

**UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y**

**ARTES DE CHIAPAS**

**INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**TESIS**

**PATRONES BIOGEOGRÁFICOS DE LA  
SUBFAMILIA TRIATOMINAE (ORDEN:  
HEMÍPTERA) EN EL NUEVO MUNDO**

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS EN  
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN DE  
ECOSISTEMAS TROPICALES**

PRESENTA

**MIREYA GÓMEZ HERNÁNDEZ**



Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Marzo de 2024

**UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y  
ARTES DE CHIAPAS**  
INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**TESIS**

**PATRONES BIOGEOGRÁFICOS DE LA  
SUBFAMILIA TRIATOMINAE (ORDEN:  
HEMÍPTERA) EN EL NUEVO MUNDO**

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y  
CONSERVACIÓN DE ECOSISTEMAS  
TROPICALES**

PRESENTA

**MIREYA GÓMEZ HERNÁNDEZ**

Director

DR. WILFREDO A. MATAMOROS ORTEGA  
INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS, UNICACH

Co-Director

DR. JOSÉ ANTONIO DE FUENTES VICENTE  
INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS, UNICACH

Asesora

DRA. LILIAN YÉPEZ MULIA

INSTITUTO MEXICANO DEL SEGURO SOCIAL



Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Marzo de 2024



**UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS**  
**SECRETARÍA ACADÉMICA**  
**DIRECCIÓN DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas a 11 de marzo de 2024  
Oficio No. SA/DIP/0174/2024  
Asunto: Autorización de Impresión de Tesis

**C. Mireya Gómez Hernández**  
**CVU: 1179664**  
Candidata al Grado de Maestra en Ciencias en Biodiversidad y  
Conservación de Ecosistemas Tropicales  
Instituto de Ciencias Biológicas  
UNICACH  
**Presente**

Con fundamento en la opinión favorable emitida por escrito por la Comisión Revisora que analizó el trabajo terminal presentado por usted, denominado **Patrones Biogeográficos de la Subfamilia Triatominae (Orden: Hemiptera)** en el Nuevo Mundo, cuyo Director de tesis es el Dr. Wilfredo Antonio Matamoros Ortega (CVU: 665651) quien avala el cumplimiento de los criterios metodológicos y de contenido; esta Dirección a mi cargo **autoriza** la impresión del documento en cita, para la defensa oral del mismo, en el examen que habrá de sustentar para obtener el **Grado de Maestra en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales**.

Es imprescindible observar las características normativas que debe guardar el documento impreso, así como realizar la entrega en esta Dirección de un ejemplar empastado.

**Atentamente**  
**“Por la Cultura de mi Raza”**

**Dra. Carolina Orantes García**  
**Directora**



C.c.p. Dra. Alma Gabriela Verdugo Valdez, Directora del Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH. Para su conocimiento.  
Dr. José Antonio De Fuentes Vicente, Coordinador del Posgrado, Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH. Para su conocimiento.  
Archivo/minutario.

RJAG/COG/igp/gr

**2024 Año de Felipe Carrillo Puerto**  
**BENEMÉRITO DEL PROLETARIADO,**  
**REVOLUCIONARIO Y DEFENSOR DEL MAYAB.**



Dirección de Investigación y Posgrado  
Libramiento Norte Poniente 1150 C.P. 29039  
Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México  
Teléfono: (961) 61 70440 Ext: 4360  
investigacionyposgrado@unicach.mx

## **DEDICATORIA Y AGRADECIMIENTOS**

Al concluir una meta más en esta etapa maravillosa de mi vida, quiero agradecer y dedicarles profundamente a todos aquellos que hicieron posibles este sueño, quienes estuvieron conmigo en este caminar y siempre fueron mi inspiración, apoyo y fortaleza. Especialmente a DIOS, mi madre, mis hermanas, mi novio Carlos y a mi amiga Viri.

Agradezco también al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnología (CONAHCYT) por otorgarme un apoyo con la cual fue posible esta investigación, a la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas y al posgrado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas tropicales.

A mi director de tesis Dr. Willfredo y mis asesores Dra. Lilian Yépez y al Dr. de Fuentes-Vicente, por la colaboración y ejecución de este trabajo. A los revisores por mejorar el manuscrito.

A mis compañeros del laboratorio de diversidad acuática y biogeografía, que a través de sus asesorías me ayudaron a mejorar los resultados de este trabajo, que sin su ayuda no lo hubiera logrado.

# ÍNDICE

RESUMEN GENERAL.....	1
CAPITULO 1. Introducción general.....	2
CAPITULO 2. Biorregiones revisadas del nuevo mundo y correlatos ambientales para vectores de enfermedad de Chagas (Hemiptera, Triatominae).....	6
RESUMEN.....	6
INTRODUCCIÓN.....	6
MATERIAL Y MÉTODOS.....	8
Datos de distribución de especies.....	8
Árbol taxonómico.....	8
Datos medioambientales.....	9
Delimitación de biorregiones.....	9
Análisis de ordenación.....	9
Análisis de clúster.....	9
Caracterización de las biorregiones.....	9
Análisis de especies indicadoras.....	9
Impulsores medioambientales en la determinación de las biorregiones.....	9
Análisis de redundancia (RDA).....	9
Análisis de árbol de regresión.....	9
RESULTADOS.....	10
Biorregiones y especies indicadoras.....	10
Impulsores medio ambientales.....	11
DISCUSIÓN.....	12
Biorregiones.....	12
Impulsores medioambientales.....	12
CONCLUSIÓN.....	14

CAPITULO 3. Diversidad funcional y relación rasgos-ambiente de los miembros de la subfamilia Triatominae en grandes biorregiones del Nuevo Mundo .....	17
RESUMEN .....	17
INTRODUCCIÓN .....	18
MATERIALES Y MÉTODOS.....	19
Área de estudio.....	19
Construcción de matrices ambientales, de especies y de rasgos.....	20
Diversidad funcional .....	23
Relación rasgo-ambiente a escala continental y regional .....	23
Análisis de RLQ.....	23
Análisis <i>fourthcorner</i> .....	24
RESULTADOS.....	25
Diversidad funcional .....	25
Relación rasgo-ambiente a escala continental .....	26
Relación rasgo-ambiente a escala regional .....	28
DISCUSIÓN .....	35
Diversidad funcional .....	35
Relación rasgo-ambiente .....	35
CONCLUSIONES .....	37
CONCLUSIONES GENERALES.....	38
REFERENCIAS DOCUMENTALES .....	39
ANEXOS .....	49

# ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.- Áreas geoepidemiológicas determinadas por diferentes estudios: A) Schofield y Galvão (2009); B) OPS/OMS (2011); C) Ceccarelli et al. (2018); D) de Arias et al. (2022) .....	7
Figura 2.- Puntos de ocurrencias de las 139 especies de la subfamilia Triatominae.....	8
Figura 3.- Resultados del análisis de agrupación UPGMA (A), análisis de ordenación NMDS (B) y mapa de América que muestra las biorregiones detectadas en ambos análisis (C). Coeficiente cofenético UPGMA = 0,812; stress NMDS = 0,149. ChAn= Chaco-Andino; CCPa= Caatinga-Cerrado-Pampa; AmAn= Amazónico-Andino; Pa= Panamanian; Ca= Caribe; CeMe= Centro de México; NoM-USA= Norte de México-Estados Unidos de América.....	10
Figura 4.- Resultados del análisis de especies indicadoras con VNI >60 %, para cada biorregión. ChAn= Chaco-Andino; CCPa= Caatinga-Cerrado-Pampa; AmAn= Amazónico-Andino; Pa= Panamanian; Ca= Caribe; CeMe= Centro de México; NoM-USA= Norte de México-Estados Unidos.....	11
Figura 5.- Resultado del análisis de redundancia (RDA) de las principales biorregiones y variables medioambientales. Las elipses representan el intervalo de confianza del 95 %. ChAn= Chaco-Andino; CCPa= Caatinga-Cerrado-Pampa; AmAn= Amazónico-Andino; Pa= Panamanian; Ca= Caribe; CeMe= Centro de México; NoM-USA= Norte de México -Estados Unidos. BIO19= Precipitación del trimestre más frío; BIO18=Precipitación del trimestre más cálido; BIO15= Estacionalidad de precipitación; BIO8= Temperatura media del trimestre más húmedo; TPI= Índice de posición topográfica; COV.VEG= Porcentaje de cobertura vegetal.....	12
Figura 6.- Resultado del análisis de regresión multivariante de la relación entre biorregiones y variables medioambientales. Los gráficos de barras indican la proporción de categorías de biorregiones en los nodos terminales. Los números en	

la parte inferior de las hojas indican el número (n) de celdas dentro de cada grupo. ChAn= Chaco-Andino; CCPa= Caatinga-Cerrado-Pampa; AmAn= Amazónico-Andino; Pa= Panamanian; Ca= Caribe; CeMe= Centro de México; NoM-USA= Norte de México-Estados Unidos. BIO19= Precipitación del trimestre más frío; BIO18=Precipitación del trimestre más cálido; BIO15= Estacionalidad de la precipitación; BIO8= Temperatura media del trimestre más húmedo; TPI= Índice de posición topográfica; COV.VEG= Porcentaje de cobertura vegetal..... 13

Figura 3. 1.- Biorregiones del nuevo mundo. ChAn= Chaco-Yino; CCPa= Caatinga-Cerrado-Pampa; AmAn= Amazonico-Andino; Pa= Panamanian; CeMe= Centro de México; NoM-USA= Norte de México- Estados Unidos de América. .... 20

Figura 3. 2.- Mapa de Diversidad Funcional (DFun) de la subfamilia Triatominae.. ..... 26

Figura 3. 3.- Resultado global del analisis de RLQ, presentando los primeros dos ejes principales. Círculos verdes representan rasgos y las flechas a las variables ambientales..... 27

Figura 3. 4.- Relaciones bivariados entre los rasgos y las variables ambientales. Positiva (rojo) y negativa (azul). Los números de la leyenda corresponde a la estadística D2 y los asteriscos dentro de las celdas indican el nivel de significancia.....28

Figura 3. 5.- Síntesis general de los resultados de RLQ y cuarta esquina de las relaciones rasgo-ambiente.....30

Figura 3. 6.- Relación multivariada entre rasgos morfofuncionales y variables ambientales BIO15 (estacionalidad de precipitación) y la cobertura vegetal en la biorregión NoM-USA ..... 32

Figura 3. 7.- Relación multivariada entre rasgos morfofuncionales y variables ambientales BIO18 (precipitación del trimestre mas cálido) y la cobertura vegetal en la biorregión CCPa. .... 33

Figura 3. 8.- Relación multivariada entre rasgos morfofuncionales y variables ambientales BIO18 (precipitación del trimestre mas cálido) y elevación en la biorregión ChAn. .... 34



## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1.- Especies indicadoras y principales vectores de la enfermedad de Chagas.....	8
Cuadro 3.1.- Variables ambientales seleccionadas como significativas.....	21
Cuadro 3.2.- Rasgos morfofuncionales de triatominos.....	22

## RESUMEN GENERAL

Los triatominos son insectos hematófagos pertenecientes a la subfamilia Triatominae. Su importancia radica en ser vectores potenciales del parásito *Tripanosoma cruzi*, agente causal de la enfermedad de Chagas. El objetivo principal de esta tesis es analizar los patrones biogeográficos y los impulsores ambientales que determinan dichos patrones. Este trabajo está dividido en tres capítulos, el capítulo 2 se trata de regionalizar las áreas geográficas con base en la distribución geográfica de 135 especies de triatominos que ocurren en el nuevo mundo, así mismo se analizó cuáles son las variables ambientales que están limitando cada biorregión, aplicando análisis estadísticos multivariados como el NMDS, UPGMA, RDA y árbol de regresión. Los análisis demuestran que existen siete biorregiones en el nuevo mundo, caracterizadas por especies únicas de triatominos. Las variables ambientales más importantes para la delimitación de las biorregiones son la precipitación, elevación y la vegetación. En el capítulo 3 se analizó la diversidad funcional basado en rasgos morfofuncionales de 80 especies de triatominos y la relación rasgo-ambiente en las distintas biorregiones. Se aplicaron análisis multivariados para cuantificar la diversidad funcional y para determinar la relación rasgo ambiente se realizó un análisis de ordenación RDA y *fourthcorner*. Se encontró que hay mayor diversidad funcional en las regiones neotropicales que en las regiones subtropicales. Se demostró que las variables ambientales como el clima, la topografía y la vegetación moldean las estructuras morfofuncionales de los triatominos, lo que limita su distribución en ciertas áreas geográficas.

Palabras claves: Triatominae, biorregiones, rasgos morfofuncionales, análisis multivariado.

# CAPÍTULO 1

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La comprensión de las causas principales de los gradientes de diversidad y áreas de distribución de las especies requiere de un enfoque integrativo, que incluye campos como la ecología, biología, evolución y la geografía (Villalobos, 2022). La biogeografía desde un enfoque ecológico y evolutivo sugiere que los patrones espaciales y temporales de distribución son producto de la influencia del clima presente y pasado en diferentes regiones geográficas (Cox *et al.*, 2016), así como de la historia geológica de la región en estudio (Llorente-Bousquets y Morrone, 2001). Uno de los principales objetivos de la biogeografía es clasificar la biota del planeta en unidades geográficas, estas unidades se denominan regiones biogeográficas y generalmente definen los límites de la distribución de las especies a una gran escala espacial (Escalante, 2009; Mateo y Bollo, 2016; Daru *et al.*, 2017). Por lo tanto, la determinación de las regiones biogeográficas nos ayuda a comprender los patrones biogeográficos relacionados a la distribución de las especies, así como también, permite comprender y analizar los procesos del recambio genético y taxonómico (Müller, 1974; Lozano y Meaza, 2003; Kreft y Jetz, 2010; González-Orozco *et al.*, 2014). Desde un enfoque evolutivo, las relaciones de parentesco entre las especies y linajes permiten cuantificar la generación y extinción de las especies a lo largo del tiempo, así como la historia evolutiva de sus características. Estos enfoques, permiten responder preguntas aplicadas a la conservación de la biodiversidad e incluso la prevención de enfermedades. Bajo este mismo enfoque integrador, es posible estudiar fenómenos globales sobre el origen y destino de las enfermedades infecciosas (Villalobos, 2022).

Por otra parte, los gradientes de diversidad biológica se pueden cuantificar a partir de la variedad de rasgos individuales de las especies dentro de una comunidad, denominado diversidad funcional (FD por sus siglas en inglés) ( McGill *et al.*, 2006 ). La cual ha ayudado a comprender la estructura y la dinámica de las comunidades ecológicas, y predecir su respuesta a perturbaciones naturales o humanas (Diaz y

Cabido, 1997). Los rasgos funcionales generalmente se definen como cualquier característica medible a nivel individual que directa o indirectamente afecta la condición física o el desempeño general de los individuos (p. ej., crecimiento, fecundidad, supervivencia) (Violle *et al.*, 2014). Según la naturaleza exacta de los rasgos medidos, los rasgos pueden influir en las tolerancias ambientales y los requisitos del hábitat. Por lo tanto, estos rasgos determinan dónde puede vivir una especie y por ende delimita su distribución en el espacio geográfico (Steneck y Dethier 1994; Lavorel *et al.*, 1997).

Estudiar los patrones de distribución espacial de insectos vectores es fundamental para conocer los mecanismos subyacentes a la incidencia de enfermedades transmitidas por vectores debido a los cambios ambientales que afectan directa o indirectamente a la distribución de las especies (Gorla, 2021, Arbo *et al.*, 2022). Por ejemplo, los escenarios eco-epidemiológicos para la transmisión de la enfermedad de Chagas son complejos, ya que interactúan componentes de diferente naturaleza y se ha convertido en una problemática socioambiental (Ceccarelli, 2018), por lo tanto, las medidas de control de vectores para disminuir el contacto humano-vector y la transmisión de la enfermedad son difíciles de implementar en todos los contextos geográficos, debido a la heterogeneidad ambiental, espacial y demográfica que moldean el patrón de riqueza de especies de triatomíneos (Moncayo y Silveira, 2009). Por lo que es necesario contar con más y mejores herramientas para la adecuada caracterización de los escenarios de riesgo y transmisión de esta enfermedad.

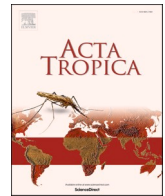
Los miembros de la subfamilia Triatominae (Orden: Hemiptera) son un grupo de insectos hematófagos, vectores del parásito *Trypanosoma cruzi*, agente causal de la enfermedad de Chagas (Chagas, 1909), la cual se transmite por diferentes vías: congénita, transfusional, trasplante de órganos u oral, pero el principal mecanismo de transmisión es vectorial por medio de la picadura de los triatomíneos infectados al depositar sus heces sobre la piel o mucosas del huésped. Además, la enfermedad de Chagas es una de las principales enfermedades tropicales desatendidas (ETD) y ocurre desde el sur de Estados Unidos hasta Argentina, donde afecta entre 6 y 8

millones de personas (OMS, 2021), presenta los mayores impactos sociales y económicos entre todas las enfermedades infecciosas. Actualmente, cerca de 70 millones de personas en América viven en áreas expuestas al riesgo de contraer la enfermedad de Chagas, convirtiéndose en una problemática médica y económica (OPS/, 2022).

Dado a lo expuesto anteriormente, los triatominos han sido estudiados bajo diversos enfoques, incluyendo la sistemática, biología, ecología, biogeografía y evolución (Reyes-Novelo *et al.*, 2011; Georgieva *et al.*, 2017; Monteiro *et al.*, 2018; Galvão, 2021). En cuanto a la taxonomía de los triatominos, se conocen alrededor de 153 especies, de las cuales tres son fósiles, el grupo está dividido en cinco tribus: Alberproseniini, Bolboderini, Cavernicolini, Rhodniini y Triatomini, con 16 géneros. La mayoría de las especies son vectores potenciales de *T. cruzi* y ocurren en el nuevo mundo. En este continente se distribuyen desde el noreste de Estados Unidos hasta Argentina (Justi y Galvão, 2017; Monteiro *et al.*, 2018; Chaboli Alevi *et al.*, 2021).

En los últimos años ha crecido progresivamente el conocimiento macroecológico y biogeográfico de las enfermedades infecciosas, siendo fundamental para describir y explicar los impulsores espaciales y temporales sobre los patrones de diversidad de los insectos vectores, así como la aparición de nuevos brotes de enfermedades infecciosas en diferentes contextos geográficos (Kilpatrick y Ryolph, 2012; Morens y Fauci, 2013; Fillion *et al.*, 2020; Swei *et al.*, 2020). Sin embargo, los estudios que integran diferentes enfoques para entender los mecanismos y procesos de los patrones de distribución de vectores para la mayoría de las enfermedades infecciosas son escasos, incluyendo la enfermedad de Chagas. Por lo que es importante unificar el conocimiento biológico, ecológico y evolutivo de las especies de triatominos, para tener una mejor comprensión de las causas de los patrones de infección de la enfermedad de Chagas en las diferentes áreas geográficas, así como también facilitar la prevención de riesgo de la enfermedad en escenarios climáticos y demográficos futuros (Murray *et al.*, 2015).

Por lo tanto, el objetivo principal de este estudio es analizar los patrones biogeográficos de la subfamilia Triatominae en el Nuevo Mundo basado en la distribución de sus miembros y sus correlativos ambientales. Para ello, en el capítulo 2 de esta tesis se define las regiones biogeográficas basado en la distribución, composición taxonómica y su relación con las variables ambientales. Por su parte, el capítulo 3 analiza la diversidad funcional a lo largo del continente y la relación especie-rasgo-ambiente. Los resultados de este trabajo permitirán comprender como los factores ambientales afectan la distribución de estos insectos hematófagos vectores de la enfermedad de Chagas y servirá como apoyo para planificar estrategias de vigilancia y control vectorial en las diferentes regiones biogeográficas.



## Revised New World bioregions and environmental correlates for vectors of Chagas disease (Hemiptera, Triatominae)

Mireya Gomez<sup>a</sup>, Wilfredo A. Matamoros<sup>a,\*</sup>, Santiago Larre-Campuzano<sup>a</sup>, Lilián Yépez-Mulia<sup>b</sup>, José A De Fuentes-Vicente<sup>a</sup>, Christopher W. Hoagstrom<sup>c</sup>

<sup>a</sup> Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales, Instituto de Ciencias Biológicas, Libramiento Norte Poniente, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, 1150, Lajas Maciel, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas 29039, Mexico

<sup>b</sup> Unidad de Investigación Médica en Enfermedades Infecciosas y Parasitarias, Unidad Médica de Alta Especialidad-Hospital de Pediatría, Instituto Mexicano del Seguro Social, Centro Médico Nacional Siglo XXI, Ciudad de México 06720, Mexico

<sup>c</sup> Department of Zoology, Weber State University, 1415 Edvalson, Ogden, Utah, USA

### ARTICLE INFO

#### Keywords:

Bioregions  
Chagas disease  
Clustering analysis  
Indicator species analysis  
Multivariate analysis

### ABSTRACT

The subfamily Triatominae includes a group of hematophagous insects, vectors of the parasite *Trypanosoma cruzi*, which is the etiological agent of Chagas disease, also known as American trypanosomiasis. Triatomines occur in the Old and New World and occupy diverse habitats including tropical and temperate areas. Some studies suggest the distributions of triatomines group into three or four regions. This study objectively determined bioregions focused specifically on New World Triatominae, using clustering and ordination analysis. We also identified indicator species by bioregion and investigated relationships among bioregions and environmental variables using redundancy analysis and multivariate regression trees. We delineated seven bioregions specific to Triatominae and linked each with indicator species. This result suggests more biogeographical structure exists than was revealed in earlier studies that were more general, subjective, and based on older taxonomic and distributional information. Precipitation, elevation, and vegetation were important variables in the delimitating bioregions. This implies that more detailed study of how these factors influence triatomine distributions could benefit understanding of how Chagas disease is spread.

### 1. Introduction

A main objective of biogeography is to classify the world biota into geographic units, such as biogeographic regions (bioregions), which represent geographic areas defined by species found in them (Escalante, 2009). Bioregions, in turn, define general limits for distributions of species assemblages (Escalante, 2009; Mateo Rodríguez and Bollo Manent, 2016; Daru et al., 2017). In other words, bioregions are basic macrounits of biodiversity (Daru et al., 2017) and their establishment helps reveal ecological and geological processes that explain the distributions of species (González-Orozco et al., 2014).

Bioregions are often used to answer questions related to species and ecosystem conservation, ecology, and evolution (Kreft and Jetz, 2010; Matamoros et al., 2015; Ennen et al., 2017, 2020). However, bioregions are also relevant to human health, especially regarding vector-borne infectious diseases where the vector-guest-pathogen relationship is closely related to the environment (Lambin et al., 2010; Reisen, 2010).

Areas with suitable conditions allow vector proliferation by providing habitats for reproduction and dispersion, which affects pathogen replication and facilitates vector-guest-pathogen contact and transmission of infectious diseases (Ippoliti et al., 2019). Therefore, bioregions can provide information on vector-distribution patterns and may be a tool for prevention of infectious diseases (Just et al., 2014).

