

Determinación de áreas de endemismo en mosquitos (Diptera: Culicidae) en Venezuela, mediante criterios explícitos de optimización

Determination of areas of endemism in mosquitoes (Diptera: Culicidae) in Venezuela, through explicit optimization criteria

Fabiola Del Ventura¹, Jonathan Liria² & Juan-Carlos Navarro*¹

RESUMEN

La Familia Culicidae ha sido estudiada ampliamente debido a su importancia en la salud pública y veterinaria. Varias especies de esta familia son vectores de múltiples patógenos que causan enfermedades que generan altas tasas de morbilidad y mortalidad, así como numerosas pérdidas económicas. El conocimiento de la distribución geográfica de este grupo y el análisis de su biogeografía histórica nos permitirán obtener más conocimientos acerca de su historia natural, de las razones geológicas y ecológicas de su distribución, así como de patrones epidemiológicos de las enfermedades de las cuales son vectores. La delimitación de Áreas de Endemismo (AE) es un paso inicial y fundamental para la realización de análisis de biogeografía histórica, para ello se elaboró una base de datos de 9.610 registros, 435 localidades, 20 géneros y 261 especies de Venezuela, a partir del cual se realizaron mapas de distribución, análisis explícitos de áreas de endemismos (AE) y parsimonioso de endemicidad (PAE) en los programas (software) NDM/VNDM. Los registros compilados de la Familia Culicidae se distribuyen principalmente al Norte del país, con distribuciones particulares hacia zonas montañosas o la región del Macizo Guayanés, entre otras. Se proponen tres áreas de endemismo para mosquitos: Macizo Guayanés-Pantepui, Región Norte-central y Cordillera Andina, las cuales son concordantes con las zonas ancestrales y recientes de la historia geológica del territorio.

Palabras clave: áreas de endemismo, biogeografía histórica, Macizo Guayanés, mosquitos, PAE, Pantepui, vectores de enfermedades.

INTRODUCCIÓN

La familia Culicidae (Diptera: Nematocera) en Venezuela ha sido estudiada ampliamente debido a que muchas especies de este grupo son transmisoras de diversos patógenos (arbovirus, protozoos,

SUMMARY

The Family Culicidae has been studied extensively because of its importance in veterinary and public health. Several species of this family are vectors of pathogens causing multiple diseases which to generate high rates of morbidity and mortality and numerous economic losses. Studies of the geographical distribution of Culicidae and its historical biogeography analysis will allow us to obtain more knowledge about the natural history and explanations of geological and ecological reasons of the distribution and also the epidemiological patterns of diseases which are involved. The delimitation of areas of endemism (AE) is a crucial initial step for the analysis of historical biogeography and for this we developed a database of 9,610 records in 435 localities, 20 genera and 261 species from Venezuela, map distribution, and explicit analyzes of areas of endemism (AE) and parsimonious of endemicity (PAE) software NDM / VNDM. The records compiled of Culicidae are mainly distributed in the north of the country, with particular distributions to mountainous or Guayana Shield region, among others. The results suggest the proposal of three endemism areas for mosquitoes: Guayana Shield-Pantepui, North-Central Region and Andean mountains cordillera, which are concordant with recent and ancestral areas of the geological history of the country.

Key words: endemism, Guayana Shield, Historic Biogeography, mosquitoes, Pantepui, vector diseases.

nemátodos) que causan enfermedades de interés en salud pública y veterinaria con altas tasas de morbilidad y mortalidad. Adicionalmente, es un grupo de insectos que presenta una bionomía muy variada con fases inmaduras acuáticas que ocupan diversos sitios de crías (entre naturales y antropogénicos) así

¹ Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Laboratorio Biología de Vectores, Universidad Central de Venezuela, Apdo. 47058, Caracas 1041-A, Venezuela.

² Departamento de Biología, Facyt. Universidad de Carabobo, Valencia, edo. Carabobo. Venezuela.

*Autor de correspondencia: juan.navarro@ciens.ucv.ve / jcnavac@gmail.com

como un amplio patrón de distribución latitudinal y altitudinal que proporcionan un modelo interesante para estudios de historia natural y biogeografía.

Se conocen 3.378 especies en el mundo (WRBU 2013) de las cuales 316 se encuentran en Venezuela (Sutil, 1980; Navarro *et al.*, 2007), agrupadas en 23 géneros. Las fases inmaduras (huevo, larva y pupa) transcurren en cuerpos de aguas tanto estacionales como permanentes, tales como charcos, huecos de troncos, plantas que poseen estructuras que almacenan agua como las Phytothelmata (del griego Phyto= plantas y Thelmos= recipiente), en español Fitotelma (singular) Fitotelmata (plural): (Maguire, 1971; Fish, 1983; Frank, 1983, Navarro *et al.*, 2007), lagos, estanques, arroyos, manantiales, huellas de vehículos o animales, recipientes de almacenamiento de agua y otros envases de origen antropogénico. La fase adulta es aérea y los tipos de hábitat son esencialmente bosques, sabanas y áreas cultivadas, zonas pobladas y cuevas.

Las características ecológicas de estos insectos son factores determinantes en los patrones de distribución espacio-temporales, y pueden ser analizados mediante el empleo de métodos biogeográficos, los cuales permiten proponer hipótesis acerca de los procesos que originaron dicha distribución, así como también proporcionar un sistema de regionalización biótica del planeta (Morrone, 2004), y adicionalmente establecer hipótesis sobre el origen y distribución de enfermedades endémicas y re-emergentes (Navarro *et al.*, 2007).

Los cinco métodos básicos de análisis de la biogeografía histórica: Dispersalismo, Biogeografía Filogenética, Panbiogeografía, Biogeografía Cladística y Análisis Parsimonioso de Endemicidad no son alternativas mutuamente excluyentes, y algunos de ellos pueden ser integrados en una aproximación biogeográfica, con la capacidad de resolver problemas diferentes, como el reconocimiento de homología espacial (Panbiogeografía), la identificación de las áreas de endemismo por parsimonia (PAE), y la formulación de hipótesis sobre relaciones de área (Biogeografía Cladística) (Morrone & Crisci, 1995).

En varios de los métodos arriba señalados, está implícito el conocimiento previo de las áreas de endemismo (AE). Es por ello que la delimitación de éstas áreas es uno de los pasos fundamentales, y uno de

los más problemáticos en los análisis biogeográficos, (Crisci *et al.*, 2000). Existen dos métodos principales para la delimitación de áreas de endemismo: Análisis de Endemismo (AE) y el Análisis Parsimonioso de Endemicidad (PAE), este último propuesto por Morrone (1994), basado en estudios previos hechos por Rosen (1988).

Se conoce como *áreas de endemismo* cuando dos o más especies están restringidas a áreas individuales y extensas con diferentes biotas. También pueden ser definidas como áreas delimitadas por barreras, por lo que las especies están restringidas a las mismas (Hausdorf 2002).

En búsqueda de un mayor conocimiento de la historia natural de la familia Culicidae en Venezuela, se han realizado múltiples estudios taxonómicos y eco-epidemiológicos con vectores de malaria y algunos arbovirus, sin embargo, han sido pocos estudios de distribución geográfica desde las contribuciones clásicas de Cova-García (1951) y Cova-García *et al.* (1966), Sutil (1980) y Heinemann & Belkin (1978), las cuales no incluyeron variables ecológicas y/o biogeográficas. Estudios recientes con enfoques biogeográficos se muestran en Rubio-Palis & Zimmermann (1997) con vectores de malaria (Anophelinae) y su distribución por eco-regiones del Neotrópico y Osborn *et al.* (2004) en Venezuela, y la de Navarro *et al.* (2007, 2010) con mosquitos asociados a fitotelmata en áreas protegidas mediante análisis explícitos (cladísticos) identificando áreas de endemismo.

En este trabajo se define la distribución y las áreas de endemismo identificadas por métodos explícitos de todos los registros disponibles de la mosquito-fauna de Venezuela como parte fundamental para el estudio de su historia natural, bionomía, ecología, genética y evolución, así como también para deducir factores biogeográficos e históricos de las diferentes enfermedades como es señalado por Navarro *et al.* (2010).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Venezuela está localizada entre los meridianos 59°47' 50" y el 73°23'38" W. latitudinalmente, al norte del Ecuador, entre los paralelos 0°38'53" y 12°12'00"

N, con una superficie de 916.455 Km² cubierta en el presente análisis. Los datos incluyen material obtenido de las diferentes áreas y regiones naturales del país: continental e insular, así como las altitudes y diferentes regiones biogeográficas.

Datos

Se analizaron un total de 9.610 registros, de 435 localidades, con 20 géneros y 261 especies (especies totales se muestran en el Apéndice). Para Venezuela, se han señalado alrededor de 316 especies agrupadas en 23 géneros (Sutil 1980; Guimarães 1997; Navarro et al. 2007; WRBU 2013). La diferencia entre nuestros registros y los considerados válidos para el país es explicada por la existencia de registros cuya localidad específica no es indicada o no está disponible, por lo que estos datos no fueron considerados para los análisis realizados; por ejemplo algunos reportes referidos en Guimarães (1997), cuyas localidades específicas no se señalan.

Los registros fueron tomados de la revisión de las colecciones de Museos y de la literatura: Colección de mosquitos del Museo Entomológico "Dr. Pablo Cova-García", Servicio Autónomo Instituto de Altos Estudios "Dr. Arnoldo Gabaldón", Maracay (DERM en Knight & Stone 1977, Guimaraes 1997) y el Laboratorio de Biología de Vectores, Museo de Biología-UCV LBV-UCV (Guimaraes, 1997), las dos colecciones institucionales de Culicidae más importantes del país. La información de la literatura fue obtenida de: Mosquitos de Meso-América Heinemann & Belkin (1978), Enumeración histórica y geográfica de las especies de Culicidae de Venezuela (Sutil 1980), Distribución geográfica y datos bionómicos de los Anofelinos de Venezuela (Cova-García 1951), Mosquitos de Venezuela (Cova-García et al., 1966), Systematic Database of Diptera of the Americas South of the United States (Family CULICIDAE) (Guimaraes, 1997), Contributions of the American Entomological Institute Vol. 2, 3, 4, 7, 13, 17 y 27 y los datos de la página electrónica de WRBU (2013) <http://www.mosquitocatalog.org/>, y literatura diversa con la finalidad de agrupar la mayor cantidad de datos existentes en Venezuela, entre las cuales se citan los recientes reportes de Rejmánková et al. (1999), Rubio-Palis & Moreno (2003), Moreno & Rubio-Palis (2003), Moreno et al. (2004), Liria & Navarro (2009), Rubio-Palis et al. (2005; 2010) y Berti et al. (2011).

