceso mediano del pigóforo (Figs. 24, 26). Parámetros. Apéndices externos de forma cilíndrica 1+1 articulados, con setas largas erectas y ápices chatos. Porciones esclerotizadas o uñas localizadas subapicalmente (Fig. 34). Proceso mediano del pigóforo. Puntiaigudo y con escasas setas largas. Falosoma. De forma lenguada y aspecto robusto, ligeramente achatado. Soporte del falosoma ligeramente recto, estrecho en su parte media y dilatado en su extremo proximal dorsal. Endosoma ligeramente extendido, difuso y ubicado en la mitad distal del falosoma, más próximo a la cara ventral del mismo. Conjuntiva o pared del endosoma delgada, estrecha y cubriendo la cara ventral del falosoma. Aparato articulador grueso, robusto y dilatado en la región media (Fig. 28). Vesica esclerotizada, convexa y con procesos pequeños y reducidos o poco extendidos (Figs. 30, 32).

Clave para la identificación de las especies de *Eratyrus* Stål
(basada en adultos)

1. Lóbulo anterior del pronoto con 1+1 tubérculos discales en forma de espinas robustas, largas, acuminadas y ligeramente curvas (Figs. 3, 5); hemiélitro alcanza a cubrir el tergito VII; moderada pilosidad (Fig. 1); vesica cóncava y con procesos grandes y amplios o extendidos (Figs. 29, 31).....*E. mucronatus* Stål
- 1'. Lóbulo anterior del pronoto con 1+1 tubérculos discales cortos ligeramente acuminados (Figs. 4, 6); hemiélitro no alcanza a cubrir el tergito VII; abundante pilosidad (Fig. 2); vesica convexa y con procesos pequeños y reducidos o poco extendidos (Figs. 28, 30).....*E. cuspidatus* Stål

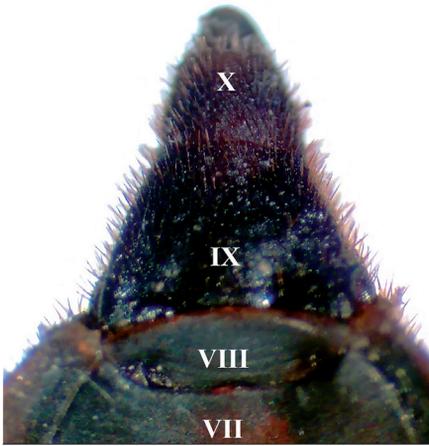


Figuras 1-6. 1-2. Especies del género *Eratyrus* (machos). 1. *E. mucronatus*, vista dorsal. 2. *E. cuspidatus*, vista dorsal. 3-6. Pronoto y escutelo de las especies del género *Eratyrus* (machos). 3. Pronoto y escutelo de *E. mucronatus*, vista dorsal. 4. Pronoto y escutelo de *E. cuspidatus*, vista dorsal. 5. Pronoto y ápice del escutelo de *E. mucronatus*, vista lateral. 6. Pronoto y ápice del escutelo de *E. cuspidatus*, vista lateral.

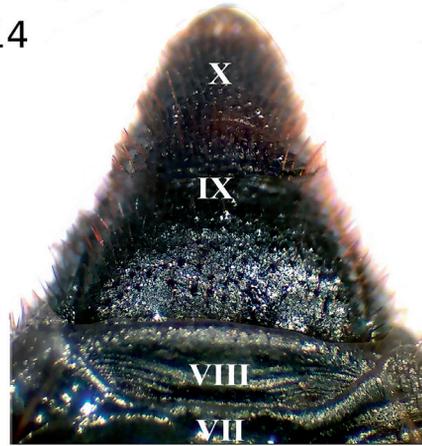


Figuras 7-12. 7-10. Hemiélitro de las especies del género *Eratyrus* (machos). 7. Diagrama del hemiélitro de *E. mucronatus* mostrando pilosidad, venación del ala y ubicación de la mancha en el corio. 8. Diagrama del hemiélitro de *E. cuspidatus* mostrando pilosidad, venación del ala y ubicación de la mancha en el corio. 9. Mancha en el corio del hemiélitro de *E. mucronatus*. 10. Mancha en el corio del hemiélitro de *E. cuspidatus*. 1A: vena anal; Cu: cubitus; M: media; Pcu: postcubitus; R: radius; Sc: subcosta; venas cruzadas: m-cu; ma: mancha. 11-12. Urotergitos I y II de machos: 11. *E. mucronatus*. 12. *E. cuspidatus*.

