



**INSTITUTO LATINOAMERICANO DE
CIENCIAS DE LA VIDA Y DE LA
NATURALEZA**

**PROGRAMA DE POSGRADO
EN BIODIVERSIDAD NEOTROPICAL**

**DIRECCIONALIDAD, TIEMPO Y TASA DE LOS EVENTOS DE DISPERSIÓN DE
LINAJES DE TRIATOMINAE (INSECTA: HEMIPTERA) ENTRE BIOMAS EN EL
NUEVO MUNDO**

MARINA DE LA BARRERA CARDOZO

Foz do Iguaçu
2022



**INSTITUTO LATINOAMERICANO DE CIENCIAS DE
LA VIDA Y DE LA NATURALEZA**

**PROGRAMA DE POSGRADO
EN BIODIVERSIDAD NEOTROPICAL**

**DIRECCIONALIDAD, TIEMPO Y TASA DE LOS EVENTOS DE DISPERSIÓN DE
LINAJES DE TRIATOMINAE (INSECTA: HEMIPTERA) ENTRE BIOMAS EN EL NUEVO
MUNDO**

MARINA DE LA BARRERA CARDOZO

Disertación de maestría presentada al Programa de Posgrado en Biodiversidad Neotropical, del Instituto Latinoamericano de Ciencias de la Vida y de la Naturaleza, de la Universidad Federal de la Integración Latinoamericana, como requisito parcial para la obtención del título de Master en Ciencias Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Peter Löwenberg-Neto
Coorientador: Prof. Dr. Jorge E. Rabinovich

Foz do Iguaçu
2022

MARINA DE LA BARRERA CARDOZO

**DIRECCIONALIDAD, TIEMPO Y TASA DE LOS EVENTOS DE DISPERSIÓN DE
LINAJES DE TRIATOMINAE (INSECTA: HEMIPTERA) ENTRE BIOMAS EN EL NUEVO
MUNDO**

Disertación de maestría presentada al Programa de Posgrado en Biodiversidad Neotropical, del Instituto Latinoamericano de Ciencias de la Vida y de la Naturaleza, de la Universidad Federal de la Integración Latinoamericana, como requisito parcial para la obtención del título de Master en Ciencias Biológicas.

BANCA EXAMINADORA

Dr. Peter Löwenberg-Neto
Orientador
UNILA

Dr. Jorge E. Rabinovich
Coorientador
(CONICET)

Dr. Alexandre Silva de Paula
(UFOP)

Dr. Iván Luiz Fiorini de Magalhães
(Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia')

Foz do Iguaçu, 19 de septiembre de 2022 .

Catálogo elaborado pelo Setor de Tratamento da Informação
Catálogo de Publicação na Fonte. UNILA - BIBLIOTECA LATINO-AMERICANA - PTI

B272

Barrera Cardozo, Marina de la.

Direccionalidad, tiempo y tasa de los eventos de dispersión de linajes de Triatominae (Insecta: Hemiptera) entre biomas en el nuevo mundo / Marina de la Barrera Cardozo. - Foz do Iguaçu, 2022.
109 f.: il., color.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza, Pós-graduação em Biodiversidade Neotropical. Foz do Iguaçu - PR, 2022.

Orientador: Peter Löwenberg-Neto.

Coorientador: Jorge E. Rabinovich.

1. Dispersão-extinção-cladogénese. 2. Rhodniini. 3. Triatomini. 4. Conservação de nicho. 5. Biogeografia histórica. I. Löwenberg-Neto, Peter. II. Rabinovich, Jorge E. III. Título.

CDU 574.9+595.7

AGRADECIMIENTOS

A mis orientadores, Peter y Jorge por su apoyo profesional y humano, por su paciencia y su confianza.

Al Dr. Marcio Pie, a Nuno y a Zanella por los comentarios y aportes al inicio del proyecto.

A los profesores Dr. Juan José Morrone y Dr. Augusto Ferrari por sus contribuciones durante la cualificación.

A la *Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES)* por la beca de estudios.

A Felipe, Mamá y Valen por el apoyo incondicional durante este proceso.

DE LA BARRERA CARDOZO, MARINA. **Direccionalidad, tiempo y tasa de los eventos de dispersión de linajes de Triatominae (Insecta: Hemiptera) entre biomas en el Nuevo Mundo.** 2022. 111p. Disertación de maestría del Programa de Posgrado en Biodiversidad Neotropical – Universidad Federal de la Integración Latinoamericana, Foz do Iguaçu, 2022.

RESUMEN

Los Triatominae componen la única subfamilia de Reduviidae (Hemiptera: Heteroptera) que se alimentan casi exclusivamente de sangre de vertebrados, y todas sus especies son vectores potenciales de la enfermedad de Chagas. Las especies del Nuevo Mundo habitan una variedad de ambientes tropicales, subtropicales y templados. Su distribución se extiende desde el sur de Estados Unidos hasta la Patagonia. Nuestro objetivo consistió en estimar la dirección, el tiempo y la frecuencia de la dispersión de los linajes de los Triatominae en el nuevo mundo como una forma de comprender la macroevolución de este grupo. Inferimos estos eventos mediante modelos de dispersión-extinción-cladogénesis. Analizamos la distribución geográfica actual de las especies en base a DataTri, una base de datos georreferenciada de especies de triatominos americanos, y una filogenia molecular calibrada en el tiempo más reciente (63 especies). Asumimos los biomas del Neotrópico como unidades biogeográficas e incluimos las regiones Andina y Neárticas (12 unidades). Pusimos a prueba ocho modelos de rutas de dispersión, seis de ellos en base a restricciones cis y trans climáticas en relación a la humedad y la temperatura, un modelo estratificado en base a la paleogeografía y evolución de los biomas neotropicales, y otro en base a rutas irrestrictas. El modelo más adecuado fue el basado en la “paleogeografía y evolución de los biomas neotropicales”. A partir del cálculo de la dirección, tiempo y frecuencia de los 127 eventos de dispersión estimados por este modelo, concluimos que la dirección de estos eventos fue fuertemente asimétrica, teniendo como principales fuentes al “Cerrado y Chaco” (CEC), seguidas por el “Norte Seco de Sudamérica” (DNO) y Mesoamérica (MES), que coinciden con las áreas ancestrales estimadas para los tres grandes linajes de Triatominae estudiados. Las frecuencias relativas de estas dispersiones estuvieron marcadas por tres grandes picos. El primer y último pico de dispersiones se corresponden con el descenso gradual de las temperaturas a partir de los Óptimos climáticos del Eoceno temprano y del Mioceno medio. El segundo pico de dispersiones ocurrió en una fase de relativa estabilidad climática entre 30 y 20 Ma y se caracterizó por incluir dispersiones a larga distancia entre MES y CEC, y MES y WIN (Caribe). El último pico de dispersiones abarcó el 82% de las dispersiones estimadas por el modelo. A partir del análisis de las principales rutas de dispersión concluimos que la evolución de los Triatominae (principalmente en el Neotrópico) estuvo fuertemente relacionada con la orogénesis de los Andes y la evolución biogeográfica de la cuenca Amazónica en los últimos 52 Ma. La mayoría de las especies respondieron como especies con constancia de nicho ante los cambios climáticos y del paisaje a través del tiempo. Estos resultados son de gran importancia para el entendimiento de la macroevolución de los Triatominae y, potencialmente, para influir en la toma de decisiones respecto a estrategias de salud pública.

Palabras clave: Dispersión-extinción-cladogénesis. Rhodniini. Triatomini. Biogeografía histórica. Conservación de nicho.

DE LA BARRERA CARDOZO, MARINA. **Direcionalidade, tempo e taxa dos eventos de dispersão de linhagens de Triatominae (Insecta: Hemiptera) entre os biomas do Novo Mundo.** 2022. 111p. Dissertação de mestrado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical – Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Foz do Iguaçu, 2022.

RESUMO

Os Triatominae compõem a única subfamília de Reduviidae (Hemiptera: Heteroptera) cujos membros se alimentam quase exclusivamente de sangue de vertebrados, e todas as suas espécies conhecidas são potenciais vetores da doença de Chagas. As espécies do Novo Mundo habitam uma variedade de ambientes tropicais, subtropicais e temperados. Sua distribuição se estende desde o sul dos Estados Unidos até a Patagônia. Nosso objetivo foi estimar a direção, o tempo e a frequência da dispersão de linhagens dos Triatominae no Novo Mundo como forma de entender a macroevolução do grupo. Inferimos estes eventos usando modelos de dispersão-extinção-cladogênese. Analisamos a distribuição geográfica das espécies do DataTri, um conjunto de dados de espécies americanas de triatomíneos, e a filogenia molecular calibrada no tempo mais recente (63 espécies). Assumimos os biomas Neotropicais como unidades biogeográficas e incluímos as regiões Andina e Neártica (12 unidades). Testamos oito modelos de rotas de dispersão, seis deles baseados em restrições cis e trans climáticas em relação à umidade e temperatura, um modelo estratificado baseado em paleogeografia e evolução de biomas neotropicais e outro baseado em rotas irrestritas. O modelo mais adequado foi aquele baseado na "paleogeografia e evolução dos biomas neotropicais". A partir do cálculo da direção, tempo e frequência dos 127 eventos de dispersão estimados por este modelo, concluímos que a direção desses eventos foi fortemente assimétrica, tendo como principais fontes o "Cerrado e Chaco" (CEC), seguido pelo "Norte Seco da América do Sul" (DNO) e Mesoamérica (MES), que coincidem com as áreas ancestrais estimadas para as três grandes linhagens de Triatominae estudadas. As frequências relativas dessas dispersões foram marcadas por três grandes picos. O primeiro e o último pico de dispersões correspondem à diminuição gradual das temperaturas a partir do ótimo climático do início do Eoceno e do Mioceno médio. O segundo pico de dispersões ocorreu em uma fase de relativa estabilidade climática entre 30 e 20 Ma, e foi caracterizado pela dispersão a longa distância entre MES e CEC e MES e WIN (Caribe). O último pico de dispersão abrangeu 82% das dispersões estimadas pelo modelo. Da análise das principais rotas de dispersão concluímos que a evolução dos Triatominae (principalmente no Neotrópico) esteve fortemente relacionada com a orogênese dos Andes e a evolução biogeográfica da bacia amazônica nos últimos 52 Ma. A maioria das espécies estudadas responderam como espécies com constância de nicho às mudanças climáticas e da paisagem ao longo do tempo. Esses resultados são de grande importância para o entendimento da macroevolução dos Triatominae e, potencialmente, para a tomada de decisões quanto às estratégias de saúde pública.

Palabras chave: Dispersão- extinção- cladogênese. Rhodniini. Triatomini. Biogeografia histórica. Conservação de nicho.

DE LA BARRERA CARDOZO, MARINA. **Direction, timing and rate of Triatominae's (Insecta: Hemiptera) lineage dispersal events between biomes in the New World.** 2022. 111p. Master's thesis of the Graduate Program in Neotropical Biodiversity - Federal University of Latin American Integration, Foz do Iguaçu, 2022.

ABSTRACT

Triatominae (kissing bugs) is the only subfamily of Reduviidae (Hemiptera: Heteroptera) whose members feed almost exclusively on vertebrates' blood, with all its species being potential vectors of Chagas disease. New World species inhabit a variety of tropical, subtropical, and temperate environments. Their distribution extends from the southern United States to Patagonia. We aimed to estimate the direction, timing, and frequency of Triatominae lineage dispersals in the New World as a way to understand the macroevolution of this group. We inferred these events using dispersal-extinction-cladogenesis models. We analyzed the current geographic distribution of the species from DataTri, a georeferenced data set of American triatomine species, and the most recent molecular time-calibrated phylogeny (63 species). We assumed the Neotropical biomes as biogeographical units and included the Andean and Nearctic regions (12 units). We tested eight dispersal route models, six based on cis and trans climatic constraints concerning humidity and temperature, a stratified model based on paleogeography and evolution of neotropical biomes, and another based on unrestricted routes. The best fit model was based on paleogeography and the evolution of neotropical biomes. From the calculation of the direction, timing, and frequency of the 127 dispersal events estimated by this model, we concluded that the directionality of these events was strongly asymmetric. The main sources of dispersion were 'Cerrado and Chaco' (CEC), 'Dry Northern South America' (DNO), and 'Mesoamerica' (MES), which coincide with the ancestral areas estimated for the three great Triatominae lineages studied here. The relative frequencies of these dispersals were marked by three large peaks. The first and last dispersal peaks correspond to the gradual decrease in temperatures from the early Eocene and middle Miocene climatic optima. The second peak occurred in a phase of relative climatic stability between 30 and 20 Ma and was characterized by long-distance dispersal events between MES and CEC and MES and WIN (West Indies). The last dispersion peak encompassed 82% of the dispersions estimated by the model. From the analysis of the main dispersal routes, we conclude that the evolution of the Triatominae (mainly in the Neotropics) was strongly related to the orogenesis of the Andes and the biogeographic evolution of the Amazon basin in the last 52 Ma. Most of the species we studied responded as species with low niche lability to climatic and landscape changes over time. These results are of great importance for the understanding of the macroevolution of the Triatominae and, potentially, for decision-making regarding public health strategies.

Keywords: Dispersion-extinction-cladogenesis. Rhodniini. Triatomini. Historical biogeography. Niche conservation.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Esquema de unidades biogeográficas	26
Figura 2 – Clasificación de las unidades biogeográficas en “estacionales”, “no estacionales” y “mixtas” de acuerdo con la mediana de Bio4	30
Figura 3 – Clasificación de las unidades biogeográficas en “estacionales”, “no estacionales” y “mixtas” de acuerdo con la media de Bio4	30
Figura 4 – Clasificación de las unidades biogeográficas en “secas, “húmedas” y “mixtas”	31
Figura 5 – Riqueza de especies de Triatominae para las 12 unidades biogeográficas, ordenadas de acuerdo con su área.....	37
Figura 6 – Número de especies que ocupan un determinado número de unidades biogeográfica	37
Figura 7 – Reconstrucción de áreas ancestrales de acuerdo con modelo M8a.	40
Figura 8 – Red de dispersiones entre las áreas como fuente y receptoras de linajes entre 0 y 55 Ma.....	41
Figura 9 – Número absoluto de dispersiones largo del tiempo y número de linajes a lo largo del tiempo (LLT), medidos en intervalos de 5 Ma.	43
Figura 10 – Número relativo de dispersiones a lo largo del tiempo, medido en intervalos de 5 Ma.	43
Figura 11 – Número de rutas de dispersión desde el CEC hacia AMA, ATF, CAA, AGL y/o PAS en la que participó cada una de las especies o nodos ancestrales considerados.....	44
Figura 12 – Número de rutas de dispersión desde el DNO hacia AMA y/o AGL en las que participó cada una de las especies o nodos ancestrales considerados.....	45
Figura 13 – Frecuencia de eventos de dispersión en las principales rutas de dispersión desde MES en intervalos de 1 millón de años.....	47

LISTA DE TABLAS

Tabla 1 – Codificación de los modelos de rutas de dispersión puestos a prueba en el presente estudio.....	28
Tabla 2 – Comparación, por criterio Akaike, del parámetro de número máximo de áreas	37
Tabla 3 – Comparación, por criterio Akaike, de las 16 hipótesis de rutas de dispersión analizadas, ordenadas por el W_i y el ratio de evidencia	37
Tabla 4 – Matriz de eventos de dispersión entre las áreas fuentes y receptoras de linajes	40

SUMARIO

1.INTRODUCCIÓN	15
1.1 Dispersión de linajes	16
1.2 Modelando la dispersión de linajes	17
1.3 Conservación filogenética del nicho ecológico	19
1.4 Triatominae	20
2. OBJETIVOS	24
2.1 General	24
2.2 Específicos	24
3. MATERIALES Y METODOS	25
3.1 Filogenia calibrada de Triatominae	25
3.2 Ocurrencia geográfica de las especies	25
3.3 Unidades biogeográficas	26
3.4 Modo de dispersión de linajes	27
3.5 Modelos DEC.....	27
3.6 Rutas de dispersión	28
3.7 Selección de modelos	32
3.8 Cuantificación de la dirección y el tiempo de los eventos de dispersión.....	33
3.9 Dirección, tiempo y frecuencia de las principales rutas de dispersión.....	35
4.RESULTADOS	36
4.1 Ocurrencia geográfica de las especies	36
4.2 Selección de modelos	37
4.3 Modelo de estratificación temporal de acuerdo con la paleogeografía y evolución de los biomas.....	39
4.4 Dirección de los eventos de dispersión de linajes	40
4.5 Tiempo de los eventos de dispersión de linajes.....	42
4.6 Tiempo, dirección y frecuencia de las principales rutas de dispersión.....	44
4.6.1 Rutas de dispersión a partir de CEC	44
4.6.2 Rutas de dispersión a partir de DNO.....	46
4.6.3 Rutas de dispersión a partir de MES.....	47
5. DISCUSIÓN	48

5.1 Ocurrencia geográfica de las especies	48
5.1.1 Riqueza de los Triatominae en las Américas	48
5.1.2 Esquema biogeográfico de áreas	49
5.2 Selección de modelos	51
5.2.1 Inclusión de información del fósil <i>Triatoma dominicana</i>	52
5.2.2 Conservacionismo de nicho filogenético	52
5.3 Dirección y tiempo de los eventos de dispersión de linajes	53
5.3.1 Origen de los Triatominae	53
5.3.2 Primer pico de dispersiones: Origen de las Tribus <i>Rhodniini</i> y <i>Triatomini</i> y diversificación de los <i>Triatomini</i> del Norte y del Sur (entre 45 y 32 Ma).	54
5.3.3 Origen y Diversificación de los <i>Triatomini</i> del Norte (entre 35 y 20 Ma). 57	
5.3.4 Tercer pico de dispersiones: Irradiación de los Triatominae (15-0 Ma)...	61
5.4 El papel de la dispersión de linajes y el conservacionismo (o no) de nicho en la evolución de los Triatominae en el Nuevo Mundo.	73
6. CONCLUSIONES	77
CONSIDERACIONES FINALES	81
REFERENCIAS	83

1. INTRODUCCIÓN

A escalas locales y a escalas de tiempo ecológicas, el ensamble de las comunidades de especies en el espacio implica la dispersión de especies de un grupo y el filtrado por el entorno abiótico y biótico para determinar cuáles colonizan y coexisten con éxito en una dada localidad (Mittelbach & Schemske, 2015). En este contexto, se entiende la dispersión de especies como el movimiento de individuos entre metapoblaciones (Hackel & Sanmartín, 2021). De acuerdo con Gillung (2011), para entender los patrones de distribución deben tenerse en cuenta tres componentes: el espacio (áreas geográficas de ocurrencia), la forma (los grupos de organismos) y el tiempo (eventos geológicos y/o climáticos que derivaron en los patrones actuales). Dado que la composición de las comunidades biológicas varía en el tiempo y en el espacio, una explicación más abarcadora de los patrones de distribución requiere que se consideren conjuntamente la interacción de procesos ecológicos y evolutivos entre las comunidades locales y el pool de especies, teniendo en cuenta los procesos macroevolutivos (especiación, extinción y dispersión) implicados en su formación (Swenson, 2011; Mittelbach & Schemske, 2015).

1.1 Dispersión de linajes

Según lo expuesto en el párrafo anterior, el término “dispersión” tiene dos significados distintos, de acuerdo con el contexto en el que se utiliza. Desde el punto de vista ecológico, la dispersión es un proceso anagenético, es decir, se trata del movimiento de individuos entre metapoblaciones y no promueve la especiación (Swenson, 2011). Por otra parte, en un contexto histórico, la dispersión (seguida de evento fundador) se define como un proceso cladogenético (Sanmartín, 2012). Sin embargo, la dispersión anagenética también puede jugar un papel importante en los patrones de distribución histórica y, por lo tanto, en la macroevolución de los organismos (Gillespie et al., 2012). Para diferenciarlo de la dispersión cladogenética y de la dispersión a escala ecológica, Hackel & Sanmartín (2021) denominan el proceso macroevolutivo de dispersión anagenética como “dispersión de linajes”. Este proceso también puede denominarse intercambio biótico, si la cuestión a ser respondida tiene que ver con las áreas estudiadas y no necesariamente con linajes específicos (Hackel & Sanmartín, 2021).

De acuerdo con Hackel & Sanmartín (2021) las preguntas relacionadas a la dispersión (como proceso macroevolutivo) pueden ser formuladas desde una perspectiva centrada en la geografía o desde una perspectiva centrada en el linaje. Independiente del caso, se busca modelar el tiempo y el modo de la dispersión, basándose en cuatro principales atributos (modo, dirección, tiempo y tasa), que proporcionan un marco para guiar la elección del enfoque metodológico que mejor se adecue a la pregunta que se pretende responder (Hackel & Sanmartín, 2021). El modo indica si el evento de dispersión está asociado y puede ser la causa de especiación (dispersión cladogenética) o no (dispersión anagenética). El tiempo tiene que ver con el momento en que se produce el evento de dispersión en la filogenia (en un nodo, o en una ubicación particular en una rama). La tasa o frecuencia (*rate*) se define como el número de eventos de dispersión entre dos áreas por unidad de tiempo. Por último, la dirección tiene que ver con el área considerada fuente y el área receptora de la dispersión.

Algunos autores, como Antonelli et al. (2018) y Löwenberg-Neto y de Carvalho (2020), han buscado entender el rol de la dispersión de linajes en la formación de los pools continentales de los linajes a través del tiempo evolutivo, cuantificando la dirección y el tiempo de los eventos de dispersión desde áreas fuente hacia áreas receptoras de linajes. Estos autores concluyeron que la dispersión de linajes tiene un papel crucial en la formación de los ensamblajes taxonómicos a lo largo del tiempo, tanto a nivel global en el caso de Muscidae (Löwenberg-Neto y de Carvalho, 2020), como en el Neotrópico para diversos grupos taxonómicos (Antonelli et al., 2018).

1.2 Modelando la dispersión de linajes

Hackel & Sanmartín (2021) han realizado una revisión exhaustiva para la selección adecuada de modelos abocados a responder preguntas en relación al tiempo y el modo de la dispersión de linajes. En general, estos modelos difieren de acuerdo a la forma en que se conceptualiza la distribución geográfica (paisaje continuo, una cuadrícula, áreas discretas o un rango de áreas múltiples) y su elección depende y de la pregunta de interés, así como del modo de dispersión (cladogenética o anagenética) (Hackel & Sanmartín, 2021). Según estos autores, se han utilizado dos modelos dominantes de referencia: simulación hacia adelante (*forward simulation*) e inferencia de probabilidad (*likelihood inference*).

Los modelos DEC (dispersión – extinción – cladogénesis, Ree & Smith, 2008) pueden implementarse bajo máxima verosimilitud para inferir la evolución de rango de áreas múltiples (Ree & Smith, 2008). Este enfoque permite incorporar información sobre el tiempo (momento de las divergencias de linaje) y las rutas de dispersión disponibles (dirección) (Ree & Smith, 2008). Utiliza cadenas de Monte Carlo para estimar las probabilidades de transición de las ramas para las extensiones geográficas, permitiendo evaluar la máxima verosimilitud de una distribución de especies observada, en función de una filogenia dada y un esquema de áreas biogeográficas (Ree & Smith, 2008). Incluye un parámetro “*d*” para la dispersión anagenética en la forma de expansión de extensión geográfica y un parámetro “*e*” para la extinción local, y permite la especiación por simpatria y vicarianza (que se infieren a partir de la topología de la hipótesis filogenética), pero no la dispersión cladogenética (Hackel & Sanmartín, 2021).

Matzke (2014) propuso una versión de DEC, denominada DEC+*j*, que incluye el parámetro “*j*”. Este parámetro permite incluir también eventos de dispersión cladogenética (*jump dispersal*) en la matriz de dispersiones. Tanto en DEC como en DEC+*j*, los eventos anagenéticos y cladogenéticos compiten para explicar los datos (Ree & Sanmartin, 2018). De acuerdo con Ree & Sanmartin (2018), esto provoca que los eventos anagenéticos sean generalmente subestimados, debido a que los eventos cladogenéticos tienen ventaja por carecer de probabilidades dependientes de tiempo, mientras que los anagenéticos dependen de la probabilidad del cambio en función del tiempo y la probabilidad del resultado de ese cambio. Según estos autores, esto se ve exacerbado en DEC+*j*, por incorporar un nuevo parámetro (*jump dispersal*), que es independiente del tiempo (Ree & Sanmartin, 2018). A pesar de que Matzke (2021) contestó varias de las críticas realizadas por Ree & Sanmartin (2018) al uso de DEC+*J*, optamos por utilizar DEC, puesto que la pregunta central del estudio tiene que ver con procesos anagenéticos, y para que pueda ajustarse a la metodología utilizada por Antonelli et al. (2018) y Löwenberg & de Carvalho (2020), en la cual basamos el presente trabajo.

Antonelli et al. (2018) realizaron un análisis de dispersión-extinción-cladogénesis basado en 4.450 especies (angiospermas, aves, helechos, anuros, mamíferos y escuamados) en la región Neotropical. Estos autores mostraron que la dispersión de linajes tuvo un papel preponderante en la evolución de la biota neotropical, con altos niveles de intercambio biótico entre los biomas neotropicales. Además, postularon a la región Amazónica como principal centro de origen de las dispersiones en el Neotrópico

(Antonelli et al., 2018). Más allá de las grandes contribuciones para el conocimiento de la historia evolutiva de la biota neotropical, el enfoque metodológico utilizado por estos autores sirve como base para el análisis de la historia evolutiva de grupos taxonómicos específicos, permitiendo estimar los centros de origen de sus distribuciones y cuantificar la dirección y el tiempo de sus dispersiones (Antonelli et al., 2018). Además, este método permite incorporar variables climáticas relevantes para un grupo bajo estudio, que actúan como “restricciones a la dispersión” (Löwenberg-Neto & de Carvalho, 2020), permitiendo poner a prueba, por ejemplo, la relevancia del conservacionismo de nicho filogenético para la evolución de dicho grupo (Crisp et al., 2009), lo que se desarrolla a continuación.

1.3 Conservación filogenética del nicho ecológico

En lo que refiere al papel del entorno abiótico en escalas de tiempo evolutivo, los patrones de distribución pueden explicarse total o parcialmente por la conservación de nicho filogenético (Wiens & Donoghue, 2004). Esta hipótesis plantea que la selección natural tiende a conservar el nicho ecológico ancestral de una especie (Wiens, 2004) si las características ambientales de su hábitat no cambian. Cuando el nicho ancestral es mantenido a través de escalas de tiempo evolutivas, los descendientes ocupan áreas con condiciones similares a la ancestral, mientras que la ocupación de hábitats nuevos y expansiones hacia climas no análogos se consideran como evolución de nichos (Wiens & Donoghue, 2004). De acuerdo con Wiens (2004) el conservacionismo de nicho no es algo estático para un linaje dado. Es decir, no implica que las especies permanezcan idénticas durante toda su historia evolutiva, sino que tienden a mantener las características ecológicas que previenen la dispersión a través de una barrera en el intervalo de tiempo de la divergencia de un linaje. Además, Hwa & Wiens (2013) plantean que la conservación o evolución de nicho filogenético de un linaje, en un determinado período de tiempo, depende de factores como las características de los cambios climáticos (si es un cambio gradual y direccional, o si se trata de un período de tiempo con fluctuaciones de baja amplitud), de las características del paisaje y del grado de constancia (o plasticidad) de nicho ecológico del linaje en cuestión.

Para verificar la relevancia de la conservación de nicho en los patrones geográficos de distribución se han aplicado dos perspectivas: la disposición espacialmente estructurada de métricas filogenéticas (e.g. Hawkins & DeVries, 2009; Ceccarelli et al., 2020) y la cuantificación de frecuencias de dispersión de linajes entre áreas (e. g. Crisp et

al., 2009; Löwenberg-Neto & de Carvalho, 2020). Por ejemplo, Löwenberg-Neto & de Carvalho (2020) investigaron como los géneros de Muscidae se ensamblaron en los continentes mediante eventos de dispersión histórica. Como parte de su metodología, estos autores pusieron a prueba una hipótesis de rutas de dispersión irrestricta e hipótesis de rutas de dispersión climáticamente restrictas (entre áreas tropicales y extra tropicales), en las cuales se priorizó la dispersión hacia áreas climáticamente similares (rutas cis-climáticas) o hacia áreas climáticamente distintas (rutas trans-climáticas) (Löwenberg-Neto & de Carvalho, 2020). Estos modelos fueron ejecutados en DEC y comparados por criterio Akaike a partir de los valores de máxima verosimilitud resultantes (Löwenberg-Neto & de Carvalho, 2020). Los resultados de este trabajo mostraron que el modelo de rutas de dispersión irrestrictas fue el que mejor se ajustó a los datos utilizados, y que 66% de los eventos de dispersión fueron trans-climáticos (Löwenberg-Neto & de Carvalho, 2020). Los autores concluyeron que, en este caso, la conservación de nicho filogenético no fue un proceso relevante para la formación de los ensambles de Muscidae en los distintos continentes (Löwenberg-Neto & de Carvalho, 2020).

Por otro lado, Ceccarelli et al., (2020) utilizaron el marco teórico del Campo filogenético (*phylogenetic field*) para verificar si la estructura filogenética de la coocurrencia de las especies de Triatominae neotropicales se correspondía con sus preferencias climáticas. Sus resultados mostraron que las especies de Triatominae en áreas templadas coexisten con otras especies con las que están más estrechamente relacionadas, mientras que en áreas tropicales coexisten con otras especies con las que están distantemente relacionadas (Ceccarelli et al., 2020). A partir de estos resultados los autores concluyeron que la estacionalidad de la temperatura está inversamente relacionada con la estructura filogenética de la coocurrencia de las especies, lo cual puede interpretarse como una tendencia a la conservación de nicho en relación a esta variable (Ceccarelli et al., 2020).