Subfamily Triatominae includes a group of hematophagous (blood feeding) insects that are vectors of the parasite *Trypanosoma cruzi*, which is the etiological agent of Chagas disease, also known as American trypanosomiasis (Chagas, 1909). Although transmission of *T. cruzi* can occur through different routes (e.g., congenital, transfusion, organ transplantation, oral), the main mechanism of transmission to humans and other mammals is vectorial; through the contact of skin or mucous membranes with feces/urine of infected triatomines (WHO, 2023). Currently, there are 160 species described in the subfamily Triatominae (with 157 extant species and three fossil species), grouped into 18 genera and five tribes (Alberproseniini, Bolboderini, Cavernicolini,

\* Corresponding author.

E-mail addresses: [wilmatomoros@yahoo.com](mailto:wilmatomoros@yahoo.com), [wilfredo.matamoros@unicach.mx](mailto:wilfredo.matamoros@unicach.mx) (W.A. Matamoros).

<https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2023.107063>

Received 18 September 2023; Received in revised form 30 October 2023; Accepted 31 October 2023

Available online 8 November 2023

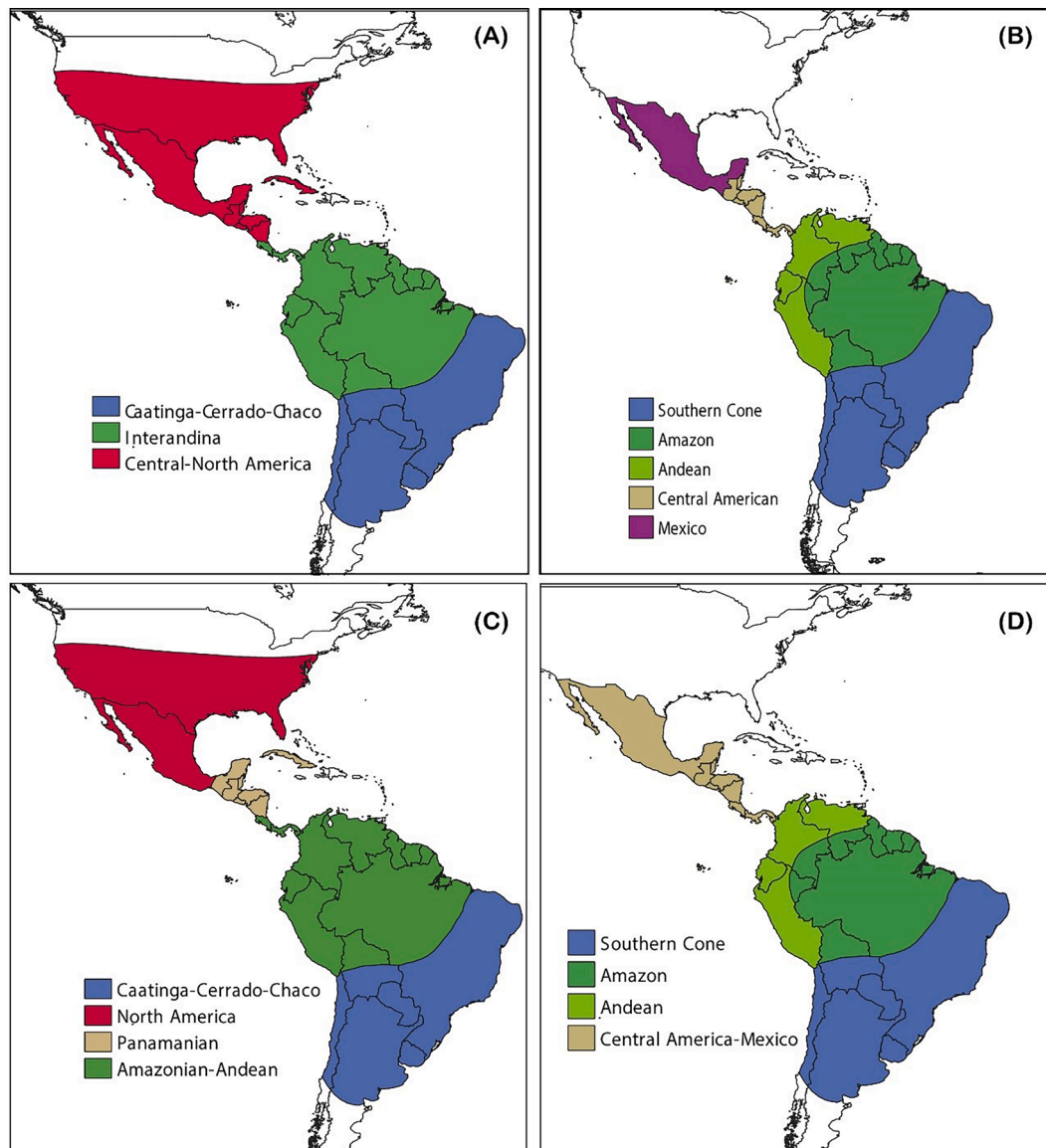
0001-706X/© 2023 Elsevier B.V. All rights reserved.

Rhodniini and Triatomini) (Alevi et al., 2021; Gil-Santana et al., 2022; Oliveira-Correia et al., 2022; Téllez-Rendón et al., 2023; Zhao et al., 2023). Most species are potential vectors of *T. cruzi* and occur in the Old and New World (Justi and Galvão, 2017; Monteiro et al., 2018a; Alevi et al., 2021). This study deals with New World species, a group distributed from the northeastern United States to Argentina.

Chagas disease is a major neglected tropical disease distributed from the southern United States to Argentina, coinciding with the distribution of New World triatomines. Chagas disease affects six to eight million people (WHO, 2023) and presents an acute phase during which, numerous parasites circulate in the blood. While symptoms are often absent or mild and unspecific, some infected people present fever, headache, enlarged lymph glands, muscle pain, difficulty breathing, swelling, and abdominal or chest pain. On the other hand, during the chronic phase, the parasites are hidden mainly in the heart and digestive muscles. In later years, up to a third of patients in the chronic phase suffer from cardiac disorders and up to 10 % suffer from digestive issues (typically enlargement of the esophagus or colon) or from neurological disfunction. Chagas disease represents a major problem with respect to the morbidity and mortality of the general population and has become a

burden that depletes the region's economic resources and affects the social and occupational environment of those suffering from it (Haberland et al., 2013). Currently, about 70 million people in the Americas live in areas where Chagas disease is present (WHO, 2023).

Some biogeographic studies of Triatominae focus solely on understanding and analyzing species-richness patterns (Rodríguez and Gorla, 2004; Diniz-Filho et al., 2013; Fergnani et al., 2013; Esteban et al., 2017; Ceccarelli et al., 2020b). Others suggest the distributions of triatomines group into three or four regions. For example, Schofield and Galvão (2009) conclude the tribe Triatominae is organized into three bioregions: Caatinga-Cerrado-Chaco corridor, inter-Andean, and Central-North America (Fig. 1A). Alternatively, Cecarrelli et al. (2018) divided the Americas into four triatomine bioregions: Caatinga-Cerrado-Chaco, Amazonian-Andean, Panamanian and North American (Fig. 1C) and the Pan American Health Organization/World Health Organization proposed five epidemiological subregions: Southern Cone, Central America, Andean, Amazonian, and Mexico (Fig. 1B) (WHO and PAHO, 2011), but this was later revised by joining Mexico with Central America, leaving four geo-epidemiological subregions (Fig. 1D) (de Arias et al., 2022). Finally, Ferrari et al. (2022) proposed



**Fig. 1.** Geo-epidemiological areas determined by different studies: A) Schofield and Galvão (2009); B) PAHO/WHO (2011); C) Ceccarelli et al. (2018); D) de Arias et al. (2022).



there is a major subdivision between Nearctic and Neotropical triatomines.

The geographic distribution of vector organisms and the diseases they can transmit depends on ecological, socioeconomic, and cultural factors (CDC, 2020). Climate variability influences vector/pathogen adaptation and distribution (Institute of Medicine, 2008; CDC, 2020), potentially altering host-parasite interaction as well as the interaction between vectors and disease incidence (CDC, 2020; Ravazi et al., 2023). The study of relevant ecological factors is important because they help determine the presence and prevalence of Chagas disease. Species of Triatominae occupy diverse habitats from tropical areas with high precipitation, temperature, and low seasonality along with subtropical and temperate areas where precipitation is low and has higher seasonality (Ceccarelli et al., 2018). In addition, elevated availability of water and energy, high habitat heterogeneity and complexity, and low climatic seasonality are each positively associated with species richness of triatomines (Hawkins et al., 2003; Diniz-Filho et al., 2013; Fergnani et al., 2013; Calderón and González, 2020).

In this study we determined bioregions for Triatominae using UPGMA clustering and NMDS ordination analysis, which offer a rigorous delineation and interpretation of bioregions (Kreft and Jetz, 2010). In addition, we determined indicator species for each bioregion along with the environmental variables that drove the determination of each bioregion. With this comprehensive analysis, we aimed to provide an updated and focused framework for the distribution of Triatominae. Improved understanding of triatomine biogeography may help direct subsequent studies striving to predict how species distributions will behave under a changing climate (e.g., Ceccarelli and Rabinovich, 2015).

## 2. Materials and methods

### 2.1. Species distribution data

We gathered distribution data for 139 recognized species of triatomines (see supplementary materials, Table 1). Data were primarily acquired from Ceccarelli et al., (2020a, 2022), with a total of 35,519 record of occurrences. Our dataset included occurrences from Argentina to the northern United States of America, encompassing the whole distribution of New World triatomines (Fig. 2). We did not distinguish between collections made from urban settings and those made in natural settings because each of these represents the natural species distribution and either one can contribute to disease transmission and spread.

Initial dataset cleanup consisted of two steps: standardization of



Fig. 2. Occurrence points of the 139 species subfamily Triatominae.

taxonomic designations using current names (Alevi et al., 2021; Galvão, 2021) and removal of duplicate records. Thereafter, the dataset was reduced to 17,335 records (Fig. 2). Duplicates were eliminated using the software R version 4.2.1 (R Core Team, 2019) package dplyr (Wickham et al., 2021).

After data curation, we built range maps for each species, calculated in the R package alphahull (Pateiro-López and Rodríguez-Casal, 2010), implementing the method of polygon  $\alpha$ -convex hull (Asaeedi et al., 2017). This method estimates the range of a species (Rosser et al., 2012; Lanner et al., 2020; Ceccarelli et al., 2020b; García-Andrade et al., 2021). To determine the appropriate alpha value, different values were tested ( $\alpha = 8, 10, 12, 14, 15, 18$ ) (Ceccarelli et al., 2020b). We chose an  $\alpha=8$  as it maximized the inclusion of occurrence records and had an optimal fit with species-to-species distribution maps. We then built a presence-absence matrix (1–0) by overlaying our final species distribution hulls on a  $1^\circ \times 1^\circ$  ( $\sim 111 \times 111$  km) longitude and latitude grid (species of triatomines in columns, sites corresponding to grid cells in rows). The final data matrix contained 116 species (columns) and 2366 sites (rows). Species that were not included in the matrix had highly restricted distributional ranges, that were biogeographically uninformative. These were mostly species with between one and three records and present only in one grid cell.

### 2.2. Taxonomic tree

Since no completely resolved phylogenetic tree exist for the Triatominae subfamily and available trees recover many groups within the subfamily as paraphyletic (Kieran et al., 2021), we built a new tree including all 116 species analyzed in this study, investigating five levels of classification: tribe, genus, group, species complexes, and species (Monteiro et al., 2018). We built the tree using function *taxa2dist* (Oksanen et al., 2019) of the R package *vegan* (Oksanen et al., 2019), which calculates taxonomic distances species by species and determines classification of a taxonomic matrix (species-family) (Heino and Tolonen, 2018). The tree reflects a hierarchical classification, which can establish broader taxonomic relationships within incomplete

Table 1

Indicator species and main vectors of Chagas disease.

Bioregions	Indicator species	Vector Chagas disease
1 Chacoan-Andean (ChAn)	<i>T. patagonica</i> ; <i>T. platensis</i>	<i>T. patagonica</i> <i>T. infestans</i>
1 Caatinga-Cerrado-Pampa (CCPa)	<i>T. sordida</i> ; <i>T. pseudomaculata</i> ; <i>P. megistus</i> ; <i>P. tertius</i> ; <i>R. neglectus</i>	<i>T. infestans</i> ; <i>T. brasiliensis</i> ; <i>P. megistus</i> ; <i>T. sordida</i>
1 Amazonian-Andean (AmAn)	<i>E. mucronatus</i> ; <i>M. trinidensis</i> ; <i>R. robustus</i> ; <i>R. pictipes</i>	<i>T. dimidiata</i> ; <i>T. infestans</i> ; <i>R. prolixus</i> ; <i>R. pictipes</i> ; <i>R. robustus</i> ; <i>P. geniculatus</i>
1 Panamanian (Pa)	<i>E. cuspidatus</i>	<i>T. dimidiata</i> ; <i>R. prolixus</i> ; <i>R. pallescens</i>
1 Caribbean (Ca)	<i>N. flavida</i>	–
1 Central Mexico (CeMe)	<i>T. barberi</i> ; <i>T. mazzottii</i> ; <i>T. pallidipennis</i> ; <i>T. mexicana</i>	<i>T. barberi</i> ; <i>T. mazzottii</i> ; <i>T. pallidipennis</i> ; <i>T. mexicana</i> ; <i>T. dimidiata</i> , <i>T. phyllosoma</i> ; <i>T. longipennis</i> ; <i>T. gerstaeckeri</i>
1 Northern Mexico-United States of America (NoM-USA)	<i>T. protracta</i> ; <i>T. sanguisuga</i>	<i>T. protracta</i> ; <i>T. sanguisuga</i> ; <i>T. rubida</i> ; <i>T. gerstaeckeri</i> ; <i>T. longipennis</i>

phylogenies (Hardy and Senterre, 2007; Ruhí et al., 2013). Through the construction of trees, several authors have studied the phylogenetic diversity of macroinvertebrates (for example), finding diverse phylogenetic patterns (e.g., Heino and Tolonen, 2018; Rocha et al., 2018). Additionally, the taxonomic tree facilitates calculation of phylogenetic distances (Heino and Tolonen, 2017).

### 2.3. Environmental data

To estimate the influence of environmental conditions and understand how they may drive distributions of triatomines, we downloaded 19 climatic variables related to precipitation and temperature from Worldclim (<https://www.worldclim.org/data/index.html>) and obtained four topography-related variables (elevation, slope, topographic position index [TPI] and terrain ruggedness index [TRI]) from the EarthEnv platform (<https://www.earthenv.org/topography>). We also obtained a vegetation variable (percentage of vegetation cover), from <https://globalmaps.github.io/ptc.html>.

## 3. Bioregion delimitation

Bioregion delimitation was achieved with a suite of methods, following Hatta et al. (2015), with minor modifications. We first calculated a distance matrix of phylogenetic beta diversity PBD (BaseIga and Gómez-Rodríguez, 2019) by applying the UNIfrac metric (unique fraction; Lozupone and Knight, 2005) on our taxonomic tree and presence-absence matrix. The UNIfrac metric is a weighted distance measure of the length of the branches of a taxonomic tree (Lozupone and Knight, 2005). The distance matrix was calculated through the function `beta.pd.decompo` of the R package “picante” (Kembel et al., 2010).

### 3.1. Ordination analysis

Ordination methods offer a first step to identify groups of sites and visualize relationships among groups according to their taxonomic composition (Kreft and Jetz, 2010). We used a non-metric-multidimensional-scaling (NMDS) based PBD matrix to visualize the triatomine distribution data in multidimensional ordination space. We ran NMDS using `metaMDS` in `vegan` (Oksanen et al., 2019) and then plotted and mapped the results by assigning a color to each grid cell according to its position in ordination space.

### 3.2. Cluster analysis

To visualize relationships among clusters, we performed hierarchical clustering analysis, employing the unweighted pair-group method using arithmetic mean (UPGMA) to generate a hierarchical classification of sites (cells). This method is used because UPGMA facilitates hierarchical synthesis among bioregions (Kreft and Jetz, 2010; Matamoros et al., 2015; Ennen et al., 2017, 2020; Rico et al., 2022). The UPGMA analysis was performed using PBD matrix, applying `hclust` function of the R `vegan` package (Oksanen et al., 2019).

To evaluate the performance of UPGMA we calculated a Cophenetic Correlation Coefficient (Sokal et al., 1962). The optimal number of groups for biogeographic regionalization was determined with the use of the silhouette coefficient (Kaufman and Rousseeuw, 1962), using the `fviz_nbclust` function of the R package `factoextra` (Kassambara, 2017). Once the number of groups was defined, the result was presented in a dendrogram and maps using the R packages “Rgdal” (Bivand et al., 2020), “Rgeos” (Bivand and Rundel, 2020) and “Mapprool” (Bivand and Lewin-Koh, 2020). Distinctive colors were assigned to bioregions using the RGB color levels obtained from the centroids of each cluster plotted on the first two NMDS axes. PerMANOVA and paired PerMANOVA tests were performed to test for statistical differences among clusters, using the R `vegan` and `RVAideMemoire` packages (Herve, 2019).

## 4. Characterization of bioregions

### 4.1. Indicator species analyses

To characterize the species composition of each bioregion, we implemented an indicator-species analysis (Dufrene and Legendre, 1997). Dufrene and Legendre (1997) defined an indicator value index (IndVal) to measure associations between species and groups of sites (e.g., bioregions). When  $\text{IndVal} = 1$ , a species occurs in all cells of a bioregion and is absent from all other cells. Alternatively,  $\text{IndVal} = 0$  indicates a species occupies few cells within a bioregion or is widely distributed among three or more bioregions. We ran this procedure with the `multipart` function of the R package `indicspecies` (De Caceres and Legendre, 2009) and determined statistical significance using a permutation test (1000 permutations). We classified species with indicator values  $> 60\%$  and  $p < 0.05$  as indicator species.

## 5. Environmental drivers in determination of bioregions

### 5.1. Redundancy analysis (RDA)

We performed redundancy analysis (RDA) to determine relationship among bioregions and environmental variables. A multivariate RDA analysis combines regression and principal component analysis, offering an advantage over regression alone by identifying predictor variables that explain variation among bioregions (Legendre and Legendre, 2012). However, there is often collinearity among predictor variables, which can result in overfitting of the model (Dormann et al., 2013; O'Brien, 2017). To avoid this, a non-collinear variable selection procedure was used by applying the variance-inflation factor (VIF; Akinwande et al., 2015) method with the `vif` function of the R `car` package (Fox and Weisberg, 2019). The VIF measures how much the variance of a regression coefficient is inflated due to multicollinearity. The smallest possible value of VIF signifies absence of collinearity (Kasambara, 2017). A VIF value  $> 10$  indicates significant collinearity (Crane and Surles, 2002; James et al., 2014). Therefore, variables with VIF values  $< 10$  were retained as free of collinearity and a significance test was performed for each of these variables. As the selected variables did not have the same unit, the data were transformed by the standardization method, which scales each within a range of 0–1 (Christopher, 2017). For this, we used the `decostand` (Oksanen et al., 2019) function, R `vegan` package. Then, we performed the RDA again using only variables free of collinearity and the significance of the model was evaluated based on a permutation test, using the `anova.cca` function of the `vegan` package with 999 permutations (Oksanen et al., 2019).

### 5.2. Regression-tree analysis

The RDA only establishes global relationships among selected environmental variables and bioregions. To determine environmental factors important in determination of bioregions, we used multivariate regression-tree analysis (MRT) (De'ath, 2002), which produces a tree model highlighting the most structures and identifies which of these factors are the most important (Torgo, 2017). This analysis selects the explanatory environmental variables that divide the data into two homogeneous groups of bioregions. This process is repeated until the optimal tree size is obtained, however, to avoid overfitting the model, we used cross-validation method (Breiman et al., 1984). This method allows selecting the tree size with the minimum estimated error rate and with the highest predictive power (Borcard et al., 2011; Smith et al., 2019).

## 6. Results

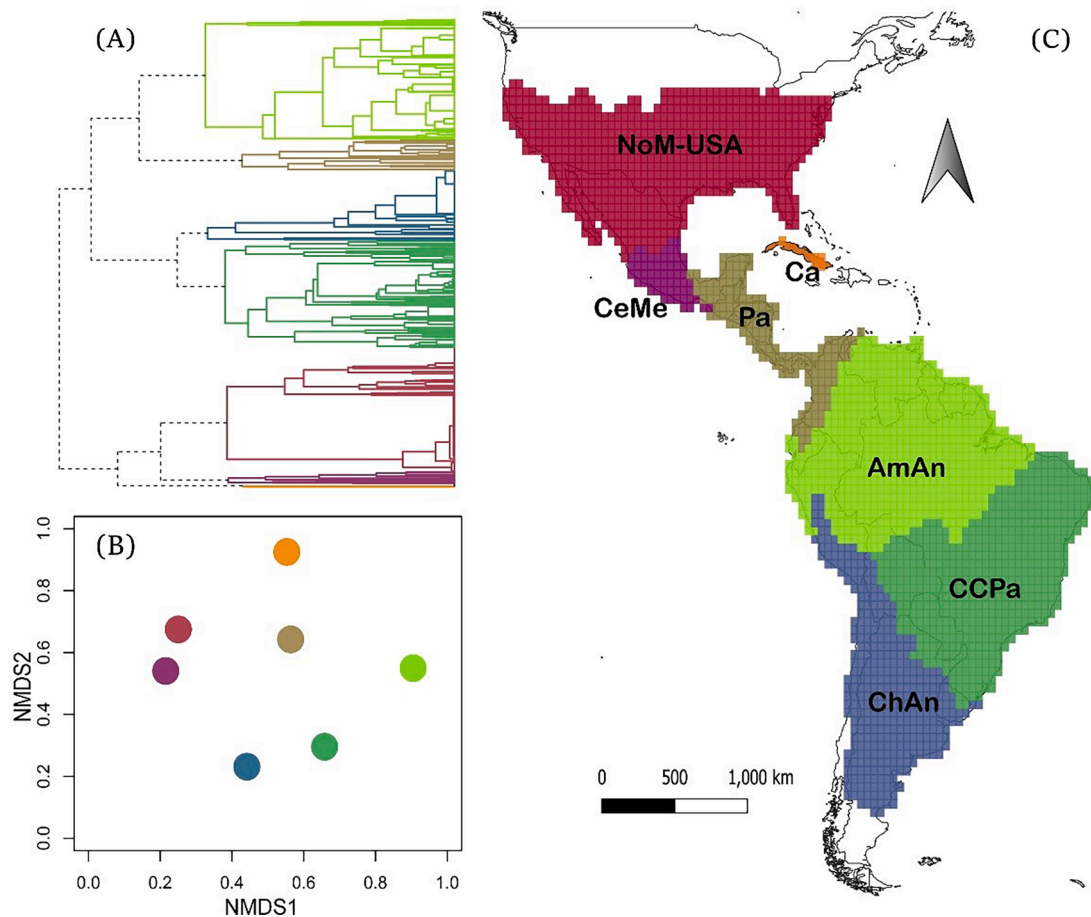
### 6.1. Bioregions and indicator species

We obtained seven bioregions based on the UPGMA (Fig. 3A) and NMDS (Fig. 3B) procedures. We detected the same bioregions in both analyses (Fig. 3C). PerMANOVA indicated significant differences among bioregions ( $p = 0.001$ ), which are described below.