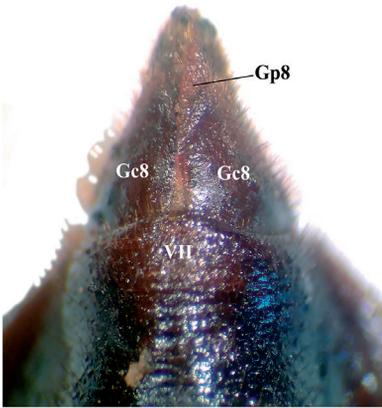
13



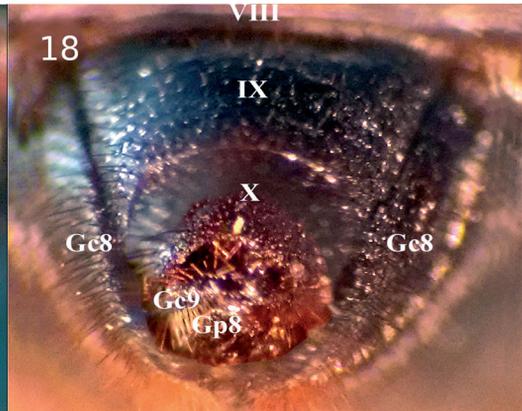
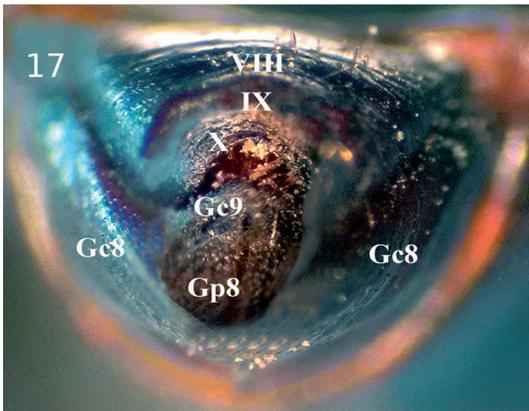
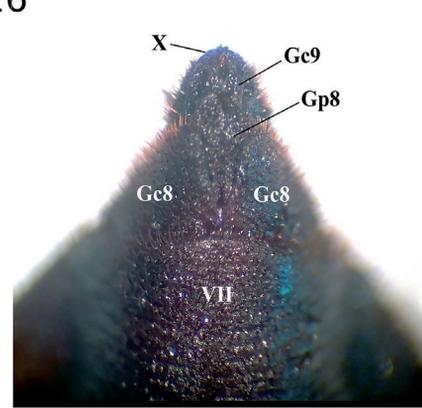
14