1.4 Triatominae

La subfamilia Triatominae pertenece a la familia Reduviidae (Hemiptera: Heteroptera), cuyo origen se estima en 176 a 185 Ma durante el Jurásico Medio (Hwang & Weirauch, 2012). La familia Reduviidae es considerada uno de los clados más exitosos de insectos depredadores, está integrada por 6.800 especies y tiene amplia distribución en los ecosistemas terrestres (Hwang & Weirauch, 2012). Los Triatominae se caracterizan por ser la única subfamilia de Reduviidae compuesta por insectos hematófagos (Pavan et al.,

2021), que se alimentan casi exclusivamente de sangre de vertebrados (Galvão & Justi, 2015). Esta característica les confiere gran relevancia epidemiológica, debido a que todas sus especies integrantes son potenciales vectores de la enfermedad de Chagas (Noireau & Dujardin 2010), que es causada por el parásito *Trypanosoma cruzi*, el cual se transmite por el contacto entre las heces de los vectores infectados y la sangre o mucosas de animales vertebrados (Noireau & Dujardin 2010). En el Nuevo mundo la enfermedad de Chagas constituye un problema de grandes proporciones, tanto de salud pública como económico. Esta enfermedad se considera endémica en 21 países (Perez - Molina & Molina, 2018) y afecta de 6 a 7 millones de personas en todo el mundo (Lee et al., 2013).

Los Triatominae se subdividen en cinco tribus: Alberproseniini, Bolboderini, Cavernicolini, Rhodniini y Triatomini (Justi & Galvão, 2017). De acuerdo con Weirauch (2021), las cuatro primeras de esas cinco tribus están más próximamente relacionadas entre sí, siendo la tribu Triatomini la más externa. Las subfamilias Rhodniini y Triatomini son las más diversas, incluyendo 132 de las 147 especies descritas para el grupo (Justi & Galvão, 2017). Debido a dicha diversidad, las dos últimas tribus usualmente se dividen en jerarquías menores tales como “linajes”, que luego se dividen en “clados”, mientras que cada clado se divide en “grupos de especies”, que pueden formar “complejos de especies” (Justi et al., 2016; Monteiro et al., 2018). Estas agrupaciones se realizan en base a su ancestralidad común y correspondencias biogeográficas (Justi et al., 2016; Monteiro et al., 2018).

Las especies de Triatomini se dividen en tres linajes: (a) el linaje *Triatoma dispar* (Mesoamérica y Caribe; (b) el linaje Norteamericano (principalmente América del Norte, Viejo Mundo Mesoamérica y Caribe y (c) el linaje de América del Sur. Las especies de esta tribu se caracterizan por ser terrestres, y la mayor parte de ellas tienen un carácter generalista y oportunista en relación a sus hospederos, excepto por el linaje norteamericano que, en su mayoría, se especializan en especies del género *Neotoma* (Rodentia-Cricetidae-Netominae), co-habitando sus nidos (Abad-Franch & Gurgel-Gonçalves, 2021). Por su parte, la Tribu Rhodniini se diferencia en tres grandes linajes: (a) el linaje *R. pallenscens* (oeste los Andes); (b) el linaje *R. pictipes* (Amazonia); y (c) el linaje *R. robustus* (América del Sur) (Monteiro et al., 2018). Las especies de esta tribu son, en general, arborícolas, habitando nidos y alimentándose de diversas especies de aves, roedores, etc., siendo, en su mayoría, generalistas (Abad-Franch & Gurgel-Gonçalves, 2021).

La mayoría de las especies de Triatominae ocurre en el Nuevo Mundo (Justi et al., 2016; Justi & Galvão, 2017), con la excepción de ocho especies de *Triatoma* y seis de *Linshcosteus* distribuidas en el Viejo Mundo (Monteiro et al., 2018). De acuerdo con Justi et al. (2016), el clado del Viejo Mundo es monofilético, y es probable que se haya dispersado desde Norteamérica hacia el viejo mundo a través del estrecho de Bering entre 25 y 10 Ma. Además, se estima que el género *Lischcostecus* (grupo hermano de *T. rubrofasciata*) se haya originado en el Nuevo mundo luego de aislarse de las poblaciones norteamericanas (Justi et al., 2016). Por su parte, de acuerdo con Gorla, Dujardin & Schofield (1997) las especies del género *Triatoma* en el Nuevo Mundo ocurren en zonas portuarias o en regiones colonizadas por holandeses y portugueses en los siglos XVIII y XIX. Estos autores encontraron una sobreposición morfológica entre los *Triatoma* del Nuevo Mundo y *T. rubrofasciata*. Esta última es una especie, cuyo origen se estima en el del Nuevo Mundo, muy variable morfológicamente, que se dispersó hacia el Viejo Mundo en asociación con *R. rattus* durante las navegaciones. Estos autores sugieren que las especies de *Triatoma* del Nuevo Mundo pueden haber surgido a partir de dispersiones recientes de *T. rubrofasciata* y su posterior aislamiento geográfico (Gorla, Dujardin & Schofield, 1997).

Las especies americanas habitan una variedad de ambientes tropicales, subtropicales y templados (Galvao & Justi, 2015) y su distribución abarca desde el sur de los Estados Unidos hasta la Patagonia (Justi et al., 2016; Justi & Galvão, 2017). Presentan un gradiente latitudinal de riqueza en el Neotrópico, con un aumento de la riqueza en dirección al ecuador, pero con el pico de riqueza en latitudes más al sur del ecuador (Fergnani et al., 2013; Diniz-Filho et al., 2013; Rodriguero y Gorla, 2004). La distribución de la riqueza de los Triatominae se correlaciona positivamente con la temperatura y negativamente con la estacionalidad de la temperatura (Diniz-Filho et al., 2013; Rodriguero y Gorla, 2004; Fergnani et al. 2013), y esta relación se vuelve más fuerte hacia el Este del continente sudamericano (Diniz-Filho et al., 2013; Rodriguero y Gorla, 2004). La correlación con la temperatura fue también corroborada por Ceccarelli et al. (2020) quienes postularon que existe conservación de nicho en relación a esta preferencia, lo cual ya había sido observado para las especies del género *Triatoma* (Ibarra-Cerdeña et al., 2014). Otra particularidad de este grupo es que su riqueza espacial se correlaciona negativamente con la disponibilidad de agua (Fergnani et al. 2013). Debido a estos factores (al menos parcialmente), los Triatominae muestran un patrón de distribución de riqueza singular en relación a otros grupos. La mayor riqueza de especies se encuentra en áreas cálidas y secas como el Cerrado y Chaco (Diniz-Filho et al., 2013), mientras, en la mayoría de los

casos, las variables relacionadas con la disponibilidad de agua están relacionadas positivamente con la riqueza en climas cálidos (Hawkins et al., 2003).

Existe una gran controversia en relación al carácter monofilético de esta subfamilia y de las tribus que la componen (e.g. Bargues, 2000), así como de las relaciones filogenéticas entre algunas especies (e.g. Hernandez et al., 2020). En lo que refiere a la historia evolutiva del grupo, Justi et al. (2016) presentaron una filogenia calibrada que es hasta ahora la más completa disponible. Para estimar la edad de la subfamilia, estos autores utilizaron todos los Reduviidae y grupos externos empleados por Hwang & Weirauch (2012), que incluyen representantes de 18 familias de las 25 conocidas para Reduviidae, totalizando 159 especies (Hwang & Weirauch, 2012), incluyendo 69 especies de Triatominae (Justi et al., 2016). Para realizar la datación molecular utilizaron cuatro marcadores moleculares, seis fósiles de Reduviidae (37-45 Ma) y uno de Triatominae (*Panstrongylus hispaniola*, 30-45 Ma) (Justi et al., 2016). A pesar de no incluir suficientes representantes de las tres tribus menores de Triatominae (Weirauch, 2021), Justi et al. (2016) corroboraron el carácter monofilético de la subfamilia y de las tribus Rhodniini y Triatomini (Weirauch, 2021). A partir de este análisis los autores concluyeron también que el origen de los Triatominae data de entre 30 a 45 Ma (Justi et al., 2016), coincidiendo con la invasión y diversificación de roedores caviomorfos, pequeños marsupiales y aves en Sudamérica (Pavan et al., 2021).

Justi et al. (2016) también analizaron la influencia de los principales cambios geológicos en las Américas en la diversificación de los triatominos, concluyendo que el ancestral de los Triatominae surgió, probablemente, en el norte de América del Sur o en América Central, y que los principales eventos vicariantes responsables por su diversificación están relacionados con la elevación andina en América del Sur (Justi et al., 2016). El género *Triatoma* es el que posee mayor riqueza de especies (Pavan et al., 2021) y ha sido bastante estudiado en relación a su diversificación (Hwang & Weirauch 2012; Justi et al. 2016; Monteiro et al. 2018), que se explica, además de los efectos de la elevación andina en América del Sur, en base a eventos vicariantes relacionados a variaciones en el nivel del mar en América del Norte, como la formación del Estrecho de Bering (25-10 Ma) y los altos niveles del mar en el Mioceno temprano (11.6- 5.3 Ma (Justi et al., 2016). Además de estos eventos, los autores destacan la posible influencia de la dispersión de linajes en la distribución actual de los Triatominae, sobre todo en los últimos 10 Ma (Justi et al., 2016).

A pesar de que esta subfamilia es ampliamente estudiada desde varias perspectivas debido a su relevancia epidemiológica, y de las grandes contribuciones sobre su distribución y su biogeografía realizadas en las últimas décadas, aún no existen estudios referentes a la dispersión de linajes en este grupo. Gracias a estas enormes contribuciones, actualmente disponemos de la información necesaria para comenzar a dilucidar el papel del proceso de dispersión de linajes en la estructuración de los ensamblajes de Triatominae del Nuevo mundo, especialmente en la región Neotropical.

2. OBJETIVOS

2.1 General

Estimar la dirección, el tiempo y la tasa de las dispersiones de linaje de los Triatominae en el nuevo mundo con el fin de comprender la macroevolución del grupo.

2.2 Específicos

1. Elaborar modelos de rutas de dispersión de linajes y seleccionar el modelo que mejor se ajuste a los datos disponibles
2. Evaluar el papel de la conservación de nicho como proceso subyacente a los eventos de dispersión de linajes.
3. Cuantificar la dirección y el tiempo de los eventos de dispersión
4. Describir la frecuencia de los eventos de dispersión histórica en relación al número de linajes a lo largo del tiempo.
5. Describir el tiempo, dirección y frecuencia de las principales rutas de dispersión y asociarlas a eventos paleoclimáticos y geológicos.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 Filogenia calibrada de Triatominae

Utilizamos la filogenia temporalmente calibrada para los Triatominae del Nuevo Mundo propuesta por Ceccarelli et al. (2019), que consiste en una actualización de la filogenia propuesta por Justi et al. (2014, 2016). La filogenia de Justi et al. (2016), a su vez, se basó en la propuesta de Hwang & Weirauch (2012), que incluye representantes de 18 familias de las 25 conocidas para Reduviidae, totalizando 159 especies. Además, Justi et al. (2016) utilizaron 69 especies de Triatominae, incluyendo 11 representantes de la tribu Rhodniini, 57 de la tribu Triatomini y uno de Cavernicolini. Para realizar la datación molecular utilizaron cuatro marcadores: 16S (mitocondrial), 18s, 28s y Wingless (nucleares) (Justi et al. 2016). Para calibrar los tiempos de divergencia, utilizaron siete puntos de calibración, seis de ellos correspondientes a fósiles de Reduviidae, datados entre 37 y 45 Ma (Justi et al. 2016). Para el séptimo punto de calibración utilizaron dos fósiles de Triatominae (Justi et al. 2016): *Panstrongylus hispaniolae* (Poinar, 2013) y *Triatoma dominicana* (Poinar, 2005). La filogenia utilizada en este trabajo (Ceccarelli et al., 2019) (Fig. S1 – Apéndice 1), es muy similar a la propuesta por Justi et al. (2016), con la inclusión de secuencias para dos nuevas especies: *Psammolestes coreodes* (Bergroth, 1911) y *Triatoma patagónica* (del Ponte, 1929), utilizando el fósil de *T. dominicana* para su calibración en el mismo nodo que Hwang & Weirauch (2012) y Justi et al. (2016).

3.2 Ocurrencia geográfica de las especies

Obtuvimos los puntos de ocurrencia de las especies de Triatominae en el Nuevo Mundo a partir de DataTri (Ceccarelli et al., 2018), una base de datos pública construida a partir de la recopilación de registros de Triatomini publicados entre 1904 y 2017. Esta base de datos cuenta con 21.815 registros georreferenciados, incluyendo 24 países de América, y cubre 14 géneros y 135 especies (Ceccarelli et al., 2018). Adicionalmente, realizamos un levantamiento bibliográfico, entre los meses de marzo y junio de 2020, a fin de incluir nuevos registros de Triatominae en las Américas entre los años 2018 y 2020, sin obtener resultados. La base de datos DataTri fue actualizada para las Américas (excluyendo Argentina) en 2022, pero se hizo pública cuando los análisis para esta tesis ya se habían completado. El total de registros geográficos utilizados en esta tesis (16234 puntos de ocurrencia) corresponden a las 63 especies de Triatominae analizadas por Ceccarelli et al. (2019), y fueron obtenidos de DataTri

(<https://www.gbif.org/dataset/eae731a7-3e82-4295-b0b3-ec72d75a402d>, TablaS1-*Apéndice 1*). La distribución actual de estas especies puede incluir puntos de ocurrencia resultantes la distribución antrópica, lo cual puede causar algún tipo de “ruido” en las reconstrucciones.

3.3 Unidades biogeográficas

Adoptamos el esquema de regionalización con las unidades biogeográficas propuestas por Antonelli et al. (2018) para el Neotrópico. Estos autores definieron unidades que reflejaran un equilibrio entre relevancia biológica (principales ecosistemas) e historia geográfica, teniendo en cuenta además un número equilibrado del número de áreas para el modelo DEC (Antonelli et al., 2018). Para ello, adaptaron las ecorregiones y biomas terrestres propuestos por Olson et al. (2001), agrupándolas por tipo de bioma principal (Forestado/Húmedo y Seco/Abierto), pero diferenciando los biomas disjuntos (como los Bosques Atlánticos y la Amazonia) y simplificando la complejidad de Mesoamérica y las Indias Occidentales, que contienen tanto ambientes forestados como abiertos (Antonelli et al., 2018). La propuesta de estos autores para la región Neotropical contiene 10 unidades: (1) Mesoamérica (MES), (2) Norte Seco de Sudamérica (DNO), (3) Cerrado y Chaco (CEC), (4) Bosques Atlánticos (ATF), (5) Amazonia (AMA), (6) Pastizales Andinos (AGL), (7) Estepa Patagónica (PAS), (8) Indias Occidentales (WIN), (9) Caatinga (CAA), y (10) Sudamérica Seca Occidental (DWE) (Antonelli et al., 2018).

Además de las unidades biogeográficas neotropicales, incluimos otras dos, a fin de incluir todos los puntos de ocurrencia conocidos para los Triatominae del Nuevo Mundo. La unidad biogeográfica que denominamos “Andina” (AND) engloba a las subregiones de Chile Central, Subantártica y Patagónica, según Morrone (2015). Es decir, AND corresponde a la Región Andina (sensu stricto), excluyendo la Zona de Transición Sudamericana (sensu Morrone, 2015). La unidad biogeográfica que denominamos “Neártica” (NEA), corresponde a la porción de Norteamérica al Sur del paralelo 40 y contigua a la Zona de Transición Mexicana (Morrone, 2014). Establecimos el límite Norte de NEA, a partir del punto de ocurrencia con mayor valor de latitud al Norte (*Triatoma sanguisuga*, long. -123.38, lat. 39.48). En total, utilizamos 12 unidades biogeográficas, que abarcan todos los puntos de ocurrencia conocidos para las especies de Triatominae en el Nuevo Mundo (Fig.1).

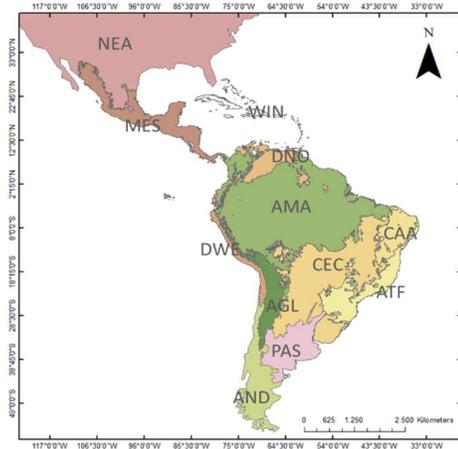


Figura 1: Esquema de unidades biogeográficas utilizadas para este trabajo. En base a Antonelli et al. (2018)

AMA (Amazonia), *AND* (Andes), *ATF* (Bosques Atlánticos), *CAA* (Caatinga), *WIN* (Indias occidentales), *CEC* (Cerrado y Chaco), *DNO* (Norte Seco de Sudamérica), *DWE* (Sudamérica Seca Occidental), *MES* (Mesoamérica), *AGL* (Pastizales Andinos), *NEA* (Nearctica), *PAS* (Estepa Patagónica).

3.4 Modo de dispersión de linajes

En este trabajo, entenderemos como “dispersión de linajes” (o simplemente dispersión), al establecimiento anagenético de un linaje evolutivo en un área nueva, permaneciendo también en el área fuente (Ree et al., 2005; Ree & Smith, 2008). Mientras que consideraremos “cambio de rango” a aquellos casos en que los eventos de dispersión se asocian con extinción local en el área fuente (Matzke, 2013).

3.5 Modelos DEC

Para ajustar los datos, utilizamos modelos de dispersión – extinción – cladogénesis (DEC) (Ree & Smith, 2008), implementados en el programa Reconstruct Ancestral State in Phylogenies (RASP) versión 4.1 (Yu et al. 2020). Los insumos necesarios para generar los modelos DEC son la filogenia calibrada del grupo a ser estudiado y un esquema biogeográfico. El esquema biogeográfico (o esquema de áreas) es el conjunto de unidades biogeográficas utilizadas para clasificar las áreas de ocurrencia de los taxa terminales de la filogenia estudiada (Ferrari, 2017). Además, la información de presencia/

ausencia de las especies, en las distintas unidades biogeográficas, se inserta en el programa a partir de una matriz de incidencias. La matriz de incidencias de las 63 especies de Triatominae en las 12 unidades biogeográficas consideradas en este trabajo se muestra en la Tabla S2- Apéndice 1. Para la construcción de esta matriz, intersecamos, en el programa arcMap v.10.6 (ESRI, 2018), los 16234 puntos de ocurrencia de las especies de Triatominae (Ceccarelli et al., 2018) con el shapefile (Antonelli et al., 2018 modificado) de las 12 unidades de áreas propuestas en este estudio.

3.6 Rutas de dispersión

Para ejecutar el análisis DEC, establecimos matrices de dispersión, que representan los modelos de rutas de dispersión que fueron puestos a prueba en este trabajo. La matriz de dispersión estándar del modelo DEC presenta el mismo peso de intercambio entre todas las áreas consideradas (Ree et al., 2005). Para la creación de los distintos modelos, modificamos el peso para la dispersión entre las áreas en base a hipótesis de restricciones o barreras a la dispersión (Löwenberg-Neto & de Carvalho, 2020; Vasconcellos et al. 2020). En este trabajo, pusimos a prueba tres clases de hipótesis: (1) rutas de dispersión irrestrictas, (2) rutas de dispersión con restricciones climáticas y (3) rutas de dispersión temporalmente estratificadas con restricciones basadas en la paleogeografía y evolución de los biomas.

Para los modelos de rutas de dispersión con restricciones climáticas, utilizamos como criterios de restricción la estacionalidad térmica y la humedad, puesto que fue previamente descrito que la variabilidad climática y el balance hídrico-energético son los principales factores ecológicos responsables por la distribución de los Triatominae (Diniz-Filho et al, 2013). De acuerdo a estos criterios, y a partir de la clasificación de las unidades biogeográficas, establecimos modelos de rutas de dispersión cis-climáticos (que favorecen la dispersión entre áreas climáticamente similares) y trans-climáticos (que favorecen la dispersión entre áreas climáticamente distintas), como será explicado más adelante. En total, pusimos a prueba 8 modelos de rutas de dispersión (Tabla 1).

Tabla 1: Codificación de los modelos de rutas de dispersión puestos a prueba en el presente estudio, según las hipótesis de restricción y los criterios de clasificación utilizados.

Hipótesis de restricción	Criterio de clasificación de las áreas	Rutas de dispersión	Código
Irrestringido	-	Todas las posibilidades	M1
Climática	estacionalidad (mediana)	Cis-climática	M2
		Trans-climática	M3
	estacionalidad (media)	Cis-climática	M4
		Trans-climática	M5
	humedad	Cis-climática	M6
		Trans-climática	M7
Paleogeografía y evolución de los biomas	-	De acuerdo con estratificación temporal	M8

Para poner a prueba el modelo de rutas de dispersión irrestringidas (M1), mantuvimos la matriz de dispersión estándar en DEC. Es decir, mantuvimos el mismo peso (1.0) para el intercambio entre todas las áreas consideradas (*Tabla S3-Apéndice 1*).

A fin de establecer los modelos cis y trans-climáticos de acuerdo con la estacionalidad térmica, utilizamos el *raster* de la variable Bio4 (estacionalidad térmica) que es el desvío estándar de las temperaturas x100 (Fick & Hijmans, 2017). Para la extensión de la región Neotropical, reclasificamos Bio4, de acuerdo con la mediana de sus valores (1032), en arcMap v.10.6 (ESRI, 2018). Creamos dos clases: valores de Bio4 superiores a la mediana (clase1) y valores de Bio4 inferiores a la mediana (clase2). A partir de la superposición del esquema de áreas con esta clasificación, determinamos que las unidades biogeográficas “no estacionales” (AMA y DNO) son aquellas que están, en la mayor parte de su extensión, superpuestas con la clase 2 de Bio4 (*Fig. S3 -Apéndice 1*). Consideramos que las unidades biogeográficas que no se superponen con la clase 2 son “estacionales”

(AND, ATF, DWE, AGL, NEA, WIN y PAS) y las áreas que se superponen parcialmente con la clase 2 son “mixtas” (CAA, CEC y MES) (Fig.2). Una vez realizadas estas clasificaciones, propusimos el modelo cis-climático de acuerdo con la mediana de la estacionalidad (M2), *Tabla S4-Apéndice1*), y el modelo trans-climáticos de acuerdo con la mediana de la estacionalidad (M3, *Tabla S5-Apéndice1*).

De forma similar, reclasificamos la extensión Neotropical de Bio4 de acuerdo con su valor medio (1748), y obtuvimos la clase 2 (valores de Bio4 inferiores a la media). A partir de la superposición del esquema de áreas con esta clasificación, determinamos que las unidades biogeográficas “no estacionales” (AMA, WIN, CAA y DNO) son aquellas que están, en la mayor parte de su extensión, sobrepuestas con la clase 2 de Bio4 (*Fig. S4 -Apéndice 1*). Consideramos que las unidades biogeográficas que no se superponen con la clase 2 son “estacionales” (AND, ATF, DWE, AGL, NEA y PAS) y las áreas que se superponen parcialmente con la clase 2 son “mixtas” (CEC y MES) (Fig.3). A partir de esta clasificación establecimos el modelo cis-climático (M4, *Tabla S6-Apéndice1*) y trans-climático (M5, *Tabla S7-Apéndice1*) para la estacionalidad, de acuerdo con la media de Bio4

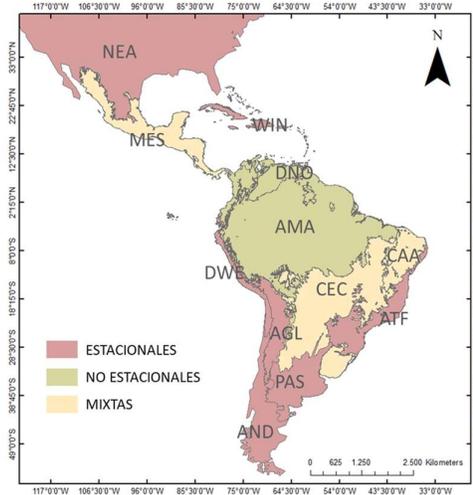


Figura 2: Clasificación de las unidades biogeográficas en “estacionales”, “no estacionales” y “mixtas” de acuerdo con la mediana de Bio4. Códigos de tres letras como en la Figura 1.

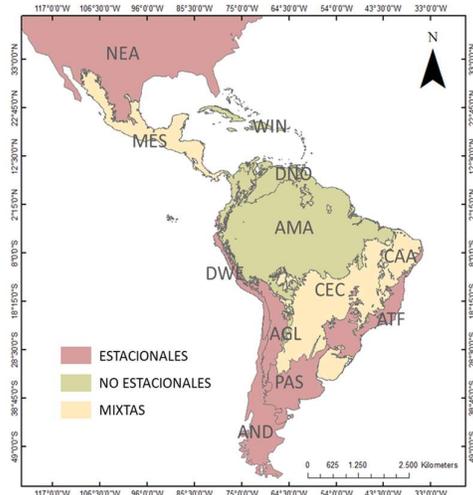


Figura 3: Clasificación de las unidades biogeográficas en “estacionales”, “no estacionales” y “mixtas” de acuerdo con la media de Bio4. Códigos de tres letras como en la Figura 1.

Para los modelos cis-climático (M6, *Tabla S8-Apéndice1*) y trans-climáticos (M7, *Tabla S9-Apéndice1*) en relación a la humedad, utilizamos la clasificación en unidades “secas y abiertas”, “mixtas” y “húmedas y cerradas”, propuestas por Antonelli et al. (2018). En este caso, de acuerdo con Antonelli et al. (2018) consideramos húmedas a AMA y ATF, mixtas a MES y WIN y secas a AGL, CAA, CEC, DNO, DWE y PAS. También consideramos secas a AND y NEA, en base a la taxonomía de biomas de Olsen et al. (2001), debido a que las áreas ocupadas por los Triatominae en estas unidades se caracterizan por ser secas (Fig. 4).

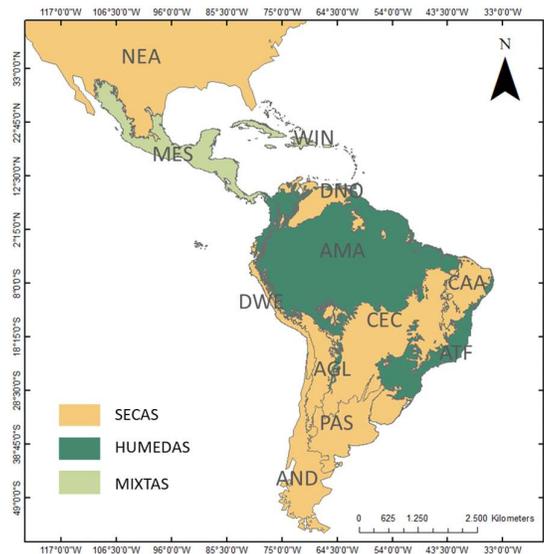


Figura 4: Clasificación de las unidades biogeográficas en “secas y abiertas”, “húmedas y cerradas” y “mixtas”, adaptado de Antonelli et al. (2018) y Olsen et al. (2001). Códigos de tres letras como en la Figura 1

En las matrices de los modelos cis-climáticos favorecimos el intercambio entre áreas climáticamente similares (estacional-estacional, no estacional-no estacional, húmeda-húmeda o seca-seca), atribuyendo un valor de 1.0 en la matriz de dispersiones para estas combinaciones, y un valor de 0.1 para aquellas combinaciones entre áreas climáticamente distintas. De manera inversa, en los modelos trans-climáticos, favorecimos el intercambio entre áreas climáticamente distintas (húmedas-secas y estacionales-no estacionales) asignándoles en la matriz de dispersión un valor de 1.0, mientras que a los intercambios entre áreas climáticamente similares se les asignó un valor de 0.1. En el caso de las áreas consideradas como mixtas, mantuvimos un valor de 1.0 para el intercambio con cualquiera de las otras dos clases consideradas.

En todos los modelos anteriores la conectividad entre las unidades era

permitida durante todo el período de tiempo analizado (0 a 51,886 Ma). En contraste, para el modelo de rutas de dispersión basadas en la paleogeografía y evolución de los biomas (M8, Tabla S10-Apéndice1), consideramos que había cambios en la conectividad entre las áreas a través del tiempo. Para proponer estos modelos, empleamos una versión modificada del modelo de estratificación temporal propuesto por Antonelli et al. (2018) para los biomas del Neotrópico. En base a evidencias geológicas y paleogeográficas, estos autores crearon un modelo de dispersión con seis estratos temporales: (1) 0 a 9 Ma; (2) 9 a 13 Ma; (3) 13 a 23 Ma; (4) 23 a 33 Ma; (5) 33 a 35 Ma y (6) 35 a 66 Ma. Para cada estrato, elaboraron una matriz de dispersión asignando un valor de 1.0 para pares de biomas con alta conectividad y un valor de 0.1 para pares de biomas sin conectividad (Antonelli et al., 2018). A este modelo, le agregamos las unidades AND y NEA. Durante todos los estratos temporales, permitimos la conexión entre el sur de NEA con MES. También mantuvimos conexión entre AND, DWE, AGL y PAS, excepto en el período de 13 a 23 millones de años, cuando introgresiones marinas formaron el Mar Patagónico (Donato et al., 2003; Donato, 2006), sugiriendo que no existía conexión entre AND y PAS durante este período. En cada estrato, asignamos un valor de 0.1 a los pares de áreas con baja conectividad y de 1.0 a los pares de área con alta conectividad.