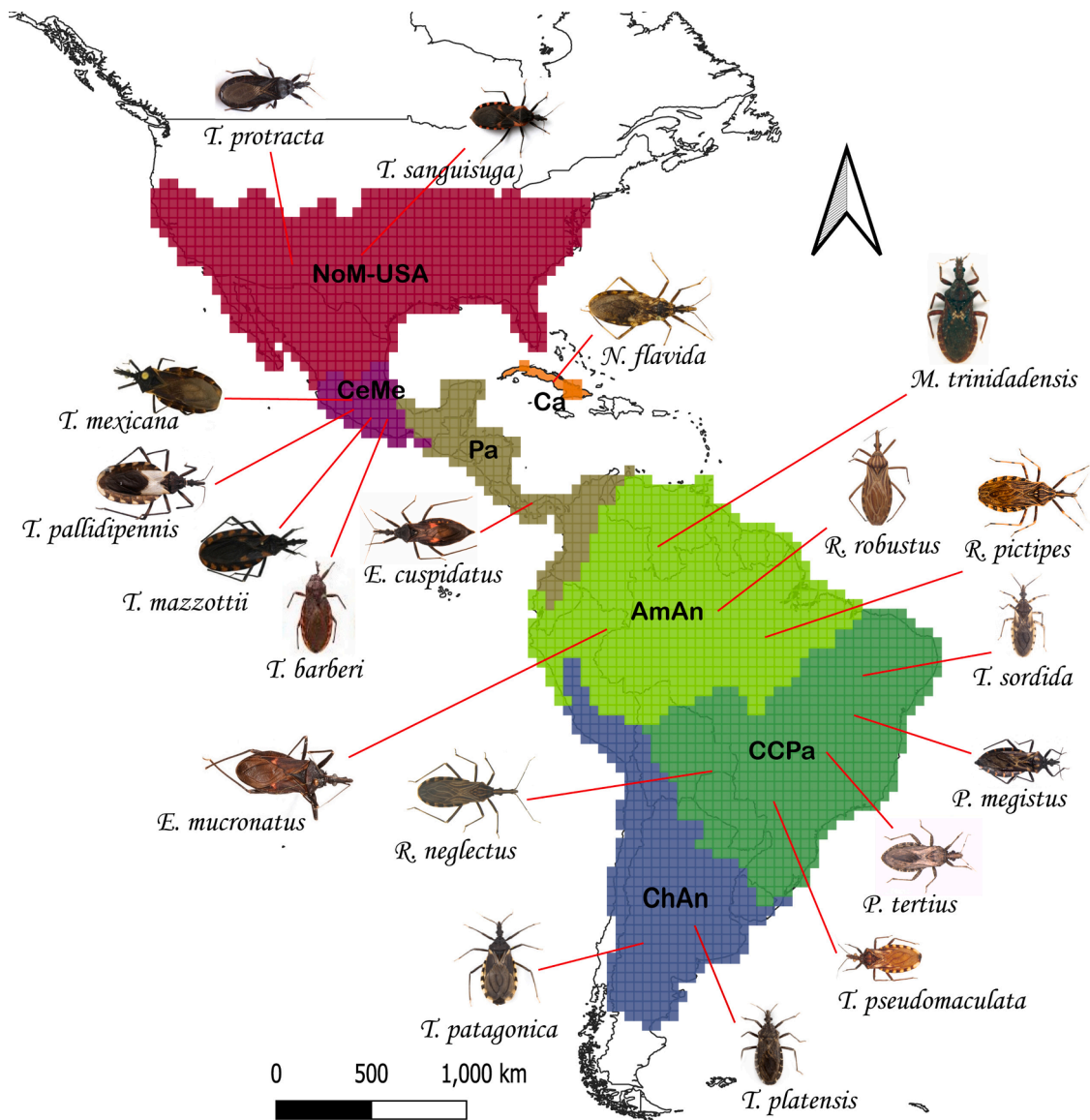
- 1) The Chaco-Andean bioregion (ChAn, Fig. 3C) extends north from southern Argentina and includes northern Chile and southern parts of Uruguay, Bolivia, and Peru. This includes northern Patagonia, the Pampas, the Chaco, and southern Andes, as well as the Atacama Desert. This region has 28 species of triatomines (see supplementary materials, Table 2). Indicator species are *Triatoma platensis* and *Triatoma patagonica* (Fig. 4), the latter of notable epidemiological importance for transmission of Chagas disease (Table 1).
- 2) The Caatinga-Cerrado-Pampa bioregion (CCPa, Fig. 3C) includes northeastern, southeastern, and southern Brazil, northern Uruguay, Paraguay, eastern Bolivia, and northernmost Argentina. This includes the Caatinga, Cerrado, Pantanal, Atlantic Forest, and Pampa. This region has the most triatomine species, 53 (see supplementary materials, Table 2). Indicator species are *Triatoma pseudomaculata*, *Rhodnius neglectus*, *Psammolestes tertius*, *Panstrongylus megistus* and *Triatoma sordida* (Fig. 4), two of which are of epidemiological importance (Table 1).
- 3) The Amazonian-Andean bioregion (AmAn, Fig. 3C) includes northern Brazil, northern Bolivia, Guyana, Suriname, French Guiana,

Colombia, Venezuela, and Ecuador. This bioregion contains the Amazon and Orinoco river drainages and some adjacent coastal drainages. This bioregion has the second most triatomine species, 38 (see supplementary materials, Table 2). Indicator species are *Eratyrus mucronatus*, *Microtriatoma trinidadensis*, *Rhodnius robustus* and *R. pictipes* (Fig. 4), two of which transmit Chagas disease (Table 1).

- 4) The Panamanian bioregion (Pa, Fig. 3C) extends north from trans-Andean Colombia and Ecuador, through Panama, Costa Rica, Nicaragua, Honduras, El Salvador, Guatemala, Belize, and southern Mexico to the Isthmus of Tehuantepec. This includes all major terranes of Central America (Choco, Chorotega, Chortis and Maya blocks). Twenty-eight species of triatomines occur in this bioregion (see supplementary materials, Table 2). The sole indicator species, *E. cuspidatus* (Fig. 4), is not an important vector of Chagas disease, but several others in this region are (Table 1).
- 5) The Caribbean bioregion (Ca, Fig. 3C) includes the island of Cuba, the only Caribbean Island harboring Triatominae. Of the four species described for Cuba (Hernández and Gonzales, 2006), only two were recorded in this study (see supplementary materials, Table 2). An indicator species is *Nesotriatoma flavida*, endemic to Cuba (Fig. 4). This species does not transmit Chagas disease (Table 1).
- 6) The Central Mexico bioregion (CeMe, Fig. 3C) lies entirely within Mexico. It includes the Sierra Madre del Sur and Trans-Mexican Volcanic Belt. Fewer triatomine species were found in this bioregion, 18 (see supplementary materials, Table 2). Indicator species are *Triatoma mexicana*, *T. pallidipennis*, *T. barberi* and *T. mazzotti* (Fig. 4), all of which transmit Chagas disease (Table 1).



**Fig. 3.** Results of the UPGMA clustering analysis (A), NMDS ordination analysis (B) and map of America showing the bioregions detected in both analyses (C). UPGMA cophenetic coefficient = 0.812; NMDS stress = 0.149. ChAn= Chaco-Andean; CCPa= Caatinga-Cerrado-Pampa; AmAn= Amazon-Andean; Pa= Panamanian; Ca= Caribbean; CeMe= Central Mexico; NoM-USA= Northern Mexico-United States of America.



**Fig. 4.** Results of the indicator species analysis with VNI >60 %, for each bioregion. ChAn= Chaco-Andean; CCPa= Caatinga-Cerrado-Pampa; AmAn= Amazonian-Andean; Pa= Panamanian; Ca= Caribbean; CeMe= Central Mexico; NoM-USA= Northern Mexico-United States of America.

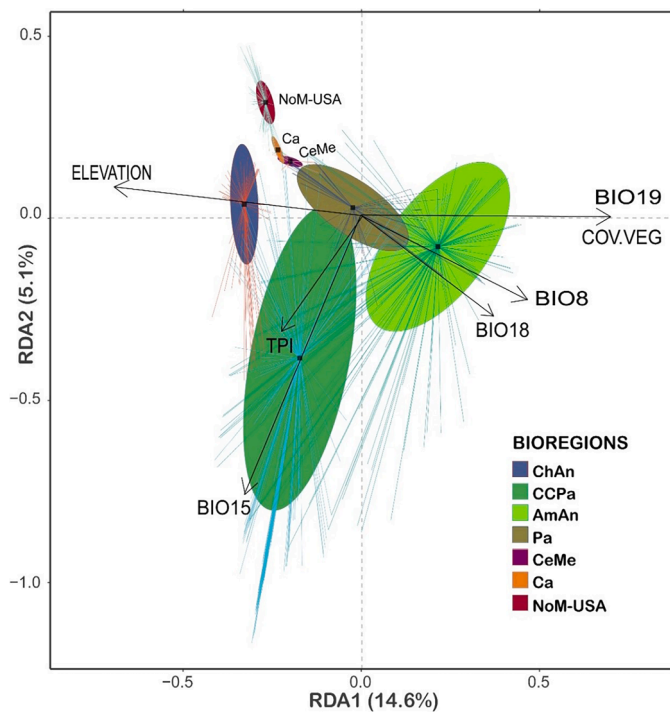
7) The Northern Mexico-United States of America bioregion (NoM-USA, Fig. 3C) includes Mexico and much of the contiguous 48 states of the USA. This extends from the western deserts, mountains, and coasts, across the Great Plains, to the forests of southeastern North America. Although this is one of the most extensive bioregions, only 17 species of triatomines occur in NoM-USA (see supplementary materials, Table 2). Indicator species are *Triatoma protracta* and *T. sanguisuga* (Fig. 4), both of which are vectors of Chagas disease (Table 1).

**6.2. Environmental drivers in the determination of bioregions**

The variance-inflation factor test selected seven environmental variables free of collinearity (VIF < 10) and significant (p < 0.05). These were vegetation cover (COV.VEG), precipitation of the coldest quarter (BIO19), mean temperature of the wettest quarter (BIO8), precipitation of the warmest quarter (BIO18), seasonality of precipitation (BIO15), topographic position index (TPI) and elevation. The model that emerged from the redundancy analysis explained 19.7 % of the variance among environmental variables, of which 14.6 % was explained by the first axis and 5.1 % by the second axis (Fig. 5). Axis 1 revealed two main patterns:

1) bioregions on the left have high elevations, those on the right have low elevations and 2) bioregions on the left have lower vegetation cover and precipitation, those on the right have higher vegetation cover and precipitation (Fig. 5). In axis 2, one pattern was present. Bioregions lower on the plot have less seasonality of precipitation, in contrast to those higher on the plot. Despite these patterns, 80.3 % or variance among environmental variables remained unexplained.

The best model of the regression-tree analysis (Fig. 6) explained 26.9 % of the total variance of the tree (CV error = 0.747, SE = 0.012). Results indicate that precipitation of the coldest quarter (BIO19), produced a first partition (threshold value 447.2 mm). This separated the wet Amazonian-Andean bioregion from other bioregions, which were drier. Two variables, precipitation in the warmest quarter (BIO18, threshold value 341.8 mm) and vegetation cover (COV.VEG, threshold value 45.83), separated the Caatinga-Cerrado-Pampa bioregion at the second deepest node in the regression tree. Next, the Northern Mexico-United States of America bioregion was separated from remaining bioregions by three variables, precipitation of the coldest quarter (BIO19, threshold value ≥ 22.24), mean temperature of the wettest quarter (BIO8, threshold value ≥ 23.93) and elevation (threshold value ≥ 731.1). This



**Fig. 5.** Result of the redundancy analysis (RDA) of the main bioregions and environmental variables. The ellipses represent the 95 % confidence interval. ChAn= Chaco-Andean; CCPa= Caatinga-Cerrado-Pampa; AmAn= Amazon-Andean; Pa= Panamanian; Ca= Caribbean; CeMe= Central Mexico; NoM-USA= Northern Mexico-United States of America. BIO19= Precipitation of Coldest Quarter; BIO18= Precipitation of Warmest Quarter; BIO15= Precipitation Seasonality; BIO8= Mean Temperature of Wettest Quarter; TPI= Topographic Position Index; COV.VEG= Percentage of vegetation cover.

analysis could not separate remaining bioregions (Chacoan-Andean, Panamanian, Caribbean, Central Mexico).

## 7. Discussion

### 7.1. Bioregions

Our analysis indicates there is greater geographic structure within Triatominae than has previously been recognized. We delineated seven bioregions whereas no previous study detected more than five. Explanations for our unique findings include the fact that we used a quantitative method to delineate bioregions. For example, Ferrari et al. (2022) characterized bioregions in a descriptive manner, noting general trends observed visually in a series of maps as they corresponded with the regionalization of Morrone (2014). However, Morrone's regions are not specific to Triatominae and Ferrari et al. (2022) did not empirically determine boundaries between bioregions. In contrast, our bioregions are empirically derived, quantitative, based specifically on Triatominae and we determined the optimal number of groups for biogeographic regionalization. In addition, our study used 139 species and 35,519 distributional records compared to 135 and 21,815 in Ferrari et al. (2022). The added data in our study could help explain the finer resolution achieved. Likewise, we expect future studies with even more distributional data and improved taxonomic resolution will further revise our findings.

The Chaco-Andean (ChAn) has not been found to be distinct in previous studies (Fig. 1). However, it was recovered as a subregion in the study by Ferrari et al. (2022). The ecoepidemiology of Chagas disease in Gran Chaco is complex and combines environmental, socioeconomic, and political factors that contribute to the persistence of domicile reinfestation by triatomines (Cardozo et al., 2021a). Most of the species that

occur in this bioregion belong to *Triatoma* and *Panstrongylus*. *Triatoma infestans* is one of the most important vectors for Chagas disease in this bioregion, but it is not an indicator species because it has a wide distribution.

The Caatinga-Cerrado-Pampa (CCPa) bioregion has not been found to be distinct in previous studies (Fig. 1). Ferrari et al. (2022) et al. recovered Caatinga, Cerrado and Pampa as subregions within the neotropical group. In this bioregion, a greater richness of triatomine species has been recorded, especially in the Caatinga and Cerrado (Ceccarelli et al., 2020b; Diniz-Filho et al., 2013), which are characterized by marked climatic variability, environmental energy, and water-energy balance (Diniz-Filho et al., 2013; Fictola et al., 2017). Most of the species that occur in this region belong to *Triatoma*, and *T. infestans* is one of the important vectors of the Chagas.

The Amazon-Andean (AmAn) bioregion has been generally identified (with minor differences) in previous studies (Fig. 1). However, Ferrari et al. (2022) recovered it as a subregion within their Neotropical group. Also, in this bioregion, there is a great diversity of triatomines and a range of wild reservoirs, which increase Chagas Disease transmission (Patterson and Guhl, 2010; Stevens et al., 2011). *Rhodnius prolixus* and *T. infestans* are two of the most important vectors in this region, but they are not indicator species because of their wide distribution (Ceccarelli, 2018).

The Caribbean (Ca) bioregion has not been found to be distinct in previous studies (Fig. 1). In this bioregion, no human cases of Chagas disease have been reported (Hernández and Gonzales, 2006), although some triatomines are present.

The Panamanian (Pa) bioregion has been approximated in two of the four previous studies (Fig. 1). Most of the species in this region belong to *Triatoma* and *Rhodnius*. The most important vector in this region is *T. dimidiata*. However, this species was not an indicator species because it has a wide distribution.

The Central Mexico (CeMe) bioregion has not been found to be distinct in previous studies (Fig. 1). Almost all the species occurring in this region belong to *Triatoma*. In CeMe, *T. barberi* and *T. dimidiata* present the highest public-health risk (Salazar-Schettino et al., 2016).

The Northern Mexico-United States of America (NoM-USA) bioregion has not been found to be distinct in previous studies (Fig. 1), but Ferrari et al. (2022) included this region within their Neartic group. Most species present in this bioregion belong to *Triatoma* and cases of Chagas disease are rare, but the presence of triatomine vectors is documented (CDC, 2020).

More broadly, we detected different distributional breaks than those reported by Ferrari et al. (2022). These authors described a major break wherein bioregions from Amazonia north comprised one major grouping and remaining bioregions to the south comprised another. Our findings strongly contrast with this, indicating that a grouping of our CeMe, NoM-USA, and Ca bioregions was highly distinct from all others. Remaining groups to the south were further divided into two sub-clusters, one including AmAn and Pa, and another including CCPa and ChAn. In other words, we detected a strong Nearctic-Neotropical division and, within the Neotropics, we detected an Amazon-Middle America subdivision and a sub-Amazonia subdivision.

Interestingly (although it is not a rule), the regions described in this study coincide with a greater occurrence of species of importance in the epidemiology of Chagas disease in Mexico. For example, in the south *T. dimidiata* is widely distributed; while in the center are *T. pallidipenis*, *T. barberi*, *T. mazzottii* (among others); and in the north *T. rubida* and *Dipetalogaster maxima* are common (Flores-Villela and Martinez-Salazar, 2009; Ramsey et al., 2015).

### 7.2. Environmental drivers in the determination of bioregions

It is well known that temperature and precipitation affect the geographic distribution of Triatominae (Gorla and Noireau, 2017), but our regression-tree analysis places precipitation as a major factor

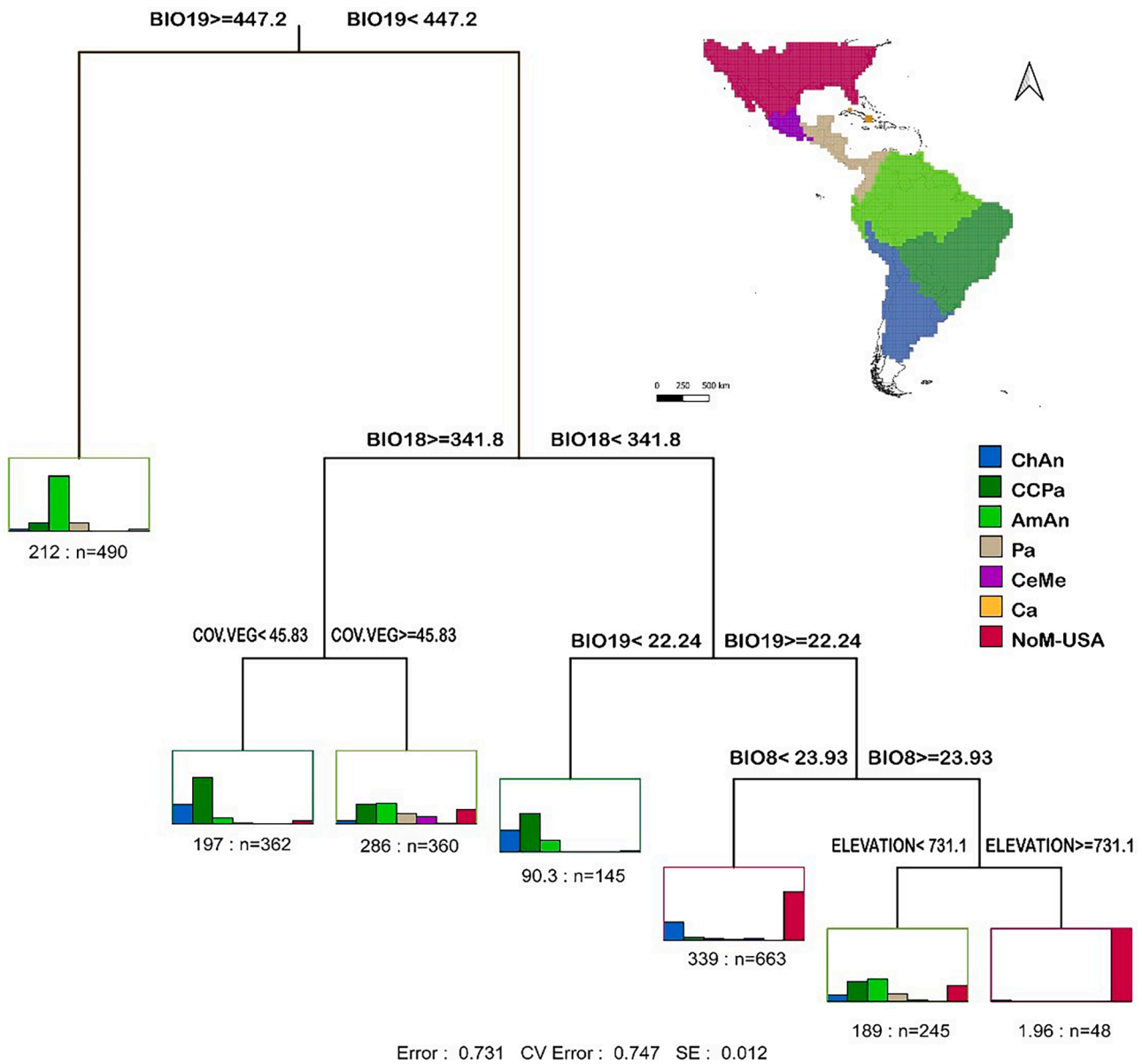


Fig. 6. Result of multivariate regression analysis of the relationship between bioregions and environmental variables. Bar graphs indicate the proportion of bioregion categories at terminal nodes. The numbers at the bottom of the leaves indicate the number (n) of cells within each group. ChAn= Chaco-Andean; CCPa= Caatinga-Cerrado-Pampa; AmAn= Amazon-Andean; Pa= Panamanian; Ca= Caribbean; CeMe= Central Mexico; NoM-USA= Northern Mexico-United States of America. BIO19= Precipitation of Coldest Quarter; BIO18=Precipitation of Warmest Quarter; BIO15= Precipitation Seasonality; BIO8= Mean Temperature of Wettest Quarter; TPI= Topographic Position Index; COV.VEG= Percentage of vegetation cover.

operating on a continental scale and partly delineating bioregions for Triatominae. For example, climatic suitability in *R. prolixus* of the Amazon-Andean bioregion is strongly related to precipitation, but that is not the case for *T. infestans* (Medone et al., 2015), which is more widespread (Table 1).

Altitude and vegetation are also important variables that influence the distribution of triatomines at multiple spatial scales (Gurgel-Gonçalves et al., 2012; Parra-Henao et al., 2016). This agrees with our results, where vegetation cover and elevation helped differentiate bioregions. Specifically, the Caatinga-Cerrado-Pampa bioregion was partially distinguished by high vegetation cover and the Northern Mexico-United States of America bioregion was partially distinguished by relatively high elevations. Altitude can significantly affect the life cycle of the *T. cruzi* parasite (Rojas, 2015). For example, de Fuentes et al. (2017) reported that the virulence of *T. cruzi*, isolated from *T. dimidata*, is higher at 700 masl. Vegetation is an important variable

influencing distributions of triatomines (Calderón and González, 2020). Thus, deforestation and habitat degradation can affect the natural habitat of triatomines, altering *T. cruzi* transmission. For example, Cardozo et al. (2021b) found that forest fragmentation had potential to increase transmission to humans.