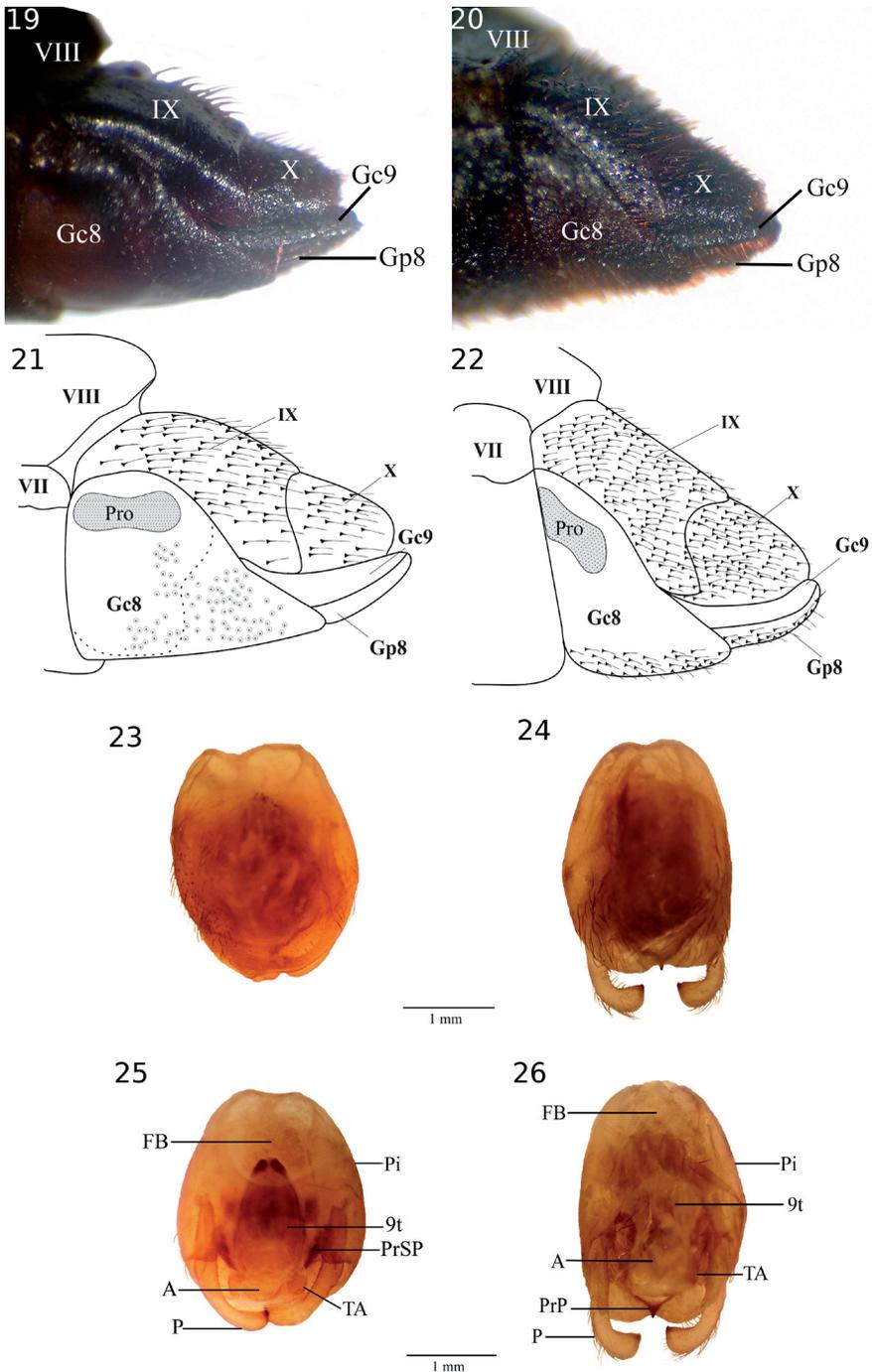
15



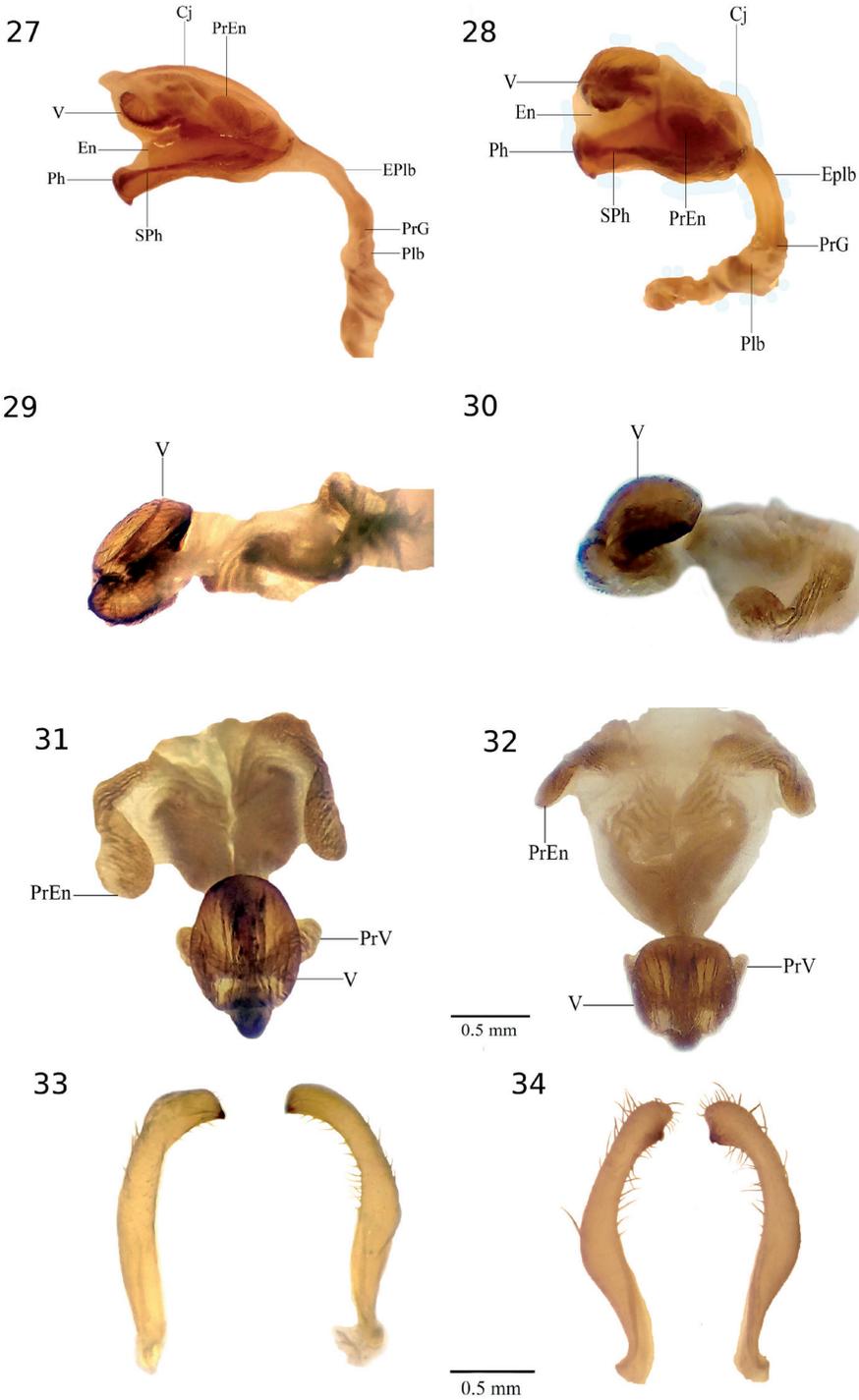
16



Figuras 13-18. Genital externo de las hembras. 13. *E. mucronatus*, vista dorsal. 14. *E. cuspidatus*, vista dorsal. 15. *E. mucronatus*, vista ventral. 16. *E. cuspidatus*, vista ventral. Gp8: gonopófisis 8; Gc8: gonocoxito 8; Gc9: gonocoxito 9. 17. Vista posterior de *E. mucronatus*. 18. Vista posterior de *E. cuspidatus*. Gp8: gonopófisis 8; Gc8: gonocoxito 8.