Se construyó una base de datos en Excel (Microsoft Office®), con las coordenadas geográficas de los sitios de colecta (expresadas en el sistema sexagesimal), nombre de la localidad, nombre del estado y nombre de las especies, denotando presencia o ausencia de las mismas en dichas localidades. Esta estructura de base de datos es compatible con los programas de edición de mapas y análisis de endemismo, y adicionalmente permite la posibilidad de modificar y/o agregar nueva información.

La geo-referenciación se realizó mediante Gacetillas Geográficas de Venezuela del Instituto Geográfico de Venezuela Simón Bolívar, localizaciones por GPS (obtenidas en campo por los colectores) y el Portal de Global Biodiversity Information Facility (<http://data.gbif.org/>), mientras que los mapas de distribución se realizaron con el software ArcGisTM 9.2 de ESRI®.

Análisis de Endemismo

La búsqueda de áreas de endemismo fue realizada siguiendo el análisis de endemidad (AE) propuesto por Szumik et al. (2002) y Szumik & Goloboff (2004). El procedimiento consiste en evaluar la concordancia en la distribución de las especies de un área predefinida (o un conjunto de celdas) y es implementado por los programas NDM/VNDM (Goloboff, 2004). Se utilizaron tres tamaños de celda: 1° X 1° (lat/long), 0,5° X 0,5° (lat/long), y 0,25° X 0,25° (lat/long), con el fin de describir el efecto causado por esta variable (escala espacial) en la identificación de áreas de endemismo; con valores de presencia asumida y observada, de 20 (entre 0 - 100) para la observada y 50 (entre 0 - 100) para la asumida.

El procedimiento analítico consistió en búsquedas heurísticas con permutación (adición/eliminación) simultánea de dos celdas, almacenando áreas con más de dos taxa, descartando sub-óptimos y áreas superfluas, y finalmente se realizaron análisis de consenso (a partir del 50% de similitud).

El análisis de endemismos de Szumik, et al. (2002) calcula el grado de endemidad a partir de la proporción de celdas del área donde una especie está presente y la proporción de celdas fuera del área y celdas adyacentes donde esté presente. Los parámetros de búsqueda (i.e., número mínimo de especies endémicas, valor mínimo de Índice de Endemidad

(IE)) se mantuvieron constantes en todos los análisis. En términos generales, registros de una especie distribuidos homogéneamente dentro del área evaluada aumentarán el IE de tal especie (IEe), mientras que la presencia de registros fuera del área disminuirá su IEe. El índice de endemidad de un área (IEA) es igual a la suma de los IEe de las especies endémicas en ésta, de manera que cuanto más especies endémicas presente un área, y cuanto mayor sea su grado de endemidad, el grupo de celdas estará mejor apoyado como “área de endemismo” (Szumik & Goloboff, 2004).

Las áreas de consenso, análogamente a los consensos de árboles en filogenia (Nixon & Carpenter, 1996), resumen la información común contenida en aquellas áreas individuales que comparten un porcentaje dado de especies endémicas, facilitándonos en gran medida la comparación y evaluación de los resultados (Szumik, *et al.* 2006). En este trabajo se realizaron consensos estrictos, agrupando áreas individuales que compartían como mínimo 50 % de sus especies endémicas.

Adicionalmente, se realizaron análisis parsimoniosos de endemidad, PAE por sus siglas en inglés (Morrone, 1994; Morrone & Crisci, 1995) con WinClada (Nixon, 2000) a partir de cada matriz de presencia/ausencia (denotadas con “0” para ausencia y “1” para presencia) obtenida a partir de NDM/VNDM. Todos los caracteres fueron codificados con el sistema binario, con igual peso o no repesados para obtener el cladograma más parsimonioso (MPC) por enumeración implícita, es decir la solución exacta. Se realizaron también consensos estrictos para cada uno de los análisis.

RESULTADOS

Patrón de distribución geográfica de los registros

Los registros de la Familia Culicidae en los 916.455 Km² de Venezuela se encuentran distribuidos principalmente hacia la Región Norte-central del país, abarcando la Cordillera Central y Cordillera Oriental. Una segunda zona de concentración de registros lo representa la Cordillera Andina en el sur-oeste del país, siendo las zonas de menor concentración de registros las regiones de los llanos y el Macizo Guayanés, es decir, la zona central y sur del país. (Fig. 1A), la primera posiblemente por tener una menor diversidad y la segunda por falta de muestreo. Este

patrón coincide con los de las tribus y géneros debido a que éstos están presentes en casi todos los puntos de registro. Los patrones diferenciales de distribución se encontraron a nivel de subgéneros y especies, por ejemplo *Deinocerites* de *Culex* y *Anopheles aquasalis*, los cuales se encuentran en manglares y restringidos a la costa (Fig. 2A), así como *Kerteszia* de *Anopheles* y *Aedes (Howardina)* en la cordillera andina, oriental de la Costa y Guayana, restringidos a bromelias como sitios de cría (Fig. 2B). Otros patrones como especies de los subgéneros *Ochlerotatus* de *Aedes* y *Melanoconion* de *Culex*, que están restringidos a zonas bajas del país. (Fig. 2C).

El estado con mayor número de registros es Aragua con un total 2.190, seguido de Carabobo

Fig. 1. A) Registros de mosquitos en Venezuela con relación al gradiente altitudinal (puntos). En números se señalan las áreas biogeográficas normalmente reconocidas: Macizo Guayanés: 1. Pantepui y 2. Amazonía; 3. Río Orinoco; 4. Delta del Orinoco; 5. Cordillera de los Andes; 6. Cordillera de la Costa central; 7. Cordillera de la Costa oriental; 8. Sierra de Perijá; 9. Llanos. B) Área consenso de los análisis endemismo con NDM a partir de tamaño de cuadrícula 0,25° x 0,25°.

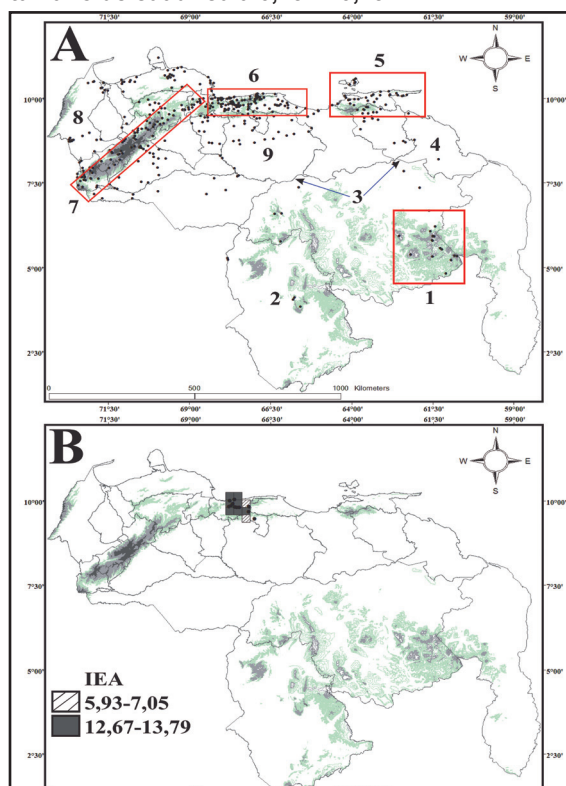


Fig. 1. C) Áreas consenso de los análisis endemismo con NDM a partir de tamaño de cuadrícula 0,50° x 0,50°. D) Áreas consenso de los análisis endemismo con NDM a partir de tamaño de cuadrícula 1,00° x 1,00°.

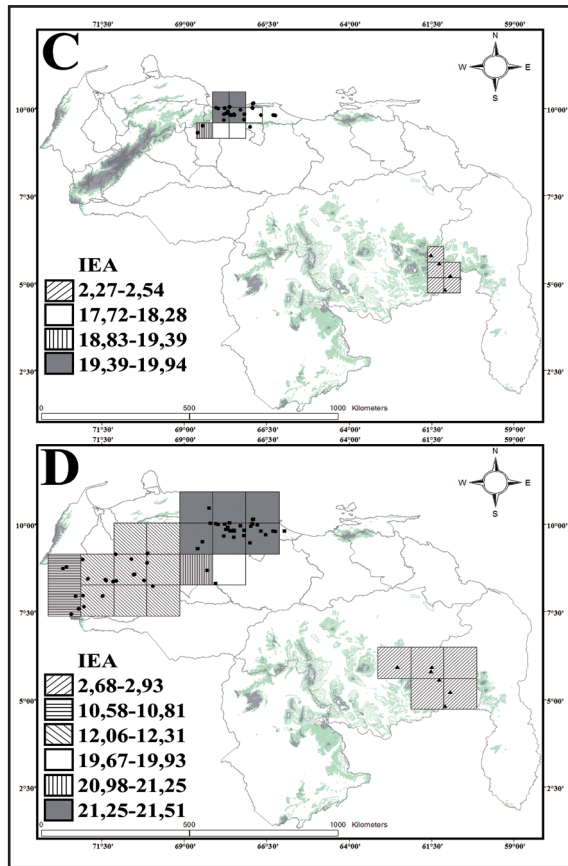


Fig. 2A. Patrón de distribución de algunos subgéneros. A) subgénero *Deinocerites* de *Culex* y *Anopheles aquasalis*.