3.6 Selección de modelos

Previo a poner a prueba las hipótesis, estimamos el parámetro del número máximo de áreas para los análisis DEC. Ejecutamos, en RASP v. 4.1 (Yu et al., 2020), el modelo de rutas de dispersión irrestricto 3 veces, con áreas máximas de 2 a 4. Establecimos el número máximo de 4 áreas, debido que a medida que aumenta el número permitido de áreas en el nodo ancestral, aumenta en gran medida el número de combinaciones de áreas posibles en cada nodo. La capacidad de procesamiento de los equipos computacionales disponibles para este análisis fue insuficiente para calcular las combinaciones posibles para un número máximo de áreas superior a 4. Luego de ejecutados, comparamos los valores de máxima verosimilitud resultantes de estos tres modelos mediante un conjunto de cálculos basados en el criterio de información Akaike (AIC). Estos cálculos permiten estimar cuán bien se ajusta un modelo a la información a partir de la cual se generó (Burnham & Anderson, 2002). Una vez determinado el número máximo de áreas, ejecutamos, en el mismo programa, los análisis DEC de los 8 modelos de rutas de dispersión propuestos, utilizando este parámetro. Cada uno de estos análisis tuvo como resultado un valor de máxima verosimilitud, que posteriormente comparamos por criterio de información Akaike.

En el cálculo de AIC el valor de máxima verosimilitud resultante de cada modelo está penalizado por el número de parámetros utilizados (K) (Burnham & Anderson, 2002). Adicionalmente, el AICc (o AIC de segundo orden), pondera el valor de AIC de cada modelo por el tamaño de la muestra (n) (Burnham & Anderson, 2002). Luego, el cálculo del Δ_i ($AIC_i - AIC_{min}$), permite escalar los valores de AIC de cada modelo en relación a aquel con menor valor de AIC. A partir del Δ_i es posible calcular parámetros como el W_i y el Ratio de evidencia (*evidence ratio*), que son formas de ordenar los modelos, desde el que mejor se ajusta a los datos de origen (W_i o ratio de evidencia = 1), hasta el que menos se ajusta (modelo con menor valor de W_i o ratio de evidencia) (Burnham & Anderson, 2002).

3.7 Cuantificación de la dirección y el tiempo de los eventos de dispersión

Luego de seleccionado el modelo con mejor ajuste, todos los análisis fueron realizados en base a la reconstrucción más probable, sin tener en cuenta la probabilidad del área ancestral de cada nodo en forma individual. Sin embargo, realizamos un registro de la probabilidad del área ancestral más probable en cada nodo, creando 5 clases: probabilidad inferior a 0.1; probabilidad inferior a 0.4; probabilidad inferior a 0.6; probabilidad inferior a 0.8 y probabilidad menor o igual a 1. Con estos datos creamos un histograma que muestra la frecuencia de los nodos para las distintas clases de probabilidad. También, generamos un histograma más detallado que muestra la distribución de estas clases de probabilidad entre los distintos linajes analizados.

Una vez seleccionada la hipótesis más plausible, calculamos la dirección de los eventos de dispersión inferidos de la misma, siguiendo la metodología utilizada por Löwenberg-Neto & de Carvalho (2020). Cada evento de dispersión fue computado como la amplitud de expansión de una única área que ocurre entre dos nodos a lo largo de la rama filogenética. Consideramos el área estimada para el nodo ancestral como “fuente” y el área estimada para el descendiente como “receptora”. En los casos de eventos de dispersión inferidos a partir de un área fuente compuesta o mixta (por ejemplo, CEC+AMA), hacia un área receptora (por ejemplo, ATF), computamos 0.5 eventos de dispersión desde cada una de las fuentes (CEC-ATF = 0.5 y AMA-ATF = 0.5). Compilamos esta información en una matriz (Tabla S11- *Apéndice 1*) y la presentamos en una red implementada en el paquete ‘qgraph’ de R (Epskamp et al., 2012). Esta red muestra las unidades biogeográficas y la dirección de los eventos de dispersión a través de flechas. El número de eventos de dispersión desde o hacia un área es proporcional al grosor de las líneas. En esta red, las

unidades se posicionan a partir de un algoritmo (force-directed placement) que hace que las áreas con un mayor número de interacciones (eventos de dispersión desde o hacia el área) queden dispuestas en el centro de la red, mientras que aquellas con un menor número de interacciones quedan desplazadas hacia la parte externa de la red (Fruchterman & Reingold, 1991).

Para cuantificar el tiempo de las dispersiones de linajes, identificamos los intercambios entre unidades en intervalos de 5 millones de años (Ma). Calculamos la edad de cada rama como la media de las edades de sus nodos y computamos el número absoluto de eventos de dispersión en cada intervalo de 5 Ma. (Löwenberg-Neto & de Carvalho, 2020; Antonelli et al., 2018). El número de ramas dentro de la filogenia tiende a aumentar a través del tiempo, causando un aumento en la frecuencia de los eventos de dispersión. Para controlar este efecto, ponderamos el número absoluto de eventos de dispersión en cada intervalo de 5 Ma en función del número de linajes a lo largo del tiempo (LLT), obteniendo la frecuencia relativa de los eventos de dispersión para cada uno de los intervalos (Löwenberg-Neto & de Carvalho, 2020; Antonelli et al., 2018). Para el cálculo de los LLT utilizamos el paquete 'ape' de R (Paradis & Schliep, 2019).

A fin de discutir los resultados en relación a la dirección y el tiempo de los eventos de dispersión de linajes, seleccionamos los tres principales linajes de Triatominae estudiados en el presente trabajo: la Tribu Rhodniini, el linaje de los Triatomini norteamericanos (principalmente América del Norte, Viejo Mundo, Mesoamérica y Caribe) y el linaje de los Triatomini sudamericanos (principalmente neotropicales) (Monteiro et al., 2018). Por practicidad, mantuvimos a la tribu Rhodniini como principal linaje (sin subdividirlo en los linajes *R. pallescens*, *R. pictipes* y *R. robustus*; Monteiro et al., 2018) y denominamos los linajes sudamericano y norteamericano de la tribu Triatomini como "Triatomini del Norte" y "Triatomini del Sur", respectivamente. Dentro de la filogenia utilizada (Ceccarelli et al., 2019) no se incluye el linaje de *Triatoma dispar* (Monteiro et al., 2018). En base a esta clasificación y a los resultados anteriores, analizamos los eventos de dispersión inferidos por el modelo seleccionado en relación a eventos climáticos y paleoecológicos ocurridos en las Américas en el período de 52 a 0 Ma.

3.8 Dirección, tiempo y frecuencia de las principales rutas de dispersión (15 a 0 ma)

A partir de la red de dispersiones y el análisis temporal descritos en la

sección anterior, identificamos cual era el período de tiempo en el que ocurrió la mayor frecuencia de eventos de dispersión (15 a 0 Ma), y las principales fuentes del mismo (CEC, DNO y MES). En base a esto, cuantificamos el número de dispersiones, sus principales fuentes, y las distintas áreas receptoras durante todo el período estudiado (52 a 0 Ma), en intervalos de 1Ma, teniendo en cuenta la edad media de los internodos de cada rama. Seleccionamos luego las principales áreas receptoras para discutir estas rutas en mayor detalle, con énfasis en los últimos 15 millones de años. A partir de estos resultados, elaboramos histogramas que muestran el tiempo y la frecuencia de las principales rutas de dispersión.

Para garantizar que las rutas seleccionadas fueran, efectivamente las más frecuentes en el período entre a 15 y 0 Ma, y que incluyeran (entre las 3 áreas fuentes) a los tres principales linajes analizados en este trabajo, contrastamos tres tipos de resultados: (1) la red de dispersiones (de 52 a 0 Ma) representada en la Figura 8; (2) la observación directa de la reconstrucción del modelo M8 (Fig. 7); y (3) los resultados de una serie de análisis adicionales donde calculamos la frecuencia de eventos de dispersión entre las 3 áreas fuentes y todas sus áreas receptoras en intervalos de 1 Ma (Figs. S8 a S10 – *Apéndice 1*). Luego, comparamos estos tres tipos de resultados con la ocurrencia geográfica actual de las especies incluidas en el análisis de estas rutas (DataTri, Ceccarelli et al., 2018). Los puntos de ocurrencia geográfica actual fueron superpuestos con la hipótesis de clasificación de áreas (Antonelli et al., 2018, modificado), sobre un *raster* de elevación (obtenido de naturalearthdata.com). Utilizamos estos mapas como una forma de comparar visualmente los resultados obtenidos en relación a la incidencia de las especies dentro de las unidades de áreas consideradas en el presente trabajo y la reconstrucción de áreas ancestrales más probable según el modelo elegido. De esta manera, intentamos discutir de forma más detallada la relación de los eventos de dispersión analizados en el período de 15 a 0 Ma, con eventos paleoclimáticos y geológicos ocurridos durante este período.

4. RESULTADOS

4.1 Ocurrencia geográfica de las especies

La superposición entre las especies incluidas en la filogenia y aquellas incluidas en la base de datos de ocurrencia geográfica actual (DataTri, con 16234 puntos de ocurrencia para las Américas), permitió contar con 63 especies de Triatominae para el análisis.

La intersección de estos puntos de ocurrencia con las 12 unidades biogeográficas, tuvo como resultado la matriz de incidencias (*Tabla S2-Apéndice 1*), que indica la presencia o ausencia de las 63 especies de Triatominae en cada una de esas unidades biogeográficas. En la Figura 5, se muestra la riqueza de especies en cada unidad geográfica. CEC contiene 37 especies, siendo el área con mayor riqueza (59% de las especies analizadas), mientras que las áreas con menor riqueza son AND y WIN, con dos especies cada una.

También a partir de la matriz de incidencias, computamos el número de unidades biogeográficas ocupado por cada especie y calculamos la frecuencia de especies que ocupan solamente una unidad, dos unidades y así, sucesivamente, hasta el máximo de unidades ocupadas por una única especie (9 unidades) (Fig. 6). Observamos que 15 especies (23,8%) son endémicas en términos de las unidades biogeográficas utilizadas: *Dipetalogaster maxima* y *Triatoma sanguisuga* (NEA); *Hermanlenticia matsunoi* (AMA); *Mepraia spinolai* (AND); *T. juazeirensis* (CAA); *T. jurbergi* y *T. matogrossensis* (CEC); *T. bruneri* y *T. flavida* (WIN); y *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. nítida*, *T. pallidipenis*, *T. phyllosoma* y *T. picturata* (MES). Las unidades biogeográficas ATF, DNO, DWE, AGL y PAT no poseen especies endémicas. Más del 90% de las especies ocupan de 1 a 4 unidades biogeográficas, siendo más frecuentes aquellas que ocupan dos unidades (27%). Solamente 5 especies (8%) ocurren en 5 o más unidades biogeográficas: *Pastrongylus lignarius*, *P. megistus* y *T. dimidiata* (5 unidades biogeográficas); *T. sordida* (6 unidades); *T. infestans* (8 unidades) y *P. geniculatus* (9 unidades).

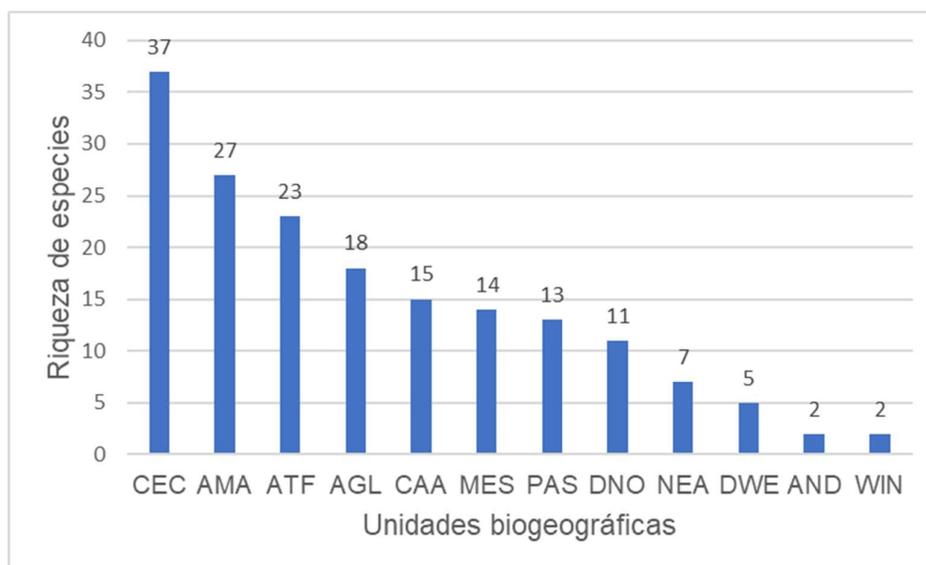


Figura 5: Riqueza de especies de Triatominae para las 12 unidades biogeográficas, ordenadas de acuerdo con el tamaño de su área. Código de tres letras como en la Figura 1.

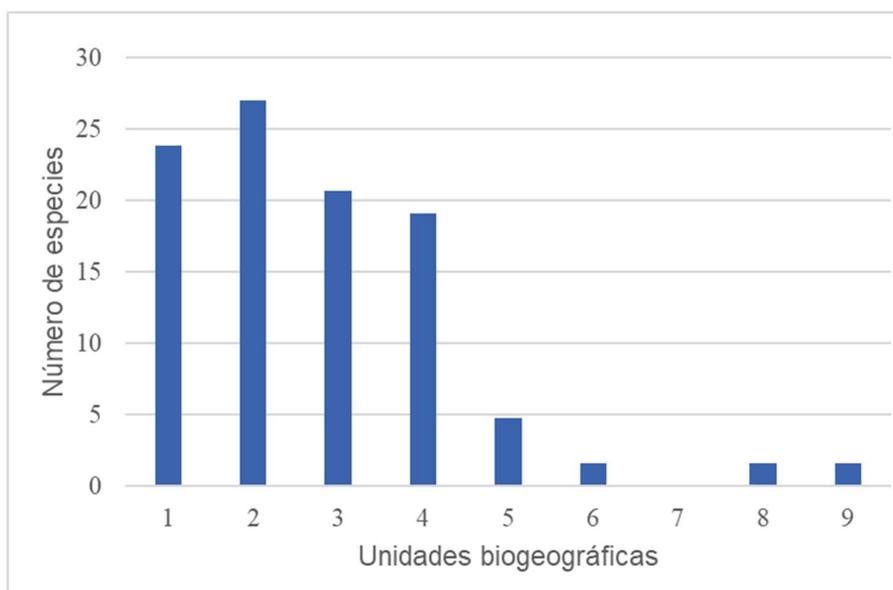


Figura 6: Número de especies que ocupan un determinado número de unidades biogeográficas.

4.2 Selección de modelos

La Tabla 2 muestra los resultados de los diversos tipos de información utilizada para la selección de modelos para cada una de las áreas máximas (2, 3 y 4) en base al criterio AIC. Se observa que el número de áreas máximas que mejor ajusta es el de

dos áreas ($W_i = 1$ y $evidence\ ratio = 1$). La comparación de los valores de máxima verosimilitud de los ocho modelos analizados (Tabla 3), indica que el modelo M8 (modelo de estratificación temporal, de acuerdo con la paleogeografía y evolución de los biomas, sin información fósil), fue el que mejor se ajustó a nuestros datos ($W_i = 9,51E-01$ y $evidence\ ratio = 1$).

Tabla 2: Comparación, por criterio Akaike, del parámetro de número máximo de áreas.

Max areas	ln(L)	K	AIC	n	AICc	Δi	L(gi/data)	Wi	Evidence Ratio
2	-162,06	2	328,11	63	325,30	0,00	1	1	1
3	-236,46	2	476,92	63	474,11	148,81	4,8565E-33	4,9E-33	4,86E-33
4	-309,83	2	623,65	63	620,84	295,54	6,6661E-65	6,7E-65	6,67E-65

In(L): valor de máxima verosimilitud resultante del análisis de cada modelo (Max áreas); **K=** número de parámetros utilizados; **AIC** = $-2 \times \ln(L) + 2 \times K$; **n=** tamaño de la muestra; **AICc** = $AIC + ((2 \times K \times (K+1)) / n - K - 1)$; **AICmin:** menor valor de AIC; $\Delta i = (AIC_i - AIC_{min})$; **L(gi/data)** = $e^{(-0.5 \times \Delta i)}$; **Wi** = $L(gi/data) / \sum L(gi/data)$; **Wi_{max.}:** mayor valor de W_i ; **Evidence ratio** = $W_i / W_{i_{max}}$.

Tabla 3: Comparación, por criterio Akaike, de las 8 hipótesis de rutas de dispersión analizadas, ordenadas de manera descendente por el W_i y el ratio de evidencia ($evidence\ ratio$)

Modelo	ln(L)	K	AIC	n	AICc	Δi	L(gi/data)	Wi	Evidence Ratio
M8	-146,84	2	297,68	63	294,87	0,00	1,00	9,51E-01	1,00
M7	-157,43	2	318,86	63	316,05	21,18	2,52E-05	2,40E-05	2,52E-05
M4	-158,40	2	320,81	63	318,00	23,12	9,53E-06	9,06E-06	9,53E-06
M3	-159,63	2	323,27	63	320,46	25,58	2,79E-06	2,65E-06	2,79E-06
M2	-159,75	2	323,49	63	320,68	25,81	2,49E-06	2,37E-06	2,49E-06
M1	-162,06	2	328,11	63	325,30	30,43	2,47E-07	2,35E-07	2,47E-07
M5	-165,85	2	335,70	63	332,89	38,01	5,56E-09	5,29E-09	5,56E-09
M6	-183,67	2	371,34	63	368,53	73,66	1,01E-16	9,62E-17	1,01E-16

In(L): valor de máxima verosimilitud resultante del análisis de cada modelo (Max áreas); **K=** número de parámetros utilizados; **AIC** = $-2 \times \ln(L) + 2 \times K$; **n=** tamaño de la muestra; **AICc** = $AIC + ((2 \times K \times (K+1)) / n - K - 1)$; **AICmin:** menor valor de AIC; $\Delta i = (AIC_i - AIC_{min})$; **L(gi/data)** = $e^{(-0.5 \times \Delta i)}$; **Wi** = $L(gi/data) / \sum L(gi/data)$; **Wi_{max.}:** mayor valor de W_i ; **Evidence ratio** = $W_i / W_{i_{max}}$.

4.3 Modelo de estratificación temporal de acuerdo con la paleogeografía y evolución de los biomas

El modelo M8 (Figura S5 – Apéndice 1) estimó 127 eventos de dispersión, de los cuales un 82% tuvo lugar entre 15 y 0 Ma. Además, estimó 20 eventos de vicarianza y dos extinciones. El número de especiaciones dentro de cada área fue mucho mayor en

CEC (27 especiaciones), mientras que en AMA y ATF ocurrieron 7 especiaciones; en CAA, DNO, MES, AGL y PAS ocurrieron 3, en NEA 2 y en WIN solamente una.

En la *Figura S6 – Apéndice 1*, se muestra la distribución de las probabilidades de las áreas ancestrales estimadas para los nodos. Alrededor del 50% de los nodos tuvieron una probabilidad mayor a 0.4. El nodo ancestral de los Triatominae (125) y de los Triatomini (124) tuvieron probabilidades inferiores a 0.1 (*Figura S7 – Apéndice 1*). Los nodos de Rhodniini tuvieron las probabilidades más bajas, todas inferiores a 0.6, mientras que la distribución de las probabilidades en los nodos internos de los Triatomini varió entre todas las clases de probabilidades, siendo los Triatomini del Sur los que tuvieron la mayor frecuencia de probabilidades (superior a 0.4) (*Figura S7 – Apéndice 1*).

La reconstrucción más probable resultante del modelo M8 (Fig. 7) estimó que el grupo ancestral de los Triatominae (nodo 125, 52 Ma) se originó en AMA + CEC. El área ancestral de los Rhodniini fue estimada en DNO (nodo 73, 42 Ma), mientras que los Triatomini se habrían originado en CEC (nodo 124, 37 Ma), donde tuvieron origen los Triatomini del Sur y del Norte. Por su parte, el área ancestral de los Triatomini del Norte se estimó en MES (nodo 123, 35 Ma). Los Rhodniini y los Triatomini del Sur permanecieron y se diversificaron dentro de sus áreas de origen durante, por lo menos, 20 Ma. Los Triatomini del Norte participaron de una serie de dispersiones y cambios de rango en el período de 30 a 20 Ma.: entre MES y CEC (grupo *geniculatus* + *megistus*, nodo 108), entre CEC, WIN y MES (grupo *megistus*, nodo 107) y entre MES y NEA (grupo hermano del grupo *phyllosoma* + *Triatoma rubrofasciata*, nodo 112).

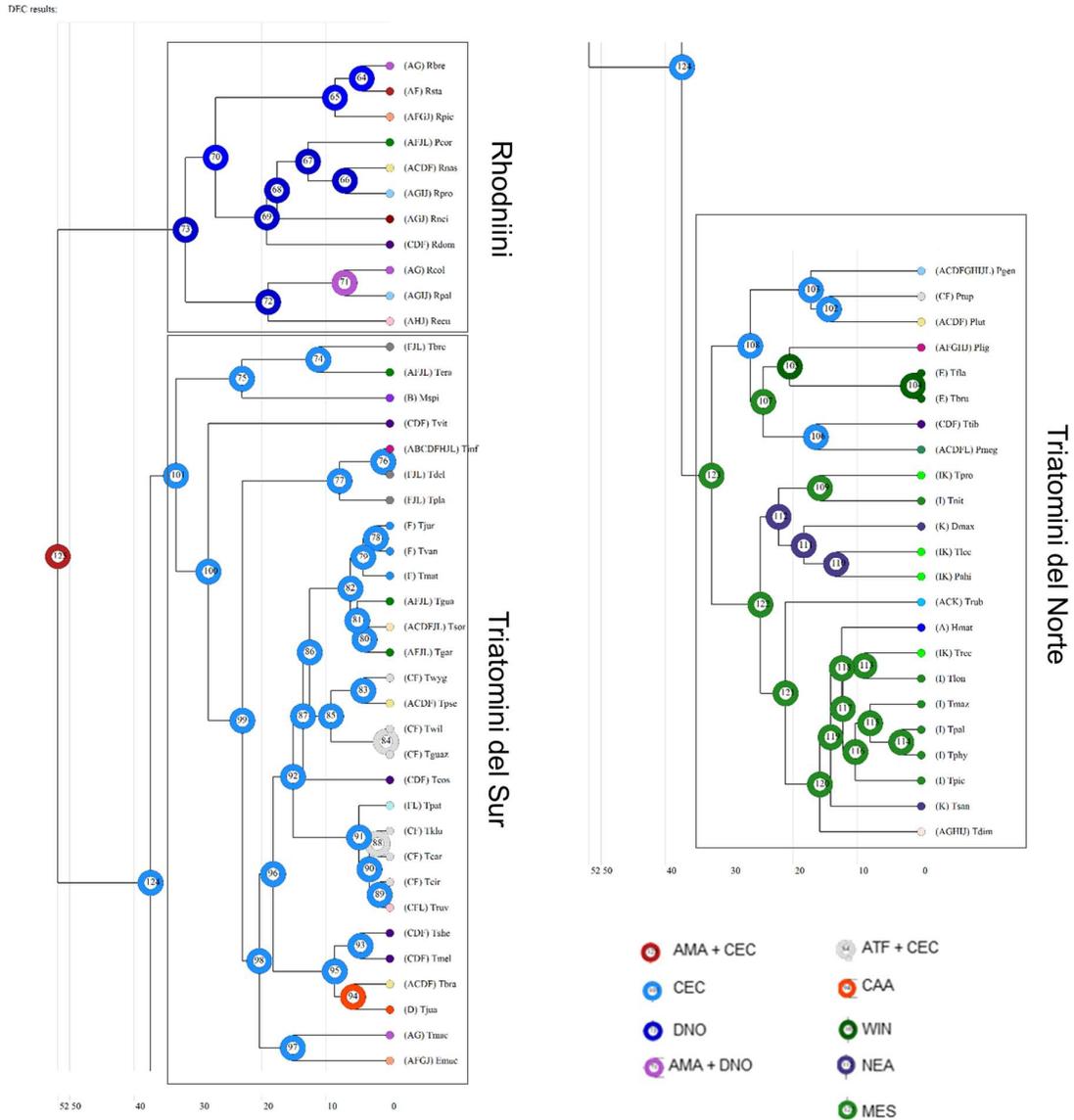


Figura 7: Reconstrucción de áreas ancestrales de acuerdo con modelo M8

*A (Andes); B (Amazonia); C (Bosques Atlánticos); D (Caatinga); E (Indias Occidentales; F (Cerrado y Chaco); G (Norte Seco de Sudamérica); H (Sudamérica Seca Occidental); I (Mesoamérica), J (Pastizales Andinos); K (Neártica); L (Estepa patagónica). Código de tres letras sigue Figura 1. El nombre de las especies terminales se encuentra en la Tabla S1-Apéndice 1.

4.4 Dirección de los eventos de dispersión de linajes

De los 127 eventos de dispersión cuantificados para el modelo M8 (Tabla 4), 22% fueron trans-climáticos en relación a la estacionalidad de las temperaturas y 35% fueron trans-climáticos en relación a la humedad. La unidad biogeográfica CEC fue la fuente primaria de dispersiones (57%) hacia todas las otras regiones, excepto el WIN y NEA. La

segunda fuente más frecuente fue DNO (16.54%) y la tercera MES (11.81%). La principal región receptora de linajes fue Amazonia (17%), teniendo como principales fuentes a CEC y DNO. La principal región receptora para las dispersiones desde CEC fue ATF (23%). Todas las áreas fueron receptoras de linajes. Sin embargo, AND, ATF, DWE, AGL y PAS no actuaron como fuente de linajes hacia ningún área. La figura 8 muestra estos eventos en forma de red. A partir de esta red se observa que CEC se encuentra al centro, como principal fuente para PAS, CAA, AGL, ATF y AMA. También se destaca la condición periférica (con bajo número de dispersiones desde o hacia las áreas) de WIN, DWE y AND. Por último, es de destacar que las interacciones entre MES y NEA son más frecuentes entre ellas que con las demás áreas y que MES actúa como “puente” para la dispersión de linajes entre NEA y la región Neotropical. Debido a que 82% de las dispersiones ocurrieron en el período de 15 a 0 Ma, esta red representa, en gran medida lo ocurrido durante este período de tiempo.

Tabla 4: Matriz de eventos de dispersión entre las áreas fuentes (líneas) y receptoras (columnas) de linajes.

	AMA	AND	ATF	CAA	WIN	CEC	DNO	DWE	MES	AGL	NEA	PAS	Total Fuente	Dispersiones por fuente (%)
AMA	0	0	0	0	0	2	3,5	0	0,5	1,5	0	0	7,5	5,91
AND	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00
ATF	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00
CAA	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	2,36
WIN	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	5	3,94
CEC	11	2	17	12	0	0	3,5	3	2	10	0	12	72,5	57,09
DNO	6	0	2	2	0	3	0	1	1,5	4,5	0	1	21	16,54
DWE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00
MES	3	0	1	0	1	2	1	1	0	1	5	0	15	11,81
AGL	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00
NEA	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	2,36
PAS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00
Total Receptor	22	2	21	14	1	9	9	6	7	18	5	13	127	
Dispersiones por receptor (%)	17,32	1,57	16,54	11,02	0,79	7,09	7,09	4,72	5,51	14,17	3,94	10,24		

* Código de tres letras como en la Figura 1.

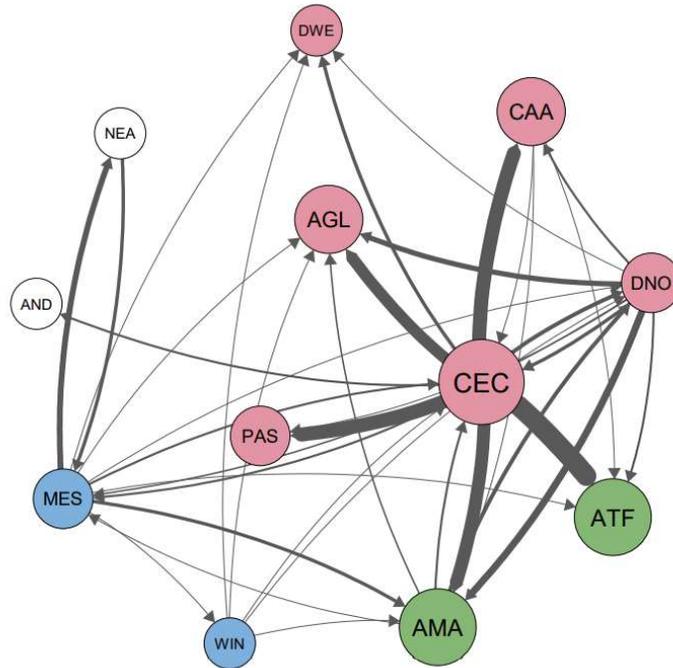


Figura 8: Red de dispersiones entre las áreas como fuente y receptoras de linajes entre 0 y 52 Ma.

*Las flechas muestran la dirección de los eventos de dispersión y su grosor indica la proporción de linajes que se dispersaron a través de estas rutas. El tamaño de las áreas es proporcional a la riqueza de especies, de acuerdo con 5 clases: (1) de 1 a 9 especies; (2) de 10 a 14 especies; (3) de 15 a 19 especies; (4) de 20 a 30 especies y (5) más de 30 especies. El color rosa representa las áreas abiertas y secas, el verde las forestadas y húmedas y el azul las mixtas, de acuerdo con Antonelli et al. (2018). El código de tres letras como en la Figura 1.

4.5 Tiempo de los eventos de dispersión de linajes

El análisis temporal de los eventos de dispersión mostró una tendencia de aumento (aunque no constante) en el número absoluto de dispersiones a lo largo del tiempo, presentando su mayor pico entre 10 y 5 Ma. Identificamos que 82% de todos los eventos de dispersión (104 eventos) ocurrieron entre 15 y 0 Ma, con valores muy bajos (2 dispersiones) previo a 30 Ma (Fig. 9). El número de linajes a lo largo del tiempo (LLT) mostró un crecimiento exponencial (Fig. 9). Cuando ponderamos el número absoluto de los eventos de dispersión por el LLT, obtuvimos el número relativo de estos eventos a lo largo del tiempo (Fig. 10). Este último gráfico muestra cinco principales fases en lo que refiere al número de eventos de dispersión de los linajes de Triatominae a lo largo del tiempo: un pico

temprano de frecuencias (45–35 Ma), un valle de frecuencias casi nulas (35–30 Ma), el mayor pico de frecuencias relativas de dispersión (30–20 Ma), un valle de frecuencias relativas bajas (20–15 Ma) y un pico final de frecuencias de dispersión (15–0 Ma).