Figuras 19-26. 19-22. Genital externo de las hembras. 19. Vista de perfil de *E. mucronatus*. 20. Vista de perfil de *E. cuspidatus*. 21. Diagrama de vista de perfil de *E. mucronatus*. 22. Diagrama de vista de perfil de *E. cuspidatus*. Gp8: gonopófisis 8; Gc8: gonocoxito 8; Gc9: gonopófisis 9; Pro: protuberancia. 23-26. Genital externo de los machos. 23. Vista ventral del pigóforo de *E. mucronatus*. 24. Vista ventral del pigóforo de *E. cuspidatus*. 25. Vista dorsal el pigóforo de *E. mucronatus*. 26. Vista dorsal del pigóforo de *E. cuspidatus*. FB: foramen basal; 9t: noveno urotergito; PrSP: proceso superior del pigóforo; A: ano; P: parámero; Pi: pigóforo; TA: tubo anal.



Figuras 27-34. 27-30. Vista de perfil del falosoma y la vesica de las especies de *Eratyrus*. 27 y 29. *E. mucronatus*. 28 y 30. *E. cuspidatus*. Cj: conjuntiva; PrEn: proceso del endosoma; V: vesica; En: endosoma; Ph: falosoma; SPh: soporte del falosoma; Eplb: extensión mediana de la placa basal; PrG: proceso del gonoporo; Plb: placa basal. 31-34. Disección y extracción de la vesica. 31. *E. mucronatus*. 32. *E. cuspidatus*. 33. Parámetros de *E. mucronatus*. 34. Parámetros de *E. cuspidatus*. PrEn: proceso del endosoma; V: vesica; PrV: proceso de la vesica.

Discusión

Los estudios realizados sobre las especies del género *Eratyrus* en el norte de Suramérica dan cuenta de la reciente domiciliación de *E. mucronatus* y la infestación de *E. cuspidatus* a las viviendas por eventos de dispersión, con los consecuentes riesgos de transmisión vectorial de *T. cruzi* en ambientes sinantrópicos (Soto *et al.* 2001; Cortés y Suárez 2005; Rojas *et al.* 2008; Dib *et al.* 2009; Cantillo-Barraza *et al.* 2010; Avendaño-Rangél *et al.* 2011; Otálora-Luna *et al.* 2015). Es pues de vital importancia contar con herramientas que contribuyan a la identificación taxonómica de los vectores, lo cual constituye el primer paso para una mejor comprensión de la historia natural de estas especies, así como para el diseño de estrategias de control y/o eliminación de la transmisión vectorial (Avendaño-Rangel *et al.* 2016).

Ciertos reportes biogeográficos han mostrado que *E. mucronatus* y *E. cuspidatus* se encuentra en zonas de vida de altitudes bajas (~300 msnm) de la cordillera de Los Andes del Ecuador; resaltando las implicaciones epidemiológicas del hallazgo de *E. mucronatus* específicamente en domicilios urbanos y zonas selváticas al este de la cordillera de Los Andes ecuatorianos, mientras que *E. cuspidatus* ha sido encontrado en zonas selváticas costeñas al oeste de la cordillera andina (Abad-Franch *et al.* 2001). Al este de la cordillera de Los Andes, en la Guyana Francesa, se reportó a *E. mucronatus* (Bérenger *et al.* 2009) y, lo registraron infectado con *T. cruzi* en zonas domiciliarias recientemente intervenidas antrópicamente en Perú (Cáceres *et al.* 2010). Al oeste de la cordillera de Los Andes en Colombia se registró a *E. cuspidatus* infectado por *T. cruzi* en ambientes peridomiciliarios (Cortés y Suárez 2005).

En cuanto a los estudios sobre la identificación taxonómica de *E. mucronatus* y *E. cuspidatus* que contribuyeron con la primera distinción taxonómica morfológica entre dichas especies, se han propuesto varios caracteres diagnósticos, entre ellos denotan los lóbulos anteriores del pronoto, proceso mediano del pigóforo, tergito IX y X de la hembra, gonocoxitos y gonapófisis de VIII y IX segmentos (Lent y Jurberg 1970). En trabajos posteriores se ha señalado que, pese a que ambas especies son muy similares y difíciles de distinguir morfológicamente, un carácter diferencial importante es la porción libre de la vesica del genital externo del macho (Lent y Wygodzinsky 1979). Recientemente se describió la morfología de los segmentos abdominales de la hembra de *E. mucronatus* (dos Santos *et al.* 2018), lo cual coincide con nuestros resultados. Sin embargo, en los anteriores trabajos además de no fundamentarse suficientemente los caracteres distintivos entre *E. mucronatus* y *E. cuspidatus*, no se incluyen otros de especial interés taxonómico.

En el presente trabajo se describen y sustentan aún más los siguientes caracteres: a) El color, que aunque en *E. mucronatus* es de aspecto general más oscuro que *E. cuspidatus*, en ambas especies oscila entre marrón oscuro y negro. Sin embargo, se notan tonalidades distintas según la parte corporal al compararlos tanto intra como interespecíficamente. Cabe mencionar que tanto en la percepción como en la propiedad del color corporal están comprometidas características de la vellosoidad relacionadas con la abundancia de dichos vellos y su inclinación con respecto a la superficie de inserción. b) La vesica, aunque similar en cuanto a la esclerotización se diferencia en sus respectivos procesos. c) El fémur, en ambas especies muestra una doble hilera de dentículos (Tabla 1).