Nevertheless, neither our variance-inflation factor test or regression-tree analysis could explain even 27 % of variation in environmental variables among bioregions. This implies there is much still to be learned about the distributions of triatomines and could reflect the fact that environmental conditions vary substantially within bioregions, which are geographically extensive and topographically diverse. It could also mean that important environmental variables differ from those used in our study. Finally, it is also possible geological history has played a role in establishing distributional boundaries, which will require study of historical biogeography.

The establishment of these regions based on Triatominae allows us to

understand the distribution limits and assemblage of species to facilitate future studies in areas of interest. Furthermore, we may come to understand how geological and ecological processes have defined species distribution patterns on a large spatial scale (e.g., [González-Orozco et al., 2014](#)) and be able to correlate them with the occurrence of Chagas disease. Even this biogeographic-ecological work helps to improve our understanding of the distribution dynamics of kissing bugs. Future studies may be able to predict how this distribution will behave in a changing future, even under a context of climate change (e.g., [Torres-Delgado et al., 2022](#)). Given the limited ability of government authorities to document specific vectors of Chagas disease, predicting their occurrence among bioregions can potentially enhance vector-control strategies and public-health decision making.

## 8. Conclusion

Our relatively quantitative approach indicates there are seven triatomine bioregions in the New World and identifies different geographic boundaries among bioregions than found in earlier studies ([Ceccarelli, 2018](#); [Schofield and Galvão, 2009](#), PAHO/WHO, 2011; [de Arias et al., 2022](#); [Ferrari et al., 2022](#)). Our findings provide an update for ongoing development of control and surveillance strategies for triatomines, which are the main vectors of Chagas disease. Also, our results suggest that environmental conditions contribute to distributional boundaries of these organisms, with precipitation, temperature, vegetation cover and elevation being influential, although more study is needed to better differentiate among environmental and historical explanations for bioregion boundaries.

## CRedit authorship contribution statement

**Mireya Gomez:** Conceptualization, Methodology, Data curation, Writing – original draft, Writing – review & editing. **Wilfredo A. Matamoros:** Conceptualization, Methodology, Data curation, Writing – original draft, Supervision. **Santiago Larre-Campuzano:** Methodology, Writing – original draft. **Lilián Yépez-Mulia:** Writing – original draft, Writing – review & editing, Resources. **José A De Fuentes-Vicente:** Writing – original draft, Writing – review & editing, Resources. **Christopher W. Hoagstrom:** Conceptualization, Methodology, Data curation, Writing – original draft, Writing – review & editing, Resources.

## Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

## Data availability

Data will be made available on request.

## Acknowledgments

This paper is part of the requirements of the first author for obtaining a master's degree at the Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH) and received fellowship No. 814504 from Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias, y Tecnologías (CONAHCYT). WAM is very thankful to the Dirección del Instituto de Ciencias Biológicas de la UNICACH for their constant support.

## Supplementary materials

Supplementary material associated with this article can be found, in the online version, at [doi:10.1016/j.actatropica.2023.107063](https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2023.107063).

## References

- Akinwande, M.O., Dikko, H.G., Samson, A., 2015. Variance inflation factor: as a condition for the inclusion of suppressor variable(s) in regression analysis. *Open J. Stat.* 05, 754–767. <https://doi.org/10.4236/ojs.2015.57075>.
- Alevi, K.C., de Oliveira, J., da Silva Rocha, D., Galvão, C., 2021. Trends in taxonomy of chagas disease vectors (Hemiptera, reduviidae, triatominae): from linnaean to integrative taxonomy. *Pathogens* 10, 1–20. <https://doi.org/10.3390/pathogens10121627>.
- Asaeedi, S., Didehvar, F., Mohades, A., 2017.  $\alpha$ -Concave hull, a generalization of convex hull. *Theor. Comput. Sci.* 702, 48–59. <https://doi.org/10.1016/j.tcs.2017.08.014>.
- Baselga, A., Gómez-Rodríguez, C., 2019. Diversidad alfa, beta y gamma: ¿cómo medimos diferencias entre comunidades biológicas? *Nova Acta Cient. Compostelana* 26, 39–45.
- Bivand, R., Keitt, T., Rowlingson, B., 2020. rgdal: bindings for the 'geospatial' data abstraction library [WWW Document]. <https://CRAN.R-project.org/package=rgdal>.
- Bivand, R., Lewin-Koh, N., 2020. maptools: tools for handling spatial objects [WWW Document]. <https://CRAN.R-project.org/package=maptools>.
- Bivand, R., Rundel, C., 2020. rgeos: interface to geometry engine—Open source ('GEOS') [WWW Document]. <https://CRAN.R-project.org/package=rgeos>.
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., 2011. *Numerical Ecology With R*, *Numerical Ecology With R*. Springer, New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6>.
- Breiman, L., Friedman, J.H., Olshen, R.A., Stone, C.G., 1984. *Classification and Regression Trees*. Wadsworth International Group, Belmont, California, USA.
- Calderón, J.M., González, C., 2020. Co-occurrence or dependence? Using spatial analyses to explore the interaction between palms and Rhodnius triatomines. *Parasites Vectors* 13, 211. <https://doi.org/10.1186/s13071-020-04088-0>.
- Cardozo, M., Fiad, F.G., Crocco, L.B., Gorla, D.E., 2021a. Triatominae of the semi-arid Chaco in central Argentina. *Acta Trop.* 224, 106158. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2021.106158>.
- Cardozo, M., Fiad, F.G., Crocco, L.B., Gorla, D.E., 2021b. Effect of habitat fragmentation on rural house invasion by sylvatic triatomines: a multiple landscape-scale approach. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 15, e0009579. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0009579>.
- CDC, 2020. Diseases Carried by Vectors [WWW Document]. URL <https://www.cdc.gov/climateandhealth/effects/vectors.htm#print> (accessed 8.9.23).
- Ceccarelli, S., Balsalobre, A., Cano, M.E., Canale, D., Lobbia, P., Stariolo, R., Rabinovich, J.E., Mart, G.A., 2020a. Analysis of Chagas disease vectors occurrence data: the Argentinean triatomine species database. *Biodivers. Data J.* 8, 1–26. <https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e58076>. </Dataset>.
- Ceccarelli, S., Balsalobre, A., Vicente, E., Curtis-Robles, R., Hamer, S.A., Manuel, J., Landa, A., Rabinovich, J.E., Marti, G.A., 2022. Presencias geográficas de triatomines americanos: actualizaciones y novedades de la base de datos DataTri (versión 1) (AAAA-MM-DD). *SciELO Preprint*. <https://doi.org/10.1590/SciELOPreprints.4151>. </Dataset>.
- Ceccarelli, S., Justí, S.A., Rabinovich, J.E., Diniz Filho, J.A.F., Villalobos, F., 2020b. Phylogenetic structure of geographical co-occurrence among New World Triatominae species, vectors of Chagas disease. *J. Biogeogr.* 47, 1218–1231. <https://doi.org/10.1111/jbi.13810>.
- Ceccarelli, S., 2018. *Epidemiología De La Enfermedad De chagas: Evaluación De Las Variables Que Inciden En Su Transmisión Por Triatomines y Su Expresión Mediante Mapas De Riesgo*. Tesis de doctorado. Universidad Nacional de la Plata, Argentina.
- Ceccarelli, S., Rabinovich, J.E., 2015. Global climate change effects on Venezuela's vulnerability to Chagas disease is linked to the geographic distribution of five triatomine species. *J. Med. Entomol.* 52, 1333–1343. <https://doi.org/10.1093/jme/tjv119>.
- Chagas, C., 1909. Nova especie morbida do homem, produzida por um Trypanozoma (Trypanozoma Cruzi). *Bras. Med.* 23.
- Christopher, D.E., 2017. standardize: tools for Standardizing Variables for Regression in R [WWW Document]. [https://www.researchgate.net/publication/316789685\\_standardize\\_Tools\\_for\\_Standardizing\\_Variables\\_for\\_Regression\\_in\\_R](https://www.researchgate.net/publication/316789685_standardize_Tools_for_Standardizing_Variables_for_Regression_in_R).
- Craney, T.A., Surlis, J.G., 2002. Model-dependent variance inflation factor cutoff values. *Qual. Eng.* 14, 391–403. <https://doi.org/10.1081/QEN-120001878>.
- Daru, B.H., Elliott, T.L., Park, D.S., Davies, T.J., 2017. Understanding the processes underpinning patterns of phylogenetic regionalization. *Trends Ecol. Evol.* 32, 845–860. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.08.013>.
- de Arias, A.R., Monroy, C., Guhl, F., Sosa-Estani, S., Santos, W.S., Abad-Franch, F., 2022. Chagas disease control-surveillance in the Americas: the multinational initiatives and the practical impossibility of interrupting vector-borne Trypanosoma Cruzi transmission. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 116, e210130. <https://doi.org/10.1590/0074-02760210130>.
- De Caceres, M., Legendre, P., 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90, 3566–3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>.
- De Fuentes-Vicente, J.A., Cabrera-Bravo, M., Enríquez-Vara, J.N., Bucio-Torres, M.I., Gutiérrez-Cabrera, A.E., Vidal-López, D.G., Martínez-Ibarra, J.A., Salazar-Schettino, P.M., Córdoba-Aguilar, A., 2017. Relationships between altitude, triatomine (*Triatoma dimidiata*) immune response and virulence of Trypanosoma cruzi, the causal agent of Chagas' disease. *Med. Vet. Entomol.* 31 (1), 63–71. <https://doi.org/10.1111/mve.12198>. Epub 2016 Oct 18.
- De'ath, G., 2002. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species-environment relationships. *Ecology* 83, 1105–1117.
- Diniz-Filho, J.A.F., Ceccarelli, S., Hasperué, W., Rabinovich, J., 2013. Geographical patterns of Triatominae (Heteroptera: Reduviidae) richness and distribution in the Western Hemisphere. *Insect Conserv. Divers.* 6, 704–714. <https://doi.org/10.1111/icad.12025>.

- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36, 27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>.
- Dufrene, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67, 345–366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAIJST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIJST]2.0.CO;2).
- Ennen, J.R., Agha, M., Sweat, S.C., Matamoros, W.A., Lovich, J.E., Rhodin, A.G.J., Iverson, J.B., Hoagstrom, C.W., 2020. Turtle biogeography: global regionalization and conservation priorities. *Biol. Conserv.* 241 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108323>.
- Ennen, J.R., Matamoros, W.A., Agha, M., Lovich, J.E., Sweat, S.C., Hoagstrom, C.W., 2017. Hierarchical, quantitative biogeographic provinces for all North American turtles and their contribution to the biogeography of turtles and the continent. *Herpetol. Monogr.* 31, 114–140. <https://doi.org/10.1655/HERPMONOGRAPHS-D-16-00013>.
- Escalante, T., 2009. Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Rev. Mex. Biodivers.* 80, 551–560.
- Esteban, L., Montes, J.M., Angulo, V.M., 2017. Diversidad de Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) en Santander, Colombia: implicaciones epidemiológicas. *Biomedica* 37, 42–52. <https://doi.org/10.7705/biomedica.v37i1.3140>.
- Fergnani, P.N., Ruggiero, A., Ceccarelli, S., Menu, F., Rabinovich, J., 2013. Large-scale patterns in morphological diversity and species assemblages in Neotropical Triatominae (Heteroptera: Reduviidae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 108, 997–1008. <https://doi.org/10.1590/0074-0276130369>.
- Ferrari, A., Janisch-Alvares, D., Buratto, P.M., Ribeiro-Barão, K., 2022. Distribution patterns of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) in the Americas: an analysis based on networks and endemism. *Cladistics* 38 (5), 563–581. <https://doi.org/10.1111/cla.12500>.
- Ficetola, G.F., Mazel, F., Thuiller, W., 2017. Global determinants of zoogeographical boundaries. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 0089. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0089>.
- Flores-Villela, O., Martínez-Salazar, E.A., 2009. Historical explanation of the origin of the herpetofauna of. *Rev. Mex. Biodivers.* 80, 817–833.
- Fox, J., Weisberg, S., 2019. *An R Companion to Applied Regression*, 3rd ed. Sage, Thousand Oaks CA.
- Galvão, C., 2021. Taxonomy. In: Guarneri, A., Lorenzo, M. (Eds.), *Triatominae—the Biology of Chagas Disease Vectors. Entomology in Focus, Brazil*.
- García-Andrade, A.B., Carvajal-Quintero, J.D., Tedesco, P.A., Villalobos, F., 2021. Evolutionary and environmental drivers of species richness in poeciliid fishes across the Americas. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 30, 1245–1257. <https://doi.org/10.1111/geb.13299>.
- Gil-Santana, H.R., Chavez, T., Pita, S., Panzera, F., Galvão, C., 2022. *Panstrongylus noireaui*, a remarkable new species of Triatominae (Hemiptera, Reduviidae) from Bolivia. *Zookeys* 1104, 203–225.
- González-Orozco, C.E., Thornhill, A.H., Knerr, N., Laffan, S., Miller, J.T., 2014. Biogeographical regions and phylogeography of the eucalypts. *Divers. Distrib.* 20, 46–58. <https://doi.org/10.1111/ddi.12129>.
- Gorla, D., Noireau, F., 2017. Geographic distribution of Triatominae vectors in America. *American Trypanosomiasis Chagas Disease: One Hundred Years of Research: Second Edition*. Elsevier Inc., pp. 197–221. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801029-7.00009-5>.
- Gurgel-Gonçalves, R., Galvão, C., Costa, J., Peterson, A.T., 2012. Geographic distribution of Chagas disease vectors in Brazil based on ecological niche modeling. *J. Trop. Med.* 705326 <https://doi.org/10.1155/2012/705326>.
- Haberland, A., Munoz Saravia, S., Wallukat, G., Ziebig, R., Schimke, I., 2013. Chronic Chagas disease: from basics to laboratory medicine. *Clin. Chem. Lab. Med.* 51 (2), 271–294. <https://doi.org/10.1515/cclm-2012-0316>.
- Hardy, O.J., Senterre, B., 2007. Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. *J. Ecol.* 95, 493–506. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01222.x>.
- Hattab, T., Albouy, C., Ben Rais Lasram, F., Le Loc'h, F., Guilhaumon, F., Leprieur, F., 2015. A biogeographical regionalization of coastal Mediterranean fishes. *J. Biogeogr.* 42, 1336–1348. <https://doi.org/10.1111/jbi.12505>.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guégan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E., Turner, J.R.G., 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84, 3105–3117. <https://doi.org/10.1890/03-8006>.
- Heino, J., Tolonen, K.T., 2018. Ecological niche features override biological traits and taxonomic relatedness as predictors of occupancy and abundance in lake littoral macroinvertebrates. *Ecography* 41, 2092–2103. <https://doi.org/10.1111/ecog.03968>.
- Heino, J., Tolonen, K.T., 2017. Ecological drivers of multiple facets of beta diversity in a lentic macroinvertebrate metacommunity. *Limnol. Oceanogr.* 62, 2431–2444. <https://doi.org/10.1002/lno.10577>.
- Hernández, Y., Gonzales, R., 2006. Revisión de la subfamilia Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) en Cuba. *Bol. Malariol. Salud Ambient.* 46, 107–114.
- Herve, M., 2019. *RVAideMemoire: testing and plotting procedures for biostatistics [WWW Document]*. <https://CRAN.R-project.org/package=RVAideMemoire>.
- Institute of Medicine, 2008. *Vector-Borne Diseases: Understanding the Environmental, Human Health, and Ecological Connections*. The National Academies, Washington.
- Ippoliti, C., Candeloro, L., Gilbert, M., Goffredo, M., Mancini, G., Curci, G., Palasca, S., Tora, S., Di Lorenzo, A., Quaglia, M., Conte, A., 2019. Defining ecological regions in Italy based on a multivariate clustering approach: a first step towards a targeted vector borne disease surveillance. *PLoS One* 14, e0219072. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219072>.
- James, G., Witten, D., Hastie, T., Tibshirani, R., 2014. *An Introduction to Statistical Learning With Applications in R Second Edition*, 2nd ed. Springer, New York.
- Just, M.G., Norton, J.F., Traud, A.L., Antonelli, T., Potteat, A.S., Backus, G.A., Snyder-Beattie, A., Sanders, R.W., Dunn, R.R., 2014. Global biogeographic regions in a human-dominated world: the case of human diseases. *Ecosphere* 5, 161. <https://doi.org/10.1890/ES14-00201.1>. –21.
- Justi, S.A., Galvão, C., 2017. The evolutionary origin of diversity in Chagas disease vectors. *Trends Parasitol.* 33, 42–52. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2016.11.002>.
- Kassambara, A., 2017. *Multivariate Analysis I Practical Guide To Cluster Analysis in R Unsupervised Machine Learning*, 1st ed. STHDA.
- Kaufman, L., Rousseeuw, P., 1962. *Finding Groups in Data. An introduction to Cluster Analysis*. John Wiley and Sons, New York.
- Kemmel, S.W., Cowan, P.D., Helms, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P., Webb, C.O., 2010. Picante: r tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26, 1463–1464. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>.
- Kieran, T.J., Gordon, E.R.L., Zaldivar-Riverón, A., Ibarra-Cerdeña, C.N., Glenn, T.C., Weirauch, C., 2021. Ultraconserved elements reconstruct the evolution of Chagas disease-vectoring kissing bugs (Reduviidae: Triatominae). *Syst. Entomol.* 46, 725–740. <https://doi.org/10.1111/syen.12485>.
- Kreft, H., Jetz, W., 2010. A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *J. Biogeogr.* 37, 2029–2053. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02375.x>.
- Lambin, E.F., Tran, A., Vanwambeke, S.O., Linard, C., Soti, V., 2010. Pathogenic landscapes: interactions between land, people, disease vectors, and their animal hosts. *Int. J. Health Geogr.* 9 <https://doi.org/10.1186/1476-072X-9-54>.
- Lanner, J., Huchler, K., Pachinger, B., Sedivy, C., Meimberg, H., 2020. Dispersal patterns of an introduced wild bee, *Megachile sculpturalis* Smith, 1853 (Hymenoptera: megachilidae) in European alpine countries. *PLoS One* 15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0236042>.
- Legendre, P., Legendre, L., 2012. *Developments in environmental modeling. Numerical Ecology*, 3rd ed. Elsevier, Amsterdam.
- Lozupone, C., Knight, R., 2005. UniFrac: a new phylogenetic method for comparing microbial communities. *Appl. Environ. Microb.* 71, 8228–8235. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.12.8228-8235.2005>.
- Matamoros, W.A., Hoagstrom, C.W., Schaefer, J.F., Kreiser, B.R., 2015. Fish faunal provinces of the conterminous United States of America reflect historical geography and familial composition. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* <https://doi.org/10.1111/brv.12196>.
- Mateo Rodríguez, J.M., Bollo Manent, M., 2016. La Región Como Categoría Geográfica, 1st ed. Universidad Nacional Autónoma de México, Centro de Investigaciones en Geografía Ambiental, Mexico. <https://doi.org/10.22201/ciga.9786070279133e.2016>.
- Medone, P., Ceccarelli, S., Parham, P.E., Figuera, A., Rabinovich, J.E., 2015. The impact of climate change on the geographical distribution of two vectors of Chagas disease: implications for the force of infection. *Philos. Trans. R. Soc. B* 370, 20130560. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0560>.
- Monteiro, F.A., Weirauch, C., Felix, M., Lazoski, C., Abad-Franch, F., 2018a. Evolution, systematics, and biogeography of the triatominae, vectors of Chagas disease. *Advances in Parasitology. Academic Press*, pp. 265–344. <https://doi.org/10.1016/bs.apar.2017.12.002>.
- Monteiro, F.A., Weirauch, C., Felix, M., Lazoski, C., Abad-Franch, F., 2018b. Evolution, systematics, and biogeography of the triatominae, vectors of Chagas disease. *Advances in Parasitology. Academic Press*, pp. 265–344. <https://doi.org/10.1016/bs.apar.2017.12.002>.
- Morrone, J., 2014. Biogeographical regionalisation of the Neotropical Region. *Zootaxa* 3782. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3782.1.1>.
- O'Brien, R.M., 2017. Dropping highly collinear variables from a model: why it typically is not a good idea. *Soc. Sci. Q.* 98, 360–375. <https://doi.org/10.1111/ssqu.12273>.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Minchin, P.R., 2019. *Vegan: community Ecology Package*. R Package Version 2.5–6.
- Oliveira-Correia, J.P.S., Gil-Santana, H.R., Dale, C., Galvão, C., 2022. *Triatoma guazu* Lent and Wygodzinsky is a junior synonym of *Triatoma williamsi* Galvão. *Souza Lima Insects* 13, 591.
- Parra-Henao, G., Suárez-Escudero, L.C., González-Caro, S., 2016. Potential distribution of Chagas disease vectors (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) in Colombia, based on ecological niche modeling. *J. Trop. Med.* <https://doi.org/10.1155/2016/1439090>.
- Pateiro-López, B., Rodríguez-Casal, A., 2010. Generalizing the convex hull of a sample: the R Package alphahull. *J. Stat. Softw.* 34, 1–28. <https://doi.org/10.18637/jss.v034.i05>.
- Patterson, J.S., Guhl, F., 2010. Geographical distribution of Chagas disease. In: Telleria, J., Tibayrenc, M. (Eds.), *American Trypanosomiasis*. Elsevier, pp. 83–114. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384876-5.00005-8>.
- R Core Team, 2019. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria.
- Ramsey, J.M., Townsend Peterson, A., Carmona-Castro, O., Moo-Llanes, D.A., Nakazawa, Y., Butrick, M., Tun-Ku, E., de la Cruz-Félix, K., Ibarra-Cerdeña, C.N., 2015. Atlas of Mexican Triatominae (Reduviidae: Hemiptera) and vector transmission of Chagas disease. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 110, 339–352. <https://doi.org/10.1590/0074-02760140404>.
- Ravazi, A., Oliveira, J., Madeira, F.F., Nunes, G.M., Reis, Y.V.D., Oliveira, A.B.B., Azevedo, L.M.S., Galvão, C., Azeredo-Oliveira, M.T.V., Rosa, J.A.D., Alevi, K.C.C., 2023. Climate and environmental changes and their potential effects on the