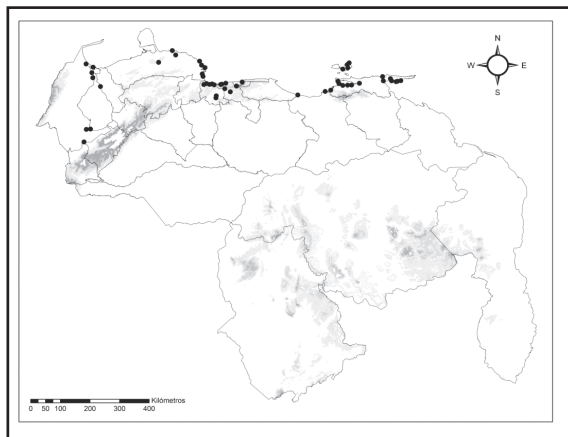
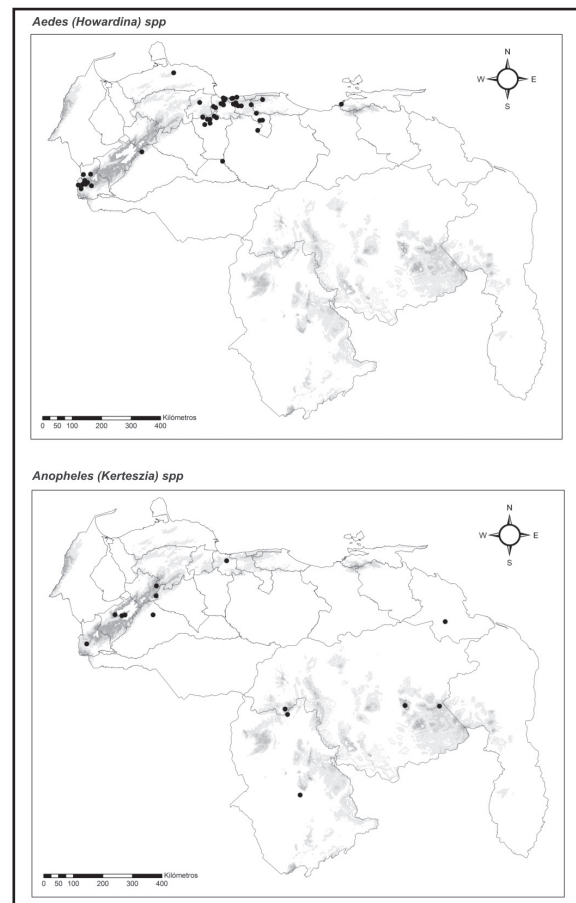


Fig. 2. B) Patrón de distribución de los subgéneros *Howardina* de *Aedes* (arriba) y *Kerteszia* de *Anopheles* (abajo).

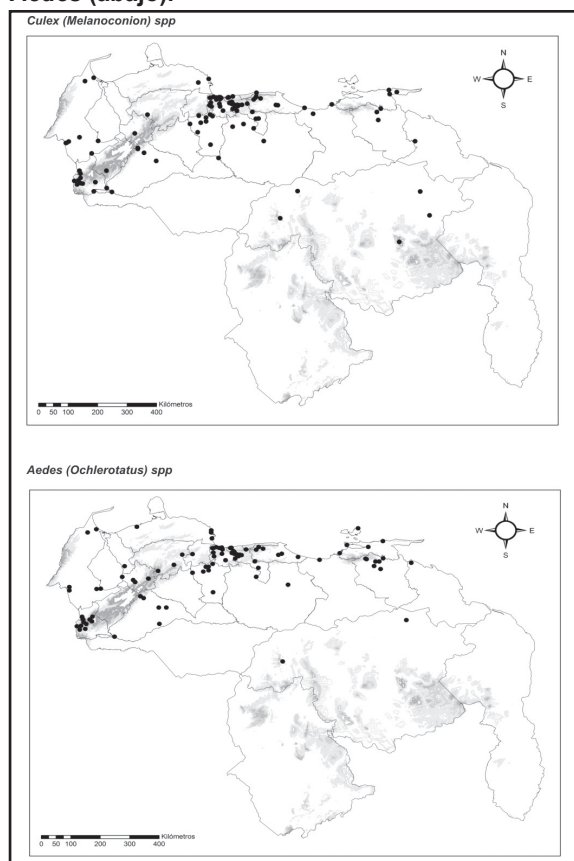


con 1.294 y Táchira con 1.110, el estado Amazonas con 28, representa el de menor número de registros. Adicionalmente, los estados con mayor diversidad de géneros, son Aragua y Miranda con un total de 16 géneros cada uno, y Amazonas posee la menor diversidad de géneros referenciados con un total de 11. Los estados con mayor diversidad de especies son: Aragua con 164 especies, Carabobo con 160 especies registradas, Táchira con 118 y Cojedes con 97 especies. El estado Amazonas con 22 especies, el estado Vargas con seis especies y las Dependencias Federales con cuatro presentan la menor diversidad de especies registradas.

Análisis de Endemismo (NDM y PAE)

Los consensos realizados con las áreas arrojadas por los análisis de NDM/VNDM muestran la delimitación de tres áreas de endemismo para

Fig. 2. C) Patrón de distribución de los subgéneros *Melanoconion* de *Culex* (arriba) y *Ochlerotatus* de *Aedes* (abajo).



mosquitos en Venezuela, las cuales denominamos: 1) Macizo Guayanés-Pantepui, en el Sur del estado Bolívar en la región de Pantepui; 2) Región Norte-central que abarca los estados Aragua, Carabobo y Falcón principalmente; 3) Cordillera Andina, entre los estados Táchira, Mérida y Trujillo. Los resultados del análisis de PAE, nos indican un área adicional, correspondiente a la Cordillera Oriental (en los estados Sucre y Monagas), con los tamaños de cuadrícula $0,25^\circ \times 0,25^\circ$ y $0,5^\circ \times 0,5^\circ$ (Figs. 1B, 1C, 1D, especies y números asociados en el análisis se muestran en el Apéndice).

Tamaño de cuadrícula $0,25^\circ \times 0,25^\circ$

Con el análisis NDM/VNDM para este tamaño de cuadrícula se obtuvo un área de endemismo, (Fig. 1B) correspondiente a la Región Norte-central y las especies que determinan esta área son: 10 (*Aedes euplocampus*), 18 (*Aedes berlini*), 19 (*Aedes*

insolitus), 20 (*Aedes podographicus*), 53 (*Anopheles evansae*), 126 (*Culex dureti*), 150 (*Culex hedys*), 153 (*Culex stonei*), 172 (*Wyeomyia jocosa*), 182 (*Wyeomyia melanopus*), 188 (*Wyeomyia guasipati*), 191 (*Wyeomyia trinidadensis*), 195 (*Wyeomyia confusa*), 203 (*Wyeomyia pampithes*), 216 (*Haemagogus nebulosus*), 246 (*Limatus asulleptus*), 248 (*Limatus flavisetosus*), 249 (*Trichoprosopon pallidiventer*), 250 (*Trichoprosopon evansae*), (Tabla I).

En el árbol consenso (Fig. 3) del análisis PAE realizado a partir de la matriz generada por el NDM de tamaño de cuadrícula $0,25^\circ \times 0,25^\circ$, se pueden diferenciar cinco clados que corresponden a: Clado A, el área del Macizo Guayanés, soportado por los caracteres apomórficos 243, 154 y 190 que corresponden a las especies *Runchomyia frontosa*, *Culex kukanan* y *Wyeomyia zinzala*, respectivamente; Clado B, D y E, correspondientes a la Región Norte-central del país, cuyo resultado es apoyado por las mismas especies obtenidas con el NDM y seis especies adicionales que son: 178 (*Wyeomyia caracula*), 180 (*Wyeomyia gaudians*), 204 (*Wyeomyia moerbista*), 231 (*Mansonia amazonensis*), 253 (*Trichoprosopon compressum*) y 260 (*Sabethes conditus*); finalmente, el Clado C, que relacionamos con la Cordillera Oriental y las especies que la definen son: 26 (*Anopheles guarao*), 112 (*Culex creole*), 116 (*Culex ernsti*), 134 (*Culex pifanoi*) y 244 (*Jonhbelkinia longipes*).

Tamaño de cuadrícula $0,5^\circ \times 0,5^\circ$

En la Fig. 1C. se pueden observar dos áreas de endemismo, resultantes del análisis de NDM, las cuales son: la Región Norte-central, apoyada por las mismas especies para el tamaño de cuadrícula de $0,25^\circ \times 0,25^\circ$ y unas adicionales, debido al tamaño mayor de la cuadrícula, que son: 69 (*Culex guerreroi*), 118 (*Culex elephants*), 122 (*Culex idottus*), 192 (*Wyeomyia pertinans*), 183 (*Wyeomyia simmsi*), 209 (*Coquillettidia venezuelaensis*), 221 (*Psorophora champerico*) y 239 (*Toxorhynchites theobaldi*); y el área correspondiente al Macizo Guayanés apoyada por las especies, 65 (*Anopheles albitarsis s.l.*), 66 (*Anopheles costai*), 68 (*Chagasia bonneae*), 69 (*Chagasia ablusa*), 79 (*Culex mathesoni*), 243 (*Runchomyia frontosa*) y 255 (*Sabethes paraitepuyensis*).

En el árbol consenso, resultado del PAE (Fig. 4), se observan seis clados, Clado A, que representa el área del Macizo Guayanés, soportado por las especies

65 (*Anopheles albitarsis s.l.*), 66 (*Anopheles costai*), 68 (*Chagasia bonneae*), 69 (*Chagasia ablusa*), 79 (*Culex mathesoni*) y 255 (*Sabethes paraitepuyensis*), al igual que los resultados con NDM; Clados B y F, correspondientes a la Región Norcentral y cuyas especies que apoyan los resultados son similares a las obtenidas con el NDM, difiriendo en que no se observan las especies: 77 (*Culex guerreroi*), 118 (*Culex elephants*), 122 (*Culex idottus*), 150 (*Culex hedyis*), 181 (*Wyeomyia pertinans*), 222 (*Psorophora*

champerico) y 249 (*Limatus flavisetosus*), y existe una especie adicional, 217 (*Haemagogus nebulosus*); Clados C y E, correspondientes al área de la Cordillera Andina, la cual no se observa en el análisis con NDM y que es definida por las especies: 49 (*Anopheles pholidotus*), 82 (*Culex wannoni*), 149 (*Culex davisii*), 160 (*Culex johni*) y 193 (*Wyeomyia circumflava*) y el Clado D, Cordillera Oriental cuyas especies que definen el área son: 34 (*Anopheles bellator*) y 40 (*Anopheles neivai*).

Fig. 3.- Consenso estricto de las AE resultantes del PAE con tamaño de cuadrícula 0,25° x 0,25°. A= Macizo Guayanés, B= Región Norcentral, C= Cordillera Oriental, D= Región Norcentral y E= Región Norcentral.