Por otra parte, en este trabajo se aportan nuevos caracteres de interés taxonómico distintivos entre ambas especies como son: a) el escutelo, el cual varía interespecíficamente en cuanto a cómo se proyecta el extremo apical y la unión entre el pronoto y el borde anterior del escutelo. b) La vellosoidad corporal, en cuanto a abundancia, patrón de distribución y longitud e inclinación de los pelos. c) El genital externo femenino, en relación al arreglo y tamaño de las placas (gonocoxitos y gonapófisis). d) Los hemiélitros, variables respecto a patrón de distribución de las setas y extensión del hemiélitro y

mancha localizada en el *corium*. e) El urotergito I, con márgenes posteriores variables interespecíficamente (Tabla 1).

Se ha propuesto que el hecho que *E. mucronatus* y *E. cuspidatus* aparezcan respectivamente del lado este y oeste de la cordillera de Los Andes, y que ambas especies estén muy bien contrastadas y diferenciadas morfológicamente, advierte que la especiación de este género es reciente (Scorza 2004), lo cual es consistente con: a) El reciente hallazgo donde *E. mucronatus* es capaz de adaptarse con rapidez a ecotopos artificiales estables (Flores-Martínez *et al.* 2015), b) *Eratyrus* es un género con un reducido número de especies (Lent y Wygodzinsky 1979), y c) Lo señalado por Cobben (1968) en cuanto a que los Reduviidae tienden a una mayor relación tamaño del huevo respecto al del cuerpo de la hembra, siendo en *Eratyrus* esta relación aún más acentuada, ya que aun cuando las hembras de *Eratyrus* son de menor longitud que otros grupos de triatomíneos de gran tamaño como *Dipetalogaster*, *Meccus* y *Triatoma*, sus huevos respecto a la longitud del cuerpo es aún mayor (Barata 1998). Con base en lo antes dicho y en los registros biogeográficos de diversos autores que reportan respectivamente a *E. mucronatus* y *E. cuspidatus* al este y oeste de la cordillera de Los Andes (Lent y Jurberg 1970; Lent y Wygodzinsky 1979; Abad-Franch *et al.* 2001; Soto *et al.* 2001; Cortés y Suárez 2005; Rojas *et al.* 2005; Dib *et al.* 2009; Bérenger *et al.* 2009; Cáceres *et al.* 2010; Cantillo-Barraza *et al.* 2010; Morocoima *et al.* 2010; Avendaño-Rangel *et al.* 2011; Cárdena *et al.* 2011; Chávez *et al.* 2011; Meneguetti *et al.* 2011; Depickère *et al.* 2012; Obara *et al.* 2014; Florez Martínez *et al.* 2015), es válido suponer que dichas especies son vicariantes, conformando dos hipervolumenes diferenciados (Hutchinson 1965). En este caso la vicarianza surgió como resultado de la fragmentación de su nicho a ambos lados de la cordillera de Los Andes. En conclusión, se sugiere que cada especie se desplegó a cada lado de la cordillera andina en un devenir ortogénico restringido por una conformación triangulada por la forma (como Hemiptera, Reduviidae, Triatominae), el tiempo (especiación reciente, emergente) y el espacio (oeste y este de Los Andes), conforme la panbiogeografía propuesta por León Croizat (1958, 1962). Esta hipótesis es susceptible a otros análisis, como pudieran ser los del tipo biogeográfico, filogenético, moleculares, morfológicos etc., y ampliando el muestreo de otras localidades de América.

Tabla 1. Caracteres de *Eratyrus mucronatus* y *Eratyrus cuspidatus* descritos por otros autores y en el presente trabajo.

Carácter	Lent y Jurberg (1970)		Lent y Wygodzinsky (1979)		Presente trabajo	
	<i>E. mucronatus</i>	<i>E. cuspidatus</i>	<i>E. mucronatus</i>	<i>E. cuspidatus</i>	<i>E. mucronatus</i>	<i>E. cuspidatus</i>
Vellosidad	N/P	N/P	N/P	N/P	Setas cortas semi-erectas, más abundantes en la cara dorsal	Abundantes setas cortas y erectas distribuidas en todo el cuerpo
Lóbulo anterior del pronoto	1 + 1 espinosos discales fuertes y grandes, erguidos y ángulos posteriores fuertemente espinosos	1 + 1 tubérculos poco elevados y ángulos posteriores sólo agudos	1 + 1 espinosos discales fuertes	1 + 1 discales cortos y redondeados en el ápice	1+1 tubérculos discales en forma de espinas robustas, largas, acuminadas y ligeramente curvas	1+1 tubérculos discales cortos y ligeramente acuminados