- dynamics of chagas disease: hybridization in Rhodniini (Hemiptera, Triatominae). *Insects* 14 (4), 378.
- Reisen, W.K., 2010. Landscape epidemiology of vector-borne diseases. *Annu. Rev. Entomol.* 55, 461–483. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085419>.
- Rico, C.N., Hoagstrom, C.W., Elías, D.J., McMahan, C.D., Matamoros, W.A., 2022. Biotic regionalization of freshwater fishes in Northern Middle America highlights high beta diversity created by prominent biogeographic barriers. *Front. Biogeogr.* 14 <https://doi.org/10.21425/F5FBG58095>.
- Rocha, M.P., Bini, L.M., Siqueira, T., Hjort, J., Grönroos, M., Lindholm, M., Karjalainen, S.M., Heino, J., 2018. Predicting occupancy and abundance by niche position, niche breadth and body size in stream organisms. *Oecologia* 186, 205–216. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3988-z>.
- Rodriguero, M.S., Gorla, D.E., 2004. Latitudinal gradient in species richness of the New World Triatominae (Reduviidae). *Glob. Ecol. Biogeogr.* 13, 75–84.
- Rojas, K., 2015. Mal de Chagas y factores geográficos. Propuesta de zonificación del riesgo epidemiológico, municipio Araure, Estado Portuguesa, Venezuela. *Terra Nueva Etapa* 31, 109–129.
- Rosser, N., Phillimore, A.B., Huertas, B., Willmott, K.R., Mallet, J., 2012. Testing historical explanations for gradients in species richness in heliconiine butterflies of tropical America. *Biol. J. Linn. Soc.* 105, 479–497.
- Ruhí, A., Boix, D., Gascón, S., Sala, J., Batzer, D.P., 2013. Functional and phylogenetic relatedness in temporary wetland invertebrates: current macroecological patterns and implications for future climatic change scenarios. *PLoS One* 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081739>.
- Salazar-Schettino, P.M., Bucio-Torres, M.I., Cabrera-Bravo, M., De Alba-Alvarado, M.C., Castillo-Saldaña, D.R., Zenteno-Galindo, E.A., Rojo-Medina, J., Fernández-Santos, N. A., Perera-Salazar, G., 2016. Enfermedad de Chagas en México. *Rev. Fac. Med. UNAM* 59, 6–16.
- Schofield, C.J., Galvão, C., 2009. Classification, evolution, and species groups within the Triatominae. *Acta Tropica* 110, 88–100.
- Smith, R., Kasprzyk, J., Rajagopalan, B., 2019. Using multivariate regression trees and multiobjective tradeoff sets to reveal fundamental insights about water resources systems. *Environ. Modell. Softw.* 120, 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2019.104498>.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., James, F., Lawrence, R., 1962. The Comparison of Dendrograms by Objective Methods. *International Association for Plant Taxonomy* 11, 33–40. <https://doi.org/10.2307/1217208>.
- Stevens, L., Dorn, P.L., Schmidt, J.O., Klotz, J.H., Lucero, D., Klotz, S.A., 2011. Kissing bugs. The vectors of Chagas. *Elsevier* 75, 169–192. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385863-4.00008-3>.
- Téllez-Rendón, J., Esteban, L., Rengifo-Correa, L., Díaz-Albiter, H., Huerta, H., Dale, C., 2023. *Triatoma yelapensis* sp. nov. (Hemiptera: Reduviidae) from Mexico, with a Key of *Triatoma* species recorded in Mexico. *Insects* 14, 331.
- Torgo, L., 2017. Regression Trees. In: Sammut, C., Webb, G.I. (Eds.), *Encyclopedia of Machine Learning and Data Mining*. Springer US, Boston, MA, pp. 1080–1083. [https://doi.org/10.1007/978-1-4899-7687-1\\_717](https://doi.org/10.1007/978-1-4899-7687-1_717).
- Torres-Delgado, M.G., Véliz-Deras, F.G., Sánchez-Ramos, F.J., Ruíz-Cancino, E.R., Martínez-Sifuentes, A.F., Nava-Camberos, U., Ávila-Rodríguez, V., Ortega-Morales, A.I., 2022. Modelado Espacial Actual y Futuro de la Idoneidad de Hábitat de *Triatoma nitida* Usinger en Latinoamérica. *Southwestern Entomologist*, 47(1), 161–176. [10.3958/059.047.0115](https://doi.org/10.3958/059.047.0115).
- WHO, 2023. Chagas disease (also known as American trypanosomiasis) 6 April 2023 [WWW Document]. URL <https://www.who.int/news-room/fact-sheets/detail/chagas-disease-american-trypanosomiasis> (accessed 6.21.23).
- WHO, PAHO, 2011. información general: enfermedad de Chagas [WWW Document]. URL [https://www3.paho.org/hq/index.php?option=com\\_content&view=category&id=3591&lang=fr&Itemid=101#gsc.tab=0](https://www3.paho.org/hq/index.php?option=com_content&view=category&id=3591&lang=fr&Itemid=101#gsc.tab=0) (accessed 8.9.23).
- Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., 2021. dplyr: a Grammar of Data Manipulation. <http://CRAN.R-project.org/package=dplyr>.
- Zhao, Y., Fan, M., Li, H., Cai, W., 2023. Review of kissing bugs (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) from China with descriptions of two new species. *Insects* 14, 450.

## CAPÍTULO 3

### **Diversidad funcional y relación rasgos-ambiente de los miembros de la subfamilia Triatominae en grandes biorregiones del Nuevo Mundo**

#### RESUMEN

El estudio de las relaciones rasgo-ambiente, permite una mejor comprensión de la estructura y dinámica de las comunidades ecológicas y ayudan a predecir su respuesta ante perturbaciones naturales o humanas. La biogeografía basada en rasgos se ha aplicado para estudiar la dinámica de las enfermedades transmitidas por vectores. Las especies de la subfamilia Triatominae son vectores de la enfermedad de Chagas. El objetivo principal de este estudio es analizar los patrones de diversidad funcional y la relación rasgo-ambiente de los triatominos en las distintas biorregiones en el Nuevo Mundo. Para limitar nuestro estudio se tomó en cuenta seis de las siete biorregiones, para poder calcular la diversidad funcional. Se desarrollaron tres matrices principales; una ambiental, la segunda de presencia-ausencia de especies y la tercera de rasgos funcionales. Para calcular la diversidad funcional se utilizó el índice de riqueza funcional y para determinar las relaciones rasgo-ambiente se realizó el análisis de ordenación RLQ y *forthcorner*. Se observó mayor diversidad funcional en la región neotropical, principalmente en las biorregiones Amazónico-Andino y Caatinga-Cerrado-Pampa. En cuanto a las relaciones rasgo-ambiente, a escala continental las variables más importantes son precipitación del trimestre más frío (BIO19), elevación y cobertura vegetal, sin embargo, a escala más regional, la respuesta de los rasgos a las condiciones ambientales varía en las distintas biorregiones. De manera general, el clima, topografía y la vegetación resultaron ser factores importantes que filtran una variedad de rasgos entre las especies de triatominos.

## INTRODUCCIÓN

La biogeografía es la rama de la biología que explora como los organismos se dispersan a través del tiempo y espacio, históricamente se ha centrado en identificar factores que regulan la distribución de las especies y este enfoque ha sido útil para desarrollar, probar y validar teorías ecológicas (Morrone, 2001). Aparte de eso, la biogeografía basada en rasgos puede ayudar a modelar las interacciones entre especies, capacidad de dispersión y la tolerancia fisiológica de manera simple y general (Green *et al.*, 2012). La biogeografía basada únicamente en especies tiene sus limitaciones, puesto que los rangos de distribución de las especies están restringidos por distintas condiciones climáticas y geográficas que limitan el potencial de dispersión y colonización en diferentes ecorregiones o continentes (Ricklefs, 1987; Jackson y Harvey, 1989; Myrak, 1995). Dado a estas limitaciones, el estudio de los rasgos funcionales ya sean fisiológicos, morfológicos, fenológicos o de comportamiento, se ha vuelto cada vez más interesante en las investigaciones biogeográficas a grandes escalas espaciales (Violle *et al.*, 2014). Ya que pueden cuantificarse para cualquier especie, independiente de su área de distribución geográfica o clasificación taxonómica (Martini *et al.*, 2021).

El estudio de las relaciones rasgo-ambiente, nos permite una mejor comprensión de la estructura y dinámica de las comunidades ecológicas y ayudan a predecir su respuesta ante perturbaciones naturales o humanas (Diaz y Cabido 1997). Por ejemplo, la tolerancia fisiológica de las plantas ante la sequía y el diámetro del vaso de la xilema pueden ayudar a pronosticar el cambio en las especies y como esto puede alterar la composición de las comunidades en respuesta a la variación de las condiciones medioambientales (Craine *et al.*, 2013; Reich, 2014).

Este enfoque ha sido objeto de estudio para la biogeografía de la conservación, en especial los peces (Ribeiro *et al.*, 2016; Santos *et al.*, 2019; Poveda-Cuellar *et al.*, 2021). Pero también se ha aplicado para estudiar la dinámica de las enfermedades transmitidas por vectores (Cator *et al.*, 2020). La incidencia de las enfermedades infecciosas está impulsada por la abundancia de los vectores,

huéspedes y patógenos que están relacionados entre sí (Institute of Medicine, 2008; FIP, 2020). Se conoce que el comportamiento y la historia de vida de un vector está íntimamente relacionado con la dinámica de cualquier enfermedad transmitida por vectores, porque influye en las tasas de transmisión de los parásitos hacia los huéspedes. Y estas características biológicas de los vectores pueden describirse como rasgos funcionales. Las cuales determinan la aptitud (producción reproductiva a lo largo de la vida) de los organismos individuales (McGill *et al.*, 2006; Gibert *et al.*, 2015). Por otro lado, los rasgos funcionales de los vectores como el comportamiento, historia de vida son sensibles a los cambios ambientales (Cator *et al.*, 2020). En particular, la temperatura ha sido documentado como uno de los factores más importantes que influye en los rasgos de los vectores (Bayoh y Lindsay, 2003; Delatte *et al.*, 2009; Ciota *et al.*, 2014). Otras variables ambientales como la humedad y precipitación afectan directamente los rasgos en cualquier etapa de vida de los vectores (De Costa *et al.*, 2010; Takken *et al.*, 2013; Shapiro *et al.*, 2016), que en general afectan la dinámica poblacional de dichos organismos y esto conlleva a la incidencia de enfermedades transmitidas por vectores convirtiéndose en un riesgo para la población humana.

Con lo anterior, el objetivo principal de este capítulo es analizar la relación rasgo-ambiente de los miembros de la subfamilia Triatominae en las diferentes biorregiones determinadas en el capítulo anterior y testear porque los organismos responden a condiciones ambientales específicas

## MATERIALES Y MÉTODOS

### **Área de estudio**

Para limitar nuestro análisis, se utilizaron seis de las siete biorregiones identificadas en el capítulo anterior. No se incluyó la región del Caribe porque solo se encontró información morfofuncional de una especie en esa biorregión. Se eligió este espacio geográfico ya que resume distintas condiciones ambientales en diferentes biorregiones. Las cuales proporcionan una información útil para evaluar los efectos de la biogeografía en las relaciones rasgo-ambiente.

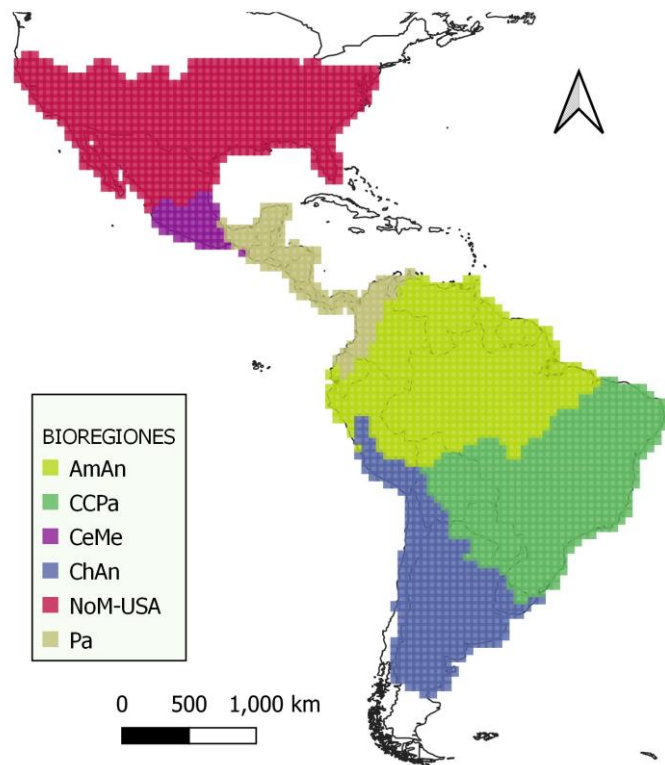


Figura 3. 1.- Biorregiones del Nuevo Mundo. ChAn= Chaco-Yino; CCPa= Caatinga-Cerrado-Pampa; AmAn= Amazónico-Andino; Pa= Panamanian; CeMe= Centro de México; NoM-USA= Norte de México- Estados Unidos de América.

### **Construcción de matrices ambientales, de especies y de rasgos**

El análisis de ordenación (RLQ) permite el análisis de tres matrices simultáneas para evaluar las relaciones rasgo-ambiente (Dray *et al.*, 2014). Este método vincula tres matrices principales: ambiental (R) que contiene las variables que describen las condiciones ambientales de los sitios, de abundancia o presencia-ausencia de las especies (L) y la de rasgos de las especies (Q), por eso se le conoce como análisis de RLQ.

Por lo anterior, se desarrolló una matriz de variables ambientales (matriz R) relacionadas con el clima, topografía y vegetación. Se realizó una selección de variables no colineales empleando el análisis de componentes principales (PCA) y factor de inflación de varianza (VIF), ambos análisis son complementarios. Para el análisis de PCA se aplicó la función *dudi.pca* del paquete *ade4* (Kassambara, 2017), usando el programa R ver. 4.2.3 (R Core Team, 2023). Se tomó en cuenta los dos

primeros ejes del análisis que explicaron gran parte de la varianza. Posteriormente, para eliminar la multicolinealidad entre las variables ambientales se realizó el análisis del VIF aplicando la función *vif* del paquete *car* (Fox y Weisberg, 2019) implementado en R ver 4.2.3 (R Core Team, 2023). Aquellas variables que tienen un valor de VIF por debajo del umbral de 10 se retuvieron como libres de colinealidad y se realizó una prueba de significancia para cada variable. La matriz final incluye seis variables ambientales (Cuadro 3.1) con 2306 celdas de cuadrícula. Esta misma matriz se subdividió para producir seis matrices ambientales por biorregión.

Cuadro 3. 1.- Variables ambientales seleccionadas como significativas.

<b>Variable</b>	<b>Descripción</b>	<b>VIF</b>	<b>p</b>
<b>BIO15</b>	Estacionalidad de precipitación	4.894	0.001 ***
<b>BIO18</b>	Precipitación del trimestre más cálido (mm)	6.966	0.001 ***
<b>BIO19</b>	Precipitación del trimestre más frío (mm)	6.522	0.001 ***
<b>BIO8</b>	Temperatura media del trimestre más húmedo (°C)	8.416	0.001 ***
<b>ELEVACION</b>	Altitud (msnm)	8.424	0.001 ***
<b>COB.VEG</b>	Cobertura vegetal (%)	2.732	0.001 ***

Para la matriz L, se construyó una matriz de presencia y ausencia a una resolución de 1°x1°, con 80 especies (columnas) y 2306 celdas de cuadrícula (filas). Se consideró este número de especies de las cuales existe información sobre sus rasgos morfofuncionales. Luego se construyó una matriz para cada biorregión.

Para la matriz Q, se obtuvieron datos morfofuncionales de 80 especies de triatomos (Fergnani *et al.*, 2013). Se consideró un total de 10 rasgos (Cuadro 3.2) (Ver anexo 3.1-3), se eligieron estos rasgos porque están relacionados con alguna

función. El rostrum o probóscide está relacionado con la alimentación, con la cual succionan la sangre de sus huéspedes y reservorio, participa en la transmisión del parásito *Tripanosoma cruzi* (Otálora-Luna *et al.*, 2015; Bello-Bedoy *et al.*, 2019). La proporción de la cabeza y de los ojos son uno de los rasgos que están relacionados con la capacidad visual de los triatominos (Dujardin *et al.*, 2009). El pronoto se caracteriza por contener la maquinaria muscular, ya que se encuentra vinculado con las alas y patas que permite la locomoción y dispersión de estos insectos (Gurevitz *et al.*, 2009). El abdomen es un rasgo relacionado con la fecundidad (Botto-Mahan *et al.*, 2008). Las antenas les permite orientarse hacia sus fuentes de alimentación (Flores y Lazarri, 1996). El tamaño corporal está relacionado con el crecimiento/desarrollo de los insectos (Nijhout *et al.*, 2014). Todas estas características son sensibles a los cambios ambientales.

Cuadro 3. 2.- Rasgos morfofuncionales de triatominos.

<b>Código</b>	<b>Descripción</b>	<b>Función</b>
<b>LT</b>	Longitud total del cuerpo	Relacionado con el crecimiento/desarrollo
<b>AP</b>	Ancho del pronoto	Relacionado con la locomoción
<b>AA</b>	Ancho del abdomen	Relacionado con la fecundidad
<b>PSA2</b>	Proporción del segundo segmento antenal.	Relacionado con la comunicación/orientación
<b>PSA3</b>	Proporción del tercer segmento antenal	
<b>PSA4</b>	Proporción del cuarto segmento antenal	
<b>PSR2</b>	Proporción del segundo segmento rostral	Relacionado con la alimentación
<b>PSR3</b>	Proporción del tercer segmento rostral	

<b>RLAC</b>	Relación longitud/ancho de la cabeza	Relacionado con la visión
<b>PAOS</b>	Proporción de ancho del ojo dorsal/sinthlipsis	Relacionado con la visión

Primero se construyó una matriz de rasgos para todas las biorregiones, en la que las filas corresponden a las 80 especies y las columnas corresponden a los 10 rasgos morfofuncionales. Posteriormente se subdividió esta matriz para producir una matriz por cada biorregión.

### **Diversidad funcional**

Para cuantificar la diversidad funcional (DF), se utilizó la matriz L y Q, que incluyen datos de presencia-ausencia y rasgos morfofuncionales respectivamente. La métrica utilizada fue la riqueza funcional (FRic); la cual se define como la cantidad de espacio de nicho ocupado por las especies de la comunidad (Legras *et al.*, 2018). Para esto se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para calcular el espacio funcional multidimensional, la función usada para calcular el espacio funcional con rasgos continuos fue *tr.cont.fspace* del paquete mFD (Magneville, 2023) implementado en R ver. 4.2.3 (R Core Team, 2023). El análisis de PCA permite recuperar las coordenadas de especies y las distancias funcionales de especies en el espacio funcional. Al final se calculó la FRic a partir del espacio funcional y la matriz L, se aplicó la función *alpha.fd.multidim* (Magneville *et al.*, 2022). Para ilustrar la variación de la diversidad funcional en el espacio geográfico, se mapeó los valores de FRic, utilizando el software QGIS-3.24.3.

### **Relación rasgo-ambiente a escala continental y regional**

#### *Análisis de RLQ*

Para analizar las principales asociaciones entre rasgos y variables ambientales, se realizó un análisis de RLQ y *fourthcorner* (Kleyer *et al.*, 2012), ya que estos dos enfoques son complementarios. El RLQ permite visualizar la distribución de los rasgos de las especies y su relación con las variables, mientras que el análisis



*fourthcorner* prueba la significancia estadística de las asociaciones entre un rasgo y una variable ambiental a la vez.

Para el análisis de RLQ (Dolédec *et al.*, 1996), primero se realizó un análisis de componentes principales tanto en la matriz R como Q y un análisis de correspondencia en la matriz L. Al final de estos pasos se realizó el análisis de RLQ y se aplicó la función *rlq* del paquete *ade4* (Dray y Dufour, 2007) en R ver. 4.2.3 (R Core Team, 2023). RLQ selecciona los ejes que maximizan la covarianza entre las puntuaciones de los sitios por las variables ambientales y las puntuaciones de los rasgos por especies. Se utilizó la función *rytest* para evaluar la importancia global del análisis RLQ (Dray *et al.*, 2014), para este procedimiento se utilizó el modelo 5 para probar la hipótesis alternativa de que la distribución de las especies en los sitios está relacionada con los rasgos y condiciones ambientales. Además, se aplicó una prueba de permutación de Montecarlo ( $n=9999$ ) con un  $\alpha = 0,05$  para probar la significación estadística de los ejes RLQ. Se repitió este paso para evaluar las relaciones por cada biorregión.

#### *Análisis fourthcorner*

Para evaluar la significancia estadística de la asociación entre los rasgos de las especies y las variables ambientales se realizó un análisis *fourthcorner*, tanto a escala continental como regional. Este método está basado en permutaciones para probar la importancia de las asociaciones por pares entre los rasgos y las variables ambientales basado en las puntuaciones de RLQ (Legendre *et al.*, 1997). Se implementó este procedimiento utilizando la función *fourthcorner* del paquete *ade4* (Dray *et al.*, 2014), basado en el modelo 5. Los valores de  $p$  se corrigieron con 9999 permutaciones tanto de los sitios como de especies, así también, se aplicó el método de tasa de descubrimiento falso para ajustar los valores de  $p$  para controlar la tasa de error general ( Dray *et al.*, 2014 ) y la importancia de las relaciones se evaluó con un valor de  $\alpha = 0,05$ . Mientras que la fuerza de asociación para cada relación bivariada se evaluó mediante el estadístico de correlación *fourthcorner* (D2). El estadístico D2 oscila entre los valores -1 y 1, la cual es equivalente al

coeficiente de correlación de Pearson (Legendre *et al.*, 1997). Todo el proceso se realizó en R ver. 4.2.3 (R Core Team, 2023).

## RESULTADOS

### **Diversidad funcional**

La DF mostró un gradiente geográfico, donde hubo mayor diversidad funcional en las regiones tropicales y va disminuyendo hacia a las regiones subtropicales. Los valores más altos se encontraron en las regiones Caatinga-Cerrado-Pampa y Amazónico-Andino y los valores más bajos se encontraron en las regiones Centro-México y Norte de México-Estados Unidos (figura 3.2). De manera general, se encontró mayor diversidad de rasgos morfofuncionales en la región neotropical versus la región neártica, que comprende los límites de distribución norte y sur de los triatomos.