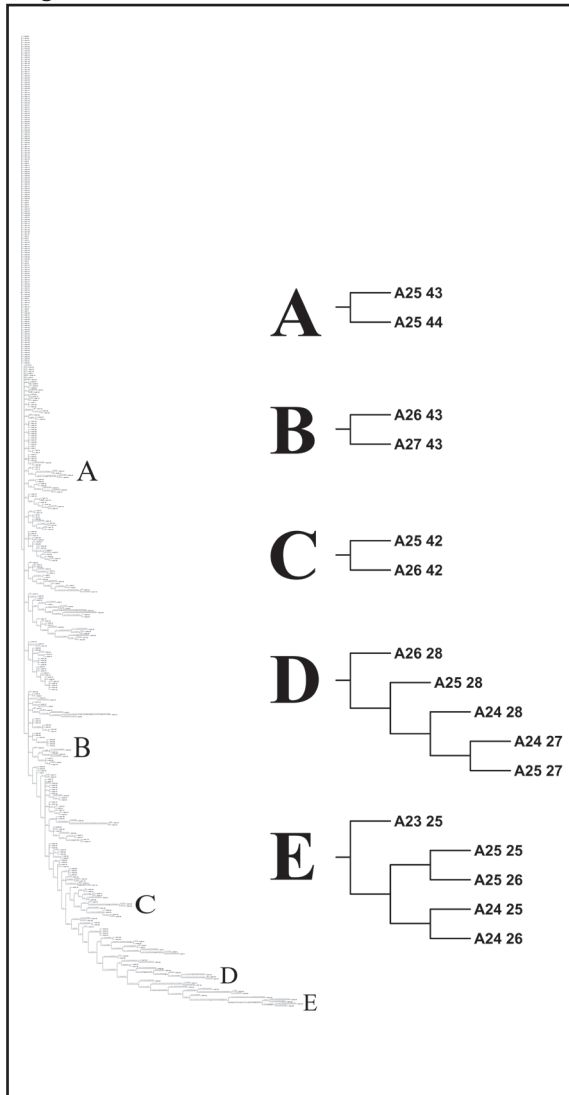


Fig. 4.- Consenso estricto de las AE resultantes del PAE con tamaño de cuadrícula 0,50° x 0,50°. A= Macizo Guayanés, B= Región Norcentral, C= Cordillera Andina, D= Cordillera Oriental, E= Cordillera Andina y F= Región Norcentral.

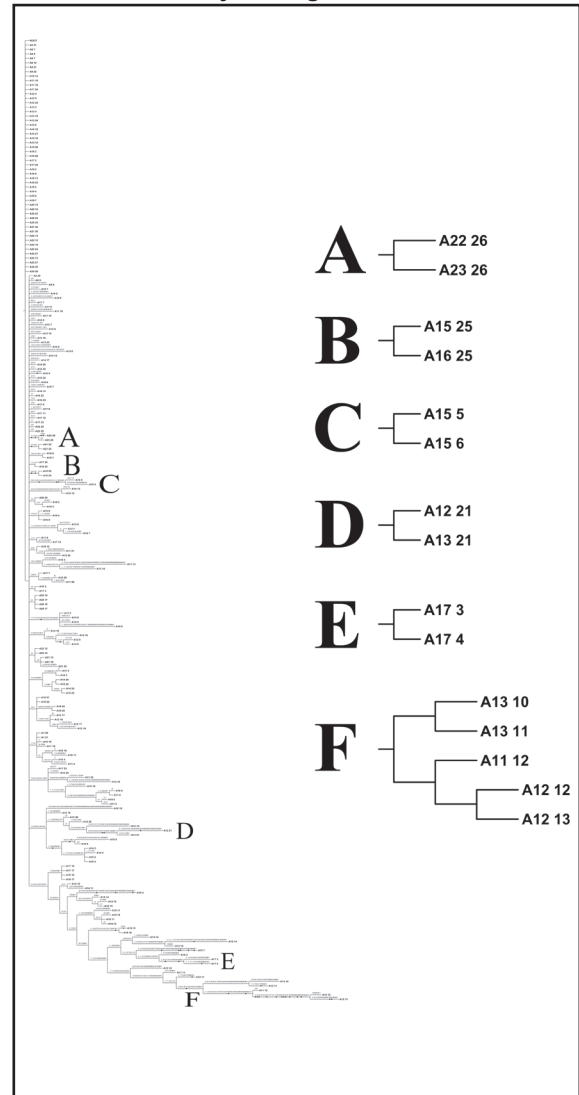


Tabla I. Especies que sustentan las áreas de endemismo con NDM.

Tamaño de cuadrícula	Localidades o áreas de endemismo (Clados)	Especies
1° x 1°	Macizo Guayanés	65, 66, 68, 69, 71, 182, 235, 247
	Región Norcentral	69, 110, 112, 114, 123, 125, 142, 145, 158, 164, 171, 173, 174, 175, 180, 183, 194, 195, 201, 207, 209, 214, 231, 239, 241, 242, 243, 245, 246, 252
	Región Andina	1, 41, 42, 44, 50, 56, 65, 73, 79, 124, 128, 134, 137, 141, 152, 185, 186, 237, 250
0.5° x 0.5°	Macizo Guayanés	65, 66, 68, 69, 71, 235, 247
	Región Norcentral	10, 18, 19, 20, 53, 69, 110, 114, 118, 142, 145, 164, 170, 172, 173, 174, 175, 180, 183, 194, 195, 201, 214, 223, 231, 239, 241, 242, 243, 245, 252
0.25° x 0.25°	Región Norcentral	10, 18, 19, 20, 53, 118, 142, 145, 164, 174, 180, 183, 187, 195, 209, 239, 241, 242, 243

Tabla II. Especies que sustentan las áreas de endemismo con PAE.

Tamaño de cuadrícula	Localidades o áreas de endemismo (Clados)	Especies
1° x 1°	Macizo Guayanés	65, 66, 68, 69, 71, 235, 247
	Región Norcentral	19, 69, 110, 112, 114, 142, 145, 158, 164, 171, 173, 174, 175, 180, 183, 194, 195, 201, 209, 214, 231, 239, 241, 242, 243, 245, 246, 252
0.5° x 0.5°	Macizo Guayanés	65, 66, 68, 69, 71, 247
	Región Norcentral	10, 19, 20, 53, 118, 145, 164, 170, 172, 174, 175, 180, 183, 194, 195, 201, 209, 223, 231, 239, 242, 243, 245, 252
	Región Andina	41, 73, 141, 152, 185
	Cordillera Oriental	34, 40
0.25° x 0.25°	Macizo Guayanés	65, 66, 68, 69, 146, 182, 235
	Región Norcentral	10, 18, 19, 20, 118, 142, 145, 164, 170, 172, 174, 180, 183, 187, 194, 195, 209, 223, 239, 241, 242, 243, 245, 252
	Cordillera Oriental	26, 104, 108, 126, 236

Tamaño de cuadrícula 1° x 1°

En la Fig. 1D. se reflejan las dos áreas de endemismo obtenidas con NDM y el tamaño de cuadrícula 1° x 1°, una al sur del estado Bolívar, área denominada como Macizo Guayanés-Pantepui y cuyas especies que determinan ésta área: 65 (*Anopheles albitarsis s.l.*), 66 (*Anopheles costai*), 68 (*Chagasia bonneae*), 69 (*Chagasia ablusa*), 79 (*Culex mathesoni*), 190 (*Wyeomyia zinzala*), 242 (*Runchomyia frontosa*) y 254 (*Sabethes paraitepuyensis*), la otra correspondiente a la Región Norte-central, que está definida por las especies: 78 (*Culex guerreroi*), 119 (*Culex elephants*),

120 (*Culex ferreri*), 122 (*Culex idottus*), 131 (*Culex nigrescens*), 133 (*Culex pedroï*), 150 (*Culex hedys*), 166 (*Culex cancer*), 172 (*Wyeomyia jocosa*), 179 (*Wyeomyia celaenocephala*), 181 (*Wyeomyia pertinans*), 182 (*Wyeomyia melanopus*), 183 (*Wyeomyia simmsi*), 189 (*Wyeomyia guasipati*), 191 (*Wyeomyia trinidadensis*), 202 (*Wyeomyia moerbista*), 203 (*Wyeomyia pampithes*), 209 (*Coquillettidia venezuelensis*), 215 (*Haemagogus lucifer*), 217 (*Haemagogus nebulosus*), 222 (*Psorophora champerico*), 239 (*Toxorhynchites teobaldi*), 247 (*Limatus asulleptus*), 249 (*Limatus flavisetosus*), 250 (*Trichoprosopon pallidiventer*), 251 (*Trichoprosopon evansae*), 253 (*Trichoprosopon compressum*), 254

Tabla III. Especies que sustentan las Áreas de Endemismo (AE) comunes (consenso) para ambos análisis.

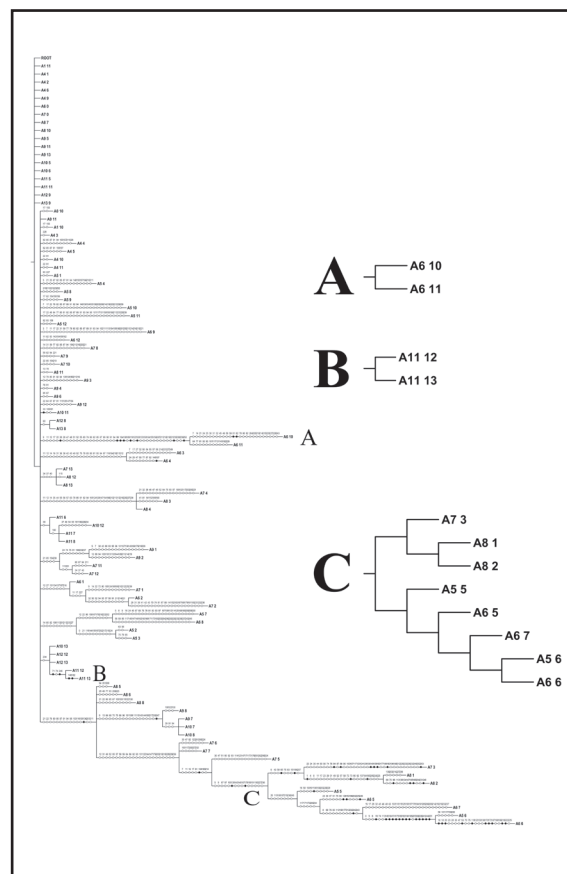
Tamaño de cuadrícula	Localidades o áreas de endemismo (Clados)	Especies
1° x 1°	Macizo Guayanés	65, 66, 68, 69, 71, 235, 247
	Región Norcentral,	69,110,112,114,142,145,158,164,171,173, 174, 175, 180,183,194,195,201,209,214,231,239,241,242, 243, 245,246,252
0.5° x 0.5°	Macizo Guayanés	65, 66, 68, 69, 71, 247
	Región Norcentral	10,19,20,53,118,145,164,170,172,173,174,175,180, 183,194,195,201,209,223,231,239,242,245,252
0.25° x 0.25°	Región Norcentral	10, 18, 19, 20, 118,142,145,164,174,180,183,187,195,209,239,241, 242,243

(*Sabethes aurescens*) y 260 (*Sabethes conditus*). Los resultados del análisis PAE con el tamaño de cuadrícula 1° X 1°, son similares a los obtenidos con NDM, y se observan tres clados, los Clados A y C, representando la Región Norte-central, cuyas especies que la apoyan son las mismas que en el análisis NDM, a excepción de las especies: 131 (*Culex nigrescens*), 133 (*Culex pedroï*) y 215 (*Haemagogus lucifer*) y se observa una nueva especie 19 (*Aedes insoliotus*) y el Clado B, correspondiente a el área del Macizo Guayanés, definida por las mismas especies que en el análisis de NDM, a excepción de la 190 (*Wyeomyia zinzala*) (Fig 5).