Carinas sub-medias	N/P	N/P	N/P	N/P	Se extienden desde el surco transversal del lóbulo anterior hasta el margen posterior del pronoto	Se extienden desde el lóbulo anterior hasta el margen posterior del pronoto
Escutelo	N/P	N/P	N/P	N/P	Ápice del escutelo de ángulos variables entre 30° y 40° respecto al dorso del abdomen. Espina escutelar alargada y puntiaguda, orientada anteroposteriormente	Ápice del escutelo de ángulos variables entre 40° y 60° respecto al dorso del abdomen. Espina escutelar alargada y puntiaguda, orientado lateralmente
Hemiélitro	N/P	N/P	Corio con mancha sub-apical rojiza comparativamente pequeña, anteriormente no llegando hasta el nivel de la nervadura transversa m-cu	Corio con mancha sub-apical rojiza comparativamente grande, alcanzando o sobrepasando anteriormente el nivel de la nervadura transversa m-cu	Alcanza a cubrir el tergito VIII; moderada pilosidad entre las regiones delimitadas por las venas Cu y R+M, M y R, R y Sc; mancha ubicada en la región posterior del <i>corium</i> , delimitada por las venas M y Sc, escasamente pilosa, pálida y de color variable entre individuos, en unos rojiza y en otros blanca	No alcanza a cubrir el tergito VIII; abundante pilosidad, aunque disminuye entre la región delimitada por las venas R y Sc; mancha ubicada en la región posterior del <i>corium</i> , delimitada por las venas M y Sc, pilosa, de color variable entre individuos, en unos rojos y en otros casi rojiza
Metáfémur	N/P	N/P	N/P	N/P	Con uno o dos dentículos similares entre sí	Sin dentículos
Margen posterior del uroterguito I	N/P	N/P	N/P	N/P	Ondulado y recto en su ápice	Ligeramente ondulado y redondeado en su ápice
Margen posterior del esternito VII (♀)	N/P	N/P	N/P	N/P	Recto a cóncavo en los extremos	Recto y robusto

Margen posterior del esternito VIII (♀)	N/P	N/P	N/P	N/P	VD. Recto a convexo; VV. ondulado	VD. Recto; VV. ligeramente ondulado
Forma del arreglo de los segmentos abdominales IX-X	N/P	N/P	N/P	N/P	Trapezoidal alargado	Trapezoidal corto
Gonocoxito del segmento VIII (Gc8)	Menor, borde interno en línea simple, borde externo corto	Mayor, borde interno en línea quebrada, borde externo corto	N/P	N/P	Triangulares alargados, interconexión larga	Triangulares y ligeramente alargados, interconexión muy corta
Gonapófisis del segmento VIII (G8)	Corto y ancho	Largo y estrecho	N/P	N/P	Alargada	Corta
Margen posterior del tergito IX	N/P	N/P	N/P	N/P	Separado del tergito X	Continuo al tergito X
Pigóforo	N/P	N/P	N/P	N/P	Globuloso; margen posterior lacio; tubo anal sobrepasando al PrP	Ligeramente globuloso; margen posterior lacio y ondulado, permitiendo mostrar al proceso mediano del pigóforo; tubo anal se extiende sólo hasta el margen anterior del PrP
Falosoma (Ph)	N/P	N/P	N/P	N/P	De forma lenguada, de aspecto grácil, alargado; soporte del falosoma recto, estrecho y dilatado en su extremo proximal ventral; aparato articulador delgado, grácil y dilatado apicalmente	De forma lenguado, de aspecto robusto, ligeramente achatado; soporte del falosoma ligeramente recto, estrecho en su parte media y dilatado en su extremo proximal dorsal; aparato articulador grueso, robusto y dilatado en la región media

Vesica o proceso mediano distal (V)	Cara inferior de perfil excavado y con expansiones laterales membranosas pequeñas	Cara inferior de perfil saliente y con expansiones laterales membranosas grandes	Parte libre convexa en el ápice en VL	Parte libre achatada o ligeramente cóncava en el ápice en VL	Esclerotizada, cóncava y de procesos grandes y amplios o extendidos	Esclerotizada, convexa y de procesos pequeños y reducidos o poco extendidos
Proceso mediano del pigóforo (PrP)	Saliente, proyectado fuera del pigóforo	No sobrepasa el borde posterior del pigóforo	N/P	N/P	N/P	N/P
Parámetros	N/P	N/P	N/P	N/P	Apéndices externos de forma cilíndrica 1+1 articulados, con setas cortas semi erectas, con ápices ligeramente curvos, oscuros y esclerotizados, parecidos a una uña	Apéndices externos de forma cilíndrica 1+1 articulados, con setas largas erectas y ápices chatos. Porciones esclerotizadas o uñas localizadas sub-apicalmente

Agradecimientos

A Jaime Péfaur y Josué Moreno. A la Universidad de Antioquia (UdeA), Colombia.

Literatura Citada

- Abad-Franch, F., Paucar C., A., Carpio C., C., Cuba Cuba, C.A., Aguilar V., H.M. y Miles, M.A. (2001)** Biogeography of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) in Ecuador: implications for the design of control strategies. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96(5): 611-620.
- Avendaño-Rangel, F., Péfaur, J., Lizano, E., Aldana, E., Velásquez-Olivares, D. y Concepción, J. (2011)** *Eratyrus mucronatus* (Hemiptera, Triatominae) domiciliado y alimentado con sangre humana y canina en el Estado Mérida, Venezuela: Un riesgo potencial para la transmisión de la Enfermedad de Chagas: Nota Técnica. *Revista Científica FCV-LUZ*, 21(5): 421-424.
- Avendaño-Rangel, F., Sandoval, C.M. y Aldana, E. (2016)** Descripción de setas cuticulares externas de cabeza, tórax, patas, abdomen y genitales en cuatro especies de Triatominae. *Biomédica*, 36(3): 354-358. <https://dx.doi.org/10.7705/biomedica.v36i3.3122>
- Barata, J.M.S. (1998)** Macroscopic and exochorial structures of Triatominae eggs (Hemiptera, Reduviidae): *En: RU Carcavallo, Galíndez Girón, Jurberg y Lent. Atlas of Chagas Disease Vectors in the Americas*, 2: 409-448.
- Bérenger, J.M., Pluot-Sigwalt, D., Blanchet, D. y Aznar, C. (2009)** The Triatominae species of French Guiana (Heteroptera: Reduviidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 104(8): 1111-1116.
- Cáceres, A.G., Vega, S., Ancca, J., Pinto, J., Vela, G., Cárdenas, V., Ruiz, J., Alva, P.,**