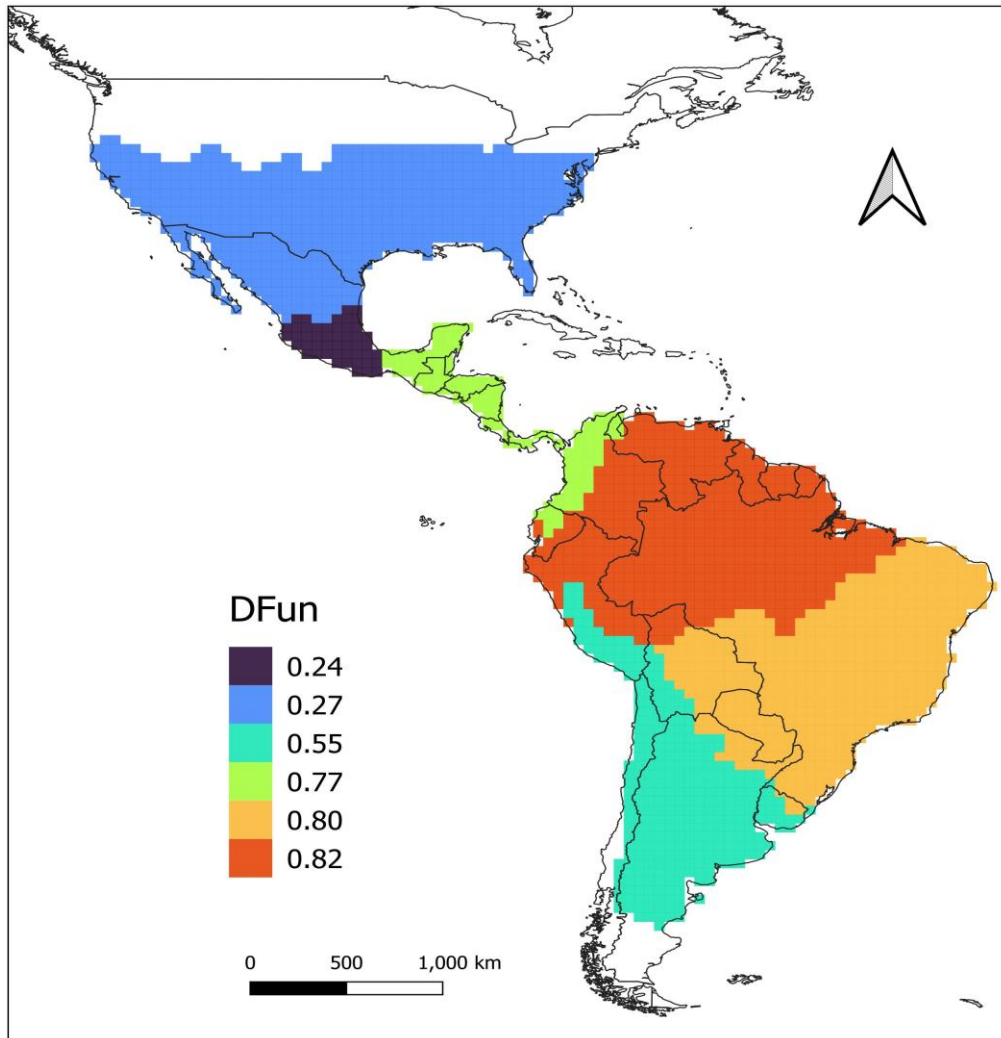


Figura 3. 2.- Mapa de Diversidad Funcional (DF) de la subfamilia Triatominae.

### Relación rasgo-ambiente a escala continental

Con base a nuestros resultados, las relaciones rasgo-ambiente a escala continental fue significativa ( $p < 0.001$ ), donde los dos primeros ejes de ordenación del RLQ explicaron el 96.8 % de la variación total, de la cual el 90.9 % fue explicado por el primer eje y el 5.9 por el segundo (figura 3.3). La longitud total (LT), ancho del pronoto (AP), ancho del abdomen (AA) y proporción de los segmentos rostral (PSR2-3) son los rasgos más importantes que explicaron la mayor varianza en el primer eje de RLQ. Para las variables ambientales, la cobertura vegetal, precipitación del trimestre más frío (BIO19) y elevación tuvieron la mayor correlación

con el primer eje. Por otra parte, los rasgos principales que se correlacionaron con el segundo eje de RLQ son proporción de ancho del ojo dorsal/sinthlipsis (PAOS), relación longitud/ancho de la cabeza (RLAC) y la proporción de las antenas (PSA2-4) y las variables ambientales fueron estacionalidad de precipitación (BIO15), temperatura media del trimestre más húmedo (BIO8) y precipitación del trimestre más cálido (BIO18) (figura 3.3).

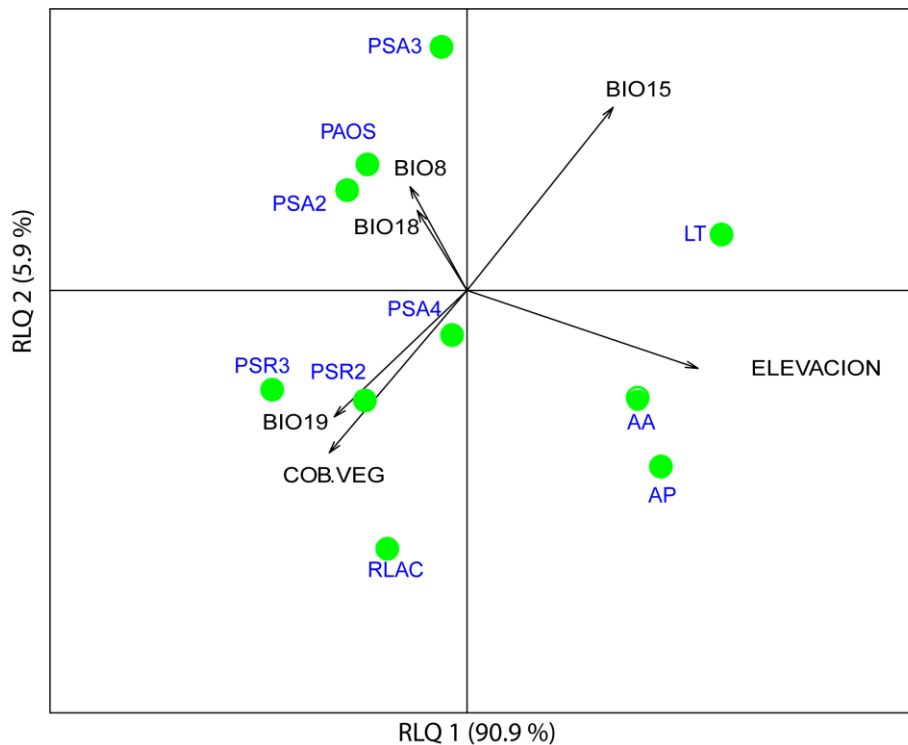


Figura 3. 3.- Resultado global del análisis de RLQ, presentando los primeros dos ejes principales. Círculos verdes representan rasgos y las flechas a las variables ambientales.

Según el análisis *fourthcorner*, todas las variables ambientales se asociaron significativamente con más de dos rasgos morfofuncionales (figura 3.4). De manera general, las relaciones fuertes y positivas existieron entre la proporción de los segmentos rostral (PSR2-3) con la precipitación del trimestre más frío (BIO19), temperatura media del trimestre más húmedo (BIO8) y la cobertura vegetal; la proporción de las antenas (PSA2-4) se asoció más con la estacionalidad de

precipitación (BIO15). Por el contrario, la longitud del cuerpo (LT), ancho del pronoto (AP) y ancho del abdomen (AA) se asociaron de manera negativa con la precipitación del trimestre más frío (BIO19) y cobertura vegetal.

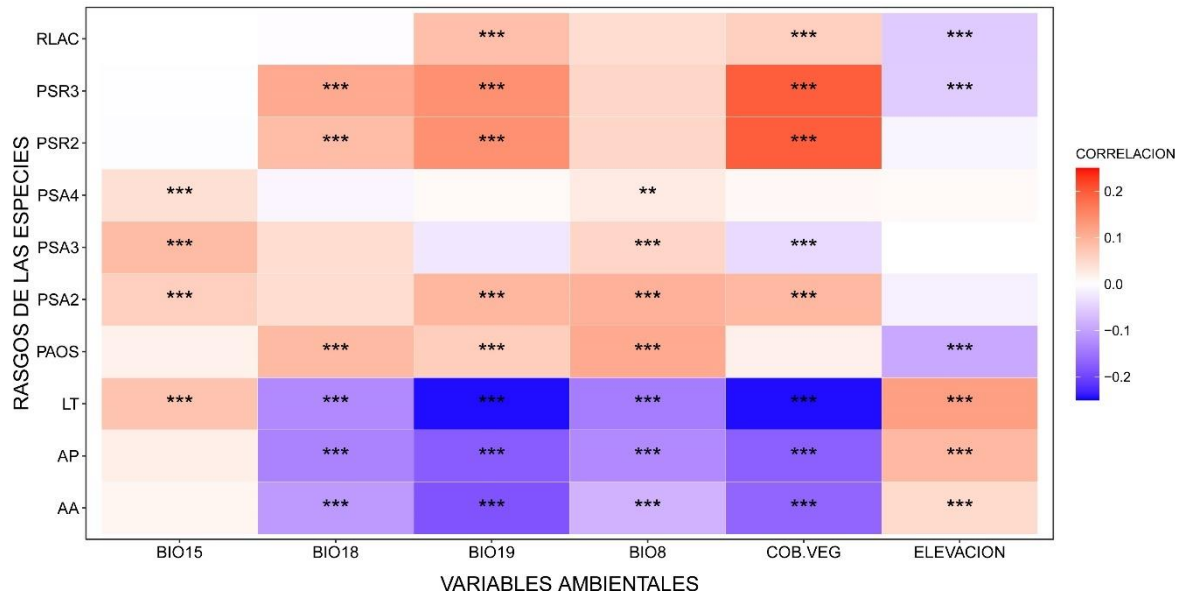


Figura 3. 4.- Relaciones bivariados entre los rasgos y las variables ambientales. Positiva (rojo) y negativa (azul). Los números de la leyenda corresponde a la estadística D2 y los asteriscos dentro de las celdas indican el nivel de significancia.

### Relación rasgo-ambiente a escala regional

Los resultados indican que las respuestas de los rasgos morfofuncionales ante las variables ambientales varían en las diferentes biorregiones. Donde todas las variables ambientales se asociaron fuerte y significativamente con al menos un rasgo morfofuncional.

Se encontró que la precipitación del trimestre más frío (BIO19) se asoció fuerte y positivamente con la longitud total (LT) y ancho del pronoto (AP) en la región AmAn, y con la proporción de las antenas (PSA2-4) en la región Pa (figura 3.5).

La precipitación del trimestre más cálido (BIO18) se asoció positivamente con diferentes rasgos en tres biorregiones. En la región ChAn se relacionó con tres rasgos principales (AP, AA, RLAC), en la región CCPa se asoció con proporción de

ancho del ojo dorsal/sinthlipsis (PAOS) y en la región AmAn se asoció principalmente con la proporción de los segmentos rostral (PSR2-3) (figura 3.5).

La estacionalidad de precipitación (BIO15) tuvo fuerte relación en tres biorregiones, por ejemplo, en la región AmAn se asoció con relación longitud/ancho de la cabeza (RLAC), en la región CCPa se relacionó con la proporción rostral (PSR2-3), mientras que en la región NM-USA se asoció con la longitud total (LT), ancho del pronoto (AP) y ancho del abdomen (AA) (figura 3.5).

La temperatura media del trimestre más húmedo (BIO8) se asoció de manera positiva con al menos un rasgo en dos biorregiones. En la región ChAn se relacionó con ancho del abdomen (AA) y en la región AmAn se asoció principalmente con la proporción de las antenas (PSA2-4).

Se encontraron asociaciones fuertes y positivas entre la elevación y tres rasgos principales (LT, AP, RLAC) en la región ChAn y se asoció con un solo rasgo en la región AmAn. Por otro lado, la cobertura vegetal se asoció positivamente con diferentes rasgos en distintas biorregiones. En la región ChAn se asoció con ancho del pronoto (AP) y ancho del abdomen (AA); mientras que en la región CCPa con proporción de ancho del ojo dorsal/sinthlipsis (PAOS) y en la región NM-USA con la longitud total (LT), ancho del pronoto (AP) y ancho del abdomen (AA).

En la región Centro de México (CeMe) no se encontró ninguna relación significativa entre los rasgos y variables ambientales.

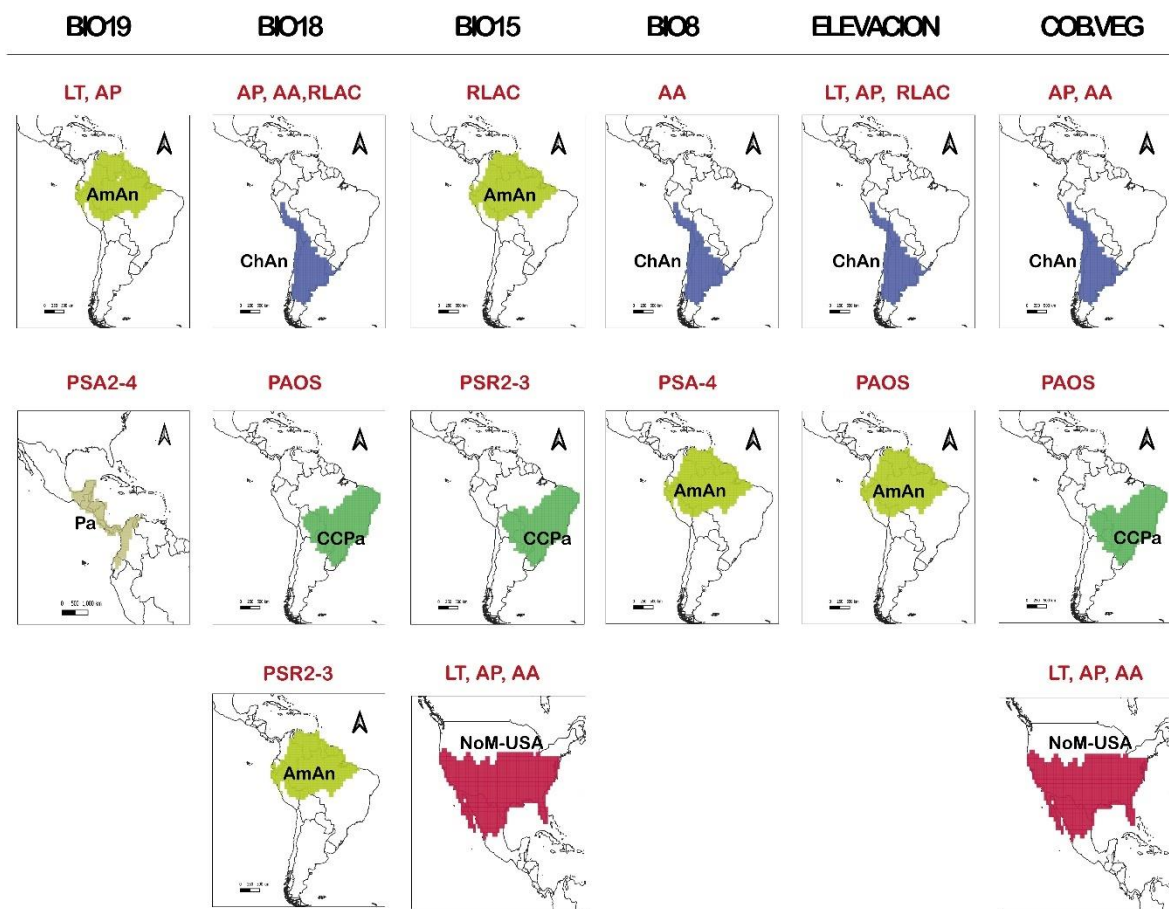


Figura 3. 5.- Síntesis general de los resultados de los análisis RLQ y *fourthcorner* de las relaciones rasgo-ambiente de la subfamilia Triatominae.

También se encontraron asociaciones multivariadas entre los rasgos y las variables ambientales. Por ejemplo, en la biorregión Norte de México-Estados Unidos (NoM-USA), la longitud total (LT), ancho del pronoto (AP) y ancho del abdomen (AA) se asociaron con la estacionalidad de precipitación (BIO15) y cobertura vegetal (figura 3.5). La mayor parte de las áreas de esta biorregión se caracteriza por una baja cobertura vegetal y con mayor estacionalidad de precipitación (figura 3.6) donde albergan especies que varían en cuanto al tamaño, como por ejemplo la especie *Triatoma peninsularis* que mide 11.25 mm (longitud total) hasta la especie más grande *Diptelogaster máxima* (37 mm).

Así mismo, en la biorregión Caatinga-Cerrado-Pampa (CCPa), la precipitación del trimestre más cálido (BIO18) y cobertura vegetal se asociaron con proporción de ancho del ojo dorsal/sinthlipsis (PAOS) (figura 3.5), este rasgo es un indicador del tamaño del ojo de los triatominos. Se puede observar que en el norte de esta región existe una menor cobertura vegetal y menor precipitación especialmente en Caatinga y Cerrado (Figura 3.7), donde albergan especies como *Triatoma brasiliensis*, *T. pseudomaculta*, *Panstrongylus lutzi* y entre otros, que varían en cuanto al tamaño del ojo.

En la biorregión Chaco-Andino (ChAn) se encontró asociaciones entre precipitación del trimestre más cálido (BIO18) y elevación con múltiples rasgos como ancho de pronoto (AP) y ancho de abdomen (AA), longitud total (LT) y relación longitud/ancho de la cabeza (RLAC), RLAC es un rasgo que indica el tamaño de la cabeza de los triatominos. La mayor parte de esta región se caracteriza por una baja precipitación con altas elevaciones (figura 3.8), donde habitan especies del género *Mepraria*, *Psammolestes* y *Triatoma*, con tamaño de cuerpo que varía entre 16 y 25 mm, también varían en cuanto al tamaño de la cabeza y ancho del pronoto.



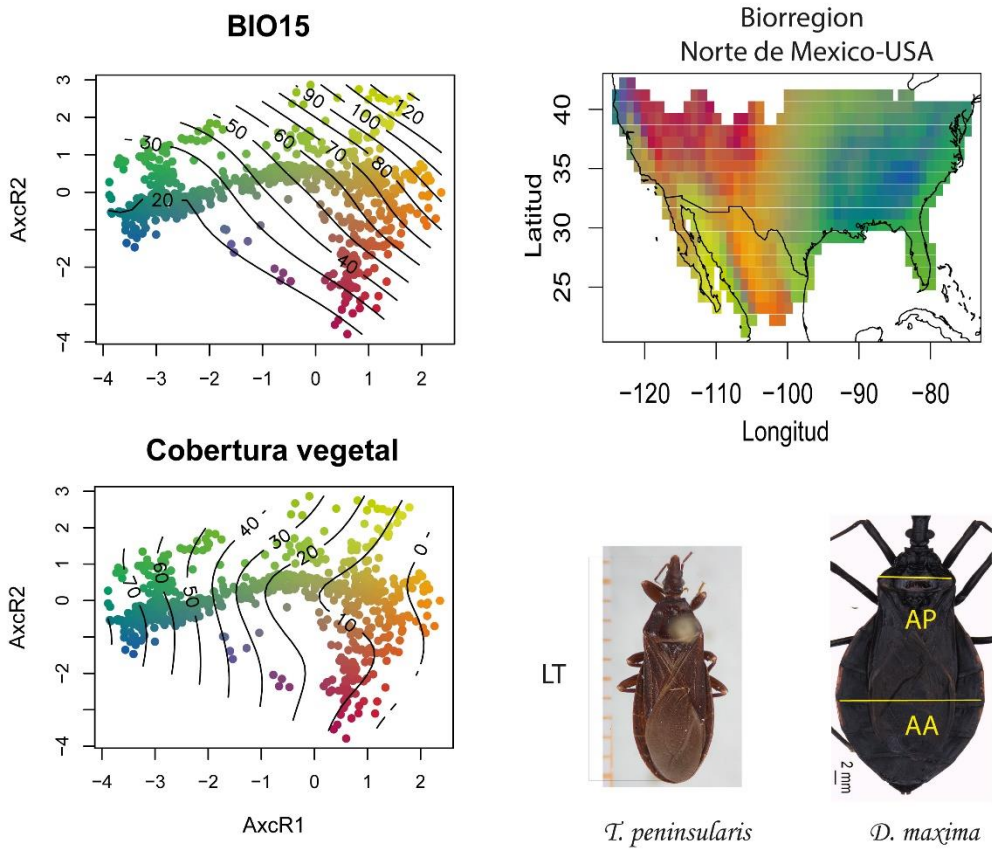


Figura 3. 6.- Relación multivariada entre rasgos morfofuncionales y variables ambientales BIO15 (estacionalidad de precipitación) y la cobertura vegetal en la biorregión NoM-USA.

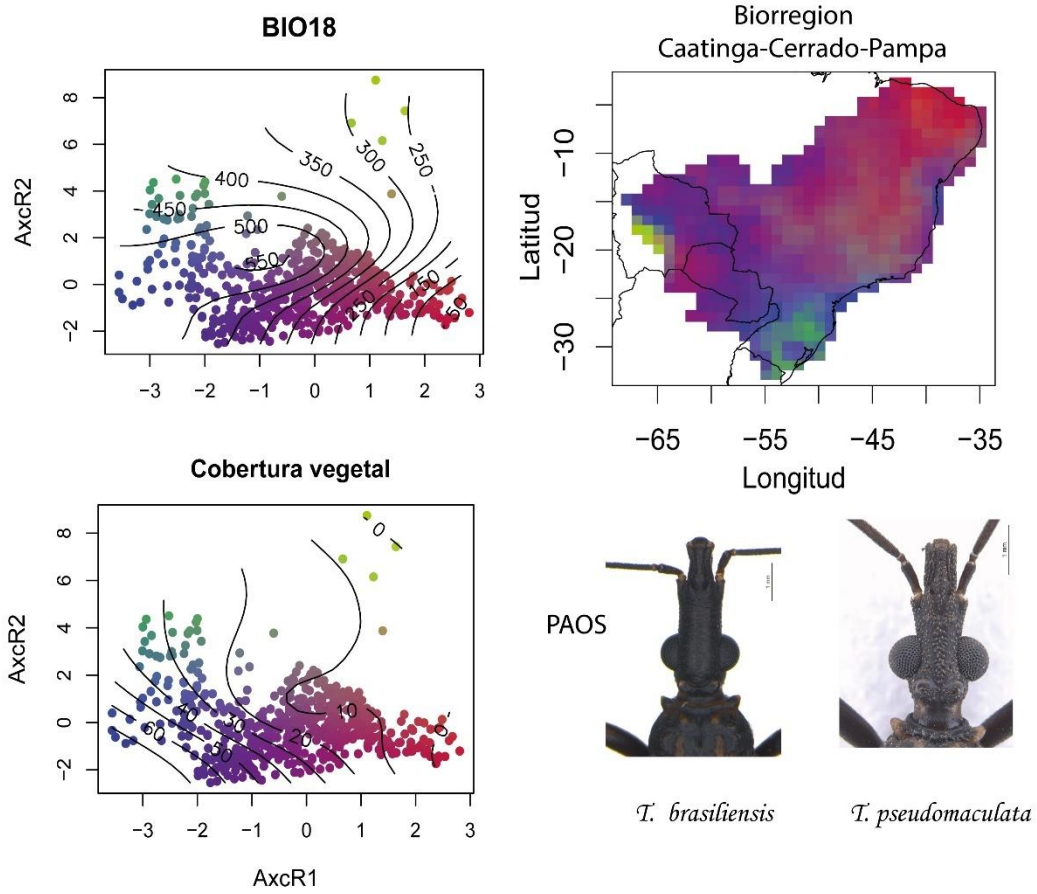


Figura 3. 7.- Relación multivariada entre rasgos morfofuncionales y variables ambientales BIO18 (precipitación del trimestre más cálido) y la cobertura vegetal en la biorregión CCPa.