Sobre la comparación de resultados entre PAE y NDM, las áreas endémicas determinadas con las distintas cuadrículas, coincidieron parcialmente en ambos métodos Recientemente, Casagrande et al. (2012) realizaron comparaciones entre PAE, NDM y Biotic Elements (BE) a partir de matrices con distribuciones hipotéticas En estos análisis, NDM fue mas eficiente en la determinación de las áreas endémicas bajo todas las situaciones; sin embargo, cuando se utilizan distribuciones claramente simpátricas (= distribuciones perfectas) PAE mostró resultados similares a los de NDM. Finalmente, BE falló en la determinación de las áreas endémicas bajo todas las distribuciones hipotéticas.

Nuestros resultados mostraron que algunas de las áreas endémicas encontradas con PAE incluyen aquellas con únicamente dos especies y un valor de IEA menor a 2,000 (valor de IE del área mínimo por default que utiliza NDM para determinar áreas endémicas); por ello, estas áreas de PAE forma parte de subóptimos bajo

Fig. 5. Consenso estricto de las AE resultantes del PAE con tamaño de cuadrícula 1,00° x 1,00°. A= Región Norcentral, B= Macizo Guayanés y C= Región Norcentral.



el criterio de NDM donde se maximiza el IEA a partir de los factores asociados al cálculo de endemidad (Szumik, *et al.* 2002), así el IEA de endemidad de un área se obtiene a partir de la suma de las contribuciones de cada especie endémica, de manera que cuanto más especies endémicas se encuentran en un área, y cuanto mayor sea su grado de endemidad, el grupo de celdas estará mejor apoyado como área endémica (Szumik & Goloboff, 2004; Casagrande, *et al.* 2009). Otro aspecto interesante en las comparaciones entre ambos métodos, consiste en que cuando se utilizó NDM, fue considerado el llenado especial de cuadrículas, con lo cual se asume la presencia en celdas aledañas a las observadas. Tal y como lo señalan Casagrande, *et al.* (2009), su implementación proporciona una alternativa sencilla para aproximar presencias potenciales de especies (a partir de la distancia geográficas) usando solo los datos de distribución observados. Debido a esto cuando se utiliza el llenado, distribuciones que pueden verse fragmentadas, son completadas, resolviendo parcialmente la discontinuidad espacial.

DISCUSIÓN

Distribución geográfica de los registros

Los patrones de distribución de la familia Culicidae en Venezuela, sugieren tres sesgos principales; uno con las áreas de mayor densidad, concentración de población humana y carreteras nacionales principales, otro, asociado a las áreas de mayor intensidad y esfuerzo de muestreo por parte de las autoridades sanitarias desde los años del programa de erradicación de la malaria en país, y un tercero con recientes trabajos de inventario faunístico asociado con parques nacionales. En este mismo análisis de asociación se observa una concentración de registros en los estados Aragua (sede por muchos años de la División de Malariología), y el estado vecino Carabobo con quien comparte un área de muestreo y diversidad como lo es la cuenca del Lago de Valencia. De esta forma, los tres estados con mayor número de registros (Aragua, Carabobo y Táchira), están comprendidos en el eje de cordillera con la concentración de más del 70% de la población humana y de líneas de comunicaciones terrestres del país, mientras que la región de escudo Guayanés (Bolívar y Amazonas) presentan un número bajo de registros, no obstante la suposición de la alta diversidad animal presente en la misma, revelando el sesgo por esfuerzo de muestreo.

Los patrones de distribución geográfica por tribu y por género concuerdan, en general, con los de los registros totales de la familia. Dentro de algunos géneros los patrones difieren como consecuencia de las características de la bionomía particular del grupo, ejemplo de ello es el subgénero *Kerteszia* del género *Anopheles*; las especies de este subgénero han sido colectadas en bromelias de zonas de cordilleras altas y bosques nublados, exceptuando las especies *An. (Kerteszia) neivai* y *An. (Kerteszia) bellator* de las cuales hay pocos registros en zonas bajas. Se conoce que este subgénero se cría casi exclusivamente en bromelias (*An. bambusicolus* es la excepción [Zavortink, 1973]), con registros en los estados Amazonas, Anzoátegui, Bolívar, Mérida, Sucre, Táchira y Monagas (Sutil 1980, Navarro 1996a, Osborn *et al.*, 2004). Un patrón similar se encuentra en otros subgéneros bromelícolas como *Aedes (Howardina)* y *Culex (Microculex)* (Fig 2B).

Otro ejemplo de patrones subgenéricos, se observa en *Deinocerites* de *Culex*, cuya distribución está asociada a las zonas costeras hacia el norte del país, también relacionado con el criadero exclusivo de estas especies en huecos de cangrejo en costas y manglares (Adames, 1971) (Fig 2A).

Otro patrón observado corresponde con las tierras bajas (por debajo de los 400 m) en las cuales se encuentran grupos como los subgéneros *Ochlerotatus* de *Aedes* (ejem. *Ae. serratus*, *Ae. scapularis*), *Melanoconion* de *Culex*, *Nyssorhynchus* de *Anopheles* y la mayoría de las especies de los géneros *Psorophora* y *Mansonia*, lo cual tiene evidentes implicaciones en el patrón altitudinal y geográfico de emergencia y re-emergencia de dos enfermedades importantes en el país como son las encefalitis equinas y malaria cuyos vectores se encuentran en estos grupos. Estas especies tienen como criaderos larvales cuerpos de agua temporales y permanentes en el suelo (ejem: charcas, huellas de neumáticos, pequeñas y grandes lagunas), que por razones de escorrentía no se producen en zonas montañosas con pendientes pronunciadas (Fig 2C).

Debido al origen de los datos, obtenidos en su mayoría de museo y de literatura, fue difícil contar con información más específica sobre las condiciones en que se realizaron dichos muestreos, sin embargo se puede inferir que fueron muy variables, generalmente asociados a investigaciones sobre enfermedades transmitidas por los mosquitos, además de detectar

una deficiencia de registros en el Sur del País (estados Amazonas y, Bolívar); Apure, Trujillo, y hacia la región Oriental (estados Anzoátegui y, Sucre).

Si bien las colecciones biológicas son la fuente de información más importante disponible para la realización de estudios de biodiversidad, muchas veces, los datos obtenidos suelen presentar sesgos de muestreo que producen diversos grados de error en la determinación de patrones biogeográficos (Escalante 2005, Hortal *et al.* 2007; en Casagrande *et al.* 2009). Históricamente, el comportamiento de los registros de Culicidae pueden ser asociados a esfuerzos de muestreo intensivos y extensivos por dos razones principales, los cuales no son excluyentes: estudios de vectores de malaria desde las campañas lideradas por Gabaldón en los años 40's e investigaciones específicas asociadas con malaria, dengue y encefalitis equinas para los años 90's y década actual; y adicionalmente estudios de biodiversidad organizados por el Instituto Smithsonian de Washington, bajo la dirección de John Belkin (Proyecto Mosquitos de Meso-América en los años 70's y 80's; recientemente se cuenta con registros de los años 90's y 2000's con estudios relacionados con Culicidae en Fitotelmata y arbovirosis (Alfonso *et al.* 2001, Barrera & Villalba 1994, Harbach & Navarro 1996, Machado-Allison *et al.* 1986; 1983, Méndez *et al.* 2001, Navarro 1996 a y b, Navarro *et al.* 1994, 1995, 2005, 2007, 2010, Navarro y Liria 2000, 2007, Salas *et al.* 2001, entre otros) que alimentaron la colección LBV-UCV en las últimas dos décadas, sí como los registros recientes de nuevos anofelinos de Rubio-Palis & Moreno (2003), Moreno & Rubio-Palis (2003), Moreno *et al.* (2004) y Rubio-Palis *et al.* (2005; 2010).

Áreas de endemismo

Los resultados mostrados por NDM y PAE son concordantes en la delimitación de las áreas de endemismo, no obstante el análisis de NDM es flexible y exploratorio y los resultados muestran una contribución cualitativa, el PAE es estricto y deductivo, mostrando resultados más explícitos y cuantitativos. El análisis por PAE incluye adicionalmente a las especies que definen áreas como sinapomorfias (caracteres derivados compartidos) o autapomorfias (caracteres derivados de un estado ancestral, compartidos únicamente por un taxón) áreas con especies homoplásicas (especies que ocurren independientemente en dos o más clados), es decir, se encuentran en dos o más áreas

de la hipótesis biogeográfica, cuya explicación hace más compleja las interpretaciones sobre los patrones de distribución y posibles áreas de endemismo. Las posibles explicaciones a las especies homoplásicas son: 1) disyunción producto de extinción entre áreas adyacentes lo que indicaría posible conexión ancestral de las áreas, 2) ausencia por efecto de muestreo, lo que implicaría no tener evidencia de una conexión actual (Navarro *et al.* 2007), o 3) es el simple caso operacional de que se está utilizando un método pensado para reconstruir relaciones de taxones y se está asumiendo que los taxones van a comportarse como "caracteres", es decir que se transmiten verticalmente y que las áreas deben comportarse como "taxones" teniendo límites definidos y relacionadas jerárquicamente (Szumik com. personal).