- Ruiz, J., Alvarado, A., Arévalo, H., Cruzado, F., Vela, F. y Náquira, C. (2010) Aspectos entomológicos de la enfermedad de Chagas en Huallaga y Picota, San Martín, Perú. *Anales de la Facultad de Medicina*, 71(1): 28-36.
- Cantillo-Barraza, O., Gómez-Palacio, A., Salazar, D., Mejía-Jaramillo, A.M., Calle, J. y Triana, O. (2010) Distribución geográfica y ecoepidemiología de la fauna de triatomíneos (Reduviidae: Triatominae) en la Isla Margarita del departamento de Bolívar, Colombia. *Biomédica*, 30(3): 382-389.
- Carcavallo, R.U., Jurberg, J. y Lent, H. (1999) Phylogeny of the Triatominae. *Atlas of Chagas disease vectors in the Americas*, 3: 925-969.
- Cárdena, S.R., Agustín, B., Martí, G.A., Susevich, M.L., Luna, J., Nieves, E., Obed, Y. y Rabinovich, J.E. (2011) Evidencias de la domiciliación de *Eratyrus mucronatus* (Reduviidae: Triatominae) infectado naturalmente con *Trypanosoma cruzi*, Cúcuta, Colombia. En: Memorias XV Congreso Colombiano de Parasitología y Medicina Tropical. Bogotá, Colombia. p. 256-257.
- Craw, R. y Heads, M. (1986) Reading Croizat: On the edge of biology. *Rivista di Biologia/Biologia Forum*, 81(4): 499-532.
- Cobben, R.H. (1968) Evolutionary trends in Heteroptera Part I: Eggs, architecture of the shell, gross embryology and eclosion. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation.
- Cortés, L.A. y Suárez, H.A. (2005) Triatomíneos (Reduviidae: Triatominae) en un foco de enfermedad de Chagas en Talaigua Nuevo Bolívar, Colombia. *Biomédica*, 25: 4.
- Croizat, L. (1958) *Panbiogeography or an Introductory Synthesis of Zoogeography, Phytogeography, and Geology, with notes on Evolution, Systematics, Ecology, Anthropology, etc. Vol. 1: The New World*. L. Croizat, Caracas, Venezuela.
- Croizat, L. (1962) *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*. L. Croizat, Caracas, Venezuela.
- Derrida, J. (1986) Leer lo ilegible: Entrevista con Carmen González-Marín. 1986. *Revista de Occidente*, 62-63: 160-182.
- Depickère, S., Durán, P., López, R., Martínez, E. y Chávez, T. (2012) After five years of chemical control: Colonies of the triatomine *Eratyrus mucronatus* are still present in Bolivia. *Acta Tropica*, 12(3): 234-238.
- Dib, J., Barnabe, C., Tibayrenc, M. y Triana, O. (2009) Incrimination of *Eratyrus cuspidatus* (Stål) in the transmission of Chagas' disease by molecular epidemiology analysis of *Trypanosoma cruzi* isolates from a geographically restricted area in the north of Colombia. *Acta Tropica*, 111(3): 237-242.
- Dos Santos Rodrigues, J.M., da Rosa, J.A., Moreira, F.F.F. y Galvão, C. (2018) Morphology of the terminal abdominal segments in females of Triatominae (Insecta: Hemiptera: Reduviidae). *Acta Tropica*, 185: 86-97.
- Flórez Martínez, M., Rojas Rodríguez, J.L. y Angulo Silva, V.M. (2015) Biología de *Eratyrus mucronatus* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) en condiciones de laboratorio. *Boletín de Malariología y Salud Ambiental*, 55(1): 69-85.
- Gil-Santana, H. y Galvão, C. (2013) Description of the male genitalia of *Belminus rugulosus* Stål and *Belminus corredori* Galvão & Angulo, and comments on the holotype of *Parabelminus yurupucu* Lent & Wygodzinsky (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae: Triatominae: Bolboderini). *Zootaxa*, 3746(4): 587-596. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3746.4.6>
- Grehan, J.R. (1984) Evolution by law: Croizat's "orthogeny" and Darwin's "laws of growth". *Tatuara*, 27(1): 14-19.
- Grehan, J.R. (1989) New Zealand panbiogeography: past, present, and future. *New Zealand Journal of Zoology*, 16(4): 513-525.
- Grehan, J.R. (2018) Orthogenesis. *The International Encyclopedia of Biological Anthropology*,

1-2.