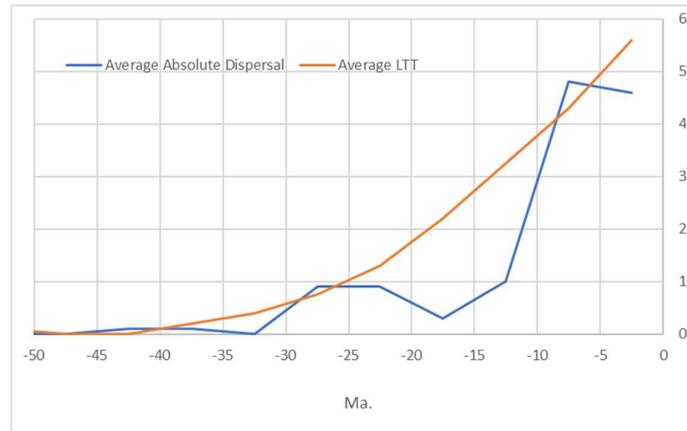


Figura 9: Número absoluto de dispersiones largo del tiempo y número de linajes a lo largo del tiempo (LLT), medidos en intervalos de 5 Ma.

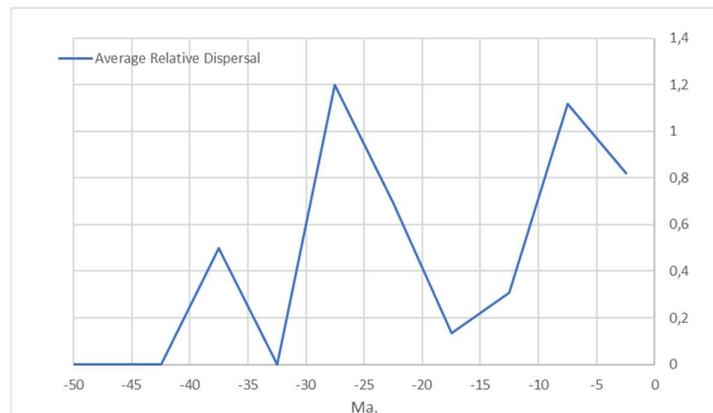


Figura 10: Numero relativo de dispersiones a lo largo del tiempo, medido en intervalos de 5 Ma.

4.6 Tiempo, dirección y frecuencia de las principales rutas de dispersión

Los histogramas que muestran la frecuencia de las dispersiones desde las principales fuentes de dispersiones (CEC, DNO y MES) durante todo el período analizado hacia todas las áreas receptoras, en intervalos de 1 Ma, se muestran en las figuras S8, S9 y S10- *Apéndice 1*. A partir de estos histogramas, seleccionamos las rutas más frecuentes en los últimos 15 Ma. A continuación, mostramos en mayor detalle el tiempo, la frecuencia

y las especies y grupos que participaron de dichas rutas. La información específica sobre las áreas de ocurrencia actual de las especies analizadas se muestra en la figura 7.

4.6.1 Rutas de dispersión a partir de CEC

Las rutas de dispersión más frecuentes a partir de CEC en el período de 15 a 0 Ma tuvieron como receptoras a ATF (17 eventos), CAA (12 eventos), AMA y PAS (11 eventos) y AGL (10 eventos). En la figura 11 se presentan los histogramas que muestran el tiempo y frecuencia de cada una de estas rutas en intervalos de 1 millón de años. A partir de esta figura podemos ver que la ruta de dispersión desde CEC hacia ATF tuvo el número máximo de dispersiones por millón de años (5 eventos, 3 Ma., Fig. 11-B), mientras que el número de dispersiones en las demás rutas ocurrieron 3 o menos veces por millón de años, siendo más frecuentes aquellas que ocurrieron una única vez por intervalo. En total, 20 especies participaron de las rutas a partir de CEC, cinco pertenecientes al linaje de los Triatomini del Norte y 15 al linaje de los Triatomini del Sur.

Alrededor de 15 Ma contabilizamos dos eventos de dispersión: desde CEC hacia CAA y desde CEC hacia ATF. Estos eventos corresponden a una expansión de rango de *T. vitticeps*, que actualmente ocupa estas tres áreas. La distribución de los puntos de ocurrencia actuales de *T. vittipes* se muestra en la figura S11-Apéndice 1. Hace 9 Ma, ocurrieron dispersiones hacia ATF, CAA, AMA, PAS y AGL y, en todos los casos, las especies implicadas en estos eventos pertenecen al linaje de los Triatominae del Norte (grupos *geniculatus* y *megistus*, nodos 103 y 108, respectivamente). Mientras que *T. tibiamaculata* expandió su rango hacia CAA y ATF, *Pastrongylus megistus* se dispersó a través de cuatro de las principales rutas a partir de CEC (AMA, ATF, CAA y PAS). *P. geniculatus* expandió su rango aún más, llegando a ocupar ocho áreas en total, participando de las 5 principales rutas. Todas estas especies permanecen también en su área de origen (CEC). Los Triatominae del Norte, en especial representantes del grupo *geniculatus*, participaron también en las rutas desde CEC hacia AMA, ATF y CAA hace alrededor de 8 Ma.: *P. tupynambai* expandió su rango desde CEC hacia ATF, mientras que *P. lutzi* pasó a ocupar AMA, ATF y CAA, además de permanecer en CEC. No ocurrieron más dispersiones a través de las principales rutas desde CEC para el linaje de los Triatominae del Norte posteriores a 8 Ma. La distribución de los puntos de ocurrencia de estas especies se muestra en la Figura S12- Apéndice 1. Todos los demás eventos de dispersión (de 8 a 0 Ma) corresponden al linaje de los Triatominae del Sur. En la mayoría de los casos, se trató

de expansiones de rango desde CEC hacia una o más de las áreas consideradas, con excepción del ancestral de *T. juazeirensis* + *T. brasiliensis* (nodo 94) que tuvo un cambio de rango desde CEC a CAA, y de *T. maculata* que se expandió hacia AMA y DNO, extinguiéndose en CEC. Algunas especies como *T. infestans* y *T. sordida* están ampliamente distribuidas en la actualidad y la expansión de sus rangos abarcó muchas más rutas además de las cinco consideradas como principales. La distribución de los puntos de ocurrencia de estas especies se muestra en las Figuras S13 a S15- Apéndice 1.

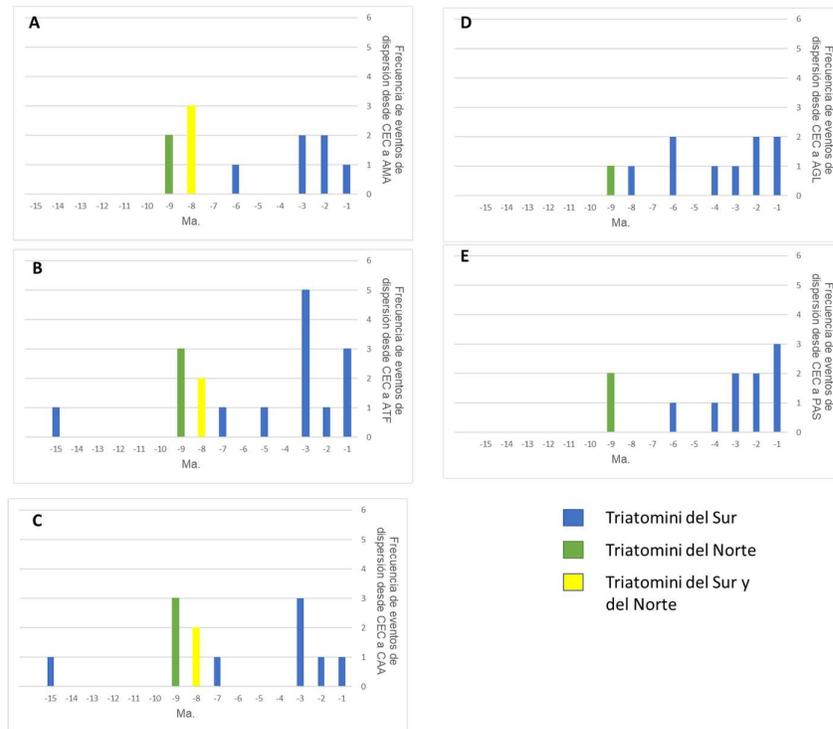


Figura 11: Frecuencia de eventos de dispersión en las principales rutas de dispersión desde CEC en intervalos de 1 millón de años. (A) CEC-AMA, (B) CEC-ATF, (C) CEC-CAA, (D) CEC-AGL y (E) CEC-PAS

Código de 3 letras como en la Figura 1.

4.6.2 Rutas de dispersión a partir de DNO

A diferencia de las rutas desde CEC, las rutas a partir de DNO ocurrieron de forma más frecuente en el intervalo de 15 a 3 Ma. Las áreas receptoras más frecuentes en este caso fueron AMA y AGL. En la Figura 12 se presentan los histogramas que muestran el tiempo y frecuencia de estas dos rutas en intervalos de 1 millón de años. Podemos ver que, en términos absolutos, ambas rutas tienen una frecuencia similar (AMA = 5 y AGL =

4.5), y ocurrieron en los mismos intervalos de tiempo (alrededor de 10, 9, 7 y 4 Ma), excepto por una dispersión desde DNO hacia AMA alrededor de 14 Ma. En el caso de *Rhodinius ecuadoriensis* (AMA + AGL, 10 Ma), *R. nasutus* (AMA, ATF, CAA y CEC, 4 Ma) y *Psammolestes coreodes* (AMA + AGL + CEC + PAS, 4 Ma), ocurrió también una extinción en el área de origen. En este caso, las seis especies (*R. nasutus*, *R. prolixus*, *R. pallescens*, *R. neivai*, *R. ecuadoriensis* y *P. coreodes*) y el único ancestral reciente (nodo 71) que participaron de estas rutas, pertenecen a la tribu Rhodniini. Cuatro de estas especies participaron en una única ruta (DNO-AMA o DNO-AGL), mientras que tres participaron de ambas. La distribución de los puntos de ocurrencia actuales de estas especies se muestra en las Figuras S16 y S17- Apéndice 1.

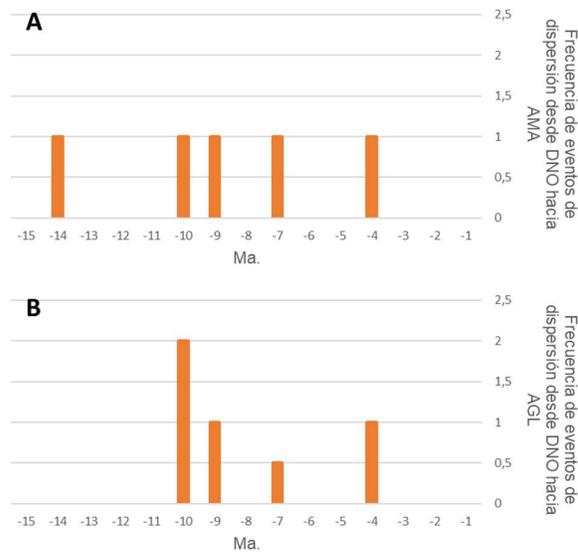


Figura 12: Frecuencia de eventos de dispersión en las principales rutas de dispersión desde DNO en intervalos de 1 millón de años. (A) DNO-AMA, (B) DNO-AGL.

Código de tres letras como la Figura 1. Las barras de color naranja representan a especies (o nodos ancestrales) pertenecientes a la tribu Rhodniini.

4.6.3 Rutas de dispersión a partir de MES

Las dispersiones más recientes a partir de MES se concentraron en el intervalo de 11 a 4 millones de años. Las dos rutas más frecuentes desde MES en este período fueron hacia NEA (4 eventos) y AMA (3 eventos). En la Figura 13 se presentan los histogramas que muestran el tiempo y frecuencia de estas dos rutas en intervalos de 1 millón de años, en los últimos 15 Ma. La ruta de dispersión más frecuente por millón de

años fue de MES a NEA (2 eventos). Seis especies del linaje de los Triatomini del Norte participaron de estas rutas: *T. recurva*, *T. sanguisuga* y *T. protracta* participaron únicamente de la ruta MES-NEA; *T. dimidiata* y *Hermanlenticia matsunoi*, de la ruta MES-AMA; y *T. rubrofasciata* de ambas. Todos los eventos contabilizados constituyen expansiones de rango hacia las áreas receptoras consideradas. En el caso de *T. sanguisuga*, *H. matsunoi* y *T. rubrofasciata*, ocurrió también una extinción en el área de origen (MES). La distribución de los puntos de ocurrencia actuales de estas especies se muestra en las Figuras S18 y S19- Apéndice 1.

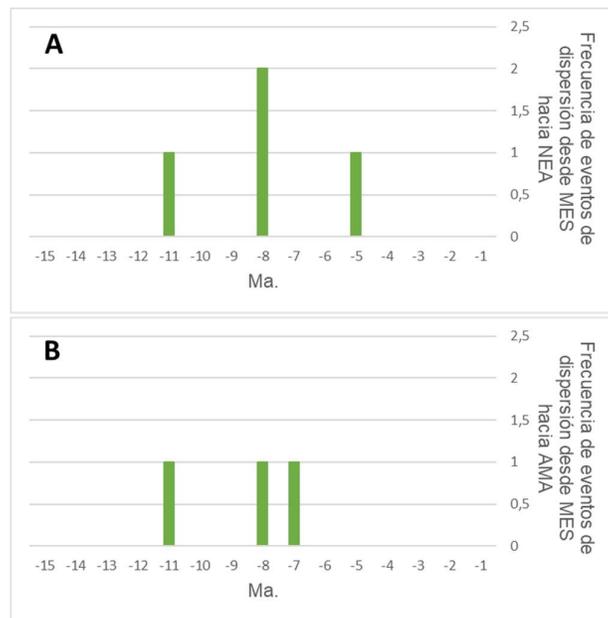


Figura 13: Frecuencia de eventos de dispersión en las principales rutas de dispersión desde MES en intervalos de 1 millón de años. (A) MES-NEA, (B) MES-AMA.

Código de tres letras como la Figura 1. Las barras de color verde representan a especies del linaje de los Triatomini del Norte.

5. DISCUSIÓN

5.1 Ocurrencia geográfica de las especies

5.1.1 Riqueza de los Triatominae en las Américas

La distribución de la riqueza de especies en las áreas estudiadas (Fig. 5) coincide con los patrones ya descritos para el grupo, siendo CEC (clasificada aquí como seca y de estacionalidad mixta) la de mayor riqueza, mientras que AND y WIN fueron las áreas que presentaron menor riqueza de especies.

El elevado número de especies en CEC, fue ya identificado en estudios anteriores (e.g. Diniz-Filho et al., 2013; Rodriguero & Gorla, 2004; Ceccarelli et al., 2019). Sin embargo, considerando de forma separada a las Provincias del Cerrado y Chaco (*sensu* Morrone, 2014), el mayor número de especies se concentra en el Cerrado (aunque el Chaco también presenta valores de intermediarios a altos en relación con otras áreas (Diniz-Filho et al., 2013; Rodriguero & Gorla, 2004). Este patrón fue atribuido a las altas temperaturas, bajas estacionalidad de las temperaturas y a niveles de humedad también bajos, especialmente en el Cerrado (Diniz-Filho et al., 2013; Rodriguero & Gorla, 2004). De acuerdo con Simon et al. (2009). El Cerrado es una savana florísticamente diversa que ha sido reconocida como un hotspot de biodiversidad, con más de 10.000 especies de plantas, de las cuales 44% son endémicas (Simon et al., 2009). Las hipótesis sobre su origen varían desde el Cretácico temprano hasta el Holoceno (Simon et al., 2009).

La baja riqueza en AND puede explicarse, por un lado, por la elevación de los Andes como barrera para la dispersión (Antonelli et al., 2018; Hoorn et al., 2010); por otro lado, se trata de un área con temperaturas medias bajas y alta estacionalidad (Diniz-Filho et al., 2013; Rodriguero & Gorla, 2004; Fergnani et al., 2013). Por su parte, WIN permaneció separada de las áreas continentales la mayor parte del tiempo de la historia evolutiva de los Triatominae (Antonelli et al., 2018; Hoorn et al., 2010). El mar Caribe es ciertamente una barrera difícil de traspasar (excepto para algunas aves), disminuyendo la probabilidad de que ocurran dispersiones. Sin embargo, existen evidencias del intercambio biótico entre WIN, MES, NEA y América del Sur en momentos puntuales en el tiempo, sobre todo en épocas de glaciaciones, cuando los bajos niveles del mar provocaron la emergencia parcial de la Cresta de Aves (Ali, 2011; Pelegrin et al., 2018). Cabe destacar que fueron encontrados dos fósiles de Triatominae en La Hispaniola (*Triatoma dominicana* y

Panstrongylus hispaniolae), datados alrededor de 35 Ma (Poinar, 2005 y 2013). El patrón de riqueza en WIN ya fue observado en otros estudios (Diniz-Filho et al., 2013; Rodriguez & Gorla, 2004; Fergnani et al., 2013). Sin embargo, en relación a la metodología utilizada en este estudio en particular, no es posible obtener información concreta sobre la relación de la riqueza de especies en WIN con las variables consideradas. Por un lado, Antonelli et al. (2018) la clasificó como “mixta”, puesto que contiene tanto áreas abiertas y secas como áreas forestadas y húmedas; por otro lado, nuestra clasificación según la estacionalidad de las temperaturas para WIN fue “estacional” según la mediana, y “no estacional” según la media de Bio4. Por lo tanto, no es posible concluir que la baja riqueza en esta área se deba a condiciones climáticas consideradas desfavorables para el grupo.

5.1.2 Esquema biogeográfico de áreas

Recientemente, Ferrari et al. (2022) identificaron unidades biogeográficas en las Américas, específicas para los Triatominae. Estos autores se basaron en análisis de endemismo (NDM/VNDM) y utilizaron *Bioregions* para simplificar y resaltar la estructura de distribución de las especies. Utilizaron una extensión geográfica similar a la de esta tesis, excluyendo la región que denominamos Andina (AND) y el Caribe (WIN). También utilizaron la misma base de datos de ocurrencia de las especies: DataTri (Ceccarelli et al., 2018). Los resultados generales de estos análisis mostraron similitudes y diferencias con las unidades biogeográficas empleadas en el presente estudio (Antonelli et al., 2018, modificado; Fig.1).

De acuerdo con Ferrari et al. (2022), el Cerrado y el Chaco son regiones biogeográficas independientes en relación a los patrones de endemismo de los Triatominae. Esto evidencia una limitación del presente trabajo en relación a CEC, el área con mayor riqueza de especies y considerada principal fuente de dispersiones, puesto que se trata de un área muy amplia, que además de ser heterogénea climática y paisajísticamente, está compuesta por áreas de endemismo independientes. Otro factor relevante es la caracterización del Dominio Pacífico (*sensu* Morrone, 2014) como área biogeográfica independiente para los Triatominae (Ferrari et al., 2022), ya que, en la clasificación empleada en este trabajo, esta región está compuesta por DNO y parte de AMA. Por lo tanto, futuros trabajos que consideren el Cerrado y el Chaco por separado, y el Dominio Pacífico como unidad biogeográfica independiente, podrían traer resultados más precisos en cuanto a la direccionalidad de las dispersiones de linajes de los Triatominae en el Neotrópico.

En términos generales, el esquema de áreas utilizado en este trabajo (Antonelli et al., 2018, modificado) y las áreas de endemismo propuestas por Ferrari et al. (2022) poseen más similitudes que diferencias. A pesar de que lo ideal hubiera sido utilizar una clasificación de áreas basada específicamente en los Triatominae para este trabajo, al momento de ejecutar estos análisis dicha clasificación no estaba disponible. Exceptuando las diferencias detalladas anteriormente, las áreas propuestas en ambos trabajos se superponen casi totalmente. En el presente trabajo, una gran proporción de las especies consideradas ocupó un bajo número de áreas (inferior a 4), y prácticamente el 50% de ellas ocupó un máximo de dos áreas. Por lo tanto, consideramos que la clasificación de áreas de Antonelli et al. (2018) (con las modificaciones correspondientes) fue una elección adecuada en base a la información disponible hasta ese momento, y que los resultados del presente trabajo son relevantes como un primer paso para entender el papel de las dispersiones de linaje en la macroevolución de los Triatominae Neotropicales.

5.2 Selección de modelos

El modelo que mejor se ajustó a nuestros datos fue el M8 (modelo de estratificación temporal, de acuerdo con la paleogeografía y evolución de los biomas), lo cual implica que la narrativa histórica de los Triatominae se correlaciona espacial y temporalmente con los principales eventos geológicos y la evolución de biomas en el Neotrópico (Antonelli et al., 2018), como ya había sido observado por Justi et al. (2016).

La mayoría de los eventos de dispersión estimados por el modelo M8a fueron cis-climáticos tanto para la estacionalidad como para la humedad. Sin embargo, estos resultados, por sí mismos, no permiten concluir que el conservacionismo de nicho haya tenido un papel relevante en la dispersión de linajes de los Triatominae en el Nuevo Mundo, al menos no según lo planteado en la metodología, o en la escala temporal y espacial considerada. Si el conservacionismo de nicho hubiera sido relevante, el modelo con mejor ajuste a nuestros datos sería alguno de aquellos basados en hipótesis de rutas de dispersión cis-climáticas (M2, M4 o M6). Sin embargo, tampoco es posible descartar la relevancia de este proceso en la evolución del grupo en otras escalas temporales y geográficas. Discutiremos esta cuestión en mayor profundidad en la sección 5.4

5.3 Dirección y tiempo de los eventos de dispersión de linajes

5.3.1 Origen de los Triatominae

El modelo M8 estimó el origen de los Triatominae en AMA + CEC (Nodo 125,52 Ma, Fig. 7). Este resultado llama la atención, puesto que el bioma CEC no se formó como tal hasta hace aproximadamente 10 millones de años (Simon et al., 2009; Antonelli et al., 2018). Además, esta estimación es bastante incierta para discutir con precisión puesto que tanto CEC como AMA (*sensu* Antonelli et al., 2018) son regiones bastante amplias compuestas por mosaicos de diferentes tipos de hábitats a menor escala (Antonelli et al., 2018). Adicionalmente, AMA + CEC coincide al menos parcialmente con haber sido consideradas como una región tropical, al Norte de América del Sur, con temperaturas elevadas y baja estacionalidad (Justi et al., 2016; Ceccarelli et al., 2019).

De acuerdo con Patterson & Gaunt (2010), *Opisthacidus spp.* y *Zelurus sp.* (Reduviinae), conformarían el grupo hermano de los Triatominae, habiendo ocurrido su divergencia entre 110 y 107 Ma. Estos dos grupos están restringidos a América del Sur, habiendo evolucionado justo antes de la separación de Gondwana, mientras que los Triatominae habrían evolucionado inmediatamente después (Patterson & Gaunt, 2010). La inclusión de estos grupos externos y el empleo de hipótesis de áreas más ajustadas para el grupo (e.g. Ferrari et al., 2022) podría ayudar a elucidar el origen geográfico del grupo de forma más precisa y con un mayor grado de confianza.

Nuestro resultado del origen de los Triatominae en CEC + AMA podría interpretarse como un origen en una “proto-panamazonia”. La formación de Panamazonia ocurrió entre 66 y 33 Ma y persistió como tal entre 33 y 10 Ma (Hoorn et al., 2010). Previo al origen de Panamazonia, al final del Período Cretácico, América del Sur ya ocupaba una posición similar a la actual (Ohba & Ueda, 2010). Sin embargo, las condiciones climáticas en el continente eran muy distintas a las actuales. El área que posteriormente se correspondería con Panamazonia (Hoorn et al., 2010) era árida, mientras que las zonas más húmedas ocurrían sobre el cratón amazónico, el núcleo de roca dura en la parte oriental de América del Sur (Hoorn et al., 2010). Esto se debía, en parte a las antiguas dinámicas de los Monzones y su influencia sobre la precipitación (Ohba & Ueda, 2010).

Entre 66 y 33 Ma, el aumento de nivel del océano Atlántico, los reajustes tectónicos que causaron deformaciones en el cratón Amazónico, y posteriormente el inicio

de la elevación de la porción central de los Andes, llevaron a la formación de cuencas que se extendieron de norte a sur (Hoorn et al., 2010) y a cambios en la influencia de los Monzones sobre el continente, provocando que áreas contiguas a los Andes tuvieran mayores precipitaciones (Ohba & Ueda, 2010). Este conjunto de eventos dio lugar a la formación de la Región Panamazónica, una región climáticamente similar a la actual Amazonia, cuya formación culminó hace alrededor de 33 Ma y permaneció, con variaciones, hasta hace 10 Ma (Mioceno tardío) (Hoorn et al., 2010).

Concomitantemente, ocurrió un óptimo climático (Early Eocene Climatic Optimum) entre 50 y 48 Ma (Westerhold et al., 2020), que probablemente contribuyó con una extensión más hacia el sur de la Región Panamazónica en formación (Colinvaux & de Oliveira, 2001) seguido por un descenso en las temperaturas que culminó en una glaciación hacia el inicio del Oligoceno (alrededor de 34 Ma) (Westerhold et al., 2020), y probablemente una contracción hacia el Norte de la región Panamazónica (Colinvaux & de Oliveira, 2001).

Estas descripciones coinciden con la idea de que los Triatominae se originaron en un área cálida y de baja estacionalidad. Incluso, es posible que se hayan originado en áreas más secas, puesto que la transición de un clima más seco hacia la formación de Panamazonia duró aproximadamente 33 Ma. Además, la edad del nodo Ancestral de los Triatominae (52 Ma) coincide con el óptimo climático del Eoceno temprano (aproximadamente entre 48 y 54 Ma). Esta edad también coincide con el primer pico de diversificación de mamíferos y aves, que puede tener relación con el origen de los linajes de insectos hematófagos más modernos (Patterson & Gaunt, 2010). De acuerdo con Hua & Wiens (2013), la especiación a través de la divergencia de nicho climático es el mecanismo de especiación predominante en especies con constancia de nicho climático, bajo un clima constante a lo largo del tiempo. Esto puede haber contribuido, al menos parcialmente, con la divergencia de los Triatominae con los demás Reduviidae, pero serían necesarios análisis a escalas filogenéticas y temporales mucho más amplias para poner a prueba esta idea.

5.3.2 Primer pico de dispersiones: Origen de las Tribus Rhodniini y Triatomini y diversificación de los Triatomini del Norte y del Sur (entre 45 y 32 Ma).

El primer pico de dispersiones (entre 45 y 32 Ma) (Fig. 9 y 10) se corresponde con la dispersión del ancestral de los Rhodniini hacia DNO (42 Ma), y la

dispersión del ancestral de los Triatomini del Norte hacia MES (35 Ma). De acuerdo con la reconstrucción del modelo M8a, el primer grupo a dispersarse fue el ancestral de los Rhodniini (nodo 73) entre 52 y 32 Ma (mediana = 42 Ma).

De acuerdo con nuestra reconstrucción, la divergencia de los Rhodniini de los Triatomini habría ocurrido en CEC+ AMA, cercano al óptimo climático desde el Eoceno temprano. Esto coincide, en términos geográficos, con una serie de autores que hipotizaron el origen de esta tribu en la región Amazónica, con radiaciones subsecuentes hacia el Cerrado y Chaco y hacia el norte, en la región que se correspondería con el Dominio Pacífico (*sensu* Morrone) (e.g. Schofield & Galvao, 2009; de Paula et al., 2021; Hernandez et al., 2020), pero en un período mucho más reciente (17.91 Ma o período Cuaternario, de Paula et al., 2021 y Hernandez et al., 2020, respectivamente) y, por lo tanto, con condiciones climáticas distintas. Por otra parte, nuestros resultados coinciden aproximadamente en relación al tiempo de divergencia de las Tribus Rhodniini y Triatomini con Barges (2000), que postula que se originaron y diversificaron en América del Sur entre 48.9-64.4 Ma. Si bien la divergencia según Barges (2000) es un poco anterior a la nuestra (42 Ma), al menos la región equivalente a CEC+ AMA sería más similar climáticamente entre estos períodos, que en comparación con estimativas más recientes.

Por otro lado, nuestra reconstrucción parece coincidir con Justi et al. (2016), que estimó la edad del ancestral de este grupo alrededor de 30 Ma, ubicando a los grupos más ancestrales de Rhodniini en un área que se correspondería con el Dominio Pacífico. Si bien en este caso tanto la edad como el área ancestral del nodo (nodo 73, 32 Ma), coinciden satisfactoriamente, debido a los diferentes abordajes (vicarianza, en el caso de Justi et al., 2016 y dispersión en este trabajo), la interpretación es distinta. Mientras que de Justi et al. (2016) se desprende que los Rhodniini se originaron en el Dominio Pacífico, de acuerdo a nuestro análisis, el grupo de los Rhodniini se originó en CEC+ AMA (alrededor de 42 Ma) y un posterior cambio de rango hacia DNO alrededor de 32 Ma, ya que el origen es previo a la dispersión.

El período entre 45 y 32 Ma es concomitante con una serie de cambios graduales en la porción Norte del continente sudamericano, que llevaron a la formación de Panamazonia (ver descripción en la sección anterior), que a su vez derivaron en cambios climáticos a nivel continental (Hoorn et al., 2010). Este período también coincide con cambios climáticos globales que tuvieron que ver con un descenso gradual en las

temperaturas entre el Óptimo climático del Eoceno temprano y la glaciación al inicio del Oligoceno, 48 a 34 Ma (Westerhold et al., 2020). El origen de los Rhodniini en hábitats arbóreos de la Amazonia-Orinoco y bosques tropicales a través del sur de la Amazonia brasileña y el noreste de Bolivia (Schofield & Galvao, 2009; Hernandez et al., 2020), coincide con el origen de las Palmeras en Sudamérica (previo a 35 Ma), cercano al Portal de los Andes Occidentales (WAP-Western Andean Portal) (Roncal et al., 2015), con las cuales está asociada la distribución de los Rhodniini actuales (Calderón & Gonzales, 2020). Esta región estaría considerada dentro de Panamazonia (o una “proto-panamazonia) en este período (Hoorn, 2010), y cae dentro de los límites de AMA+CEC.