Los análisis realizados con NDM/VNDM arrojaron áreas de endemismo similares entre sí, sin embargo la cantidad de especies por área aumentan al incrementar el tamaño de la cuadrícula, ya que ésta determina el área muestreada.

No existe un valor óptimo de tamaño de cuadrícula *a priori*, por lo tanto el conocimiento previo de la distribución y bionomía del grupo, que los datos posean la mayor homogeneidad posible (cantidad y calidad) y la escala de trabajo (continental, regional o local) son algunos de los parámetros que permiten establecer cuál es el "tamaño óptimo" de cuadrícula a usar, sin embargo es necesario evaluar diferentes tamaños de celdas y observar cual se ajusta a las hipótesis y objetivos planteados.

El uso de celdas pequeñas resulta especialmente inadecuado al analizar poca cantidad de datos, o bien cuando los mismos se encuentran muy dispersos espacialmente. Por el contrario, el uso de celdas grandes produce diversos grados de "aglutinamiento" en los datos, lo que dificulta el reconocimiento de áreas de endemismo de extensión reducida. Este tipo de celda puede representar sin embargo una ventaja en el reconocimiento de unidades continuas de gran extensión que bajo escalas menores aparecen fragmentadas o bien no son reconocidas (Casagrande *et al.*, 2009).

Los análisis de PAE definen áreas o cuadrículas mediante el agrupamiento por la presencia de especies compartidas, en los resultados, los clados formados representan conexiones históricas de la fauna entre

áreas. Las sinapomorfias definen clados monofiléticos, que representan áreas de endemismo, así el conjunto de las cuadrículas endémicas pueden definir un área de endemismo.

La mayor parte de los clados y regiones biogeográficas obtenidos concordaron con las áreas propuestas por Morrone (2006) basadas en varios taxa entomológicos en América Latina e islas caribeñas que usan panbiogeografía y análisis cladísticos, y las propuestas por Navarro *et al.* (2007) basado en PAE, y contemplando asociaciones entre estadios inmaduros de mosquitos y hábitats acuáticos como las fitotelmatas en Parques Nacionales de Venezuela, estudio que representa el único análisis geográfico de mayor extensión, con un método explícito y en áreas con muy poca o ninguna intervención humana.

Previamente, se habían propuesto áreas biogeográficas para Venezuela, con diversos grupos animales. Racenis, (en Vila *et al.* 1965) propuso áreas usando tetrápodos, Roze (1966) con reptiles; Mago-Leccia (1970) con peces; Eisenberg & Redford (1979) y Linares (1998) con mamíferos; Rudran & Eisengberg (1982) y Bodini y Pérez-Hernández (1985) trabajaron con monos; Pérez-Hernández (1989) con Marsupiales: Didelphidae y Lasso *et al.* (1989) con peces. Estos autores propusieron sus hipótesis de áreas biogeográficas que usan nombres diferentes basados en endemismos, sin embargo, no usaron ningún método explícito biogeográfico (cladística, panbiogeografía, etc.) para deducir estas clasificaciones, lo cual es realizado por Navarro *et al.* (2007) para una parte de la familia Culicidae (especies en fitotelmatas).

No obstante los análisis de NDM y PAE por cuadrículas mostrados en las Tablas I y II señalan un gran número de especies que definen las áreas de endemismo, la Tabla III muestra las especies que sustentan el consenso de las áreas descritas, lo cual facilitan mas aún el análisis de definición de las especies que apoyan la delimitación de dichas áreas, con fines de establecer hipótesis evolutivas del desarrollo de las áreas naturales, así como establecer posibles estrategias de conservación de áreas y especies, mediante este tipo de análisis explícitos. Una parte importante de estas especies, coinciden como especies sinapomorficas en el análisis desarrollado por Navarro *et al.* 2007, con solo las especies colectadas en plantas fitotelmata y en áreas protegidas, lo que sugiere que estos métodos son de gran utilidad.

AGRADECIMIENTOS

A Jesús Berti y Hortensia Frontado, Director y encargada respectivamente, del Museo “Pablo Cova-García” del IAE (anteriormente DERM) por permitir el acceso a los datos de registros de la Colección de Culicidae.

Conflicto de intereses

Los autores declaramos que no se presentó ningún conflicto de intereses.

REFERENCIAS

- Adames A. J. (1971). Mosquito Studies (Diptera: Culicidae). XXIV. A revision of the crabhole mosquitoes of the genus *Deinocerites*. *Contrib. Amer. Inst. Entomol.* **7**: 1-158.
- Alfonso D., Grillet M. E., Liria J., Navarro J.C., Weaver S.C. & Barrera R. (2005). Ecological Characterization of the Aquatic Habitats of Mosquitoes (Diptera: Culicidae) in Enzootic Foci of Venezuelan Equine Encephalitis Virus in Western Venezuela. *J. Med. Entomol.* **42**: 278-284.
- Barrera, R. & Villalba, S. (1994). Sucesión de especies de mosquitos (Diptera: Culicidae) en espaldas de palma (*Euterpe* sp.) en un bosque nublado tropical. *Acta Biol. Venez.* **15**: 25-37.
- Belkin J. N. (1962). *The Mosquitoes of the South Pacific (Diptera: Culicidae)* Vol.1. University of California Press, Los Angeles. 608pp.
- Berti J., Guzmán H., Liria J., González J., Estrada Y. & Pérez E. (2011). Nuevos registros de mosquitos (Diptera Culicidae) para el estado Bolívar, Venezuela: Dos de ellos nuevos para el país. *Bol. Mal. Salud Amb.* **51**: 59-69.
- Bodini R. & Perez-Hernandez R. (1985). Proposición de regiones biogeográficas para Venezuela en base a la distribución de los Cebidos. In: *Anais 2do Congresso Brasileiro de Primatologia*, de Mello M. T. (Ed.). Sociedade Brasileira de Primatologia, Campinas, pp. 323-333.
- Casagrande M. D., Roig-Juñent S. & Szumik C. (2009). Endemismo a diferentes escalas espaciales:

- Un ejemplo con Carabidae (Coleoptera: Insecta) de América del Sur austral. *Revista Chilena de Historia Natural*. **82**: 17 – 42.
- Casagrande M. D., Taher L. & Szumik C. A. (2012). Endemicity analysis, parsimony and biotic elements: a formal comparison using hypothetical distributions. *Cladistics*: **28**: 1-10.
- Cova-García, P. (1951). *Distribución Geográfica y Datos Binómicos de los Anofelinos de Venezuela*. Publicaciones de la División de Malariología. Número 10. Ministerio de Sanidad y Asistencia Social Caracas, Venezuela.
- Cova-García P., Sutil E. & Rausseo J. A. (1966). *Mosquitos de Venezuela* (Tomo I). Publicaciones del Ministerio de Sanidad y Asistencia Social, Caracas, Venezuela.
- Crisci J., Katinas L. & Posadas P. (2000). *Introducción a la teoría y práctica de la Biogeografía Histórica*. Sociedad Argentina de Botánica. Buenos Aires, Argentina. 161pp.
- Eisenberg J. F. & Redford K. (1979). A biogeographic analysis of the mammalian fauna of Venezuela. In: *Vertebrate Ecology in Northern Neotropics*, Eisenberg J. F. (Ed.). Smithsonian Institution Press. Washington DC, pp. 31–38.
- ESRI (ENVIRONMENTAL SYSTEMS RESEARCH INSTITUTE) (2006). ArcView GIS 9.2.
- Fish D. (1983). Phytotelmata: Flora and Fauna, p.1-25. In: *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities*. J. H. Frank, L. P. Lounibos (eds.). Plexus, Nueva Jersey, U.S.A.
- Frank J. H. (1983). Bromeliad phytotelmata and their biota, especially mosquitoes, p.101-128. In: *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities*. J. H. Frank, L. P. Lounibos (eds.). Plexus, Nueva Jersey, U.S.A.
- Goloboff P. (2005). NDM/VNDM Ver. 2.5. Programs for identification of areas of endemism. Disponible en: <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/>
- GLOBAL BIODIVERSITY INFORMATION FACILITY Zoological Museum, University of Copenhagen, Denmark. <http://data.gbif.org/>
- Guimarães J. H. (1997). *Systematic Database of Diptera of the Americas South of the United States, Family Culicidae*. São Pablo. Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Pablo. Pleide. Brasil.
- Harbach R. E. & Navarro J. C. (1996). A new species of *Anopheles* subgenus *Kerteszia* (Diptera: Culicidae) from Venezuela. *Entomol. Scand.* **27**: 207-216.
- Hausdorf B. (2002). Units in Biogeography. *Syst. Biol.* **51**: 648-652.
- Heinemann, S.J. & Belkin, J.N. (1978). Collection records of the project “Mosquitoes of Middle America”. 11. Venezuela (VZ); Guianas French Guiana (FC, FCC), Guyana (GUY), Surinam (SUR). *Mosq. Syst.* **10**: 365-459.
- Knight K. L. & Stone A. (1977). *A Catalog of the Mosquitoes of the World (Diptera: Culicidae)*. Vol. VI. Thomas Say Found, Entomological Society of America, U.S.A.
- Lasso C., Machado-Allison A. & Perez-Hernandez R. (1989). Consideraciones zoogeograficas de los peces de La Gran Sabana (Alto Caroni) Venezuela, y sus relaciones con las cuencas vecinas. Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, **49-50**: 109-129.
- Linares O. J. (1998). *Mamíferos de Venezuela*. 691 pp. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela. Caracas. Venezuela.
- Liria J. & Navarro J. C. (2009). Clave fotográfica para hembras de *Haemagogus* Williston 1826 (Diptera: Culicidae) de Venezuela, con nuevo registro para el país. *Bol. Mal. Salud Amb.* **49**: 283-292
- Machado-Allison C. E., Barrera R., Delgado L., Gómez-Cova C. & Navarro J. C. (1986). Mosquitos (Diptera: Culicidae) de los Fitotelmata de Panajire, Venezuela”. *Acta Biol. Venez.* **12**: 1-12.
- Mago-Leccia F. (1970). *Lista de los Peces de Venezuela, Incluyendo un Estudio Preliminar sobre la Ictiogeografía del País*. Ministerio de Agricultura y Cria - Oficina Nacional de Pesca. Caracas. Venezuela.