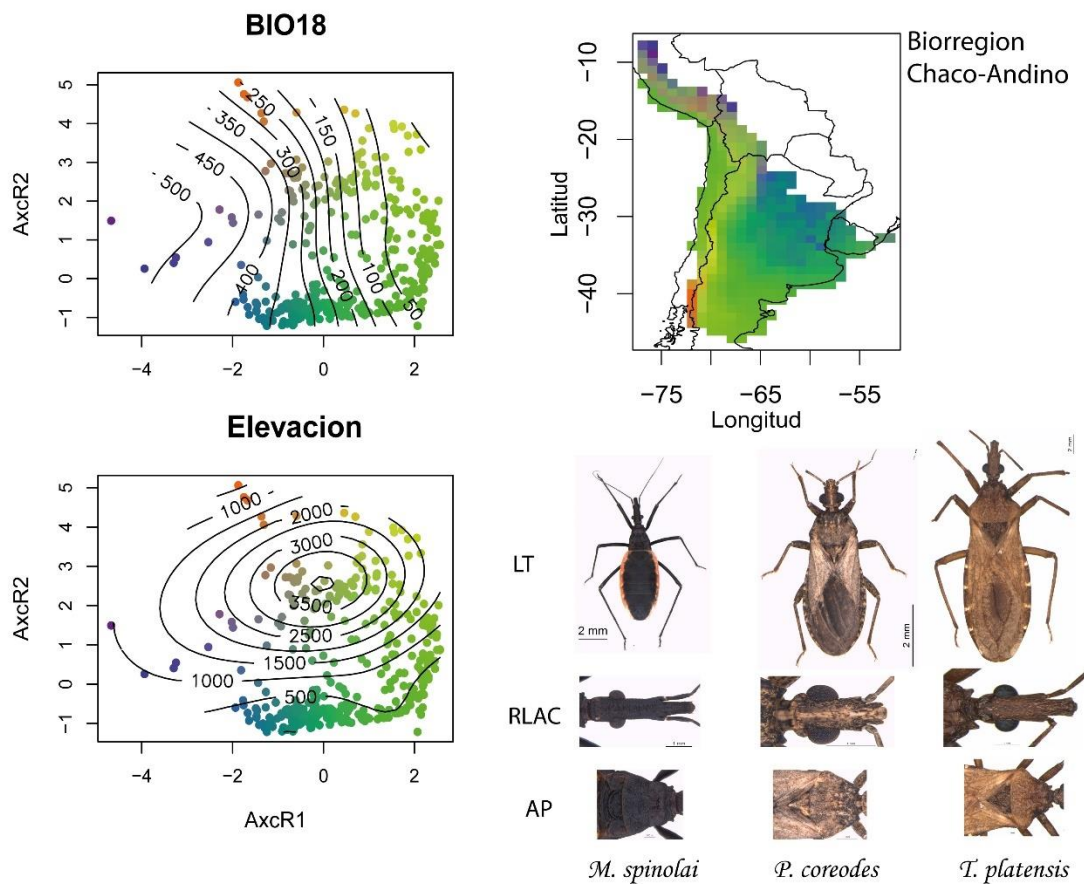


Figura 3. 8.- Relación multivariada entre rasgos morfofuncionales y variables ambientales BIO (precipitación del trimestre más cálido) y elevación en la biorregión ChAn.

## DISCUSIÓN

### **Diversidad funcional**

El patrón de diversidad funcional (DF) de los miembros de la subfamilia Triatominae observado en este estudio es similar a lo reportado por Fergnani *et al.*, 2013, donde también reportaron una mayor diversidad morfológica en las regiones neotropicales como en las cuencas amazónicas. Esto podría deberse de que los triatominos neotropicales muestran una gran variabilidad en cuanto al tamaño del cuerpo, entre otros rasgos morfológicos; así como también de sus rangos geográficos, donde algunas especies están restringidas en sitios muy específicos y otros con amplia distribución, además explotan una gran variedad de hábitats (Galíndez-Girón *et al.*, 1998, Bargues *et al.*, 2010; Patterson y Guhl 2010).

### **Relación rasgo-ambiente**

Los resultados indican que la respuesta de los rasgos morfofuncionales de Triatominos americanos a las condiciones ambientales depende del contexto biogeográfico. Esto demuestra que las especies de triatominos exhiben respuestas diferentes a las variables ambientales en las distintas biorregiones, ya que cada región presenta características únicas en cuanto a su clima, topografía, entre otras. De manera general encontramos tanto relaciones bivariados como multivariados entre los rasgos y las variables ambientales obtenidos en los análisis de RLQ y *fourthcorner*. Estas relaciones son importantes porque las variables ambientales no son independientes entre sí, así como sus efectos dentro de los ecosistemas, al igual que los rasgos medidos en este estudio con respecto al ambiente.

Encontramos que todas las variables seleccionadas para este estudio se asociaron con al menos un rasgo en las biorregiones. De acuerdo con lo reportado por Carmona-Galindo *et al.* (2020), los rasgos morfológicos (tamaño, forma, coloración) de los Triatominos están relacionados con la elevación. En el presente estudio la elevación se relacionó con más de un rasgo en dos biorregiones principales (Figura 3.5). La elevación varía a lo largo del espacio geográfico e influye en la presencia de los triatominos y del parásito *Tripanosoma cruzi* (de Fuente-Vicente *et al.*, 2017),

afecta la abundancia (Zeledón *et al*, 2001), la tasa de colonización y la tasa de infección por *T. cruzi* (Ramsey *et al.*, 2000). La temperatura ha sido bien documentada como una de las variables ambientales más importantes que afectan la biología y distribución de los triatominos (Damborsky *et al.*,2005; Rabinovich *et al.* 2006; Fergnani *et al.*, 2013; Rolyi y Schilman, 2018). Aquí se demostró que esta variable también influye en los rasgos de las especies de triatominos. De manera similar, la precipitación y la estacionalidad se asociaron con múltiples rasgos en las distintas biorregiones. Por ejemplo, en la región NoM-USA la estacionalidad de precipitación está más relacionado con rasgos como el tamaño del cuerpo, abdomen y pronoto. Al respecto, Bello-Bedoy *et al.* (2019), mencionan que los triatominos tienden a tener tamaños corporales grandes en ambientes estacionales. La precipitación es muy importante porque influye en la disponibilidad de hábitats adecuados para la reproducción y fuente de alimentación para los triatominos (Booth, 2018).

De igual manera la cobertura vegetal parece ser un factor importante para algunas biorregiones. Según Carbajal-De la Fuente y Catalá (2002), la morfología antenal de los triatominos esta influenciada por el tipo de vegetación. En nuestro estudio demostramos que la cobertura vegetal también influye en otros rasgos como por ejemplo longitud total, ancho del pronoto y abdomen. La modificación de la cobertura vegetal por actividades antropogénicas ha influido en la dispersión de los triatominos desde ambientes selváticos hacia los ambientes domésticos (Reyes-Lugo, 2009). Además, puede contribuir cambios en las características de los vectores, ya que se verán obligados a buscar nuevos refugios y fuentes de alimento para adaptarse a un nuevo ambiente, incluso en los ambientes asociadas a la población humana (peridomicilio o intradomicilio) (Chico-Avelino, 2019).

Nuestros hallazgos aportan información básica para comprender como los rasgos morfofuncionales están asociados a las condiciones ambientales específicas en cada una de las biorregiones, a su vez ayuda a tener mejor entendimiento sobre distribución geográfica de los Triatominae. Además, este tipo de información podría servir para el desarrollo de estrategias específicas en cada una de las biorregiones

para el control y monitoreo de los vectores triatominos en condiciones ambientales cambiantes. Por ejemplo, los rasgos varían dependiendo de la especie y las condiciones ambientales, por lo tanto, existe una relación entre la especie, el contexto geográfico y la tasa de infección por *T. cruzi*, además del riesgo de transmisión de la enfermedad de Chagas.

## CONCLUSIONES

- Los resultados resaltan que las relaciones rasgo-ambiente podrían ser indicadores de las estructuras morfofuncionales y de la composición de las especies de triatominos.
- Se encontró una mayor diversidad funcional en dos biorregiones tropicales Amazónico-Andino (AmAn) y Caatinga-Cerrado-Pampa (CCPa).
- Los rasgos están asociados a las condiciones ambientales de cada unidad biogeográfica, siendo el clima, la topografía y la vegetación los factores importantes que podrían actuar como un filtro ecológico de una variedad de rasgos entre las especies de triatominos.

## CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados obtenidos de esta investigación respaldan la importancia de integrar los conocimientos biogeográficos y macroecológicos con la finalidad de comprender los factores o procesos que moldean la diversidad de los triatominos en el Nuevo Mundo, siendo especies de importancia médica que actúan como vectores del parásito *Trypanosoma cruzi*, causante de la enfermedad de Chagas.

Se demostró que las variables ambientales juegan un papel importante en la distribución de los triatominos y operan de manera diferente a distintas escalas geográficas. En el capítulo 2, la precipitación, cobertura vegetal y elevación fueron las variables más importantes que influyeron en la determinación de las grandes biorregiones. De igual manera en el capítulo 3 estas mismas variables son las que más influyen en la distribución de los rasgos morfofuncionales de triatominos a escala continental. Sin embargo, a escala más regional el efecto entre las variables ambientales y rasgos varía dependiendo de la biorregión. Estos resultados dan énfasis de porqué algunas especies tienen rasgos de distribución muy restringidos y otros muy amplios, además podría ayudar a predecir como algunas especies podrían adaptarse ante los cambios ambientales.

De manera general estos resultados no solo contribuirán al conocimiento de los patrones de distribución y estructura de la diversidad de los Triatominae, sino que también aporta información útil para el control de la transmisión de la enfermedad de Chagas en las distintas biorregiones.

## REFERENCIAS DOCUMENTALES

- Arbo, A., Sanabria, G., y Martínez, C. (2022). Influencia del Cambio Climático en las Enfermedades Transmitidas por Vectores. *Revista del Instituto de Medicina Tropical*, 17(2): 23-36. <https://doi.org/10.18004/imt/2022.17.2.4>.
- Bargues, M. D., Schofield, C. J. y Dujardin, J. P. (2010). Classification y phylogeny of the Triatominae. In J Telleria, M Tibayrenc, American trypanosomiasis: Chagas disease one hundred years of research. Elsevier, London, p. 117-148.
- Bayoh, M. N., y Lindsay, S. W. (2003). Effect of temperature on the development of the aquatic stages of *Anopheles gambiae sensu stricto* (Diptera: Culicidae). *Bull. Entomol. Res*, 93: 375–381. doi: 10.1079/ber2003259.
- Bello-Bedoy, R., Peiro-Nuño, H., Córdoba-Aguilar, A., Flores-López, C. A., Romero-Figueroa, G., Arteaga, M. C., Gutiérrez-Cabrera, A., y De la Rosa-Conroy, L. (2019). Ontogenetic changes in wild chagasic bugs (*Dipetalogaster maxima*): exploring morphological adaptations in pre-adult y adult stages. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90: e902664. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2664>.
- Botto-Mahan, C., Ossa, C. G., y Medel, R. (2008). Direct and indirect pathways of fitness-impact in a protozoan-infected kissing bug. *Physiological Entomology*, 33, 25–30.
- Booth, M. (2018). Climate change y the neglected tropical diseases. *Advances in Parasitology*, 100: 39 – 126. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:21681086>.
- Carbajal de la Fuente, A. L, y Catalá, S. (2002). Relationship between antennal sensilla pattern y habitat in six species of Triatominae. *Mem Inst Oswaldo Cruz*. 97(8):1121-5. doi: 10.1590/s0074-02762002000800010.
- Carmona-Galindo, V. D., Marín Recinos, M. F., Gámez Hidalgo, S. A., Recinos Paredes, G., Posada Vaquerano, E. E., Romero-Magaña, A. L., et al. (2020). Morphological variability y ecological characterization of the Chagas disease vector *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae) in El Salvador. *Acta Trop*. 205:105392. doi: 10.1016/j.actatropica.2020.105392.



- Cator, L.J., Johnson, L.R., Mordecai, E.A., El Moustaid, F., Smallwood, T.R.C., La Deau, S.L., Johansson, M.A., Hudson, P.J., Boots, M., Thomas, M.B., Power, A.G. y Pawar, S. (2020). The role of vector trait variation in vector-borne disease dynamics. *Front. Ecol. Evol.* 8:189. doi: 10.3389/fevo.2020.00189.
- Ceccarelli, S. (2018). Eco-Epidemiología de la enfermedad de Chagas: evaluación de las variables que inciden en su transmisión por triatominos y su expresión mediante mapas de riesgo. Tesis de grado. Universidad la plata. Argentina.
- Cox, C. B., Moore, P. D y Ladle, R. J. (2016). Biogeography an ecological y evolutionary approach. Wiley Blackwell. USA.
- Ciota, A. T., Matacchiero, A. C., Kilpatrick, A. M., y Kramer, L. D. (2014). The effect of temperature on life history traits of *Culex mosquitoes*. *J. Med. Entomol.* 51: 55–62.
- Chaboli Alevi, K. C., de Oliveira, J., da Silva Rocha, D., y Galvão, C. (2021). Trends in taxonomy of chagas disease vectors (Hemiptera, reduviidae, triatominae): From linnaean to integrative taxonomy. *Pathogens*, 10(12). <https://doi.org/10.3390/pathogens10121627>
- Chico-Avelino, M. (2019). Efecto de variables socio-ambientales en la distribución y riesgo potencial de *Triatoma* (Hemiptera: Reduviidae) en el Estado de Guanajuato, México. *Revista Médica de la Universidad Veracruzana*, 19 (1). 19-38.
- Craine, J., Ocheltree, T., Nippert, J. Gene, E., Skibbe, A., Kembel, S. y Fargione, J. (2013). Global diversity of drought tolerance y grassly climate-change resilience. *Nature Clim Change*, 3: 63–67. <https://doi.org/10.1038/nclimate1634>.
- Damborsky, M. P., Bar, M. E., y Gorla, D. (2005). Life cycle y reproductive patterns of *Triatoma rubrovaria* (Blanchard, 1843) (Hemiptera: Reduviidae) under constant y fluctuating conditions of temperature y humidity. *Rev. Soc. Bras. Med. Trop.* 38, 433–437. doi: 10.1590/s0037-86822005000500014.
- Daru, B. H., Elliott, Tammy L., Park, D. S., y Davies, T.J. 2017. “Understying the processes underpinning patterns of phylogenetic regionalization.” *Trends in Ecology & Evolution* xx: 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.08.013>

- De Costa, E. A. P. A., de Santos, E. M., Correia, J. C., Albuquerque, C. M. R. (2010). Impact of small variations in temperature y humidity on the reproductive activity y survival of *Aedes aegypti* (Diptera. Culicidae). *Rev. Bras. Entomol.* 54: 488–493. doi: 10.1590/S0085-56262010000300021
- de Fuentes-Vicente, J.A., Cabrera-Bravo, M., Enríque-Vara, J.N., Bucio-Torres, M.I., Gutiérrez-Cabrera, A.E., Vidal-López, D.G., Martínez-Ibarra, J.A., Salazar-Schettino, P.M. y Córdoba-Aguilar, A. (2017). A relationship between altitude, triatomine (*Triatoma dimidiata*) immune response and virulence of *Trypanosoma cruzi*, the casual agent of Chagas' disease. *Med Vet Entomol*, 31: 63-71.
- Delatte, H., Gimonneau, G., Triboire, A., y Fontenille, D. (2009). Influence of temperature on immature development, survival, longevity, fecundity, y gonotrophic cycles of *Aedes albopictus*, vector of chikungunya y dengue in the Indian Ocean. *J. Med. Entomol.* 46, 33–41. doi: 10.1603/033.046.0105.
- Diaz, S. y Cabido, M. (1997). Plant functional types y ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 8: 463–474.
- Dolédec, S., Chessel, D., Braak, C. J. F., y Champely, S. (1996). Matching species traits to environmental variables: A new three-table ordination method. *Environmental y Ecological Statistics*, 3, 143–166.
- Dujardin, J. P., Costa, J., Bustamante, D., Jaramillo, N., y Catalá, S. (2009). Deciphering morphology in Triatominae: the evolutionary signals. *Acta Tropica*, 110, 101–111.
- Dray, S., Choler, P., Dolédec, S., Peres-Neto, P. R., Thuiller, W., Pavoine, S., y ter Braak, C. J. F. (2014). Combining the fourth-corner y the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology*, 95, 14–21.
- Dray, S., y Dufour, A. B. (2007). The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22, 1–20.
- Escalante, T. (2009). “Un Ensayo Sobre Regionalización Biogeográfica.” *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80 (2): 551–60.

- Federación Farmacéutica Internacional (FIP). (2020). Enfermedades transmitidas por vectores: un manual para farmacéuticos. Prevención, control, gestión y tratamiento. La Haya: Federación Farmacéutica Internacional.
- Fernani, P. N., Ruggiero, A., Ceccarelli, S., Menu, F., y Rabinovich, J. (2013). Large-scale patterns in morphological diversity and species assemblages in Neotropical Triatominae (Heteroptera: Reduviidae). *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 108(8), 997–1008. <https://doi.org/10.1590/0074-0276130369>.
- Filion, A., Eriksson, A., Jorge, F., Niebuhr, C. N y Poulin, R. (2020). Large-scale disease patterns explained by climatic seasonality and host traits. *Oecologia*, 1-12. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04782-x>.
- Fox, J., y Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression*, 3rd ed. Sage, Thousand Oaks CA.
- Flores, G. B., y Lazzari, C. R. (1996). The role of the antennae in *Triatoma infestans*: Orientation towards thermal sources. *Journal of Insect Physiology*, 42(5): 433-440. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(95\)00137-9](https://doi.org/10.1016/0022-1910(95)00137-9)
- Galíndez-Girón, I., Carcavallo, R. U., Jurberg, J., Galvão, C., Lent, H., Barata, J. M. S., Pinto Serra, O. y Valderrama, A. (1998). Morphology and external anatomy. In RU Carcavallo, I Galíndez-Girón, J Jurberg, H Lent, Atlas of Chagas disease vectors in the Americas, Fiocruz, Rio de Janeiro. 53-73.
- Galvão, C. (2021). Taxonomy. In: Guarneri, A., and Lorenzo, M. Triatominae-The biology of Chagas disease vectors. Springer. Volume 5. Brazil.
- Georgieva, A., Gordon, E. y Weirauch, C. (2017). Sylvatic host associations of Triatominae y implications for Chagas disease reservoirs: a comprehensive review y new host records based on archival specimens. *PeerJ* 5:e3826 <https://doi.org/10.7717/peerj.3826>
- Gibert, J. P., Dell, A. I., DeLong, J. P., y Pawar, S. (2015). “Scaling-up trait variation from individuals to ecosystems,” in *Advances in Ecological Research Trait-Based Ecology*

- From Structure to Function, eds G. Woodward, A. I. DeLong, y S. Pawar (Waltham, MA: Academic Press), 1–17. doi: 10.1016/bs.aecr.2015.03.001

González-Orozco, C., Thornhill, A., Knerr, N., Laffan, S., y Miller, J. 2014. “Biogeographical regions y phytogeography of the Eucalypts.” *Diversity y Distributions*, 20 (1): 46–58. <https://doi.org/10.1111/ddi.12129>

Gorla, D. E. (2021). Cambio climático y enfermedades transmitidas por vectores en Argentina. *Medicina (Buenos Aires)*, 81(3), 432-437. [http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0025-76802021000300432&lng=es&tlng=es](http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0025-76802021000300432&lng=es&tlng=es).

Gurevitz, J. M., Kitron, U., y Gürtler, R. E. (2009). Temporal dynamics of flight muscle development in *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae). *Journal of Medical Entomology*, 46, 1021–1024.

Green, J.L., Bohannan, B.J. y Whitaker, R. J. (2012). Biogeografía microbiana: de la taxonomía a los rasgos. *Ciencia*, 320: 1039-1043.

Institute of Medicine. (2008). Vector-borne diseases: understying the environmental, human health, y ecological connections. Washington, DC: The National Academies Press.

Jackson, D. A., y Harvey, H. H. (1989). Biogeographic associations in fish assemblages: Local vs. regional processes. *Ecology*, 70, 1472–1484.

Justi, S. A., y Galvão, C. (2017). The Evolutionary Origin of Diversity in Chagas Disease Vectors. *In Trends in Parasitology*, 33(1): 2–52. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2016.11.002>.

Kassambara, A., 2017. Multivariate Analysis I Practical Guide to Cluster Analysis in R Unsupervised Machine Learning, 1st ed. STHDA.

Kilpatrick, A. M y Ryolph, S. E. (2012). Drivers, dynamics, and control of emerging vector-borne zoonotic diseases. *Lancet*. 1;380(9857):1946-1955. Doi: 10.1016/S0140-6736(12)61151-9.

- Kleyer, M., Dray, S., Bello, F., Leps, J., Pakeman, R., Strauss, B., Thuiller, W. y Lavorel, S. (2012). Assessing species y community functional responses to environmental gradients: Which multivariate methods? *Journal of Vegetation Science*. 23. 805-821. [10.2307/23251318](https://doi.org/10.2307/23251318).
- Kreft, H., y Jetz, W. (2010). "A Framework for Delineating Biogeographical Regions Based on Species Distributions." *Journal of Biogeography* 37 (11): 2029–53. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02375.x>
- Lavorel, S., McIntyre, S., Lysberg, J. y Forbes, T.D.A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12 (12): 474-478. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01219-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01219-6).
- Legendre, P., Galzin, R., y Harmelin-Vivien, M. L. (1997). Relating behavior to habitat: Solutions to the fourth-corner problem. *Ecology*, 78, 547–562.
- Legras, G., Loiseau, N. y Gaertner, J.-C. (2018). Riqueza funcional: descripción general de índices y conceptos subyacentes. *Acta Oecológica*, 87, 34–44. [doi:10.1016/j.actao.2018.02.007](https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.02.007).
- Lozano, P., y Meaza, G. (2003). "Metodología de Valoración Zoogeográfica Por Unidades Ambientales Para La Ordenación y Gestión Del Territorio: Ensayo de Aplicación En El Sector Nororiental de Guipúzcoa (País Vasco)." *Ería* 0 (60): 117–29. <https://doi.org/10.17811/er.0.2003.117-129>.
- Llorente-Bousquets, J. y Morrone, J.J. (2001). Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. México. Las prensas de ciencias.
- Magneville, C., Loiseau, N., Albouy, C., Casajus, N., Claverie, T., Escalas, A., Leprieur, F., Maire, E., Mouillot, D. y Villéger, S. (2022). mFD: an R package to compute y illustrate the multiple facets of functional diversity. *Ecography* <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ecog.05904>.

- Magneville, C. (2023). mFD: Continuous Traits Framework. [https://cmlmagneville.github.io/mFD/articles/Continuous\\_traits\\_framework.html](https://cmlmagneville.github.io/mFD/articles/Continuous_traits_framework.html)
- Myrak, N. E. (1995). Biogeographic patterns of fish species richness in Ontario lakes in relation to historical y environmental factors. *Canadian Journal of Fisheries y Aquatic Sciences*, 52, 1462–1474.
- Martini, S., Larras, F., Boyé, A., Faure, E., Aberle, N., Archambault, P., Bacouillard, L., Beisner, B. E., Bittner, L., Castella, E., Danger, M., Gauthier, O., Karp-Boss, L., Lombard, F., Maps, F., Stemmann, L., Thiébaud, E., Usseglio-Polatera, P., Vogt, M. y Ayata, S. D. (2021). Functional traits-based approaches as a common framework for aquatic ecologists. *Limnology y Oceanography*, 66, 965–994.
- Mateo, J., y Bollo, M. 2016. *La Región Como Categoría Geográfica*. UNAM:CIGA.
- Moncayo, A. y Silveira, A.C. (2009). Current epidemiological trends for Chagas disease in Latin America and future challenges in epidemiology, surveillance, y health policy. *Mem Inst Oswaldo Cruz*, 104(I): 17-30. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762009000900005>
- Monteiro, F. A., Weirauch, C., Felix, M., Lazoski, C., y Abad-Franch, F. (2018). Evolution, Systematics, y Biogeography of the Triatominae, Vectors of Chagas Disease. *Advances in Parasitology*, 99, 265–344. <https://doi.org/10.1016/bs.apar.2017.12.002>
- Morens, D. M. y Fauci, A. S. (2013). Emerging Infectious Diseases: Threats to Human Health y Global Stability. *PLoS Pathog.* 9(7): e1003467. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1003467>
- Morrone, J. (2001). Sistemática, biogeografía, evolución. Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Müller, P. 1974. Aspects of Zoogeography. In <https://doi.org/10.1007/978-94-010-2327-6>.