A partir del Óptimo Climático del Eoceno Temprano, el descenso gradual de las temperaturas podría estar asociada a la dispersión de los Rhodniini hacia DNO, probablemente facilitada por el primer pico de elevación de los Andes Centrales (Hoorn, 2010), permitiendo una ruta de dispersión con condiciones más favorables, atravesando la selva húmeda. Luego, ocurrió la extinción de este grupo en AMA+CEC. Por su parte, el Ancestral de los Triatomini permaneció en CEC, habiéndose extinguido en AMA (nodo 124, 37 Ma).

En síntesis, en relación a la divergencia entre las Tribus Rhodniini y Triatomini en el período entre 45 y 32 Ma, tenemos: (1) divergencia de los linajes Rhodniini y Triatomini en CEC+ AMA en un período con condiciones climáticamente favorables y estables. (2) cambios climáticos a nivel global, con un descenso gradual de las temperaturas entre 48 y 34 Ma. (Westerhold et al., 2020); (3) expansión de rango en sentido Noreste hacia DNO por parte del ancestral de los Rhodniini, “evitando” las áreas más húmedas que existían alrededor de la Bahía del Pozo (Hoorn et al., 2010) (proto-panamazonia); (4) cambios climáticos a nivel continental: la formación de Panamazonia, que gradualmente se volvió un área de menor altitud y mucho más húmeda, extendiéndose de este a oeste (Hoorn et al., 2010); (5) áreas ancestrales de los Rhodniini y los Triatomini de mayor altitud en relación a AMA y climáticamente similares entre sí (CEC y DNO).

Este conjunto de sucesos concuerda perfectamente con el escenario de “valles y montañas” propuesto por Hua & Wiens (2013). En este contexto, dado un cambio climático gradual y direccional, especies con constancia de nicho climático, tienden a dispersarse hacia áreas climáticamente similares a la ancestral, transponiendo barreras (el valle), donde las condiciones climáticas, desfavorables para la especie, provocan la

extinción de las poblaciones intermediarias. Por lo tanto, tiene sentido pensar que el nicho climático de los Rhodniini y Triatomini era similar en este período, y que la conservación de nicho jugó un papel importante en la dispersión de los Rhodniini hacia DNO.

5.3.3 Origen y Diversificación de los Triatomini del Norte (entre 35 y 20 Ma).

El ancestral de la tribu Triatomini se habría originado en AMA + CEC, extinguiéndose posteriormente en AMA (alrededor de 45 Ma), lo cual coincide con la propuesta de otros autores del origen de esta tribu en la región del Cerrado y Chaco (Schofield & Galvao, 2009), pero, nuevamente, en épocas mucho más recientes que las estimadas en este estudio. En CEC, el ancestral de la tribu Triatomini dio origen a tres grandes linajes, aunque solamente dos, los Triatomini del Norte y del Sur, son considerados en esta tesis. Mientras que los Triatomini del Sur permanecieron y se diversificaron en CEC, el ancestral de los Triatomini del Norte se dispersó hacia MES en el período entre 38 y 32 Ma (internodo 124-123, Fig. 7) (coincidiendo geográficamente, pero no temporalmente, con Schofield & Galvao, 2009). Por otra parte, a pesar de plantear que el origen de los Triatomini del Sur y de los Triatomini del Norte pudo haber sido independiente, Barges (2000) estima su edad de divergencia entre 19,5 a 38 Ma. Para Justi et al. (2016), el ancestral de los Triatomini data alrededor de 40 Ma, y sitúa a los Triatomini del Norte en Mesoamérica, y a los Triatomini del Sur en Sudamérica entre 30 y 20 Ma. Puesto que el evento vicariante ocurre en el nodo ancestral, se podría interpretar que la divergencia de estos grupos, de acuerdo con Justi et al. (2016) habría ocurrido hace alrededor de 40 Ma., lo cual coincidiría aproximadamente con nuestra reconstrucción, aunque Justi et al. (2016) no discuten el origen y diversificación de estos linajes.

Luego del cambio de rango de los Triatomini del Norte hacia MES, ocurrieron una serie de dispersiones entre 30 y 20 Ma (segundo pico de dispersiones, Fig. 10). Pese a que los eventos que provocaron la diversificación de los Triatomini del Sur y de los Triatomini del Norte quedaron incluidos en el primer pico de dispersiones de acuerdo a nuestro análisis temporal (Fig. 10), los eventos climáticos asociados coinciden también con el segundo pico de dispersiones. Por lo tanto, desarrollaremos el origen de los Triatomini y la divergencia de los linajes del Norte y del Sur en esta sección.

Hemos visto que hace alrededor de 45 Ma. ocurrieron una serie de cambios en el paisaje, causados por la elevación de los Andes centrales y una serie de eventos

climáticos y geológicos que derivaron en la conformación de Panamazonia (finalizando alrededor de 33 Ma). La transición de ambientes más secos hacia la formación de la Bahía del Pozo (Hoorn, 2010), puede haber provocado condiciones desfavorables en la región actualmente considerada como AMA, llevando a la extinción de los Triatominae en esta región y la diversificación entre los Triatomini y los Rhodniini. Alrededor de 35 Ma (Origen de los Triatomini del Norte) ocurrió un período de estabilidad climática (entre 36 y 34 Ma) (Westerhold et al., 2020), que puede haber propiciado la divergencia entre los Triatomini del Sur y del Norte en CEC, posiblemente gracias a la heterogeneidad de hábitats en esta región (Stein et al., 2014).

Alrededor de 34 millones de años, en el límite del Eoceno y el Oligoceno, ocurrió un descenso rápido de las temperaturas, provocando la rápida expansión de capas de hielo antárticas, el descenso en los niveles del mar y la contracción de los bosques tropicales (Westerhold et al., 2020; Colinvaux & de Oliveira, 2001). Alrededor de este período, y en relación a la orogénesis de los Andes, ocurrió el primer pico de elevación en su sector norte (Hoorn et al., 2010). En lo que concierne a la evolución de Panamazonia, ocurrieron una serie de introgresiones y regresiones marinas desde la costa sudeste del continente hacia la región central Andina, que dieron origen a un sistema de ríos subandinos previo a la formación del sistema Pebas (Hoorn et al., 2010). Concomitantemente, debido a actividades tectónicas y asociado a los bajos niveles del mar, ocurrió un período de máxima exposición de la Cresta de Aves en el Caribe, y el surgimiento de pequeñas islas que podrían haber conectado al Caribe con Mesoamérica (Iturralde-Vinent, 2006) durante un corto período de tiempo. Este conjunto de eventos puede haber propiciado rutas para la dispersión del ancestral de los Triatomini del Norte desde CEC hacia MES (34 Ma).

De acuerdo con Gillespie et al. (2012), la exposición de áreas terrestres debido a las regresiones marinas facilita la dispersión de organismos terrestres a través de los océanos, ya que disminuyen los tramos de océano a ser atravesados. Además, para aquellos organismos que no sobrevivirían el trayecto, su asociación con determinados sustratos o con un hospedero facilita la dispersión a través de estos sistemas (Gillespie et al., 2012). Existen evidencias de intercambios faunísticos y florísticos entre Norteamérica (y la parte existente de Mesoamérica considerada en este trabajo) y Sudamérica previas al Neógeno (23 Ma) (e.g. Pelegrin et al., 2018; Ornelas et al., 2013; Antonelli et al., 2018). De acuerdo con Pelegrin et al. (2018), estos intercambios se dieron de forma más puntual durante el Paleógeno, y están asociados con la existencia de islas durante este período,

como las Protoantillas, la microplaca tectónica panameña y puntos ígneos en las Galápagos (Pelegri et al., 2018). Antonelli et al., (2018) encontró evidencias de intercambio faunístico entre Sudamérica y Mesoamérica en diversos períodos de tiempo, principalmente para aves y mamíferos (hospederos de los Triatominae). Estas rutas fueron más frecuentes desde y hacia AMA, pero también ocurrieron desde y hacia el CEC (Antonelli et al., 2018). De acuerdo con Hoorn et al. (2022), las introgresiones durante el período del Sistema Pebas (23 a 10 Ma) establecieron una conexión biogeográfica entre el Caribe y la Amazonia a través de la cuenca de los llanos, propiciando el auge del intercambio entre las biotas caribeña y amazónica. Sin embargo, existen evidencias de intercambios anteriores (Hoorn et al., 2022).

La hipótesis de GAARlandia (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999), que propone que los bajos niveles del mar alrededor de 34 Ma, expusieron la Cresta de Aves, creando un camino semi-continuo en el Caribe por el cual los animales podrían atravesar por tierra, parece explicar la dispersión de los Triatominae del Norte hacia MES, a través de WIN. Una posible evidencia de la utilización de esta ruta por parte de los Triatomini es la presencia de fósiles de *Triatoma dominicana* y *Panstrongylus hispaniolae* en WIN (Poinar, 2005 y 2013), que están más cercanamente relacionados con el linaje de los Triatomini del Norte. y datan de entre 30 y 45 Ma. También Justi et al. (2016) observaron que GAARlandia puede haber sido una ruta importante para los Triatomini. Es probable que el puente de tierra no haya sido continuo y haya ocurrido de manera distinta en diversos períodos de tiempo (Ali, 2011). Sin embargo, esta dispersión puede haber sido facilitada por los hospederos de los Triatomini y/o por el sustrato donde habitan (por ejemplo, nidos o troncos de árboles) (Gillespie et al., 2012; Justi et al., 2016).

Independientemente de la ruta utilizada desde Sudamérica hacia WIN y MES, otro factor importante es que el área ancestral de los Triatomini (CEC) se encuentra hacia el centro del continente, y estaba limitada hacia el sur y hacia el este por áreas más húmedas y forestadas (Hoorn et al., 2010). Nuevamente, el hecho de que CEC y AMA (Antonelli et al., 2018) sean áreas extremadamente amplias, compuestas por mosaicos con distintas características, dificulta la interpretación de los datos. De cualquier forma, los períodos de enfriamiento y glaciación suelen llevar a la contracción de los Bosques tropicales (como AMA), y a la expansión de biomas más secos (como CEC) (Colinvaux & de Oliveira, 2001). Durante este período MES también experimentó contracciones de las áreas más forestadas y húmedas debido a la glaciación (Sosa et al., 2016), tornándola un

área climáticamente más similar a CEC. Esto podría haber creado, adicionalmente a las posibles rutas surgidas por la elevación de los Andes (Hoorn et al., 2010), caminos para la dispersión de los Triatomini y sus hospederos, hacia el noreste de Sudamérica y desde allí hacia MES, pasando por WIN. La relativamente corta duración de estos “caminos” explica la inexistencia de las poblaciones de estas especies en áreas de ocurrencia entre CEC y MES, puesto que a partir de 20 Ma las temperaturas fueron aumentando lentamente hacia el Óptimo Climático del Mioceno Medio (17 a 15 Ma), lo que causó la expansión de AMA y otras regiones de bosques húmedos, derivando, probablemente, en la extinción de las poblaciones intermediarias (Westerhold et al., 2020; Colinvaux & de Oliveira, 2001).

Entre 34 y 32 Ma ocurrió un aumento en las temperaturas que generó un período de condiciones relativamente estables, que parece haber sido importante para la diversificación de los Triatomini en MES, y se extendió hasta alrededor de 26 Ma (Late Oligocene Warming) (Westerhold et al., 2020). En este pequeño intervalo de 32 a 26 Ma, ocurrió la diversificación y posterior dispersión del ancestral de los grupos *geniculatus* y *megistus* (nodo 108) desde MES hacia CEC. Debido a la corta longitud del internodo y a los pequeños intervalos de tiempo donde ocurrieron estos cambios climáticos, no es posible determinar si este cambio de rango ocurrió durante el período de estabilidad climática o está asociado al aumento rápido en las temperaturas alrededor de 26 Ma. A partir de 26 Ma este aumento causó una reducción de las capas de hielo antárticas, aumentos en el nivel del mar y la expansión de los bosques tropicales (Zachos, 2001; Colinvaux & de Oliveira, 2001). Este período coincide con la divergencia y posterior cambio de rango del ancestral del grupo *megistus* (internodo 108-107, 25 a 27 Ma) desde CEC hacia MES. Entre 26 y 24 Ma ocurrió un pequeño período de estabilidad climática previo a la glaciación del Mioceno Medio (Westerhold et al., 2020), en el cual no ocurrieron eventos de dispersión. Según lo estimado por la reconstrucción del modelo M8a, las especies de Triatomini del Norte, especialmente el ancestral de los grupos *geniculatus* y *megistus* (nodo 108) y el ancestral del grupo *megistus* (nodo 107) parecen haber respondido muy rápidamente ante leves cambios climáticos. Estos cambios descritos no parecen haber afectado la distribución de otros grupos, ni dentro del linaje de los Triatomini del Norte, ni en los demás linajes, ni tampoco afectaron la dispersión de los descendientes del grupo *geniculatus* (nodo 103). Además, todas las dispersiones analizadas ocurrieron a grandes distancias, de CEC a MES (y viceversa).

5.3.4 Tercer pico de dispersiones: Irradiación de los Triatominae (15-0 Ma)

5.3.4.1 Patrones generales

Aproximadamente entre 20 y 12 Ma, en nuestro análisis temporal (Figs. 9 y 10) se observa una meseta dentro del cual las frecuencias de eventos de dispersión fueron relativamente bajas en relación al segundo y tercer pico de dispersiones, tendiendo a un lento aumento del número de dispersiones hasta hace aproximadamente 12 Ma. Sin embargo, se observa que el número de linajes a lo largo del tiempo siguió aumentando exponencialmente durante todo este intervalo de tiempo. Esta meseta en la frecuencia de eventos de dispersión coincide con el período entre aproximadamente 22 Ma (glaciación al final del Oligoceno) y 16 Ma (Óptimo climático del mioceno medio), dentro del cual el clima osciló en baja amplitud (Westerhold et al., 2020). De acuerdo con Hwa & Wiens (2013), en este tipo de escenario climático, los linajes con constancia de nicho tienden a la especiación por evolución de nicho, permaneciendo dentro de sus áreas de origen. Esto se observa también en la reconstrucción del modelo M8a (Fig. 7), que muestra que la gran mayoría de los linajes se mantuvieron en sus áreas de origen entre 20 y 15 Ma.

A partir de 15 Ma, tanto en la reconstrucción del modelo M8a (Fig. 7), como en los análisis temporales (Fig. 9 y 10), se observa un aumento drástico en la frecuencia de dispersiones. Más específicamente, alrededor de 12 Ma se observa un punto de inflexión entre la tasa de aumento de la meseta descrita anteriormente, y la tasa de aumento mucho más alta en las frecuencias de dispersiones a partir de este momento, que llevaron al tercer pico de dispersiones. Este último pico, cuyo ápice ocurrió entre 10 y 5 Ma, fue el mayor en números absolutos (Fig. 9) y abarca el 82% de todos los eventos de dispersión de linajes estimados por el modelo M8a. Es importante destacar que la gran mayoría de estos eventos ocurrió a nivel de especies. Es decir, las especies que participaron en estos eventos ya existían como tales en sus áreas de origen, excepto por algunos casos puntuales donde la dispersión ocurrió en ancestral más reciente de un par de especies (Fig. 7). Los tres grandes linajes (Rhodniini, Triatomini del Norte y Triatomini del Sur) participaron en mayor o menor medida de estos eventos. En general, nuestros resultados concuerdan con patrones ya observados para diversos grupos Neotropicales (Antonelli et al., 2018) y para los Triatominae en particular (Justi et al., 2016), en los cuales el período desde alrededor de 10 Ma en adelante se caracterizó por una frecuencia elevada de eventos de dispersión a través de todos los biomas neotropicales.

Según los resultados de nuestros análisis, las principales rutas de dispersión tuvieron como fuente a CEC, MES y DNO. En su análisis del intercambio biótico entre los biomas del Neotrópico para angiospermas, aves, helechos, anuros, mamíferos y escuamados, Antonelli et al. (2018) concluyó que AMA fue la principal fuente de dispersiones, seguida por MES y CEC. Además, MES y CEC fueron las segundas fuentes más frecuentes en relación a aves (MES) y anuros, mamíferos y escuamados (CEC). Las áreas receptoras más frecuentes para MES y CEC también coinciden con Antonelli et al. (2018), especialmente en lo referente a aves y mamíferos. Sin embargo, DNO fue considerada la octava fuente, ocurriendo el tercer número más bajo de dispersiones desde esta área (Antonelli et al., 2018). Aunque no resulta extraño que, según la reconstrucción del modelo M8a, DNO haya sido una fuente importante de dispersiones para los Triatominae, puesto que el modelo estimó que los Rhodniini surgieron y se diversificaron dentro de esta área, donde permanecieron aislados hasta los últimos 15 Ma.

El período de entre 15 y 0 Ma coincide con el descenso gradual de las temperaturas a nivel global a partir del Óptimo Climático del Mioceno Medio (Westerhold et al., 2020). Además, alrededor de 12 Ma, comenzó a ocurrir de forma más intensa la actividad tectónica en los Andes Centrales, llevando a su máxima elevación alrededor de 4.5 Ma (Hoorn et al., 2010). La reorganización de las placas tectónicas y los eventos geológicos y climáticos relacionados que ocurrieron durante este período en América del Sur, llevaron a diversos cambios, como la transición del Sistema Pebas al Sistema Acre (Hoorn et al., 2020), que finalmente culminaron en la formación de la cuenca Amazónica y los biomas Neotropicales como los conocemos actualmente (Hoorn et al., 2010; Antonelli et al., 2018). Tanto Antonelli et al. (2018), como Justi et al. (2017) concuerdan en que eventos como la elevación de los Andes Centrales (12 a 4.5 Ma.), el sistema Pebas (23 a 10 Ma) y su transición hacia el Sistema Acre (10 a 7 Ma) y la emergencia del Istmo de Panamá (entre 7 y 2.6 Ma, aproximadamente), fueron cruciales para la formación de las asambleas Neotropicales, en particular las de Triatominae (Justi et al., 2017) como las conocemos actualmente.

5.3.4.2 Principales rutas de dispersión a partir de CEC en el período de 15 a 0 Ma

Las rutas más frecuentes a partir de CEC en el período de 15 a 0 Ma tuvieron como receptoras a ATF (17 eventos), CAA (12 eventos), AMA y PAS (11 eventos) y AGL (10 eventos) (Fig. 11). Las especies que participaron de estas rutas pertenecen a la

tribu Triatomini, incluyendo a descendientes de ambos linajes (del Sur y del Norte). El primer evento dentro de este período consistió en la expansión de rango de *T. vitticeps* (15 Ma) desde CEC hacia ATF y hacia CAA, permaneciendo en las tres áreas hasta la actualidad. Los puntos de ocurrencia de *T. vittipes* (Ceccarelli et al., 2018) se encuentran, mayoritariamente, sobre un área de mesetas (Fig. 11- *Apéndice 1*) denominada por Ross (2016) como Planaltos e Serras do Atlántico Leste e Sudeste.

Los demás eventos de dispersión ocurrieron a partir de 9 Ma., lo cual coincide con (además de los eventos climáticos y geológicos explicados en la sección anterior) un aumento en la dominancia de los pastizales C4 (10 Ma.) en la región, que dio origen a los ciclos de incendios naturales en el Cerrado (Simon et al., 2009). Esto podría haber contribuido con la inestabilidad en la región y haber propiciado las dispersiones a partir del Cerrado en este período.

Entre 9 y 7 Ma, ocurrieron las dispersiones desde CEC por parte de los Triatomini del Norte, específicamente, integrantes de los grupos *geniculatus* y *megistus*, que ocurrían en CEC desde el segundo pico de dispersiones. Cinco especies de este linaje participaron de al menos una las cinco rutas estudiadas, y en todos los casos se trató de expansiones de rango: (1) *T. tibiamaculata* (CEC + CAA y ATF); (2) *P. megistus* (CEC + AMA, ATF, CAA, PAS); (3) *P. geniculatus* (CEC + ATF, CAA, AMA, PAS); (4) *P. tupynambai* (CEC + ATF) y (5) *P. lutzi* (CEC + AMA, ATF, CAA).

Según se observa en la Figura S12-*Apéndice 1*, las ocurrencias de (4) *P. tupynambai* y (5) *P. lutzi*, son bastante restringidas, tanto latitudinalmente como longitudinalmente. La ocurrencia actual de *P. tupynambai* coincide casi totalmente con la región denominada por Ferrari et al. (2022) como “Savanas Uruguayas” correspondiente a CEC (Antonelli et al., 2018) en el presente trabajo, con algunos puntos ocurriendo en el límite sureste de esta región con ATF. Por su parte *P. lutzi* ocurre principalmente Caatinga (*sensu* Ferrari, 2022), es decir, en CAA (Antonelli et al., 2018), pero incluyendo la porción al norte de la Provincia del Bosque de Paraná (Morrone, 2014). Los demás puntos de ocurrencia (en AMA, CEC y ATF) ocurren en regiones próximas a los límites de Caatinga (*sensu* Ferrari, 2022).

Por otro lado, (1) *T. tibiamaculata* y (2) *T. megistus*, poseen distribuciones latitudinalmente extensas (Fig. 12- *Apéndice 1*), en comparación con las especies

descriptas anteriormente. Sus puntos de distribución se extienden sobre todas las áreas de ocurrencia, a diferencia de las anteriores que ocurren dentro de una región principal y sobre sus límites con las demás. (5) *P. geniculatus* es una especie ampliamente distribuida en la actualidad, ocurriendo en todos los biomas considerados excepto AND, NEA y WIN.

El período más importante para la dispersión de las especies del linaje de los Triatomini del Sur a partir de CEC ocurrió entre 8 y 0 Ma (Fig. 11). Quince especies (o nodos ancestrales de un par de especies) participaron de al menos una de estas cinco rutas. La frecuencia de dispersiones varió entre las distintas rutas a lo largo del tiempo: La ruta más frecuente fue entre CEC y ATF (11 eventos de dispersión) y ocurrió entre 7 y 0 Ma, siendo más frecuente alrededor de 3 Ma. La segunda ruta más frecuente fue de CEC a AMA y ocurrió entre 8 y 0 Ma, pero más frecuentemente de 3 a 0 Ma. Las restantes tres rutas tuvieron la misma frecuencia de eventos de dispersión (6). CEC-PAS y CEC-CAA fueron más frecuentes en el período de 3 a 0 Ma, con una dispersión de *Triatoma eratyrusiformis* alrededor de 6 Ma hacia PAS y una de *T. costalimai* hacia CAA alrededor de 7Ma. Por su parte, CEC-AGL ocurrió más uniformemente en el período de 8 a 0 Ma, pero de forma ininterrumpida a partir de 4 Ma.

Todas las especies que participaron de una única ruta de dispersión (Fig. 11) expandieron su rango desde CEC hacia ATF. A su vez, 4 de las especies que participaron en dos rutas, se dispersaron desde CEC hacia ATF (excepto *Eratyrus mucronatus*) y tres de ellas se dispersaron también hacia CAA (excepto *E. mucronatus* y *Triatoma rubrovaria*). Las 4 especies que participaron de tres rutas se dispersaron hacia AMA, y tres de ellas hacia PAS y AGL (excepto por *T. pseudomaculata* que se dispersó hacia ATF y CAA). Ninguna especie participó de 4 rutas. *T. sordida* y *T. infestans* participaron de las 5 principales rutas, siendo que *T. infestans* se distribuye actualmente también en AND y DWE.

La mayoría de las especies que participaron en una y dos rutas (Fig. S13-*Apéndice 1*) poseen áreas de distribución relativamente pequeñas, con una mayor cantidad de puntos de ocurrencia dentro de única área, ocurriendo también en zonas limítrofes de las otras áreas con el área principal de distribución. Las especies descendientes del nodo 84 (*T. williami* y *T. guazu*) ocurren principalmente en CEC, sobre áreas de mesetas (Planaltos e Chapadas da Bacía do Paraná y Planaltos e Chapadas da Bacía do Paranaíba, Ross, 2016), ocurriendo algunos puntos sobre ATF al sudeste de su distribución. Las

especies descendientes del nodo 88 (*T. klugi* y *T. carcavalloii*), *T. rubrovaria* y *T. circummaculata* ocurren principalmente sobre CEC, en la región de las Savanas Uruguayas (Ferreira, 2022), con algunos puntos en PAS cercanos al límite entre estas dos áreas (en el caso de *T. rubrovaria*) y algunos puntos sobre ATF, también en zonas limítrofes (en todos los casos). *T. costalimai* y *T. guazu* ocurren principalmente en CEC, en zonas de CAA sobre el límite con CEC y en áreas correspondientes a ATF pero que ocurren dentro de los límites de CEC. *T. wygodzynski* ocurre principalmente sobre ATF, con algunas ocurrencias en CEC sobre el límite entre estas dos áreas. *T. melanocephala* ocurre principalmente al sur de CAA y en zonas cercanas a su límite con ATF y CEC. Las ocurrencias conocidas de *T. sherlocki* se encuentran sobre un área muy reducida dentro de CAA, pero donde coinciden pequeñas regiones correspondientes a CEC y a ATF. *T. guasayana*, *T. garciabesi* y *T. eratyrisiformis* poseen una distribución bastante similar (Fig. 14-*Apéndice 1*), coocurriendo principalmente sobre el límite al este de AGL, en zonas donde se superpone con AMA, CEC y PAS. La distribución de *T. guasayana* se extiende más hacia el este sobre CEC y hacia el norte sobre PAS.

Las últimas 4 especies: *T. pseudomaculata*, *T. sordida*, *T. infestans* y *E. mucronatus* son ampliamente distribuidas en al menos dos regiones biogeográficas (Fig. 15- *Apéndice 1*). *T. pseudomaculata* ocurre en CEC, ATF y CAA con algunos puntos en AMA en zonas limítrofes con estas regiones. *T. sordida* ocurre principalmente en CEC, ATF y CAA y en zonas de AMA, AGL y PAS cercanas a su límite con las anteriores. *T. infestans* ocurre de forma bastante extendida sobre todas sus áreas de distribución, excepto por AMA y AND, donde ocurren algunos puntos en zonas cercanas al límite con las demás áreas de ocurrencia. Por último, *E. mucronatus* ocurre sobre AMA, DNO y AGL y sus puntos de ocurrencia en CEC ocurren en zonas limítrofes con AMA y AGL.

En general, se extraen algunas conclusiones a partir de la comparación análisis de las principales rutas de dispersión desde CEC e incidencia actual de las especies participantes en las regiones biogeográficas utilizadas en este trabajo, con la observación directa de los puntos de ocurrencia registrados para estas especies:

- (1) Todos los eventos de dispersión analizados consistieron en expansiones de rango. Es decir, no ocurrió ninguna extinción en CEC. Sin embargo, varias de las especies que ocurren en CEC lo hacen solamente en áreas limítrofes con su principal área de ocurrencia (e.g. *P. lutzi*, *T. sherlocki*, *T. wygodzynski*, *E. mucronatus*).

- (2) Ninguna de las especies que participó en al menos una de estas rutas se dispersó hacia WIN, NEA o MES.
- (3) La mayoría de las especies permaneció en el Neotrópico *sensu lato* (Morrone, 2014), excepto por pocas ocurrencias en AND (*T. infestans*).
- (4) Independiente del número de regiones de incidencia de las especies, muchas de ellas ocurren en zonas pequeñas entre los límites de algunas regiones, o sus ocurrencias inciden mayoritariamente sobre una única área y en zonas limítrofes al área principal. Dentro de las especies que no cumplen con este patrón, *T. vitticeps*, *T. tibiamaculata*, *P. megistus*, *T. garciabesi*, *T. eratiruciformis* y *T. guasayana* podrían estar limitadas por gradientes altitudinales. *T. vitticeps* ocurre sobre los *Planaltos e Serras do Atlántico Leste e Sudeste* (Ross, 2016). *T. tibiamaculata* se restringe, casi totalmente, a las costas del Atlántico, que son áreas de muy baja altitud, denominadas por Ross (2016) como *Tabuleiros e Planícies Costeiras do Atlántico*. La mayoría de los puntos de ocurrencia de *P. megistus* se encuentran sobre una región de mesetas, incluyendo *Planaltos e Serras do Atlántico Leste-Sudeste*, *Planaltos e Serras de Goiás-Minas*, *Planaltos do Nordeste Oriental* y *Planaltos uruguaio-sulriograndenses* (Ross, 2016). Por último, *T. garciabesi*, *T. eratiruciformis* y *T. guasayana* ocurren principalmente sobre el límite al este de la Cordillera de los Andes Oriental (Ross, 2016) y sobre áreas más elevadas sobre AGL, CEC, PAS y AMA.
- (5) Las especies más ampliamente distribuidas son *P. gemiculatus*, *T. sordida* y *T. infestans*. *P. gemiculatus* se extiende principalmente por latitudes tropicales y subtropicales y no parecen tener limitaciones en relación al clima, sino a grandes barreras geográficas como la parte sur de la Cordillera de los Andes, las Tierras altas de Chiapas y el Mar Caribe. Por su parte, *T. sordida* y *T. infestans* tienen su distribución limitada al sur del límite sur de AMA, excepto por algunos puntos de *T. infestans* más hacia el norte, pero en zonas más altas en el límite de AMA con AGL y DWE. Ninguna de estas dos especies ocurre en AMA a no ser en puntos que se encuentran en el límite con sus demás áreas de ocurrencia.
- (6) La única especie que se distribuye a través de AMA (además de *P. gemiculatus*) es *E. mucronatus*, cuya distribución se da principalmente en esta región y en puntos cercanos a sus límites en otras áreas.