- Maguire B. (1971). Phytothelmata biota and community structure determination in plant held waters. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **2**: 439-464.
- Méndez W., Liria J., Navarro J. C., García C. Z., Freier J. E., Salas R., Weaver S. C. & Barrera R. (2001). Spatial dispersion of adult mosquitoes (Diptera: Culicidae) in a sylvatic focus of Venezuelan equine encephalitis virus. *J. Med. Entomol.* **38**: 813-821.
- Moreno, J. & Rubio-Palis, Y. (2003). Primer reporte de *Anopheles (Anopheles) costai* y *A. (A.) forattinii* (Diptera: Culicidae) en Venezuela. *Entomotropica.* **18**: 211-213.
- Moreno J., Rubio-Palis Y., Sánchez V. & Mariany D. (2004). Primer registro de *Anopheles (Nyssorhynchus) nuneztovari* Gabaldón, 1940 (Diptera: Culicidae) en el estado Bolívar, Venezuela y sus implicaciones eco-epidemiológicas. *Entomotropica.* **19**: 55-58.
- Morrone J. J. (1994). On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.*, **43**: 438 - 441.
- Morrone J.J. (2004). Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Rev. Brasileira de Entomología* **48**: 149-162.
- Morrone J.J. (2006). Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on analyses of the entomofauna. *Ann. Rev. Entomol.* **51**: 467-94.
- Morrone J.J. & Crisci J. (1995). Historical Biogeography: introduction to methods. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **26**: 373-401.
- Navarro J. C. (1996a). Nueva clave para la identificación de larvas de los Anophelini de Venezuela, con la actualización de la taxonomía del grupo. *Bol. Mal. San. Amb.* **36**: 25-43.
- Navarro J. C. (1996b). *Toxorhynchites haemorrhoidalis superbus* (Dyar & Knab 1906), nuevo registro para la fauna de Culicidae de Venezuela. *Act. Biol. Venez.* **17**: 65-67.
- Navarro J. C. (1998). Fauna de Mosquitos (Diptera: Culicidae) del Parque Nacional Cerro Copey, nuevos registros para Nueva Esparta. *Bol. Ent. Venez.* **13**: 187-194.
- Navarro J. C. & Liria, J. (2000). Phylogenetic relationships of eighteen neotropical Culicini species (Diptera: Culicidae). *J. Am. Mosq. Control Assoc.* **16**: 75-85.
- Navarro J. C. & Liria, J. (2007). Sinonimia de *Wyeomyia trujilloi* Pulido y Sutil 1981 con *Wyeomyia bicornis* (Root 1928) (Culicidae: Sabethini) con descripción de la larva y parte de la pupa. *Bol. Mal. Salud Amb.* **47**: 89-102.
- Navarro J. C., Bastidas R. J. & Zavala Y. (1994). Fauna de Mosquitos del Estado Falcón, Venezuela. I. Nuevos registros y listado general. *Act. Cient. Venez.* **45**: 1-10.
- Navarro J. C., Ingunza J., Fernández Z. & Barrera R. (1995). Mosquitoes and bromeliads: species-specific selectivity patterns on the northern coast and southern Guiana Shields in Venezuela. In: Mosquito vector control and biology in Latin America-Fifth Symposium. *J. Am. Mosq. Control Assoc.* **11**: 345-346.
- Navarro J. C., Medina G., Vazquez C., Biord H., Coffey L., Wang E., Suárez A., Salas M. & Weaver S. C. (2005). Postepizootic Persistence of Subtype IC Venezuelan Equine Encephalitis Virus in Venezuela. *Emerg. Infec. Dis.* **11**: 1907-1915.
- Navarro J. C., Liria J., Piñango H. & Barrera R. (2007). Biogeographic area relationships in Venezuela: A Parsimony analysis of Culicidae-Phytotelmata relationships distributions in National Parks. *Zootaxa.* **1547**: 1-19.
- Navarro J. C., Del Ventura, F., Zorrilla, A & Liria, J. (2010). Registros de mayor altitud para mosquitos (Diptera: Culicidae) en Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* **58**: 245-254.
- Nixon K. C. (2000). WinClada ver. 10.00.08 updated: 31 Mar 2000. Published by the autor. Ithaca, NY. U.S.A.
- Nixon K. C. & Carpenter, J. (1996). On consensus, collapsibility and clade concordance. *Cladistics* **12**: 305-321.
- Osborn F., Rubio-Palis Y., Herrera, M., Figuera A. & Moreno J. (2004). Caracterización Ecoregional de los vectores de malaria de Venezuela. *Bol. Mal. Salud Amb.* **44**: 77-92.
- Pérez-Hernandez R. (1989) Distribution of the family Didelphidae (Mammalia: Marsupialia) in Venezuela.

- In: *Advances in Neotropical Mammalogy*. pp. 363-410. Redford K. H. & Eisenberg J. F. (Eds.) The Sandhill Crane Press. Gainesville, Florida. U.S.A.
- Rejmánková E., Rubio-Palis Y. & Villegas L. (1999). Larval habitats of anopheline mosquitoes in the Upper Orinoco River, Venezuela. *J. Vector Ecol.* **24**: 130-137.
- Roze J. A. (1966). *La taxonomía y zoogeografía de los ofidios de Venezuela*. 362 pp. Ediciones Biblioteca Universidad Central de Venezuela, Colección de Ciencias Biológicas, Caracas. Venezuela.
- Rosen B. R. (1988). From fossils to earth history: Applied historical biogeography. pp. 437-481. In: *Analytical biogeography*. Myers, A.A. & Giller, P.S. (Eds.). Chapman and Hall, London, U.K.
- Rubio-Palis Y. & Zimmermann R.H. (1997). Ecoregional classification of malaria vectors in the neotropics. *J. Med. Entomol.* **34**: 499-510.
- Rubio-Palis Y. & Moreno J. (2003) Primer registro de *Anopheles (Anopheles) calderoni* (Diptera: Culicidae) en Venezuela. *Entomotropica*. **18**: 159-161.
- Rubio-Palis Y., Menare C., Quinto A., Magris M. & Amarista M. (2005). Caracterización de criaderos de anofelinos (Diptera: Culicidae) vectores de malaria del Alto Orinoco, Amazonas, Venezuela. *Entomotropica*. **20**: 29-38.
- Rubio-Palis Y., Moreno J., Bevilacqua M., Medina D., Martínez A., Cardenas L. *et al.* (2010) Caracterización ecológica de los anofelinos y otros culicidos en territorio indígena del Bajo Caura, Estado Bolívar, Venezuela. *Bol. Mal. Salud Amb.* **50**: 95-108.
- Rudran R. & Eisenberg J. F. (1982). Conservation and status of wild primates in Venezuela. pp. 52-59. In: *International Zoo Yearbook* Vol. 22. Olney, P.J.S. (Ed.). The Zoological Society of London,
- Salas R., García C. Z., Liria J., Barrera R., Navarro J. C., Medina G., Vazquez C., Fernández Z. & Weaver S. C. (2001). Ecological studies of enzootic Venezuelan equine encephalitis in North-Central Venezuela. 1997-1998. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* **64**: 84-92.
- Sutil O. E. (1980). Enumeración histórica y geográfica de las especies de Culicidae de Venezuela ordenadas según su taxonomía. *Bol. Dir. Malariol. San. Amb.* **20**: 1-32.
- Szumik C., Cuezzo F., Goloboff P. & Chalup A. (2002). An optimality criterion to determine areas of endemism. *Syst. Biol.* **51**: 806-816.
- Szumik C. & Goloboff P. (2004). Areas de endemism. An improved optimality criterion. *Syst. Biol.* **53**: 968-977.
- Szumik C., Casagrande M. D. & Roig-Juñent S. (2006). *Manual de NDM/VNDM: Programas para la identificación de áreas de endemismo*. Instituto Argentino de Estudios Filogenéticos, Año V, Vol. 3. Argentina.
- Vila P., Brito Figueroa F., Cárdenas A. L. & Carpio R.. (1965). *Geografía de Venezuela 2. El paisaje natural y el paisaje humanizado*. 558 pp. Ediciones del Ministerio de Educación. Vargas. Caracas. Venezuela.
- WRBU (2013). Walter Reed Biosystematics, Systematic Catalog of Culicidae. Washington DC EEUU (última consulta: Junio 26 2013, <http://www.mosquitocatalog.org>).
- Zavortink T. (1973). Mosquito Studies (Diptera: Culicidae) XXIX A Review of the subgenus *Kerteszia* of *Anopheles*. *Contrib. Amer. Ent. Inst. Ann. Arbor*. **9**: 1-54.