- Griffiths, P. (1993)** Functional analysis and proper functions. *British Journal for the Philosophy of Science*, 44: 409-422.
- De Oliveira Meneguetti, D.U., Trevisan, O., Rosa, R.M. y Camargo, L.M.A. (2011)** First report of *Eratyrus mucronatus* Stål, 1859 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae), in the State of Rondônia, Brazil. *Revista Brasileira de Medicina Tropical*, 44(4): 511-512.
- Hutchinson, G.E. (1965)** The ecological theater and the evolutionary play. New Haven. Yale University Press. 1965. p. 14.
- Lent, H. y Jurberg, J. (1970)** O gênero *Eratyrus* Stål, 1859, com um estudo sobre genitalia externa (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Revista Brasileira de Biologia*, 30(2): 297-312.
- Lent, H. y Wygodzinsky, P. (1979)** Revision of the Triatominae Hemiptera, Reduviidae, and their significance as vectors of Chagas' disease. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 163(3): 123-520.
- Llorente, J., Morrone, J.J., Bueno, A., Pérez-Hernández, R., Viloría, A. y Espinosa, D. (2000)** Historia del desarrollo y la recepción de las ideas panbiogeográficas de León Croizat. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 24(93): 549-577.
- Llorente, J., Morrone, J.J., Bueno, A., Pérez-Hernández, R., Viloría, A. y Espinosa, D. (2003)** Un ensayo sobre las ideas biogeográficas de León Croizat. Una perspectiva Latinoamericana de la biogeografía. Mexico City UNAM Facultad de Ciencias. 39-68.
- Morocoima, A., Chique, J., Herrera, L. y Urdaneta-Morales, S. (2010)** *Eratyrus mucronatus* Stål, 1859 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae): primer registro para el estado Anzoátegui (Venezuela). *Boletín de Malariología y Salud Ambiental*, 50(2): 307-310.
- Morrone, J.J. (2000)** Entre el escarnio y el encomio: León Croizat y la panbiogeografía. *Interciencia*, 25(1): 41-47.
- Morrone, J.J. (2004)** Homología biogeográfica: Las coordenadas especiales de la vida. Cuadernos del Instituto de Biología 37, Instituto de Biología, UNAM, México D.F. 199 pp.
- Obara, M., Cardoso, A., Pinto, M., Souza, C., Albuquerque e Silva, R. y Gurgel-Gonçalves, R. (2014)** *Eratyrus mucronatus* Stål, 1859 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae): first report in the State of Acre, Brazil, and updated geographic distribution in South America. *Check List*, 9(4): 851-854. doi: <http://dx.doi.org/10.15560/9.4.851>
- Otálora-Luna, F., Aldana, E. y Viloría, A. (2015)** Triatomines or humans: who are the invaders? *Ludus Vitalis*, 23(43): 223-230.
- Otálora-Luna, F., Aldana, E. y Viloría, A. (2017)** Crítica a la teoría de la evolución pura: hacia la belleza estructural. *Ludus Vitalis*, 25(47): 167-185.
- Páez-Rondón, O., Otálora-Luna, F. y Aldana, E. (2017)** Revalidation of synonymy between *Nesotriatoma flavida* and *N. bruneri* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Journal of Arthropod-Borne Diseases*, 11(4): 446-452.
- Rédei, D. y Tsai J.F. (2011)** The assassin bug subfamilies Centrocnemidinae and Holoptilinae in Taiwan (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 51: 411-442.
- Rojas, M.E., Várquez, P., Villarreal, M.F., Velandia, C., Vergara, L., Morán-Borges, Y.H., Ontiveros, J., Calderón, M.Y., Chiurillo-Siervo, M.A., Rodríguez-Bonfante, C., Aldana, E., Concepción, J.L. y 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. *Cadernos de Saúde Pública*, 24: 2323-2333.
- Sandoval Ramirez, C.M., Nieves Blanco, E.E., Gutiérrez Marin, R., Jaimes Mendez, D.A.,**

- Ortiz Rodríguez, N., Otálora-Luna, F. y Aldana, E.J. (2015)** Morphometric analysis of the host effect on phenotypical variation of *Belminus ferroae* (Hemiptera: Triatominae). *Psyche*, 2015, ID 613614, 12 pp.
- Scorza, J.V. (2004)** ¿Antiguas enzootias o endemias emergentes?. *Boletín de Malariología y Salud Ambiental*, 44(2): 61-65.
- Schuh, R.T. y Slater, J.A. (1995)** True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): classification and natural history. Ithaca, EEUU, Cornell University Press. 178 pp.
- Soto Vivas, A.Y., Barazarte, H. y Molina de Fernández, D. (2001)** Primer registro de *Eratyrus mucronatus* Stål, 1959 (Hemiptera: Reduviidae) en el ambiente domiciliario en Venezuela. *Entomotropica*, 16(3): 215-217.
- Triana Chávez, O., Mejía Jaramillo, A.M. y Gómez Palacio, A.M. (2011)** Fronteras de investigación en enfermedades infecciosas: Modelo enfermedad de Chagas. Primera edición. Medellín Colombia, Universidad de Antioquia, p. 59-61
- Walsh, D.M. (2000)** Chasing shadows: Natural selection and adaptation. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 31(1): 135-153.
- Weirauch, C. (2008)** Cladistic analysis of Reduviidae (Heteroptera: Cimicomorpha) based on morphological characters. *Systematic Entomology*, 33: 229-274.
- Zeledón, R. y Rabinovich, J.E. (1981)** Chagas disease: An ecological appraisal with special emphasis on its insect vectors. *Annual Review of Entomology*, 26(1): 101-133.