- Murray, K. A., Preston, N., Allen, T., Zambrana-Torrel, C., Hosseini, P. R., y Daszak, P. (2015). Global biogeography of human infectious diseases. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(41): 12746–12751. doi:10.1073/pnas.1507442112
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., y Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21, 178–185. doi: 10.1016/j.tree.2006.02.002
- Nijhout, H.F., Riddiford, L.M., Mirth, C., Shingleton, A.W., Suzuki, Y. y Callier, V. (2014) The developmental control of size in insects. *Wiley Interdiscip Rev Dev Biol*, 3(1):113-34. <https://doi.org/10.1002/wdev.124>
- Organización Mundial de la Salud (OMS). (2021). Enfermedad de Chagas (trypanosomiasis americana). Consultado el 10 de agosto 2022 en: [https://www.who.int/es/news-room/fact-sheets/detail/chagas-disease-\(american-trypanosomiasis\)](https://www.who.int/es/news-room/fact-sheets/detail/chagas-disease-(american-trypanosomiasis)).
- Organización Panamericana de la Salud/Organización Mundial de la Salud (OPS/OMS). (2022). La enfermedad de Chagas en las Américas. Consultados el 11 de agosto 2022 en: <https://www.paho.org/es/temas/enfermedad-chagas>.
- Otálora-Luna, F., Pérez-Sánchez, A. J., Sandoval, C. y Aldana, E. (2015). Evolution of hematophagous habit in Triatominae (Heteroptera: Reduviidae). *Revista chilena de historia natural*, 88, 1-13. <http://dx.doi.org/10.1186/S40693-014-0032-0>
- Patterson, J. S. y Guhl, F. (2010). Geographical distribution of Chagas disease. In J Telleria, M Tibayrent, *American trypanosomiasis: Chagas disease one hundred years of research*, Elsevier, London.
- Poveda-Cuellar, J. L., Delgado, E. O. L., Zúñiga-Upegui, P. T., y Navarro, F. A. V. (2021). What controls fish functional diversity patterns in Colombian Yean streams? *Ecology of Freshwater Fish*, 31, 87–101.
- Rabinovich, J. E., Pietrokovsky, S., y Wisnivesky-Colli, C. (2006). Temperature y Development Rate of *Triatoma guasayana* (Hemiptera: Reduviidae) eggs under

laboratory conditions: physiological y adaptive aspects. *Physiol. Entomol.* 31, 361–370. doi: 10.1111/j.1365-3032.2006.00529.x.

Ramsey, J.M., Ordoñez, R., Cruz-Celis, A., Alvear, A.L., Chavez, V., Lopez, R, et al. (2000). Distribution of domestic Triatominae and stratification of Chagas Disease transmission in Oaxaca, Mexico. *Med Vet Entomol*, 14:19–30.

Rolyi, C., y Schilman, P. E. (2018). The costs of living in a thermal fluctuating environment for the tropical haematophagous bug, *Rhodnius prolixus*. *J. Therm. Biol.* 74, 92–99. doi: 10.1016/j.jtherbio.2018.03.022

Reich, P. B. (2014). The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: A traits manifesto. *J Ecol* 102, 275–301.

Reyes-Lugo, M. (2009) *Panstrongylus geniculatus* Latreille, 1811 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae), vector de la enfermedad de Chagas en el ambiente domiciliario del centronorte de Venezuela. *Revista Biomédica*, 20: 180–205. <https://www.mediagraphic.com/cgi-in/new/resumen.cgi?IDARTICULO=25149/>

Reyes-Novelo, E., Ruiz-Piña, H.A., Escobedo-Ortegón, J. y Barrera-Pérez, M.A. (2011). Biología y ecología de *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811), algunos aspectos de estudio. *Dugesiana* 18(1): 11-16.

Ribeiro, M. D., Teresa, F. B., y Casatti, L. (2016). Use of functional traits to assess changes in stream fish assemblages across a habitat gradient. *Neotropical Ichthyology*, 14, e140185.

Ricklefs, R. E. (1987). Community diversity: Relative roles of local y regional processes. *Science*, 235, 167–171.

R Core Team, 2023. R: A Language y Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>

Santos, L. L., Benone, N. L., Soares, B. E., Barthem, R. B., y Montag, L. F. A. (2019). Trait-environment relationships in Amazon stream fish assemblages. *Ecology of Freshwater Fish*, 28, 424–433.



- Shapiro, L. L. M., Murdock, C. C., Jacobs, G. R., Thomas, R. J., y Thomas, M. B. (2016). Larval food quantity affects the capacity of adult mosquitoes to transmit human malaria. *Proc. R. Soc. B*, 283:20160298. doi: 10.1098/rspb.2016.0298.
- Steneck, R., y Dethier, M. (1994). A Functional Group Approach to the Structure of Algal-Dominated Communities. *Oikos*. 69. 10.2307/3545860.
- Swei, A., Couper, L. I., Coffey, L. L., Kapan, D. y Bennett, S. (2020). Patterns, Drivers, y Challenges of Vector-Borne Disease Emergence. *Vector Borne Zoonotic Dis.* 20(3):159-170. Doi: 10.1089/vbz.2018.2432.
- Takken, W., Smallegange, R. C., Vigneau, A. J., Johnston, V., Brown, M., Mordue-Luntz, A., et al. (2013). Larval nutrition differentially affects adult fitness y Plasmodium development in the malaria vectors *Anopheles gambiae* y *Anopheles stephensi*. *Parasit. Vectors* 6:345. doi: 10.1186/1756-3305-6-345
- Villalobos, F. 2022. Macro... ¿qué? Una visión panorámica para entender la diversidad biológica. Consultado el 03 de noviembre 2022 en: <http://www.inecol.mx/inecol/index.php/es/component/content/article/17-ciencia-hoy/1726-macro-que-una-vision-panoramica-para-entender-la-diversidad-biologica>
- Violle, C., Reich, P. B., Pacala, S. W., Enquist, B. J., y Kattge, J. (2014). The emergence and promise of functional biogeography. *PNAS*, 111, 13690–13696
- Zeledón, R., Ugalde, J. y Paniagua, L. (2001). Entomological and ecological aspects of 6 sylvatic triatomines from a collection of Costa Rica. *Mem Inst Oswaldo Cruz*, 96:757–64.

## ANEXOS

**Anexo 1.-** Especies de la subfamilia Triatominae (Orden: Hemiptera) que ocurren en el nuevo mundo.

<b>Tribu</b>	<b>Genero</b>	<b>Especies</b>
<b>Alberproseniini</b>	<i>Alberprosenia</i>	<i>A. goyovargasi</i> ; <i>A. malheiroi</i>
<b>Bolboderini</b>	<i>Belminus</i>	<i>B. corredori</i> ; <i>B. costaricensis</i> ; <i>B. ferroae</i> ; <i>B. herreri</i> ; <i>B. laportei</i> ; <i>B. peruvianus</i> ; <i>B. pittieri</i> ; <i>B. rugulosus</i>
	<i>Bolbodera</i>	<i>B. scabrosa</i>
	<i>Microtriatoma</i>	<i>M. borbai</i> ; <i>M. trinidadensis</i>
	<i>Parabelminus</i>	<i>P. carioca</i> ; <i>P. yurupucu</i>
<b>Cavernicolini</b>	<i>Cavernicola</i>	<i>C. lenti</i> ; <i>C. pilosa</i>
<b>Rhodniini</b>	<i>Psammolestes</i>	<i>P. arthuri</i> ; <i>P. coreodes</i> ; <i>P. tertius</i>
	<i>Rhodnius</i>	<i>R. amazonicus</i> ; <i>R. barretti</i> ; <i>R. brethesi</i> ; <i>R. colombiensis</i> ; <i>R. dalessyroi</i> ; <i>R. domesticus</i> ; <i>R. ecuadoriensis</i> ; <i>R. marabaensis</i> ; <i>R. micki</i> ; <i>R. milesi</i> ; <i>R. montenegrensis</i> ; <i>R. nasutus</i> ; <i>R. neglectus</i> ; <i>R. neivai</i> ; <i>R. pallescens</i> ; <i>R. paraensis</i> ; <i>R. pictipes</i> ; <i>R. prolixus</i> ; <i>R. robustus</i> ; <i>R. stali</i> ; <i>R. zeledoni</i>
<b>Triatomini</b>	<i>Dipetalogaster</i>	<i>D. maxima</i>
	<i>Eratyrus</i>	<i>E. cuspidatus</i> ; <i>E. mucronatus</i>
	<i>Hermanlenticia</i>	<i>H. matsunoi</i>
	<i>Mepraia</i>	<i>M. gajardoi</i> ; <i>M. parapatrica</i> ; <i>M. spinolai</i>
	<i>Nesotriatoma</i>	<i>N. confusa</i> ; <i>N. flavida</i> ; <i>N. obscura</i>
	<i>Panstrongylus</i>	<i>P. chinai</i> ; <i>P. diasi</i> ; <i>P. geniculatus</i> ; <i>P. guentheri</i> ; <i>P. howardi</i> ; <i>P. humeralis</i> ; <i>P. lenti</i> ; <i>P. lignarius</i> ; <i>P. lutzi</i> ; <i>P. martinezorum</i> ; <i>P. megistus</i> ; <i>P. mitarakaensis</i> ; <i>P. rufotuberculatus</i> ; <i>P. tupynambai</i>
	<i>Paratriatoma</i>	<i>P. hirsuta</i> ; <i>P. lecticularia</i>
	<i>Triatoma</i>	<i>T. arthurneivai</i> ; <i>T. bahiensis</i> ; <i>T. baratai</i> ; <i>T. barberi</i> ; <i>T. bassolsae</i> ; <i>T. bolivari</i> ; <i>T. boliviana</i> ; <i>T. brailovskyi</i> ; <i>T. brasiliensis</i> ; <i>T. breyeri</i> ; <i>T. carcavalloii</i> ; <i>T. carrioni</i> ; <i>T. circummaculata</i> ; <i>T. costalimai</i> ; <i>T. deaneorum</i> ; <i>T. delponteii</i> ; <i>T. dimidiata</i> ; <i>T. dispar</i> ; <i>T. eratyrusiformis</i> ; <i>T. garciabesi</i> ; <i>T. gerstaeckeri</i> ; <i>T. gomeznunezi</i> ; <i>T. guasayana</i> ; <i>T. guazu</i> ; <i>T. hegneri</i> ; <i>T. huehuetenanguensis</i> ; <i>T. incrassata</i> ; <i>T. indictiva</i> ; <i>T. infestans</i> ; <i>T. jatai</i> ; <i>T. juazeirensis</i> ; <i>T. jurbergi</i> ; <i>T. klugii</i> ; <i>T. lenti</i> ; <i>T. limai</i> ; <i>T. longipennis</i> ; <i>T. maculata</i> ; <i>T. matogrossensis</i> ; <i>T. mazzottii</i> ; <i>T. melánica</i> ; <i>T. melanocephala</i> ; <i>T. mexicana</i> ; <i>T. mopani</i> ; <i>T. neotomae</i> ; <i>T. nigromaculata</i> ; <i>T. nítida</i> ; <i>T. oliveirai</i> ;

	<i>T. pallidipennis; T. patagónica; T. peninsularis;</i> <i>T. petrocchiae; T. phyllosoma; T. picturata;</i> <i>T. pintodiasi; T. platensis; T. protracta;</i> <i>T. pseudomaculata; T. recurva; T. rubida;</i> <i>T. rubrofasciata; T. rubrovaria; T. ryckmani;</i> <i>T. sanguisuga; T. sherlocki; T. sinaloensis; T. sórdida;</i> <i>T. tibiamaculata; T. vyaе; T. venosa; T. vitticeps;</i> <i>T. williami; T. wygodzinskyi</i>
<b>Total</b>	139

**Anexo 2.-** Número de especies de triatomos por biorregión. ChAn= Chaco-Andino; CCPa= Caatinga-Cerrado-Pampa; AmAn= Amazónico-Andino; Pa= Panamanian; Ca= Caribe; CeMe= Centro de México; NoM-USA= Norte de México-Estados Unidos. 1=presencia; 0=ausencia.

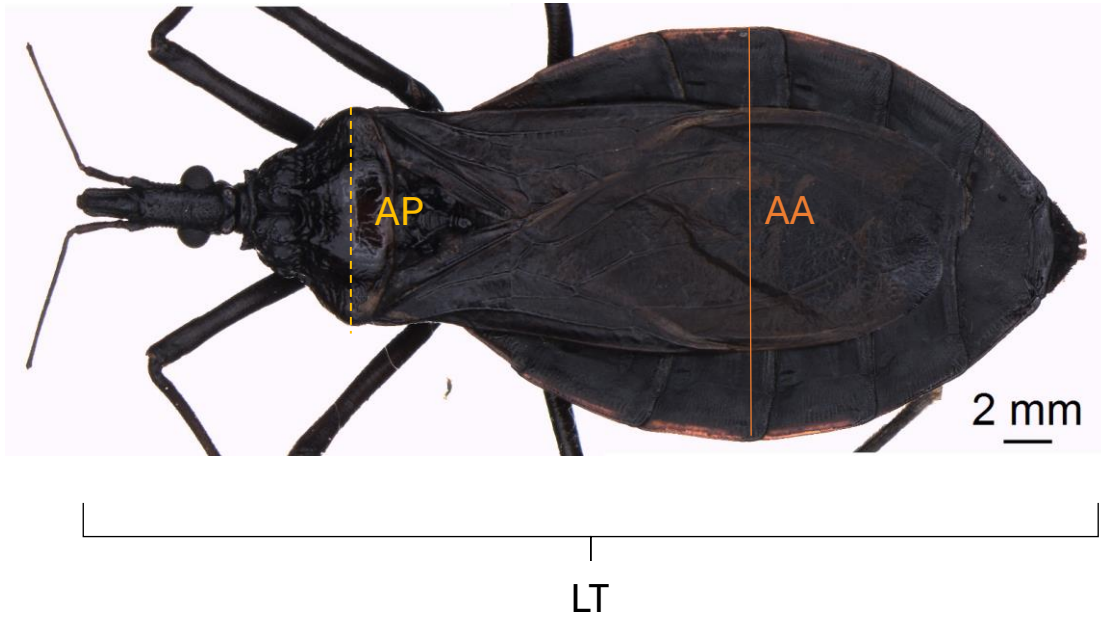
Especies/Biorregión	ChAn	CCPa	AmAn	Pa	CeMe	Ca	NoM-USA
<i>Belminus corredori</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Belminus herreri</i>	1	0	1	1	0	0	0
<i>Belminus laportei</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Belminus peruvianus</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Belminus rugulosus</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Cavernicola lenti</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Cavernicola pilosa</i>	1	1	1	1	0	0	0
<i>Dipetalogaster maxima</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Eratyrus cuspidatus</i>	0	0	1	1	1	0	0
<i>Eratyrus mucronatus</i>	1	1	1	1	0	0	0
<i>Hermanlenticia matsunoi</i>	1	0	1	0	0	0	0
<i>Mepraia gajardoi</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Mepraia parapatrica</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Mepraia spinolai</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Microtriatoma borbai</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Microtriatoma trinidadensis</i>	0	1	1	0	0	0	0
<i>Nesotriatoma confusa</i>	0	0	0	0	0	1	0
<i>Nesotriatoma flavida</i>	0	0	0	0	0	1	0
<i>Panstrongylus chinai</i>	1	0	1	0	0	0	0
<i>Panstrongylus diasi</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Panstrongylus geniculatus</i>	1	1	1	1	0	0	0
<i>Panstrongylus guentheri</i>	1	1	0	0	0	0	0
<i>Panstrongylus howardi</i>	0	0	1	0	0	0	0

<i>Panstrongylus humeralis</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Panstrongylus lenti</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Panstrongylus lignarius</i>	0	1	1	1	0	0	0
<i>Panstrongylus lutzi</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Panstrongylus megistus</i>	1	1	1	0	0	0	0
<i>Panstrongylus rufotuberculatus</i>	1	0	1	1	1	0	0
<i>Panstrongylus tupynambai</i>	1	1	0	0	0	0	0
<i>Parabelminis yurupucu</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Paratriatoma hirsuta</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Paratriatoma lecticularia</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Psammolestes arthuri</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Psammolestes coreodes</i>	1	1	0	0	0	0	0
<i>Psammolestes tertius</i>	0	1	1	0	0	0	0
<i>Rhodnius barretti</i>	0	0	1	1	0	0	0
<i>Rhodnius brethesi</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Rhodnius colombiensis</i>	0	0	1	1	0	0	0
<i>Rhodnius domesticus</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Rhodnius ecuadoriensis</i>	0	0	1	1	0	0	0
<i>Rhodnius milesi</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Rhodnius montenegrensis</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Rhodnius nasutus</i>	0	1	1	0	0	0	0
<i>Rhodnius neglectus</i>	0	1	1	0	0	0	0
<i>Rhodnius neivai</i>	0	0	1	1	0	0	0
<i>Rhodnius pallescens</i>	0	0	1	1	0	0	0
<i>Rhodnius pictipes</i>	1	1	1	1	0	0	0
<i>Rhodnius prolixus</i>	0	0	1	1	1	0	0
<i>Rhodnius robustus</i>	0	1	1	1	0	0	0
<i>Rhodnius stali</i>	1	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma arthurneivai</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma baratai</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma barberi</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Triatoma bassolsae</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Triatoma bolivari</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Triatoma boliviana</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma brailovskyi</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Triatoma brasiliensis</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma breyeri</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma carcavalloii</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma carrioni</i>	0	0	1	0	0	0	0

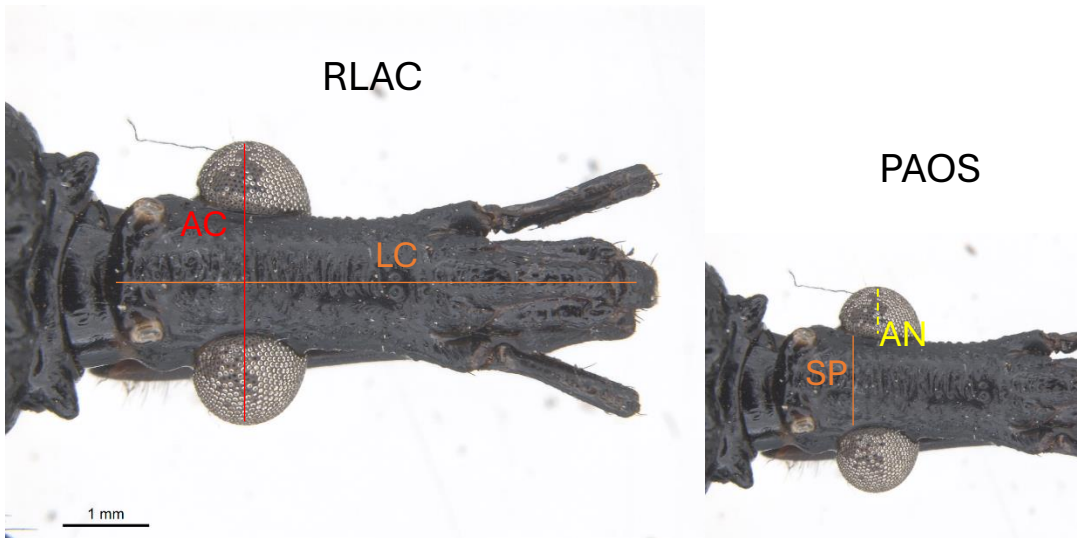
<i>Triatoma circummaculata</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma costalimai</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma deaneorum</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma delpontei</i>	1	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma dimidiata</i>	0	0	1	1	1	0	1
<i>Triatoma dispar</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Triatoma eratyrsiformis</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma garciabesi</i>	1	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma gerstaeckeri</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Triatoma guasayana</i>	1	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma guazu</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma hegneri</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Triatoma huehuetenanguensis</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Triatoma incrassata</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Triatoma indictiva</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Triatoma infestans</i>	1	1	1	0	0	0	0
<i>Triatoma juazeirensis</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma lenti</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma limai</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma longipennis</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Triatoma maculata</i>	0	1	1	1	0	0	0
<i>Triatoma matogrossensis</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma mazzottii</i>	0	0	0	1	1	0	0
<i>Triatoma melanica</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma melanocephala</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma mexicana</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Triatoma mopan</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Triatoma neotomae</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Triatoma nigromaculata</i>	0	0	1	1	0	0	0
<i>Triatoma nitida</i>	0	0	0	1	1	0	0
<i>Triatoma oliveirai</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma pallidipennis</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Triatoma patagonica</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma peninsularis</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Triatoma petrocchiai</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma phyllosoma</i>	0	0	0	1	1	0	0
<i>Triatoma picturata</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Triatoma pintodiasi</i>	0	1	0	0	0	0	0

<i>Triatoma platensis</i>	1	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma protracta</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Triatoma pseudomaculata</i>	0	1	1	0	0	0	0
<i>Triatoma recurva</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Triatoma rubida</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Triatoma rubrofasciata</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma rubrovaria</i>	1	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma sanguisuga</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Triatoma sherlocki</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma sordida</i>	1	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma tibiamaculata</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma vyae</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma venosa</i>	0	0	1	1	0	0	0
<i>Triatoma vitticeps</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma williami</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Triatoma wygodzinskyi</i>	0	1	0	0	0	0	0
<b>Total</b>	<b>28</b>	<b>53</b>	<b>38</b>	<b>28</b>	<b>18</b>	<b>2</b>	<b>17</b>

**Anexo 3.1.** Ilustración de los rasgos morfológicos de triatominos. LT: longitud total; AP: ancho del pronoto; AA: ancho del abdomen.



**Anexo 3.2.** Rasgo morfológico de la cabeza y ojo. RLAC: relación longitud/ancho de la cabeza; PAOS: proporción de la anchura del ojo/ Sinhlipsis.



**Anexo 3.3.** Rasgo morfológico del rostrum (probóscide) y antena. PSR2: proporción del segundo segmento rostral y PSR3: proporción del tercer segmento rostral; PSA2: proporción del segundo segmento antenal, PSA3: proporción del tercer segmento antenal y PSA4: proporción del cuarto segmento antenal.