Estos patrones generales coinciden con lo propuesto por Hua & Wiens (2013) para especies con constancia de nicho ecológico. CEC (Antonelli et al., 2018) es un área extremadamente amplia tanto latitudinal como longitudinalmente, compleja en relación a las distintas provincias biogeográficas que la componen (Morrone, 2014), formada por distintos tipos de relieve (Ross, 2016), y limita con diversas regiones climáticamente distintas donde forma ecotonos, donde los individuos pueden ocurrir en hábitat marginal en el borde del área de distribución central de su especie (Griffiths et al., 2021). En este escenario (o uno similar) evolucionaron las especies analizadas anteriormente durante aproximadamente 20 millones de años para los Triatomini del Sur y alrededor de 10 Ma para los Triatomini del Norte.

Dado que estas especies surgieron dentro de CEC, es muy probable que sus nichos se diversificaran dentro de esta área, lo cual, como explicamos en los períodos anteriores, es esperado para especies con constancia de nicho. El declive de las temperaturas que viene ocurriendo desde alrededor de 15 Ma (Westerhold et al., 2020), eventos geológicos ocurridos en América del Sur en relación a los Andes y a la Cuenca Amazónica a partir de 12 Ma (Hoorn et al., 2010), y los cambios en la vegetación y dinámicas del Cerrado a partir de 10 Ma (Simon et al., 2009) pueden haber propiciado la expansión de rango de estas especies, manteniendo su nicho climático, hacia zonas más adecuadas, provocando, en algunos casos, la reducción o desaparición de las poblaciones en áreas menos favorables. Además (excepto por *E. mucronatus* y *P. geniculatus*) las condiciones climáticas de AMA parecen ser desfavorables para estos grupos en general. Se hipotetiza que algunas poblaciones amazónicas de Triatomini (como *T. maculata*) son relictos de momentos en el tiempo en los que corredores de bosques secos tropicales atravesaron la región amazónica de norte a sur en el Plioceno temprano (Schofield & Galvao, 2009), quizás este también sea el caso de *E. mucronatus*. Las condiciones más allá del límite este de los Andes (probablemente relacionadas con la altitud) también parecen constituir una barrera importante para estas especies.

5.3.4.3 Principales rutas de dispersión a partir de DNO en el período de 15 a 0 Ma

Dos grupos participaron de estas rutas: el grupo *pallescens* (nodo 72) (perteneciente al clado *pallescens*) y el grupo *prolixus* (nodo 68). Ambos grupos pertenecen a la tribu Rhodniini. La divergencia de los principales linajes de Rhodniini, el clado *pallescens* y el grupo *prolixus* (nodo 70, alrededor de 25 Ma, Ceccarelli et al., 2019), seguida

por la divergencia entre el grupo *pallescens* y el grupo *pictipes* (nodo 65, alrededor de 18 Ma, Ceccarelli et al., 2019), ocurrió en DNO. Alrededor de este período el clima era relativamente estable (Westerhold et al., 2020) y no ocurrieron grandes variaciones en relación a la geología de la región (Hoorn et al., 2010). Es posible que la diversificación de *Rhodniini* en este intervalo de tiempo se deba a la divergencia de hábitats en relación a los diferentes estratos verticales (dosel, bajo dosel u hojarasca) ocupados por estas especies (Schofield & Galvao, 2009).

A diferencia de las rutas desde CEC, las rutas a partir de DNO ocurrieron de forma más frecuente en el intervalo de 14 a 3 Ma. Las áreas receptoras más frecuentes en este caso fueron AMA y AGL, que son contiguas a DNO. El primer evento de dispersión a partir de DNO en este período ocurrió hacia AMA (Fig. 13-A), alrededor de 13 Ma cuando el ancestral de *Rhodnius colombiensis* y *R. pallescens* (nodo 71) expandió su rango de distribución. El área correspondiente a AMA en la distribución actual de estas especies coincide con la porción al sur del continente sudamericano, contigua hacia el oeste con DNO, que de acuerdo con Ferrari (2022) pertenecen al Dominio Pacífico. Esta región, previo a 10 Ma estaba atravesada longitudinalmente por el Sistema Pebas, lo cual volvía las zonas alrededor de DNO mucho más húmedas y forestadas que en la actualidad (Hoorn et al., 2022). A partir de hace aproximadamente 12 Ma, la elevación de la porción central de los Andes provocó cambios climáticos y geológicos que llevaron a la extinción del Sistema Pebas y a la formación del Sistema Acre (Hoorn et al., 2010, 2022). Estos cambios provocaron que las zonas de AMA aledañas a DNO se volvieran más altas y menos húmedas, lo cual puede haber propiciado la dispersión del nodo 71 desde DNO hacia AMA. Por su parte, *R. ecuadoriensis* (grupo hermano del anterior) se dispersó desde DNO hacia AGL, AMA y DWE hace alrededor de 10 Ma, extinguiéndose posteriormente en DNO. Actualmente, esta especie ocurre en zonas altas sobre la cordillera de los Andes, principalmente sobre DWE y AGL y en zonas limítrofes de AMA con las dos anteriores. Es posible que la elevación y extensión de las porciones central y del norte de la cordillera de los Andes (12 a 2.6 Ma, Hoorn et al., 2010), haya propiciado la dispersión de esta especie hacia sus áreas de ocurrencia actual y su posterior extinción en su área de origen (DNO). *R. colombiensis*, y *R. pallescens* se diversificaron dentro de AMA+DNO, probablemente debido al aislamiento de estas poblaciones, provocado por la elevación al Norte de los Andes (Last Andean Uplift) que ocurrió entre 5.3 y 2.6 Ma (Hoorn et al., 2010). Luego, alrededor de 4 Ma, *R. pallescens* expandió su rango hacia MES y AGL. La dispersión de esta especie hacia MES coincide con la emergencia del Istmo de Panamá (entre 7 y 2.5

Ma) (Hoorn et al., 2010). Su ocurrencia actual en AGL se reduce a áreas específicas sobre su límite con AMA. Las distribuciones actuales de estas tres especies se muestran en la Figura S16- *Apéndice 1*.

Las dispersiones del grupo *prolixus* ocurrieron entre 9 y 3 Ma. La primera especie a dispersarse dentro de este grupo fue *R. neivai*, que expandió su rango desde DNO hacia AMA y AGL. Disponemos solamente de 6 puntos de ocurrencia para esta especie (DataTri-Ceccarelli et al., 2018), que ocurren principalmente sobre DNO, pero en zonas limítrofes con AMA y AGL. Mientras que el grupo hermano de esta especie permaneció en DNO (nodo 67), *P. coreodes*, una de sus especies descendientes, cambió de rango desde DNO hacia AMA, CEC, AGL y PAS hace alrededor de 7 Ma. Esta especie ocurre actualmente en CEC principalmente, y en áreas de llanura (Ross, 2016) limítrofes con CEC en las demás áreas. Es posible que este cambio de rango haya sido provocado por los sucesos geológicos y climáticos relacionados a la elevación de los Andes Centrales y del Norte, que hicieron que el área de origen de esta especie dejara de ser “adecuada” en relación a los requerimientos de su nicho climático. Además de los cambios en los biomas sudamericanos a partir de la elevación en los Andes, ocurrieron también cambios climáticos a partir del Óptimo Climático del Mioceno Medio (Westerhold et al., 2020). Esto puede haber propiciado la dispersión de este grupo a través de la Zona Subandina (Hoorn et al., 2010) hacia CEC, conservando así su nicho y extinguiéndose posteriormente en las áreas climáticamente desfavorables. El grupo hermano de esta especie (nodo 66) permaneció en DNO, pero sus especies descendientes *R. nasutus* y *R. prolixus* se dispersaron a partir de DNO alrededor de 4 Ma. *R. prolixus* permaneció en zonas de altitud, ocurriendo principalmente sobre los Andes del Norte, donde DNO limita con AMA y AGL y se dispersó también hacia MES, coincidiendo con la emergencia del Istmo de Panamá (entre 7 y 2.5 Ma) (Hoorn et al., 2010). Por su parte, *R. nasutus* se dispersó hacia el sur, hacia zonas de menor altitud, ocurriendo en la actualidad, principalmente en CAA y en zonas de AMA, ATF y CEC que limitan con la primera. De forma similar a *P. coreodes*, *R. nasutus* ocurre actualmente en zonas de llanuras que limitan con mesetas en su área de ocurrencia (Ross, 2016). Es posible que *R. nasutus* y *R. prolixus* hayan divergido a consecuencia de la elevación de los Andes del Norte (5.3 a 2.6 Ma, Hoorn et al., 2010), diferenciando sus nichos en relación a la altitud (y condiciones climáticas asociadas). Mientras que *R. prolixus* se expandió sobre las nuevas zonas de altitud que se fueron formando en este período de tiempo, *R. nasutus* expandió su rango de distribución hacia zonas climáticamente más favorables (y de menor altitud) de acuerdo con sus

requerimientos de nicho, extinguiéndose posteriormente en su área de origen (DNO). Probablemente, el descenso gradual de las temperaturas a partir del Mioceno Medio (Westerhold et al., 2020) haya tenido un papel importante en la dispersión de *R. nasutus* desde DNO hacia CEC, debido a la contracción de los bosques tropicales derivada del enfriamiento global (Colinvaux & de Oliveira, 2001), propiciando “caminos” con condiciones adecuadas para la dispersión de esta especie sobre el este de AMA (Schofield & Galvao, 2009). Las distribuciones actuales de estas cuatro especies se muestran en la Figura S17-*Apéndice 1*.

La topología de la hipótesis filogenética utilizada en este trabajo y la presentada por Justi et al. (2016), poseen diferencias, en especial dentro de la tribu Rhodniini, y las hipótesis de clasificación de áreas también es distintas. Sin embargo, nuestros resultados coinciden con los de Justi et al. (2016) en que eventos geológicos como la elevación al norte de los Andes, el surgimiento del Istmo de Panamá y el Sistema Pebas fueron de gran relevancia para la historia evolutiva de este grupo.

En general, la narrativa en relación a las dispersiones de la tribu Rhodniini a partir de DNO indica que las especies diferenciaron sus nichos dentro de DNO o de DNO + AMA, en períodos de tiempo climáticamente estables, próximos al óptimo climático del Mioceno Medio (Westerhold et al., 2020). Este patrón coincide con lo esperado por Hua & Wiens (2013), para especies con constancia de nicho. Posteriormente, ocurrieron eventos más drásticos en relación a la elevación de los Andes Centrales y del Norte (entre 12 y 2.6 Ma (Hoorn et al., 2010), con sus consecuencias paisajísticas y climáticas. Concomitantemente, ocurrió el descenso gradual de las temperaturas a nivel global (Westerhold et al., 2020). Además, alrededor ente 7 y 2.5 Ma ocurrió la emergencia del Istmo de Panamá conectando Mesoamérica con Sudamérica. A partir de estos eventos ocurrieron tres escenarios. (1) Un primer escenario en el cual las especies expandieron su distribución en relación al surgimiento de nuevas áreas, contiguas a la ancestral, donde las condiciones eran favorables climáticamente: nodo 71 (13 Ma), *R. ecuadoriensis* (10 Ma), *R. Pallescens* (4 Ma) y *R. prolixus* (4 Ma). (2) Un segundo escenario en el cual las especies expandieron su distribución a consecuencia de la expansión de condiciones desfavorables en sus áreas de origen, facilitada por el surgimiento de “caminos” de condiciones favorables, en búsqueda de regiones donde las condiciones fueran más adecuadas en relación a su nicho climático: *P. coreodes* (7 Ma), *R. nasutus* (4 Ma). Ambos escenarios concuerdan con el patrón previsto por Hua & Wiens (2013) ante cambios climáticos

graduales y direccionales para especies con constancia de nicho, que tienden a expandir sus distribuciones manteniendo el nicho ancestral. La única excepción sería *R. colombiensis*, que se mantuvo restringida a un área climáticamente favorable, pero no expandió efectivamente su rango de distribución, sino que se mantuvo limitada por la porción norte de la cordillera de los Andes, igualmente manteniendo su nicho ancestral.

5.3.4.4 Principales rutas de dispersión a partir de MES en el período de 15 a 0 Ma

Las seis especies que participaron de estas rutas pertenecen al linaje de los Triatomini del Norte, y cinco de ellas al clado *rubrofasciata* (nodo 121, 11 Ma), excepto por *T. protracta*, cuyo nodo ancestral se había dispersado desde NEA hacia MES (nodo 109, 8 Ma) en el período entre 35 y 20 Ma.

La distribución actual de *T. sanguisuga* se limita a NEA, *T. protracta* ocurre principalmente en NEA pero también ocurre en MES próximo a los límites entre ellas. Por su parte, *T. recurva* ocurre en ambas áreas. Estas tres especies coocurren sobre la cordillera norteamericana (Mix et al., 2011). *T. recurva* y *T. protracta* coocurren también sobre la Sierra Madre Occidental (Ferrari, 2017). La distribución de *T. recurva* se limita sobre estas formaciones hacia la costa oeste de NEA y MES y a la región Serrana de Baja California. *T. sanguisuga* se extiende un poco más hacia el este de NEA, pero aún sobre áreas más elevadas (adyacentes a la cordillera). La distribución de *T. protracta* se extiende latitudinalmente hacia el Océano Atlántico en diversos niveles de altitud, incluyendo el golfo de Florida. La distribución actual de estas especies se muestra en la *Figura S18-Apéndice 1*.

Las demás especies se dispersaron principalmente hacia el Neotrópico. *T. dimidiata* ocurre en regiones de altitud desde los límites de la Cordillera Norteamericana (Mix et al., 2011) con la Sierra Madre Occidental (Ferrari, 2017), pasando por las regiones de Sierras en América Central (MES), hasta la porción Norte de la cordillera de los Andes, donde confluyen AMA, DNO, AGL y DWE (Dominio Pacífico, Ferrari et al., 2022). *Hermanlenticia matsuno* posee solo dos puntos de ocurrencia, ubicados sobre la región central de la cordillera de los Andes que corresponde a AMA (Antonelli et al., 2018). *Triatoma rubrofasciata* también posee pocos puntos (n=12), que se encuentran en las costas del Océano Atlántico, en el Golfo de Florida (NEA), hacia el este de AMA y en ATF. La distribución actual de estas especies se muestra en la *Figura S19-Apéndice 1*.

Además de los eventos ya descritos para el Neotrópico a partir del Mioceno Medio, (y principalmente alrededor de 11 Ma), en Norte y Centro America ocurrían una serie de eventos tectónicos que llevaron a cambios drásticos en el relieve de Mesoamérica (Ferrari et al., 2007). A partir del Mioceno Medio y Tardío estos eventos derivaron en la formación del Golfo de California y en la extensión del extremo oeste de la Sierra Madre Occidental (Ferrari et al., 2007). Bajo este escenario, puede haber ocurrido un proceso similar en MES con el descrito para DNO. Al tratarse de una región con un largo histórico de actividades tectónicas y formación de relieves (Ferrari et al., 2007) es probable que las especies estudiadas se hayan diversificado su nicho dentro de MES (en el período entre 35 y 15 Ma). A partir de estas actividades tectónicas y, principalmente de la extensión de la Sierra Madre hacia el oeste, las especies adaptadas a la altitud podrían haber expandido su rango debido al desaparecimiento de barreras entre la Sierra Madre Occidental y la Cordillera Norteamericana, explicándose así la dispersión de *T. recurva* (5 Ma), *T. sanguisuga* (8 Ma) y *T. protracta* (8 Ma) hacia NEA. Por otra parte, *T. dimidiata* (8 Ma), y *H. matsunoi* (7 Ma), podrían haber respondido de igual manera, pero hacia el Sur, a través del proto-Istmo de Panamá (Pelegrin et al., 2018), hacia la cordillera de los Andes Central y del Norte, que estaban en proceso de formación en este período (12 a 2.6 Ma, Hoorn et al., 2010). Por último, *T. rubrofasciata* (11 Ma) podría haber respondido en el sentido opuesto a los cambios en la elevación, expandiéndose hacia zonas más bajas. También, puede haber respondido positivamente al descenso gradual de las temperaturas a partir del Óptimo Climático del Mioceno Medio (Westerhold et al., 2020), que pudo haber propiciado la expansión de áreas climáticamente adecuadas para esta especie hacia el sur, en el Neotrópico y hacia el norte, en NEA. Cabe destacar que, de acuerdo con nuestra reconstrucción, esta dispersión hacia el Neotrópico ocurrió de forma previa a la edad estimada del Istmo de Panamá. Sin embargo, existían grandes porciones de tierra emergidas en este período, y existen evidencias de intercambio faunístico entre estas áreas desde alrededor de 30 Ma hasta el presente (Pelegrin et al., 2018). En todos los casos, las especies responden como especies con baja constancia de nicho, excepto por *T. protracta*, cuya distribución no parece representar grandes restricciones climáticas.

5.4 El papel de la dispersión de linajes y el conservacionismo (o no) de nicho en la evolución de los Triatominae en el Nuevo Mundo.

Como ya adelantamos en la sección 5.2.2, los resultados de nuestro análisis, por sí mismos, no permiten concluir que el conservacionismo de nicho haya tenido

un papel relevante para la dispersión de linajes de los Triatominae del Nuevo mundo, debido a que ninguna de las hipótesis cis-climáticas fue la que mejor se ajustó a nuestros datos. Estos resultados pueden deberse a la escala espacial y temporal utilizada, o simplemente a que la paleogeografía y evolución de los biomas neotropicales (Modelo M8a) es más importante que las variables climáticas consideradas para explicar la historia evolutiva de este grupo. De hecho, incluso dentro de la reconstrucción a partir del modelo M8a, la mayoría de los eventos de dispersión fueron cis-climáticos tanto para la estacionalidad como para la humedad.

En estudios a menor escala filogenética, se demostró que el conservacionismo de nicho climático en relación a la humedad y la estabilidad de las temperaturas fue importante para la evolución de algunos grupos de Triatominae. Por ejemplo, Ceccarelli et al. (2019) estudiaron la estructura filogenética de la coocurrencia geográfica de las especies de Triatominae en el Nuevo mundo. Estos autores concluyeron que el conservacionismo de nicho explica los resultados encontrados. Por otra parte, Ibarra-Cerdeña et al. (2014) establecieron que existe un fuerte conservacionismo de nicho entre las especies de Triatomini en América Central y del Norte, siendo la estacionalidad térmica (Bio4) uno de los mejores predictores. Además, también fue estudiado el conservacionismo de nicho en especies del complejo *Phyllosoma*, concluyendo que Bio4 fue relevante (y equivalente) en 7 de las 9 especies estudiadas (Moo-Ilanes et al., 2020).

También es posible que un estudio más detallado en relación a taxa superiores, como las tribus o linajes, muestre una mayor influencia de la conservación de nicho filogenético en la dispersión (o no) de estos grupos. Es necesario tener en cuenta que el 82% de las dispersiones analizadas ocurrieron, en su gran mayoría, a nivel de especies y durante los últimos 15 millones de años analizados. Es decir, nuestros resultados no implican que el conservacionismo de nicho filogenético no haya tenido un papel relevante en períodos anteriores de la historia evolutiva de los Triatominae, durante los cuales los linajes se mantuvieron aislados geográficamente. De acuerdo con Ferrari et al. (2022) las áreas soportadas por taxa superiores (como CEC para los Triatomini del Sur y DNO para los Rhodniini en este trabajo) pueden ser interpretadas en base a limitaciones ecológicas.

Otro factor importante para la delimitación del nicho ecológico (y, por lo tanto, de su papel en la evolución de un grupo) son las interacciones bióticas, que en el caso de los Triatominae son difíciles de elucidar, puesto que se consideran bastante

generalistas en relación a sus hospederos (en general, mamíferos, aves y otros vertebrados) (Lent & Wygodzinsky, 1979; Galvão & Justi, 2015), observándose gran plasticidad en sus patrones de uso de hospederos (Rabinovich et al., 2011). Sin embargo, algunos trabajos han mostrado ciertos grados de preferencia por algún tipo de hospedero en particular (e.g. Emmanuelle-Machado et al., 2002; Gurtler et al., 2009; Cecere et al., 2016; Cantillo-Barraza, 2015) e incluso se han publicado listas actualizadas de hospederos para algunas especies (e.g. Georgieva et al., 2017), lo que podría contribuir a estudiar los aspectos bióticos que delimitan el nicho de las especies de Triatominae.

Más allá de las especificidades de cada especie y sus potenciales hospederos, algunos eventos climáticos o geológicos de grandes proporciones causaron cambios en la distribución de grandes grupos en general (e.g. mamíferos, aves) (Pelegri et al., 2018; Blois & Hadly, 2009; Antonelli et al., 2018; Silvestro et al., 2019). Algunos ejemplos de estos eventos son los óptimos climáticos del Eoceno y el Mioceno, el descenso gradual de las temperaturas a partir del Mioceno medio (Westerhold et al., 2020); los eventos asociados a los picos de elevación Andina y a la evolución de la Amazonia, como la formación del Sistema Pebas y las subsecuentes introgresiones marinas y su posterior evolución a un sistema fluvial (Hoorn et al., 2020); los intercambios bióticos entre el Caribe y Sudamérica (Iturralde-Vinent, 2006); el surgimiento del Istmo de Panamá y el posterior Gran Intercambio Biótico Americano (Hoorn et al., 2010). Por lo cual, independientemente del carácter generalista de la mayoría de los Triatominos, los componentes bióticos del nicho (como los hospederos) y sus patrones de dispersión histórica pueden ser determinantes para entender los patrones de dispersión de los linajes de Triatominae.

También en referencia a las interacciones bióticas, es importante destacar que algunos grupos se diferencian, no solo en su preferencia por determinado tipo de hospedero, sino también en los lugares donde nidifican (que normalmente están asociados con el tipo de hospedero) (Abad-Franch & Gurgel-Gonçalves, 2021), lo que puede generar heterogeneidad de nicho y especiación incluso dentro de un área climáticamente estable. Por ejemplo, Calderón & Gonzales (2020) estudiaron la relación entre la distribución de las palmeras y representantes del género *Rhodnius* en América Central y del Sur. Estos autores concluyeron que ambos grupos poseen nichos climáticos similares y, si bien la presencia de las palmeras no es indispensable para detectar la presencia de *Rhodnius*, las áreas habitadas por las palmeras resultan más aptas para estos triatominos, tanto por el microclima como por la presencia de hospederos que visitan sus copas (Calderón &

Gonzales, 2020).

Durante la discusión de los principales picos y rutas de dispersión de los Triatominae a través del tiempo, varios de estos aspectos fueron levantados. Si bien la comparación de los modelos en si no arrojó resultados conclusivos en relación a la conservación de nicho, el análisis más detallado de las rutas de dispersión y de la distribución actual de las especies, arrojó un patrón general bastante interesante sobre la tendencia de conservación (o no) de nicho de estos linajes a lo largo de su historia evolutiva.

De acuerdo con Wiens (2004) aislamiento geográfico por conservacionismo de nicho no implica que las especies permanezcan idénticas a través de largos períodos de tiempo, sino que tienden a mantener las características ecológicas que previenen la dispersión a través de una barrera en el intervalo de tiempo de la divergencia de un linaje. Hwa & Wiens (2013) proponen una visión un poco distinta a la tradicional en relación a la conservación del nicho. Estos autores describen escenarios en los cuales las especies mantienen o divergen su nicho climático en función del tipo de variación climática, del paisaje y del grado de constancia de nicho de cada una de las especies (Hwa & Wiens, 2013).

A partir de la discusión en las secciones anteriores, emerge la idea de que, al menos los grandes linajes de Triatominae y la mayoría de las especies analizadas en profundidad, se comportaron como lo esperado para especies con constancia de nicho (Hwa & Wiens, 2013) ante los cambios climáticos y del paisaje ocurridos en los últimos 52 Ma. En períodos de relativa estabilidad climática, los linajes de Triatominae tiendieron a diversificar su nicho dentro del área ancestral, posiblemente en respuesta a la heterogeneidad ambiental dentro de estas áreas. Además, las especies de Triatominae parecen responder con diferenciación de nicho ante cambios graduales en la elevación, formando especies nuevas en distintos estratos de altitud, lo que ya fue observado para hemípteros en China, por Li et al. (2020). Por otra parte, en períodos de cambio climático gradual o cambios drásticos en el paisaje, las especies tendieron a mantener su nicho ecológico, dispersándose hacia áreas más favorables, ya sea por el surgimiento de áreas contiguas con características similares al área ancestral, o por la extinción de localidades con condiciones favorables en sus áreas de origen.

6. CONCLUSIONES

Los eventos de dispersión de linajes a lo largo de la historia evolutiva de los Triatominae fueron cruciales para el ensamblaje actual de estas especies en los biomas del nuevo mundo. El origen de esta subfamilia fue estimado en CEC+AMA hace alrededor de 52 Ma, cuando las condiciones en esta región eran probablemente áridas. Los eventos de dispersión a partir de entonces no fueron constantes a lo largo del tiempo, sino que se distribuyeron en tres grandes picos, separados por dos valles con frecuencias de dispersión relativamente bajas o nulas.

El patrón temporal de las frecuencias de dispersión parece corresponderse con los principales cambios climáticos ocurridos en los últimos 52 Ma. El primer y el último pico ocurrieron durante un descenso gradual en las temperaturas a partir del Óptimo Climático del Eoceno Temprano y el Óptimo Climático del Mioceno Medio, respectivamente. El primer pico de dispersiones (45 a 32 Ma) coincide con el cambio de rango de la Tribu Rhodniini hacia DNO y del linaje de los Triatomini del Norte hacia MES. Los Triatomini del Sur permanecieron en CEC, y todos los representantes de la subfamilia se extinguieron en AMA durante este período. Durante los períodos de estabilidad climática, intermediarios entre el primer y último pico de dispersiones, la mayoría de los linajes de Triatominae se diversificaron dentro de sus áreas de origen, excepto por algunos representantes de los Triatominae del Norte que se dispersaron entre 30 y 20 Ma, correspondiéndose con el segundo pico de dispersiones.

El 82% de los eventos de dispersión contabilizados ocurrieron en los últimos 15 Ma, a partir del Óptimo climático del Mioceno Medio. Debido a que la mayoría de las especies se originó dentro de las áreas ancestrales de los tres principales linajes (CEC, DNO y MES), las dispersiones dentro de este último pico tuvieron como principales fuentes a estas tres áreas, y como principales receptoras a sus áreas contiguas. Durante todo el período estudiado, pero principalmente en los últimos 15 Ma, los eventos de dispersión estuvieron fuertemente influenciadas por la orogénesis de los Andes centrales y del norte y por la evolución de la región Amazónica. Otros eventos geológicos como la máxima exposición de la Cresta de Aves (34 Ma) y el proto-istmo de Panamá (alrededor de 20 Ma) pueden haber sido relevantes para las dispersiones a larga distancia de los Triatomini del Norte entre MES y CEC y MES y WIN durante el segundo pico de dispersiones. Eventos tectónicos en América del Norte y Central que provocaron cambios

en la elevación, parecen tener influencia en la dispersión de los Triatomini del Norte desde MES hacia NEA y hacia AMA durante el tercer pico de dispersiones. Por último, la emergencia del istmo de Panamá (7 a 2.5 Ma) permitió la dispersión de los representantes de este linaje hacia AMA durante el último pico de dispersiones.

De acuerdo a la metodología establecida no es posible afirmar que la conservación de nicho ecológico a nivel filogenético haya tenido un papel relevante para las dispersiones de linajes de Triatominae. Sin embargo, hemos discutido como la dirección, frecuencia y tiempo de estos eventos se asocian con eventos climáticos y geológicos. También discutimos sobre la forma en que estos eventos parecen haber influenciado la distribución actual de las especies de Triatominae. De esta discusión se desprende que, tanto los ancestrales de los tres principales linajes, como la mayoría de las especies estudiadas en el último pico de dispersiones (15-0 Ma), parecen comportarse como especies con constancia de nicho (Hwa & Wiens, 2013). En general, en períodos de estabilidad climática, o de cambios graduales en el paisaje, ocurrió la diversificación de los Triatominae dentro de sus áreas de origen. Por otra parte, en períodos de cambios climáticos graduales, o cambios drásticos en el paisaje, los Triatominae tendieron a dispersarse, manteniendo su nicho ancestral. Además, a partir de la discusión podemos observar que los cambios graduales en la altitud parecen ser relevantes para la divergencia de nicho entre los Triatominos.

La divergencia entre hipótesis filogenéticas, hipótesis de áreas y abordajes metodológicos con otros estudios relativos a los Triatominae dificultan la comparación de los resultados del presente trabajo con otros similares. Sin embargo, pudimos establecer algunos paralelismos interesantes en relación a las áreas ancestrales de los tres principales linajes y/o al intervalo de tiempo en el cual se originaron. Varios autores ubican al ancestral de los Triatominae en América del Sur en la primera mitad del Eoceno (e.g. Patterson & Gaunt, 2010; Bargues, 2000; Justi et al., 2016; Ceccarelli et al., 2019). Mientras que otros (como Schofield & Galvao, 2009) ubican al ancestral de los Triatominae en el Cerrado y Chaco, pero en un período mucho más reciente, cercano al inicio del Mioceno. El origen geográfico de los Rhodniini en un área dentro de CEC+ AMA coincide relativamente entre varios autores (incluido el presente trabajo) (e.g. Schofield & Galvao, 2009; de Paula et al., 2021; Hernandez et al., 2020), pero en un período de tiempo mucho más reciente (Mioceno). También coincidimos con Schofield & Galvao (2009) con el origen de la Tribu Triatomini en CEC y la posterior dispersión de los Triatomini del Norte hacia MES, pero,

nuevamente, las épocas (y por lo tanto las condiciones climáticas de las áreas de origen) no son compatibles. Por otra parte, Borges (2000) considera que los dos linajes de Triatomini podrían tener orígenes independientes. Sin embargo, ubica a los Triatomini del Sur en CEC y a los Triatomini del Norte en MES en períodos de tiempo similares a los considerados en este trabajo. Dadas las enormes diferencias en los abordajes, no fue posible establecer comparaciones relevantes con la mayoría de estos autores en relación a linajes más derivados.