Recibido el 21/07/2013
Aceptado el 21/10/2013

APÉNDICE

Lista de números de identificación asignado a cada especie de Culicidae

Número	Nombre de la Especie	Número	Nombre de la Especie
0	<i>Aedes mediovittatus</i>	44	<i>Anopheles squamifemur</i>
1	<i>Aedes argyrites</i>	45	<i>Anopheles vargasi</i>
2	<i>Aedes ioliota</i>	46	<i>Anopheles albimanus</i>
3	<i>Aedes fulvithorax</i>	47	<i>Anopheles albitarsis</i>
4	<i>Aedes quadravittatus</i>	48	<i>Anopheles aquasalis</i>
5	<i>Aedes sexlineatus</i>	49	<i>Anopheles argyritarsis</i>
6	<i>Aedes whitmorei</i>	50	<i>Anopheles benarrochi</i>
7	<i>Aedes angustivittatus</i>	51	<i>Anopheles braziliensis</i>
8	<i>Aedes euris</i>	52	<i>Anopheles darlingi</i>
9	<i>Aedes hortator</i>	53	<i>Anopheles evansae</i>
10	<i>Aedes euplocampus</i>	54	<i>Anopheles nuneztovari</i>
11	<i>Aedes scapularis</i>	55	<i>Anopheles oswaldoi</i>
12	<i>Aedes serratus</i>	56	<i>Anopheles parvus</i>
13	<i>Aedes upatensis</i>	57	<i>Anopheles rangeli</i>
14	<i>Aedes fulvus</i>	58	<i>Anopheles strodei</i>
15	<i>Aedes hastatus</i>	59	<i>Anopheles triannulatus</i>
16	<i>Aedes fluviatilis</i>	60	<i>Anopheles kompi</i>
17	<i>Aedes taeniorhynchus</i>	61	<i>Anopheles nimbus</i>
18	<i>Aedes berlini</i>	62	<i>Anopheles thomasi</i>
19	<i>Aedes insolitus</i>	63	<i>Anopheles calderoni</i>
20	<i>Aedes podographicus</i>	64	<i>Anopheles forattini</i>
21	<i>Aedes terrens</i>	65	<i>Anopheles albitarsis s.l.</i>
22	<i>Aedes aegypti</i>	66	<i>Anopheles costai</i>
23	<i>Aedes crinifer</i>	67	<i>Anopheles neivai</i>
24	<i>Anopheles apicimacula</i>	68	<i>Chagasia bonneae</i>
25	<i>Anopheles eiseni</i>	69	<i>Chagasia ablusa</i>
26	<i>Anopheles guarao</i>	70	<i>Chagasia bathana</i>
27	<i>Anopheles mattogrosensis</i>	71	<i>Culex amazonensis</i>
28	<i>Anopheles mediopunctatus</i>	72	<i>Culex restrictor</i>
29	<i>Anopheles neomaculipennis</i>	73	<i>Culex secundus</i>
30	<i>Anopheles peryassui</i>	74	<i>Culex conservator</i>
31	<i>Anopheles pseudopunctipennis</i>	75	<i>Culex bihaicola</i>
32	<i>Anopheles punctimacula</i>	76	<i>Culex bonnei</i>
33	<i>Anopheles auyantepuiensis</i>	77	<i>Culex guerreroi</i>
34	<i>Anopheles bellator</i>	78	<i>Culex iridescens</i>
35	<i>Anopheles bambusicolus</i>	79	<i>Culex mathesoni</i>
36	<i>Anopheles boliviensis</i>	80	<i>Culex rausseoi</i>
37	<i>Anopheles cruzii</i>	81	<i>Culex wannoni</i>
38	<i>Anopheles gonzalesrinconesi</i>	82	<i>Culex urichii</i>
39	<i>Anopheles homunculus</i>	83	<i>Culex camposi</i>
40	<i>Anopheles neivai</i>	84	<i>Culex peus</i>
41	<i>Anopheles pholidotus</i>	85	<i>Culex childestri</i>
42	<i>Anopheles lepidotus</i>	86	<i>Culex coronator</i>
43	<i>Anopheles rollai</i>	87	<i>Culex covagarciai</i>

APÉNDICE (Continuación)

Número	Nombre de la Especie	Número	Nombre de la Especie
88	<i>Culex declarator</i>	131	<i>Culex nigrescens</i>
89	<i>Culex dolosus</i>	132	<i>Culex ocosa</i>
90	<i>Culex inflictus</i>	133	<i>Culex pedroi</i>
91	<i>Culex levicastilloi</i>	134	<i>Culex pifanoi</i>
92	<i>Culex secutor</i>	135	<i>Culex pilosus</i>
93	<i>Culex maracayensis</i>	136	<i>Culex portesi</i>
94	<i>Culex mollis</i>	137	<i>Culex rooti</i>
95	<i>Culex nigripalpus</i>	138	<i>Culex serratimarge</i>
96	<i>Culex alogistus</i>	139	<i>Culex spissipes</i>
97	<i>Culex ousquamis</i>	140	<i>Culex sursumptor</i>
98	<i>Culex pinarocampa</i>	141	<i>Culex simulator</i>
99	<i>Culex quinquesfasciatus</i>	142	<i>Culex taeniopus</i>
100	<i>Culex saltanensis</i>	143	<i>Culex theobaldi</i>
101	<i>Culex thriambus</i>	144	<i>Culex unicornis</i>
102	<i>Culex usquatissimus</i>	145	<i>Culex zeteki</i>
103	<i>Culex usquatus</i>	146	<i>Culex albipes</i>
104	<i>Culex allostigma</i>	147	<i>Culex chryselatus</i>
105	<i>Culex bigoti</i>	148	<i>Culex elongatus</i>
106	<i>Culex albinensis</i>	149	<i>Culex davisii</i>
107	<i>Culex amitis</i>	150	<i>Culex hedys</i>
108	<i>Culex bastagarius</i>	151	<i>Culex imitator</i>
109	<i>Culex caudelli</i>	152	<i>Culex inimitabilis</i>
110	<i>Culex conspirator</i>	153	<i>Culex stonei</i>
111	<i>Culex copenamensis</i>	154	<i>Culex kukenan</i>
112	<i>Culex creole</i>	155	<i>Culex neglectus</i>
113	<i>Culex dunni</i>	156	<i>Culex pleuristriatus</i>
114	<i>Culex distinguendus</i>	157	<i>Culex pulidoi</i>
115	<i>Culex educator</i>	158	<i>Culex xenophobus</i>
116	<i>Culex ernsti</i>	159	<i>Culex sutili</i>
117	<i>Culex elevator</i>	160	<i>Culex johni</i>
118	<i>Culex elephas</i>	161	<i>Culex derivator</i>
119	<i>Culex erraticus</i>	162	<i>Culex corniger</i>
120	<i>Culex ferreri</i>	163	<i>Culex atlanticus</i>
121	<i>Culex fairchildi</i>	164	<i>Culex magnus</i>
122	<i>Culex idottus</i>	165	<i>Culex melanophylum</i>
123	<i>Culex inadmiraibilis</i>	166	<i>Culex cáncer</i>
124	<i>Culex inhibitor</i>	167	<i>Wyeomyia trujilloi</i>
125	<i>Culex intricatus</i>	168	<i>Wyeomyia fernandezi</i>
126	<i>Culex dureti</i>	169	<i>Wyeomyia complo</i>
127	<i>Culex flabelli</i>	170	<i>Wyeomyia luteoventralis</i>
128	<i>Culex iolambdis</i>	171	<i>Wyeomyia ypsipola</i>
129	<i>Culex jubifer</i>	172	<i>Wyeomyia jocosa</i>
130	<i>Culex lucifugus</i>	173	<i>Wyeomyia carrilloi</i>

APÉNDICE (Continuación)

Número	Nombre de la especie	Número	Nombre de la especie
174	<i>Wyeomyia bicornis</i>	218	<i>Psorophora cingulata</i>
175	<i>Wyeomyia artthrostigma</i>	219	<i>Psorophora confinnis</i>
176	<i>Wyeomyia abebela</i>	220	<i>Psorophora albipes</i>
177	<i>Wyeomyia nigrifubus</i>	221	<i>Psorophora champerico</i>
178	<i>Wyeomyia caracula</i>	222	<i>Psorophora cyanescens</i>
179	<i>Wyeomyia celaenocephala</i>	223	<i>Psorophora discrucians</i>
180	<i>Wyeomyia gaudians</i>	224	<i>Psorophora ferox</i>
181	<i>Wyeomyia pertinans</i>	225	<i>Psorophora albigenu</i>
182	<i>Wyeomyia melanopus</i>	226	<i>Psorophora lutzii</i>
183	<i>Wyeomyia simmsi</i>	227	<i>Psorophora ciliata</i>
184	<i>Wyeomyia aphobena</i>	228	<i>Psorophora lineata</i>
185	<i>Wyeomyia scotinomus</i>	229	<i>Psorophora saeva</i>
186	<i>Wyeomyia medioalbipes</i>	230	<i>Mansonia amazonensis</i>
187	<i>Wyeomyia mitchelli</i>	231	<i>Mansonia indubitans</i>
188	<i>Wyeomyia guasipati</i>	232	<i>Mansonia humeralis</i>
189	<i>Wyeomyia fishi</i>	233	<i>Mansonia pseudititillans</i>
190	<i>Wyeomyia zinzala</i>	234	<i>Mansonia suarezi</i>
191	<i>Wyeomyia trinidadensis</i>	235	<i>Mansonia titillans</i>
192	<i>Wyeomyia autocratica</i>	236	<i>Toxorhynchites guadeloupensis</i>
193	<i>Wyeomyia circumflava</i>	237	<i>Toxorhynchites haemorrhoidalis</i>
194	<i>Wyeomyia lopezii</i>	238	<i>Toxorhynchites theobaldi</i>
195	<i>Wyeomyia confusa</i>	239	<i>Toxorhynchites solstitis</i>
196	<i>Wyeomyia felicia</i>	240	<i>Runchomyia magna</i>
197	<i>Wyeomyia pseudopecten</i>	241	<i>Runchomyia lunata</i>
198	<i>Wyeomyia ulocoma</i>	242	<i>Runchomyia frontosa</i>
199	<i>Wyeomyia aporonoma</i>	243	<i>Jonhbelkinia longipes</i>
200	<i>Wyeomyia covagarciai</i>	244	<i>Jonhbelkinia ulopus</i>
201	<i>Wyeomyia melanocephala</i>	245	<i>Runchomyia lunata</i>
202	<i>Wyeomyia moerbista</i>	246	<i>Limatus asulleptus</i>
203	<i>Wyeomyia pampithes</i>	247	<i>Limatus durhami</i>
204	<i>Wyeomyia roucouyana</i>	248	<i>Limatus flavisetosus</i>
205	<i>Wyeomyia serratoria</i>	249	<i>Trichoprosopon pallidiventer</i>
206	<i>Wyeomyia fernandezypezii</i>	250	<i>Trichoprosopon evansae</i>
207	<i>Coquillettidia juxtamansonia</i>	251	<i>Trichoprosopon digitatum</i>
208	<i>Coquillettidia venezuelensis</i>	252	<i>Trichoprosopon compressum</i>
209	<i>Aedomyia squamipennis</i>	253	<i>Sabethes aurescens</i>
210	<i>Haemagogus anastasionis</i>	254	<i>Sabethes paraitepuyensis</i>
211	<i>Haemagogus celeste</i>	255	<i>Sabethes quasicyaneus</i>
212	<i>Haemagogus equinus</i>	256	<i>Sabethes carrilloi</i>
213	<i>Haemagogus splendens</i>	257	<i>Sabethes tarsopus</i>
214	<i>Haemagogus lucifer</i>	258	<i>Sabethes chloropterus</i>
215	<i>Haemagogus janthinomys</i>	259	<i>Sabethes conditus</i>
216	<i>Haemagogus nebulosus</i>	260	<i>Sabethes undosus</i>
217	<i>Haemagogus leucocelaenus</i>		