La hipótesis filogenética utilizada por Justi et al. (2016) es bastante similar a la de Ceccarelli et al, (2018) utilizada en el presente trabajo y es posible establecer paralelismos entre las hipótesis de áreas empleadas. Sin embargo, la dificultad en la comparación está dada, principalmente, por la diferencia de abordajes. Mientras que Justi et al. (2016) busco entender los principales eventos vicariantes, en este trabajo el enfoque fue en las rutas de dispersión. Por lo tanto, varios eventos discutidos aquí no son discutidos por Justi et al. (2016) y viceversa. De los resultados expuestos por Justi et al. (2016) puede interpretarse que estos autores ubican a los principales linajes en áreas similares y en períodos similares en el tiempo. Los tiempos de divergencia estimados por Justi et al. (2016) son, en general, más recientes que los estimados en el presente trabajo. Esto se debe a que, desde nuestra perspectiva, el evento cladogenético es previo a la dispersión, mientras que desde una perspectiva vicariante (Justi et al., 2016) el evento cladogenético y el evento vicariante son concomitantes. La diferencia en las perspectivas genera también grandes divergencias en la interpretación de las áreas ancestrales a medida que se avanza en el tiempo. Sin embargo, coincidimos con Justi et al. (2016) en que la historia de los Triatominae en las Américas está fuertemente ligada con la evolución de los Andes y de la región Amazónica, y que los cambios en los últimos 10 millones de años fueron cruciales para la dispersión de los Triatominae a través de los biomas Neotropicales.

AMA es la segunda unidad geográfica con mayor riqueza de especies de Triatominae, y su evolución fue muy importante para los patrones de dispersión de linajes de estos organismos. Sin embargo, observamos a partir de este análisis que la mayoría de las especies que allí ocurren no son endémicas de AMA, sino que provienen principalmente de dispersiones a partir de CEC, DNO y MES en los últimos 15 Ma, y muchas de ellas ocurren en los límites de AMA con otras unidades biogeográficas. Algo similar ocurre con ATF, que no posee especies endémicas, a pesar de ser la tercera unidad más rica en especies. Las especies que ocurren en ATF actualmente provienen principalmente de

dispersiones a partir de CEC en los últimos 15 Ma. Los resultados de nuestra reconstrucción (origen y diversificación de los tres principales linajes de Triatominae en CEC, MES Y DNO) explicarían el patrón observado por Ceccarelli et al. (2019) en el cual las especies son más próximamente relacionadas entre sí en áreas más secas y menos forestadas (como DNO y MES), mientras que coocurren con especies más distantes en los bosques húmedos tropicales (como AMA).

CONSIDERACIONES FINALES

La evolución de los Triatominae en el nuevo mundo estuvo fuertemente influenciada por eventos relacionados a la orogénesis de los Andes y la evolución de la cuenca Amazónica en los últimos 52 Ma. Esto ya había sido constatado por Justi et al. (2016) y otros autores, pero no había sido estudiado, hasta el momento, con un enfoque en los eventos de dispersión de linajes y a las rutas de dispersión utilizadas por sus representantes. Como también fue constatado por Justi et al. (2016), los Triatomini del Norte participaron de dispersiones a larga distancia entre Mesoamérica y América del Sur, en un período en el cual el Istmo de Panamá no estaba establecido (entre 35 y 20 Ma). Es posible que una ruta a través del Caribe, asociada con otros factores, haya facilitado estas dispersiones, pero sería interesante estudiar más a fondo los procesos subyacentes.

La influencia de la orogénesis de los Andes y la evolución de la cuenca amazónica en la biodiversidad neotropical ya ha sido constatada por diversos trabajos y para varios organismos (e.g. Antonelli et al., 2018). Sin embargo, este trabajo presenta un ejemplo detallado de como la evolución de la cuenca amazónica influyó fuertemente en especies que, en su origen, no ocurrían en la región amazónica en sí, sino en áreas climáticamente muy distintas como CEC, DNO y MES.

Además, en este análisis se constató que los picos de dispersiones coinciden, en su mayor parte, con períodos de cambio gradual en las temperaturas. En períodos con temperaturas relativamente constantes, la mayor parte de los linajes se diversificó dentro de sus áreas de origen. Este patrón general coincide con el esperado para especies con constancia de nicho, como fue propuesto por Hwa & Wiens (2013). Entender mejor como tienden a comportarse las especies de Triatominae ante diferentes tipos de cambios climáticos y de paisaje, en relación a la dispersión, puede ayudar a tomar decisiones relacionadas a la salud pública, debido a la importancia epidemiológica de estos organismos.

Por último, en relación a la historia evolutiva de los Triatominae en el Nuevo Mundo, consideramos que, más allá de todas las diferencias citadas con Justi et al. (2016), ambos análisis son más bien complementares. Un trabajo futuro que combine ambas perspectivas bajo una misma hipótesis filogenética y una clasificación de áreas más adecuada para los Triatominae (e.g. Ferrari et al., 2022) podría elucidar de una forma más

amplia el papel de la vicarianza y la dispersión de linajes de esta subfamilia en el Nuevo Mundo y su relación con la evolución de los Andes y la región amazónica.

REFERENCIAS

ABAD-FRANCH, F. & MONTEIRO, F. (2007). (Heteroptera: Reduviidae): Implications for Chagas disease surveillance in humid forest ecoregions. **Memorias do Instituto Oswaldo Cruz**, 102, 57-69.

ABAD-FRANCH, F. & GURGEL-GONCALVES, R. (2021). The Ecology and Natural History of Wild Triatominae in the Americas. Chap. 16. 387-445 pp. IN: Guarneri, A. and M. Lorenzo (Eds.). *Triatominae - The Biology of Chagas Disease Vectors*. **Springer Nature Switzerland AG**. 642 pp. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-64548-9>.

ALI, J. (2011) Colonizing the Caribbean: is the GAARlandia land-bridge hypothesis gaining a foothold? **Journal of Biogeography**, 39, 431–433

ANTONELLI, A. & SANMARTÍN, I. (2011). Why are there so many plant species in the Neotropics? **Taxon**, 60, 403-414.

ANTONELLI, A., ZIZKA, A., CARVALHO, F. A., SCHARN, R., BACON, C. D., SILVESTRO, D. & CONDAMINE, F. L. (2018). Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 115, 6034-6039. <https://doi.org/10.1073/pnas.1713819115>

BARGUES, M., MARCILLA, A., RAMSEY, J., DUJARDIN, J., SCHOFIELD, C. & MAS-COMA, S. (2000). Nuclear rDNA-based Molecular Clock of the Evolution of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae), Vectors of Chagas Disease. **Mem Inst Oswaldo Cruz**, 95, 567-573.

BLOIS, J. & HADLY, E. (2009). Mammalian Response to Cenozoic Climatic Change. **Rev. Earth Planet. Sci.**, 37, 181–208.

BURNHAM, K. & ANDERSON, D. (2002). Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. 2a. ed, New York, **Springer**, 515 p.

CALDERON, J. & GONZALEZ, 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>

CANTILLO-BARRAZA, O., GARCÉS, E., GÓMEZ-PALACIO, A., CORTÉS, L., PEREIRA, A., MARCET, P., JANSEN, A. & TRIANA-CHÁVEZ, O. (2015) Eco-epidemiological study of an endemic Chagas disease region in northern Colombia reveals the importance of *Triatoma maculata* (Hemiptera:Reduviidae), dogs and *Didelphis marsupialis* in *Trypanosoma cruzi* maintenance. **Parasites & Vectors**, 8:482. DOI 10.1186/s13071-015-1100-2

CECCARELLI, S., BALSALOBRE, A., MEDONE, P., CANO, M., GONÇALVES, R., FELICIANGELI, D., ... & RABINOVICH, J. (2018). Data Descriptor: DataTri, a database of American triatomine species occurrence. **Scientific Data**, 5, 18007. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.71>

CECCARELLI, S., JUSTI, S. A., RABINOVICH, J. E., DINIZ FILHO, J. A. F. & VILLALOBOS, F. (2019). Phylogenetic structure of geographical co-occurrence among New World Triatominae species, vectors of Chagas disease. **Journal of Biogeography**, 00, 1-14. <https://doi.org/10.1111/jbi.13810>

CECERE, M., LEPORACE, M. FERNANDEZ, M. ZARATE, J.M MORENO, C., GURTNER, R. & CARDINAL. M. (2016). Host-Feeding Sources and Infection With *Trypanosoma cruzi* of *Triatoma infestans* and *Triatoma eratyrsiformis* (Hemiptera: Reduviidae) From the Calchaqui Valleys in Northwestern Argentina. **Journal of Medical Entomology**, 1–8. doi: 10.1093/jme/tjw002

COLINVAUX, P. & DE OLIVEIRA, P. (2001). Amazon plant diversity and climate through the Cenozoic. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 166, 51-63.

CRISP, M. D., ARROYO, M. T.K., COOK, L. G., GANDOLFO, M. A., JORDAN, G. J., MCGLONE, M. S., ... & LINDER, H. P. (2009). Phylogenetic biome conservatism on a global scale. **Nature**, 458, 754-756. <https://doi.org/10.1038/nature07764>

DE PAULA, A., BARRETO, C., TELMO, M., DIOTAIUTI, L., & GALVÃO, C. (2021). Historical biogeography and the evolution of hematophagy in Rhodniini (Heteroptera: Reduviidae: Triatominae). **Frontiers in Ecology and Evolution**, 9, 1-13.

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 Conservation and Diversity**, 6, 704–714. <https://doi.org/10.1111/icad.12025>

DONATO, M. POSADAS, P., MIRANDA-ESQUIVEL, D., ORTIZ JAUREGUIZAR, E. & CLADERA, G. (2003). Historical biogeography of the Andean region: evidence from *Listroderina* (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhini) in the context of the South American geobiotic scenario. **Biological Journal of the Linnean Society**, 80, 339–352.

DONATO, M. (2006) Historical biogeography of the family Tristiridae (Orthoptera: Acridomorpha) applying dispersal–vicariance analysis. **Journal of Arid Environments**, 66, 421–434.

EMMANUELLE-MACHADO, P., KOERICH, L. DE BONI JOUKOSKI, D., CARVALHO-PINTO, C., GRISARD, E. & STEINDEL, M. (2002). Biology of *Triatoma klugi* Carcavallo, Jurberg, Lent & Galvão 2001 (Heteroptera: Reduviidae) under Laboratory Conditions: Effects of Distinct Blood Sources and Susceptibility to *Trypanosoma cruzi* and *Trypanosoma rangeli*. **Mem Inst Oswaldo Cruz**, 97, 583-587.

EPSKAMP, S., CRAMER, A., WALDORP, L., SCHMITTMANN, V., & BORSBOOM, D. (2012). qgraph: Network visualizations of relationships in psychometric data. **Journal of Statistical Software**, 48, 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v048.i04>

ESRI 2018. ArcGIS Desktop: Versión 10.6. Redlands, CA: Sistemas Ambientales Instituto de investigación.

FERGNANI, P., RUGGIERO, A., CECCARELLI, S., MENU, F., & RABINOVICH, J. (2013). Large-scale patterns in morphological diversity and species assemblages in Neotropical Triatominae (Heteroptera: Reduviidae). **Memorias do Instituto Oswaldo Cruz**, 108, 997–1008. <https://doi.org/10.1590/0074-0276130369>

FERRARI, L., Valencia-Moreno, M. & BRYAN, S. (2007) Magmatism and tectonics of the Sierra Madre Occidental and its relation with the evolution of the western margin of North America. **Geological Society of America Special Papers**, 422, 1-39.

FERRARI, A. (2017). Biogeographical units matter. **Australian Systematic Botany**, 30, 391-402.

FERRARI, A., JANISCH ALVARES, D. BURATTO, P. & RIBEIRO BARAO, K. (2022). Distribution patterns of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) in the Americas: an analysis based on networks and endemism. **Cladistics**, 0, 1–19.

FICK, S. & HIJMAN R. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, 37, 4302-4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>

FRUCHTERMAN, T. & REINGOLD, E. (1991) Graph Drawing by Force-directed Placement. **Software-practice and experience**, 21, 1129-1164.

GALVÃO, C., & JUSTI, S. A. (2015). An overview on the ecology of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae). **Acta Tropica**, 151, 116–125. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2015.06.006>

GEORGIEVA, A., GORDON, E. & WEIRAUCH, C. (2017) Sylvatic host associations of Triatominae and implications for Chagas disease reservoirs: a review and new host records based on archival specimens. **PeerJ**, 5: e3826. DOI 10.7717/peerj.3826

GILLESPIE, R., BALDWIN, B., WATERS, J., FRASER, C., NIKULA, R., & RODERICK, G. (2012). Long-distance dispersal: a framework for hypothesis testing. **Trends in Ecology & Evolution**, 27, 47–56. doi:10.1016/j.tree.2011.08.009

GILLUNG, J. (2011). Biogeografia: a história da vida na Terra. **Revista da Biologia**. Vol. Esp. Biogeografia, 1-5.

GORLA, D., DUJARDIN, J., & SCHOFIELD, C. (1997). Biosystematics of old world triatominae. **Acta Tropica**, 63, 127-140.

GRIFFITHS, A., SILMAN, M., FARFAN-RIOS W., FEELEY, K., GARCÍA -CABRERAK., MEIR, P., SALINAS, N., SEGOVIA, R. & DEXTER. K. (2021). Evolutionary Diversity Peaks at Mid-Elevations Along an Amazon-to-Andes Elevation Gradient. **Frontiers in Ecology and Evolution**, 9, 1-10.

GURTLER, R., CEBALLOS, L., ORDOÑEZ-KRASNOWSKI, P., LANATI, L., STARIOLO, R. & KITRON, U. (2009) Strong Host-Feeding Preferences of the Vector *Triatoma infestans*

Modified by Vector Density: Implications for the Epidemiology of Chagas Disease. **PLoS Negl Trop Dis** 3, e447. doi:10.1371/journal.pntd.0000447

HACKEL, J. & SANMARTÍN I. (2021). Modelling the tempo and mode of lineage dispersal. **Trends in Ecology & Evolution**, 36, 1102-1112.

HERNÁNDEZ, C., ARISTEU DA ROSA, J., VALLEJO, G., GUHL, F., & RAMÍREZ, J. (2020). Taxonomy, evolution, and biogeography of the Rhodniini tribe (Hemiptera: Reduviidae). **Diversity**, 12, 1-28.

HAWKINS, B., FIELD, R., CORNELL, H., CURRIE, D., GUÉGAN, J., KAUFMAN, D. ... & TURNER, J. (2003). Energy, water and broad-scale geographic patterns of species richness. **Ecology**, 84, 3105-3117.

HAWKINS, B. A. & DEVRIES, P. J. (2009). Tropical niche conservatism and the species richness gradient of North American butterflies. **Journal of Biogeography**, 36, 1698-1711. www.blackwellpublishing.com/jbi doi:10.1111/j.1365-2699.2009.02119.x

HOORN, C, WESSELINGH, F., TER STEEGE, H., BERMUDEZ, M., MORA, A., SEVINK, J., ... & ANTONELLI, A. (2010). Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. **Science**, 330, 927-931.

HOORN, C., BOSCHMAN, L., KUKLA, T., SCIUMBATA, M. & VAL, P. (2020). The Miocene wetland of western Amazonia and its role in Neotropical biogeography. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 199, 25–35.

HWA, X. & WIENS, J. (2013) How Does Climate Influence Speciation? **The American Naturalist**, 82, 1-12.

HWANG, W. S. & WEIRAUCH, C. (2012). Evolutionary History of Assassin Bugs (Insecta: Hemiptera: Reduviidae): Insights from Divergence Dating and Ancestral State Reconstruction. **PLoS ONE**, 7, e45523.

HERNÁNDEZ, C., DA ROSA, J., VALLEJO, G., FELIPE GUHL, F. & RAMÍREZ, J. (2020) Taxonomy, Evolution, and Biogeography of the Rhodniini Tribe (Hemiptera: Reduviidae). **Diversity**, 12, 97.

IBARRA-CERDEÑA, C., ZALDÍVAR-RIVERÓN, A., PETERSON, A., SÁNCHEZ-CORDERO, V. & RAMSEY, J. (2014). Phylogeny and Niche Conservatism in North and Central American Triatomine Bugs (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae), Vectors of Chagas ' Disease. **PLoS Neglected Tropical Diseases** 8, e3266. https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0003266

ITURRALDE-VINENT, M. (2006). Meso-Cenozoic Caribbean Paleogeography: Implications for the Historical Biogeography of the Region. **International Geology Review**, 48, 791–827.

ITURRALDE-VINENT, M. & MACPHEE, R. (1999). Paleogeography of the Caribbean

Region: Implications for Cenozoic biogeography. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 238, 1-95.

JUSTI, S., RUSSO, C., MALLET, J., OBARA, M. & GALVÃO, C. (2014). Molecular phylogeny of Triatomini (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). **Parasites and Vectors**, 7, 149. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-7-149>.

JUSTI, S., GALVÃO, C. & SCHRAGO, C. (2016) Geological Changes of the Americas and their Influence on the Diversification of the Neotropical Kissing Bugs (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). **PLoS Neglected Tropical Diseases**, 10, e0004527.

JUSTI, S. & GALVÃO, C. (2017). The evolutionary origin of diversity in Chagas disease vectors. **Trends in Parasitology**, 33, 42–52. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2016.11.002>

LEE, B. Y., BACON, K., BOTTAZZI, M. & HOTEZ, P. (2013). Global economic burden of Chagas disease: A computational simulation model. **The Lancet Infectious Diseases**, 13, 342-348. [http://dx.doi.org/10.1016/S1473-3099\(13\)70002-1](http://dx.doi.org/10.1016/S1473-3099(13)70002-1)

LENT, H. & WYGODZINSKY, P. (1979). Revision of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae), and their significance as vectors of Chagas' disease. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 163, 123-520.

LI, J., LI, Q., WU, Y., YE, L., LIU, H., WEI, J., & HUANG, X. (2021). Mountains act as museums and cradles for hemipteran insects in China: Evidence from patterns of richness and phylogenetic structure. **Global Ecology and Biogeography**, 30, 1070-1085.

LÖWENBERG-NETO, P. & DE CARVALHO, C. (2020). Neotropical endemism and dispersal events between tropical and extra-tropical regions underlay the reticulate assemblages of muscid flies. **Journal of Biogeography**, 00, 1-11. <https://doi.org/10.1111/jbi.13835>

NOIREAU, F. & DUJARDIN, J. (2010). Biology of Triatominae. In: Tibayrenc M, Telleria J (Eds) American Trypanosomiasis Chagas disease: One hundred years of research. **Elsevier**, p 149-168.

MAGUIRE, K. & STIGALL, A. (2008). Paleobiogeography of Miocene Equinae of North America: A phylogenetic biogeographic analysis of the relative roles of climate, vicariance, and dispersal. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 267, 175-184.

MATZKE, N. (2013) Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing. **Frontiers of Biogeography**, 5, 1948-6596.

MATZKE, N. (2014) Model Selection in Historical Biogeography Reveals that Founder-Event Speciation Is a Crucial Process in Island Clades. **Syst. Biol.** 63, 951–970.

MATZKE, N. (2021). Statistical comparison of DEC and DEC+ J is identical to comparison of two ClaSSE submodels, and is therefore valid.

MITTELBACH, G. & SCHEMSKE, D. (2015). Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. **Trends in Ecology and Evolution**, 30, 241-247. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2015.02.008>

MIX, H., MULCH, A., KENT-CORSON, M. & CHAMBERLAIN, P. (2011). Cenozoic migration of topography in the North American Cordillera. **Geology**, 39, 87-90. doi: 10.1130/G31450.1

MOO-LLANES, D., MONTES DE OCA-AGUILAR, A. & RODRIGUEZ-ROJAS, J. (2020) Pattern of climate connectivity and equivalent niche of Triatominae species of the Phyllosoma complex. **Medical and Veterinary Entomology**, doi: 10.1111/mve.1246

MONTEIRO, F., WEIRAUCH, C., FELIX, M., LAZOSKI, C. & ABAD-FRANCH, F. (2018). Evolution, Systematics, and Biogeography of the Triatominae, Vectors of Chagas Disease. **Advances in Parasitology**, 99, 265-344.

MORRONE, J. (2014) Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. **Zootaxa**, 3782, 001–110.

MORRONE, J. (2015) Biogeographical regionalisation of the Andean region. **Zootaxa** 3936, 207-236.

OHBA, M. & UEDA, H. (2010). A GCM Study on Effects of Continental Drift on Tropical Climate at the Early and Late Cretaceous. **Journal of the Meteorological Society of Japan**, 88, 869-881.

OLSON, D., DINERSTEIN, E., WIKRAMANAYAKE, E., BURGESS, N., POWELL, G., UNDERWOOD, E., ... & KASSEM, K. (2001) Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. **BioScience** ,51, 934-938.

ORNELAS, J., GONZALEZ, C., ESPINOSA DE LOS MONTEROS, A., RODRIGUEZ-GOMEZ, F. & GARCIA-FERIA, L. (2013). In and out of Mesoamerica: temporal divergence of Amazilia hummingbirds pre-dates the orthodox account of the completion of the Isthmus of Panama. **J. Biogeogr.** doi:10.1111/jbi.12184

PARADIS, E. & SCHLIEP, K. (2019). ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. **Bioinformatics**, 35, 526-528.

PAVAN, M., LAZOSKI, C & MONTEIRO, F. (2021). Speciation Processes in Triatominae. Chap. 3. 39-64 pp. IN: Guarneri, A. and M. Lorenzo (Eds.). Triatominae - The Biology of Chagas Disease Vectors. **Springer Nature Switzerland AG**. 642 pp. https://doi.org/10.1007/978-3-030-64548-9_{225702}.

PATTERSON, J. & GAUNT, M. (2010). Phylogenetic multi-locus codon models and molecular clocks reveal the monophyly of haematophagous reduviid bugs and their evolution at the formation of South America. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 56, 608–621.

PELEGRIN, S., GAMBOA, S., MENÉNDEZ, I., & HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, M. (2018) El Gran Intercambio Biótico Americano: una revisión paleoambiental de evidencias aportadas por mamíferos y aves neotropicales. **Ecosistemas**, 27, 5-1.

PEREZ-MOLINA, J. A. & MOLINA, I. (2018). Chagas disease. **The Lancet**, 391, 82-94. [http://dx.doi.org/10.1016/S0140-6736\(17\)31612-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0140-6736(17)31612-4)

POINAR, G. (2005). *Triatoma dominicana* sp. n. (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae), and *Trypanosoma antiquus* sp. n. (Stercoraria: Trypanosomatidae), the First Fossil Evidence of a Triatomine-Trypanosomatid Vector Association. **Vector-borne and zoonotic diseases**, 5, 72-81.

POINAR, G. (2013) *Panstrongylus hispaniolae* sp. n. (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae), a new fossil triatomine in Dominican amber, with evidence of gut flagellates. **Palaeodiversity** 6, 1–8.

QUEIROZ, A. (2005). The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. **Trends in Ecology and Evolution**, 20, 68-73.

RABINOVICH, J., KITRON, U., OBED, Y., YOSHIOKA, M., GOTTDENKER, N., & CHAVES, L. (2011). Ecological patterns of blood-feeding by kissing-bugs (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, 106, 479-494.

REE, R., MOORE, B., WEBB, C. & DONOGHUE, M. (2005) A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees. **Evolution**, 59, 2299–2311.

REE, R. & SMITH, S. (2008) Maximum Likelihood Inference of Geographic Range Evolution by Dispersal, Local Extinction, and Cladogenesis. **Syst. Biol.** 57, 4-14.

REE, R. & SANMARTIN, I. (2018) Conceptual and statistical problems with the DEC+J model of founder-event speciation and its comparison with DEC via model selection. **J Biogeogr.**, 00, 1–9. <https://doi.org/10.1111/jbi.13173>

RENNER, S. (2005). Relaxed molecular clocks for dating historical plant dispersal events. **Trends in Plant Science**, 10, 550–558.

RODRIGUERO, M., & GORLA, D. (2004). Latitudinal gradient in species richness of the New World Triatominae (Reduviidae). **Global Ecology and Biogeography**, 13, 75–84. <https://doi.org/10.1111/j.1466-882X.2004.00071.x>

RONCAL, J., COUDERC, M., BABY, P., KAHN, F., MILLAN, B., MEEROW, A. & PINTAUD, J. (2015). Palm diversification in two geologically contrasting regions of western Amazonia. **Journal of Biogeography**. doi:10.1111/jbi.12518

ROSS, J. (2016). O relevo brasileiro no contexto da América do Sul. **Revista Brasileira de Geografia**, 61, 21-58.

SANMARTÍN, I. (2016). Modelos probabilísticos em biogeografia. Capítulo 7. In CARVALHO, C. & ALMEIDA, E. (2016) Biogeografia da America do Sul: Análise de tempo, espaço e forma. 2a. ed. São Paulo: **Roca**. 309p.

SANMARTÍN, I. (2012). Historical Biogeography: Evolution in Time and Space. **Geography and Evolution**. DOI: 10.1007/s12052-012-0421-2.

SCHOFIELD, C. & GALVAO, C. (2009). Classification, evolution, and species groups within the Triatominae. **Acta Tropica**. 110, 88–100.

SILVESTRO, D., TEJEDOR, M., SERRANO-SERRANO, M., LOISEAU, O. V ROSSIER, V., ROLLAND, J., ZIZKA, A., ... & SALAMIN, N. (2019). Early Arrival and Climatically-Linked Geographic Expansion of New World Monkeys from Tiny African Ancestors. **Syst. Biol.**, 68, 78–92.

SIMON, M., GRETHERC, R. DE QUEIROZ, L., SKEMAE, C., PENNINGTONE, T. & HUGHES, C. (2009). Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. **PNAS**, 106, 20359–20364.

SOSA, V., ORNELAS, J., RAMÍREZ-BARAHONA, S. & GÁNDARA E. (2016). Historical reconstruction of climatic and elevation preferences and the evolution of cloud forest-adapted tree ferns in Mesoamerica. **PeerJ**, 4, e2696 <https://doi.org/10.7717/peerj.2696>

STEIN, A., GERSTNER, K., & KREFT, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology Letters**, 17, 866–880.

SWENSON, N. G. (2011). The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. **American Journal of Botany**, 98, 472-480. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000289>

VASCONCELLOS, M., COLLI, G. & CANNATELLA, D. (2020). Paleotemperatures and recurrent habitat shifts drive diversification of treefrogs across distinct biodiversity hotspots in sub-Amazonian South America. **J Biogeogr.**, 00, 1–16. <https://doi.org/10.1111/jbi.1399>

VERMEIJ, G. J. (1991). When biotas meet: Understanding biotic interchange. **Science**, 253, 1099-1104.

WEIRAUCH, C. (2021). Origin and Evolution of Triatominae. Chap. 1. 1-13 pp. IN: Guarneri, A. and M. Lorenzo (Eds.). Triatominae - The Biology of Chagas Disease Vectors. **Springer Nature Switzerland AG**. 642 pp. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-64548-9>.

WIENS, JOHN J. (2004) Speciation and Ecology Revisited: Phylogenetic Niche Conservatism and the Origin of Species. **Evolution**, 58, 193–197.

WESTERHOLD, T., MARWAN, N., DRURY, A., LIEBRAND, D., AGNINI, C., ANAGNOSTOU, E., ... & ZACHOS, J. (2020). An astronomically dated record of Earth's

climate and its predictability over the last 66 million years. **Science**, 369, 1383–1387.

WIENS, J. & DONOGHUE, M. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. **Trends in Ecology and Evolution**, 12, 639-644.

YU, Y., BLAIR, C. & HE, X. (2020) RASP 4: Ancestral State Reconstruction Tool for Multiple Genes and Characters, **Molecular Biology and Evolution**, 37, 604–606. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz257>

ZACHOS, J., PAGANI, M., SLOAN, L., THOMAS, E. & BILLUPS, K. (2001). Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. **Science**, 292, 686- 693. DOI: 10.1126/science.1059412

ZIZKA, A. (2019). Big data suggest migration and bioregion connectivity as crucial for the evolution of Neotropical diversity. **Frontiers of Biogeography**, 11, e40617. <https://doi.org/10.21425/f5fbg.40617>.

APENDICE 1

DIRECCIONALIDAD, TIEMPO Y TASA DE LOS EVENTOS DE DISPERSIÓN DE LINAJES DE TRIATOMINAE (INSECTA: HEMIPTERA) ENTRE BIOMAS EN EL NUEVO MUNDO

Marina de la Barrera Cardozo

Contenidos:

Tabla de contenidos (Pág. 91 y 92)

Material suplementar (Pág. 93 a 110)

Tabla de contenidos:

Figuras	Figura S1: Hipótesis filogenética utilizada en este trabajo (Ceccarelli et al. 2019).	Pág.93
	Figura S2: Valores continuos de la estacionalidad térmica (Bio4) para la región Neotropical.	Pág. 96
	Figura S3: Superposición de las unidades biogeográficas utilizadas con “clase 2” (valores de Bio4 inferiores al valor de la mediana).	Pág. 96
	Figura S4: Superposición de las unidades biogeográficas utilizadas con “clase 2” (valores de Bio4 inferiores al valor de la mediana).	Pág. 97
	Figura S5: Árbol resultante del análisis del modelo M8a, indicando las áreas ancestrales estimadas en los nodos.	Pág. 103
	Figura S6: Frecuencia de las probabilidades de los nodos en la reconstrucción más probable del modelo M8a.	Pág. 104
	Figura S7: Frecuencia de las probabilidades de los nodos en la reconstrucción más probable del modelo M8a para los distintos linajes estudiados.	Pág. 104
	Figura S8: Frecuencia de eventos de dispersión desde CEC hacia sus áreas receptoras en intervalos de 1Ma.	Pág. 105
	Figura S9: Frecuencia de eventos de dispersión desde DNO hacia sus áreas receptoras en intervalos de 1Ma.	Pág. 105
	Figura S10: Frecuencia de eventos de dispersión desde MES hacia sus áreas receptoras en intervalos de 1Ma.	Pág. 106
	Figura S11: Ocurrencia actual de <i>T. vitticeps</i>	Pág. 106

	Figura S12: Ocurrencia actual de los Triatomini del Norte que tuvieron como fuente de dispersiones a CEC entre 9 y 7 Ma.	Pág.107
	Figura S13: Ocurrencia actual de las especies <i>T. rubrovaria</i> , <i>T. costalimai</i> , <i>T. wygodzynski</i> , <i>T. williami</i> y <i>T. guazu</i> (descendientes del nodo 84), <i>T. sherlocki</i> , <i>T. melanocephala</i> , <i>T. klugi</i> y <i>T. carcavalloi</i> (descendientes del nodo 88) y <i>T. circummaculata</i> , pertenecientes a los Triatomini del Sur, que se dispersaron desde CEC entre 8 y 0 Ma.	Pág. 107
	Figura S14: Ocurrencia actual de las especies <i>T. guasayana</i> , <i>T.garciabesi</i> y <i>T. eratyrsiformis</i> , pertenecientes al linaje de los Triatomini del Sur, que se dispersaron desde CEC entre 8 y 0 Ma.	Pág. 108
	Figura S15: Ocurrencia actual de las especies <i>T. pseudomaculata</i> , <i>T. sordida</i> , <i>T. infestans</i> y <i>E. mucronatus</i> , pertenecientes al linaje los Triatomini del Sur, que se dispersaron desde CEC entre 8 y 0 Ma.	Pág. 108
	Figura S16: Ocurrencia actual de las especies <i>R.ecuadoriensis</i> , <i>R. colombiensis</i> y <i>R. pallescens</i> , pertenecientes a la Tribu Rhodniini, que se dispersaron desde DNO entre 14 y 3 Ma.	Pág. 109
	Figura S17: Ocurrencia actual de las especies <i>R. neivai</i> , <i>R. prolixus</i> , <i>R. nasutus</i> , y <i>P. coreodes</i> pertenecientes a la Tribu Rhodniini, que se dispersaron desde DNO entre 9 y 3 Ma.	Pág. 110
	Figura S18: Ocurrencia actual de las especies <i>T. recurva</i> , <i>T. sanguisuga</i> y <i>T. protracta</i> pertenecientes al linaje de los Triatomini del Norte, que se dispersaron desde MES entre 11 y 4 Ma.	Pág. 111
	Figura S19: Ocurrencia actual de las especies <i>T. dimidiata</i> , <i>T.rubrofasciata</i> y <i>H. matsunoi</i> , pertenecientes al linaje de los Triatomini del Norte, que se dispersaron desde MES entre 11 y 4 Ma.	Pág. 111
Tablas 	Tabla S1: Lista de especies utilizadas en el análisis con sus correspondientes códigos y el número de puntos de ocurrencia utilizados para cada especie.	Pág. 95
	Tabla S2: Matriz de incidencias de las especies de Triatominae en las áreas biogeográficas del nuevo mundo.	Pág. 96
	Tabla S3: Matriz de rutas de dispersión irrestrictas utilizada para los modelos M1a y M1b.	Pág. 98

<p>Tabla S4: Matriz de rutas de dispersión cis-climáticas de acuerdo con la mediana de la estacionalidad, utilizada para los modelos M2a y M2b.</p>	<p>Pág. 98</p>
<p>Tabla S5: Matriz de rutas de dispersión trans-climáticas de acuerdo con la mediana de la estacionalidad, utilizada para los modelos M3a y M3b</p>	<p>Pág. 99</p>
<p>Tabla S6: Matriz de rutas de dispersión cis-climáticas de acuerdo con la media de la estacionalidad, utilizada para los modelos M4a y M4b.</p>	<p>Pág. 99</p>
<p>Tabla S7: Matriz de rutas de dispersión trans-climáticas de acuerdo con la media de la estacionalidad, utilizada para los modelos M5a y M5b.</p>	<p>Pág. 100</p>
<p>Tabla S8: Matriz de rutas de dispersión cis-climáticas de acuerdo con la humedad, utilizada para los modelos M6a y M6b. (adaptado de Antonelli et al. 2020)</p>	<p>Pág. 100</p>
<p>Tabla S9: Matriz de rutas de dispersión trans-climáticas de acuerdo con la humedad, utilizada para los modelos M7a y M7b. (adaptado de Antonelli et al. 2020)</p>	<p>Pág. 100</p>
<p>Tabla S10: Matriz de rutas de dispersión con estratificación temporal, de acuerdo con la paleogeografía y evolución de los biomas (adaptado de Antonelli et al. 2020), utilizada para los modelos M8a y M8b.</p>	<p>Pág. 101-103</p>
<p>Tabla S11: Matriz que indica el total de eventos de dispersión, inferidos a partir del modelo seleccionado (M8a), desde las áreas fuentes hacia las áreas receptoras.</p>	<p>Pág. 103</p>

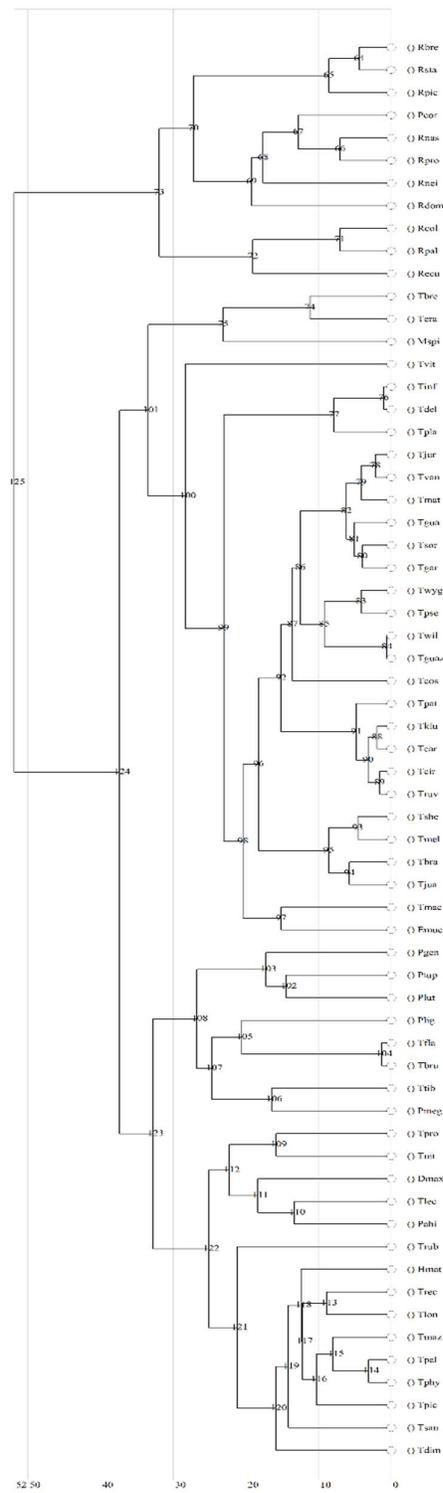


Figura S1: Hipótesis filogenética utilizada en este trabajo (Ceccarelli et al., 2019).

La codificación de las especies se explica en Tabla S1.

Tabla S1: Lista de especies utilizadas en el análisis con sus correspondientes códigos y el número de puntos de ocurrencia utilizados para cada especie.

Nombre científico	código	puntos de ocurrencia
<i>Dipetalogaster maxima</i>	Dmax	15
<i>Eratyrus mucronatus</i>	Emuc	88
<i>Hermanlenticia matsunoi</i>	Hmat	2
<i>Mepraia spinolai</i>	Mspi	21
<i>Paratriatoma hirsuta</i>	Pahi	58
<i>Psammolestes coreodes</i>	Pcor	104
<i>Pastrongylus geniculatus</i>	Pgen	611
<i>Pastrongylus lignarius</i>	Plig	68
<i>Pastrongylus lutzi</i>	Plut	518
<i>Pastrongylus megistus</i>	Pmeg	2564
<i>Pastrongylus tupynambai</i>	Ptup	15
<i>Rhodnius brethesi</i>	Rbre	12
<i>Rhodnius colombiensis</i>	Rcol	23
<i>Rhodnius domesticus</i>	Rdom	15
<i>Rhodnius ecuadoriensis</i>	Recu	42
<i>Rhodnius nasutus</i>	Rnas	67
<i>Rhodnius neivai</i>	Rnei	6
<i>Rhodnius pallescens</i>	Rpal	120
<i>Rhodnius pictipes</i>	Rpic	156
<i>Rhodnius proxilus</i>	Rpro	896
<i>Rhodnius stali</i>	Rsta	10
<i>Triatoma brasiliensis</i>	Tbra	1022
<i>Triatoma breyeri</i>	Tbre	8
<i>Triatoma bruneri</i>	Tbru	4
<i>Triatoma carcavalloii</i>	Tcar	13
<i>Triatoma circummaculata</i>	Tcir	26
<i>Triatoma costalimai</i>	Tcos	43
<i>Triatoma delpontei</i>	Tdel	41
<i>Triatoma dimidiata</i>	Tdim	2003
<i>Triatoma eratyrusiformis</i>	Tera	35
<i>Triatoma flavida</i>	Tfla	4
<i>Triatoma garciabesi</i>	Tgar	74
<i>Triatoma guasayana</i>	Tgua	212
<i>Triatoma guazu</i>	Tguaz	5
<i>Triatoma infestans</i>	Tinf	2714
<i>Triatoma juazeirensis</i>	Tjua	14
<i>Triatoma jurbergi</i>	Tjur	3
<i>Triatoma klugi</i>	Tklu	3
<i>Triatoma lecticularia</i>	Tlec	30
<i>Triatoma longipennis</i>	Tlon	370
<i>Triatoma maculata</i>	Tmac	70
<i>Triatoma matogrossensis</i>	Tmat	11
<i>Triatoma mazzottii</i>	Tmaz	121
<i>Triatoma melanocephala</i>	Tmel	20
<i>Triatoma nitida</i>	Tnit	50
<i>Triatoma pallidipennis</i>	Tpal	311
<i>Triatoma patagonica</i>	Tpat	22
<i>Triatoma phyllosoma</i>	Tphy	38
<i>Triatoma picturata</i>	Tpic	27
<i>Triatoma platensis</i>	Tpla	104
<i>Triatoma protracta</i>	Tpro	297
<i>Triatoma pseudomaculata</i>	Tpse	1352
<i>Triatoma recurva</i>	Trec	28
<i>Triatoma rubrofasciata</i>	Trub	12
<i>Triatoma rubrovaria</i>	Truv	148
<i>Triatoma sanguisuga</i>	Tsan	119
<i>Triatoma sherlocki</i>	Tshe	9
<i>Triatoma sordida</i>	Tsor	1258
<i>Triatoma tibiamaculata</i>	Ttib	53
<i>Triatoma vandae</i>	Tvan	4
<i>Triatoma vitticeps</i>	Tvit	114
<i>Triatoma williami</i>	Twil	22
<i>Triatoma wygodzynski</i>	Twyg	9
Total		16234

Tabla S2: Matriz de incidencias de las especies de Triatominae en las áreas biogeográficas del nuevo mundo.

Especie	Código	AMA	AND	ATF	CAA	WIN	CEC	DNO	DWE	MES	AGL	NEA	PAT	
<i>Dipetalogaster maxima</i>	Dmax	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Eratyvus mucronatus</i>	Emuc	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Hermanlenticia matsunoi</i>	Hmat	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mepraia spinolai</i>	Mspi	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paratriatoma hirsuta</i>	Pahi	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Psammolestes coreodes</i>	Pcor	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1
<i>Pastrongylus geniculatus</i>	Pgen	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Pastrongylus lignarius</i>	Plig	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0
<i>Pastrongylus lutzii</i>	Plut	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pastrongylus megistus</i>	Pmeg	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pastrongylus tupynamei</i>	Ptup	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhodnius brethesi</i>	Rbre	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Rhodnius colombiensis</i>	Rcol	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Rhodnius domesticus</i>	Rdom	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhodnius ecuadoriensis</i>	Recu	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Rhodnius nasutus</i>	Rnas	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhodnius neivai</i>	Rnei	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Rhodnius pallescens</i>	Rpal	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>Rhodnius pictipes</i>	Rpic	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0
<i>Rhodnius proxilus</i>	Rpro	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>Rhodnius stali</i>	Rsta	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma brasiliensis</i>	Tbra	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma breyeri</i>	Tbre	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Triatoma bruneri</i>	Tbru	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma carcavalloii</i>	Tcar	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma circummaculata</i>	Tcir	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma costalimai</i>	Tcos	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma delpontei</i>	Tdel	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Triatoma dimidiata</i>	Tdim	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Triatoma eratyrisiformis</i>	Tera	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Triatoma flavida</i>	Tfla	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma garciabesi</i>	Tgar	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Triatoma guasayana</i>	Tgua	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Triatoma guazu</i>	Tguaz	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma infestans</i>	Tinf	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1
<i>Triatoma juazeirensis</i>	Tjua	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma jurbergi</i>	Tjur	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma klugi</i>	Tklu	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma lecticularia</i>	Tlec	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Triatoma longipennis</i>	Tlon	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Triatoma maculata</i>	Tmac	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma matogrossensis</i>	Tmat	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma mazzottii</i>	Tmaz	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Triatoma melanocephala</i>	Tmel	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma nitida</i>	Tnit	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Triatoma pallidipennis</i>	Tpal	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Triatoma patagonica</i>	Tpat	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Triatoma phyllosoma</i>	Tphy	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Triatoma picturata</i>	Tpic	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Triatoma platensis</i>	Tpla	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Triatoma protracta</i>	Tpro	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Triatoma pseudomaculata</i>	Tpse	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma recurva</i>	Trec	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Triatoma rubrofasciata</i>	Trub	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Triatoma rubrovaria</i>	Truv	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Triatoma sanguisuga</i>	Tsan	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Triatoma sherlocki</i>	Tshe	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma sordida</i>	Tsor	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Triatoma tibiamaculata</i>	Ttib	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma vanda</i>	Tvan	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma vitticeps</i>	Tvit	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma williamsi</i>	Twil	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triatoma wygodzynski</i>	Twyg	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0

AMA (Amazonia), AND (Andes), ATF (Bosques Atlánticos), CAA (Caatinga), WIN (Indias occidentales), CEC (Cerrado y Chaco), DNO (Norte Seco de Sudamérica), DWE (Sudamérica Seca Occidental), MES (Mesoamérica), AGL (Pastizales Andinos), NEA (Neártica), PAS (Estepa Patagónica).

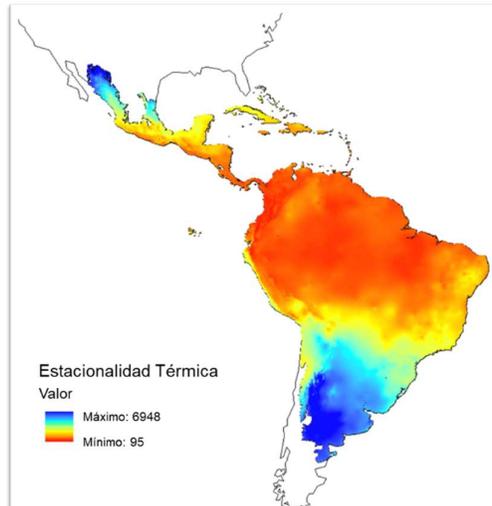


Figura S2: Valores continuos de la estacionalidad térmica (Bio4) para la región Neotropical.

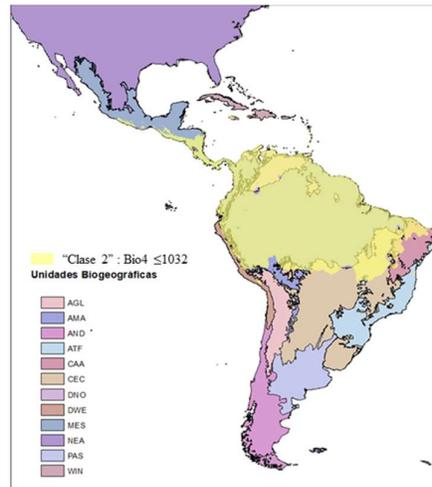


Figura S3: Superposición de las unidades biogeográficas utilizadas con "clase 2" (valores de Bio4 inferiores al valor de la mediana).

AMA (Amazonia), *AND* (Andes), *ATF* (Bosques Atlánticos), *CAA* (Caatinga), *WIN* (Indias occidentales), *CEC* (Cerrado y Chaco), *DNO* (Norte Seco de Sudamérica), *DWE* (Sudamérica Seca Occidental), *MES* (Mesoamérica), *AGL* (Pastizales Andinos), *NEA* (Neártica), *PAS* (Estepa Patagónica).

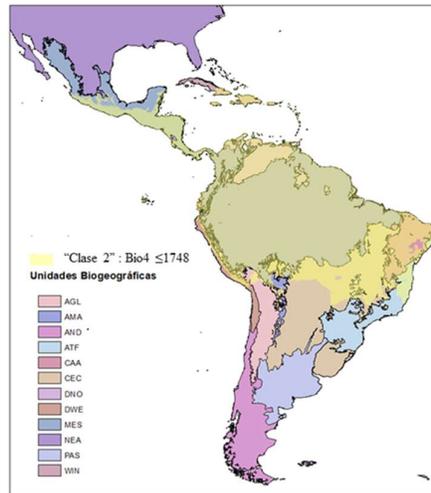


Figura S4: Superposición de las unidades biogeográficas utilizadas con “clase 2” (valores de Bio4 inferiores al valor de la mediana).

AMA (Amazonia), AND (Andes), ATF (Bosques Atlánticos), CAA (Caatinga), WIN (Indias occidentales), CEC (Cerrado y Chaco), DNO (Norte Seco de Sudamérica), DWE (Sudamérica Seca Occidental), MES (Mesoamérica), AGL (Pastizales Andinos), NEA (Neártica), PAS (Estepa Patagónica).

Tabla S3: Matriz de rutas de dispersión irrestrictas utilizada para el modelo M1.

	AMA	AND	ATF	CAA	WIN	CEC	DNO	DWE	MES	AGL	NEA	PAS
AMA	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
AND	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
ATF	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
CAA	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
WIN	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
CEC	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
DNO	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
DWE	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
MES	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
AGL	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
NEA	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
PAS	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Tabla S4: Matriz de rutas de dispersión cis-climáticas de acuerdo con la mediana de la estacionalidad, utilizada para el modelo M2.

	AMA	AND	ATF	CAA	WIN	C1EC	DNO	DWE	MES	AGL	NEA	PAS
AMA	1	0,1	0,1	1	0,1	1	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1
AND	0,1	1	1	1	1	1	0,1	1	1	1	1	1
ATF	0,1	1	1	1	1	1	0,1	1	1	1	1	1
CAA	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
WIN	0,1	1	1	1	1	1	0,1	1	1	1	1	1
CEC	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
DNO	1	0,1	0,1	1	0,1	1	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1
DWE	0,1	1	1	1	1	1	0,1	1	1	1	1	1
MES	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
AGL	0,1	1	1	1	1	1	0,1	1	1	1	1	1
NEA	0,1	1	1	1	1	1	0,1	1	1	1	1	1
PAS	0,1	1	1	1	1	1	0,1	1	1	1	1	1

*no estacionales: AMA y DNO; estacionales: AND, ATF, DWE, AGL, NEA, WIN y PAS; mixtas: CAA, CEC y MES.

Tabla S5: Matriz de rutas de dispersión trans-climáticas de acuerdo con la mediana de la estacionalidad, utilizada para el modelo M3.

	AMA	AND	ATF	CAA	WIN	CEC	DNO	DWE	MES	AGL	NEA	PAS
AMA	1	1	1	1	1	1	0,1	1	1	1	1	1
AND	1	1	0,1	1	0,1	1	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1
ATF	1	0,1	1	1	1	1	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1
CAA	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
WIN	1	0,1	0,1	1	1	1	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1
CEC	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
DNO	0,1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
DWE	1	0,1	0,1	1	0,1	1	1	1	1	0,1	0,1	0,1
MES	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
AGL	1	0,1	0,1	1	0,1	1	1	0,1	1	1	0,1	0,1
NEA	1	0,1	0,1	1	0,1	1	1	0,1	1	0,1	1	0,1
PAS	1	0,1	0,1	1	0,1	1	1	0,1	1	0,1	0,1	1

*no estacionales: AMA y DNO; estacionales: AND, ATF, DWE, AGL, NEA, WIN y PAS; mixtas: CAA, CEC y MES.

Tabla S6: Matriz de rutas de dispersión cis-climáticas de acuerdo con la media de la estacionalidad, utilizada para el modelo M4.

	AMA	AND	ATF	CAA	WIN	CEC	DNO	DWE	MES	AGL	NEA	PAS
AMA	1	0,1	0,1	1	1	1	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1
AND	0,1	1	1	0,1	0,1	1	0,1	1	1	1	1	1
ATF	0,1	1	1	0,1	0,1	1	0,1	1	1	1	1	1
CAA	1	0,1	0,1	1	1	1	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1
WIN	1	0,1	0,1	1	1	1	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1
CEC	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
DNO	1	0,1	0,1	1	1	1	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1
DWE	0,1	1	1	0,1	0,1	1	0,1	1	1	1	1	1
MES	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
AGL	0,1	1	1	0,1	0,1	1	0,1	1	1	1	1	1
NEA	0,1	1	1	0,1	0,1	1	0,1	1	1	1	1	1
PAS	0,1	1	1	0,1	0,1	1	0,1	1	1	1	1	1

*no estacionales: AMA, WIN, CAA y DNO; estacionales: AND, ATF, DWE, AGL, NEA y PAS; mixtas: CEC y MES.

Tabla S7: Matriz de rutas de dispersión trans-climáticas de acuerdo con la media de la estacionalidad, utilizada para el modelo M5.

	AMA	AND	ATF	CAA	WIN	CEC	DNO	DWE	MES	AGL	NEA	PAS
AMA	1	1	1	0,1	0,1	1	0,1	1	1	1	1	1
AND	1	1	0,1	1	1	1	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1
ATF	1	0,1	1	1	1	1	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1
CAA	0,1	1	1	0,1	0,1	1	0,1	1	1	1	1	1
WIN	0,1	1	1	0,1	1	1	0,1	1	1	1	1	1
CEC	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
DNO	0,1	1	1	0,1	0,1	1	1	1	1	1	1	1
DWE	1	0,1	0,1	1	1	1	1	1	1	0,1	0,1	0,1
MES	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
AGL	1	0,1	0,1	1	1	1	1	0,1	1	1	0,1	0,1
NEA	1	0,1	0,1	1	1	1	1	0,1	1	0,1	1	0,1
PAS	1	0,1	0,1	1	1	1	1	0,1	1	0,1	0,1	1

*no estacionales: AMA, WIN, CAA y DNO; estacionales: AND, ATF, DWE, AGL, NEA y PAS; mixtas: CEC y MES.

Tabla S8: Matriz de rutas de dispersión cis-climáticas de acuerdo con la humedad, utilizada para el modelo M6. (adaptado de Antonelli et al. 2020)

	AMA	AND	ATF	CAA	WIN	CEC	DNO	DWE	MES	AGL	NEA	PAS
AMA	1	0,1	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1	1	0,1	0,1	0,1
AND	0,1	1	0,1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
ATF	1	0,1	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1	1	0,1	0,1	0,1
CAA	0,1	1	0,1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
WIN	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
CEC	0,1	1	0,1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
DNO	0,1	1	0,1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
DWE	0,1	1	0,1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
MES	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
AGL	0,1	1	0,1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
NEA	0,1	1	0,1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
PAS	0,1	1	0,1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

*Húmedas: AMA y ATF; mixtas: MES y WIN; secas: AGL, CAA, CEC, DNO, DWE, PAS, AND y NEA.

Tabla S9: Matriz de rutas de dispersión trans-climáticas de acuerdo con la humedad, utilizada para el modelo M7. (adaptado de Antonelli et al. 2020)

	AMA	AND	ATF	CAA	WIN	CEC	DNO	DWE	MES	AGL	NEA	PAS
AMA	1	1	0,1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
AND	1	1	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1	1	0,1	0,1	0,1
ATF	0,1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
CAA	1	0,1	1	1	1	0,1	0,1	0,1	1	0,1	0,1	0,1
WIN	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
CEC	1	0,1	1	0,1	1	1	0,1	0,1	1	0,1	0,1	0,1
DNO	1	0,1	1	0,1	1	0,1	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1
DWE	1	0,1	1	0,1	1	0,1	0,1	1	1	0,1	0,1	0,1
MES	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
AGL	1	0,1	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1	1	1	0,1	0,1
NEA	1	0,1	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1	1	0,1	1	0,1
PAS	1	0,1	1	0,1	1	0,1	0,1	0,1	1	0,1	0,1	1

*Húmedas: AMA y ATF; mixtas: MES y WIN; secas: AGL, CAA, CEC, DNO, DWE, PAS, AND y NEA.

Tabla S10: Matriz de rutas de dispersión con estratificación temporal, de acuerdo con la paleogeografía y evolución de los biomas (adaptado de Antonelli et al. 2020), utilizada para el modelo M8.

	AMA	AND	ATF	CAA	WIN	CEC	DNO	DWE	MES	AGL	NEA	PAS
AMA	1,0	0,1	0,1	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	0,1	0,1
AND	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1	1,0
ATF	0,1	0,1	1,0	1,0	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0
CAA	1,0	0,1	1,0	1,0	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
WIN	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1
CEC	1,0	0,1	1,0	1,0	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1
DNO	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1
DWE	1,0	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1	0,1
MES	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1
AGL	1,0	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	1,0	1,0	0,1	1,0	0,1	1,0
NEA	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1
PAS	0,1	1,0	1,0	0,1	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0

0-9 Ma: Emergencia y expansión de varios biomas secos en Sudamérica, relacionado con el enfriamiento global (Jaramillo & Cárdenas, 2013); mayor aumento en la elevación de la cordillera de los Andes del Norte y Central (Gregory-Wodzicki, 2000), establecimiento del Río Amazonas (Figueredo et al., 2010)

	AMA	AND	ATF	CAA	WIN	CEC	DNO	DWE	MES	AGL	NEA	PAS
AMA	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1	0,1	1,0
AND	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0
ATF	0,1	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0
CAA	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
WIN	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1
CEC	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
DNO	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1	0,1	1,0	0,1	0,1
DWE	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
MES	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1
AGL	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0
NEA	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1
PAS	1,0	1,0	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0

9-13 Ma: Emergencia del Istmo de Panamá (Hoorn et al., 2010); drenaje del Sistema Pebas en el Oeste de la Amazonia (Hoorn et al., 2010); enfriamiento climático global (Jaramillo & Cárdenas, 2013), desarrollo de la Estepa Patagónica (Quattrocchio et al.2011), elevación moderada de los Andes (Hoorn et al. 2010)

	AMA	AND	ATF	CAA	WIN	CEC	DNO	DWE	MES	AGL	NEA	PAS
AMA	1,0	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
AND	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
ATF	1,0	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
CAA	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
WIN	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1
CEC	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
DNO	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
DWE	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
MES	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1
AGL	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
NEA	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1
PAS	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1

13-23 Ma: Desarrollo de humedales en el oeste de la Amazonia (Jaramillo & Cárdenas, 2013); Andes bajos o ausentes (Hoorn et al., 2010); Arco de Panamá no conectado con Sudamérica (Hoorn et al. 2010); Formación del Mar Patagónico (Donato, 2003, 2006).

	AMA	AND	ATF	CAA	WIN	CEC	DNO	DWE	MES	AGL	NEA	PAS
AMA	1,0	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
AND	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
ATF	1,0	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
CAA	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
WIN	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1
CEC	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
DNO	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
DWE	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
MES	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1
AGL	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
NEA	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1
PAS	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1

23-33 Ma: Sudamérica aislada de otras masas de tierra; estabilidad climática relativa a partir de la transición climática Eoceno/Oligoceno (Jaramillo & Cárdenas, 2013)

	AMA	AND	ATF	CAA	WIN	CEC	DNO	DWE	MES	AGL	NEA	PAS
AMA	1,0	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
AND	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
ATF	1,0	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
CAA	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
WIN	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1
CEC	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
DNO	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
DWE	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
MES	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1
AGL	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
NEA	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1
PAS	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1

33-35 Ma: Puentes de tierra entre WIN y Sudamérica GAARlandia

	AMA	AND	ATF	CAA	WIN	CEC	DNO	DWE	MES	AGL	NEA	PAS
AMA	1,0	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
AND	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
ATF	1,0	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
CAA	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
WIN	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
CEC	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
DNO	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
DWE	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
MES	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1
AGL	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
NEA	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	1,0	0,1
PAS	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1

35-52 Ma: Pan-Amazonia dominaba gran parte de Sudamerica (Hoorn, 2010). No hay evidencia de la mayoría de los biomas actuales.

Tabla S11: Matriz que indica el total de eventos de dispersión, inferidos a partir del modelo seleccionado (M8), desde las áreas fuentes hacia las áreas receptoras.

		Área Receptora											Total por fuente	
		AMA	AND	ATF	CAA	WIN	CEC	DNO	DWE	MES	AGL	NEA		PAS
Área fuente	AMA	0	0	0	0	0	2	3,5	0	0,5	1,5	0	0	7,5
	AND	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	ATF	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	CAA	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3
	WIN	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	5
	CEC	11	2	17	12	0	0	3,5	3	2	10	0	12	72,5
	DNO	6	0	2	2	0	3	0	1	1,5	4,5	0	1	21
	DWE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	MES	3	0	1	0	1	2	1	1	0	1	5	0	15
	AGL	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	NEA	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
	PAS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total por receptora		22	2	21	14	1	9	9	6	7	18	5	13	127

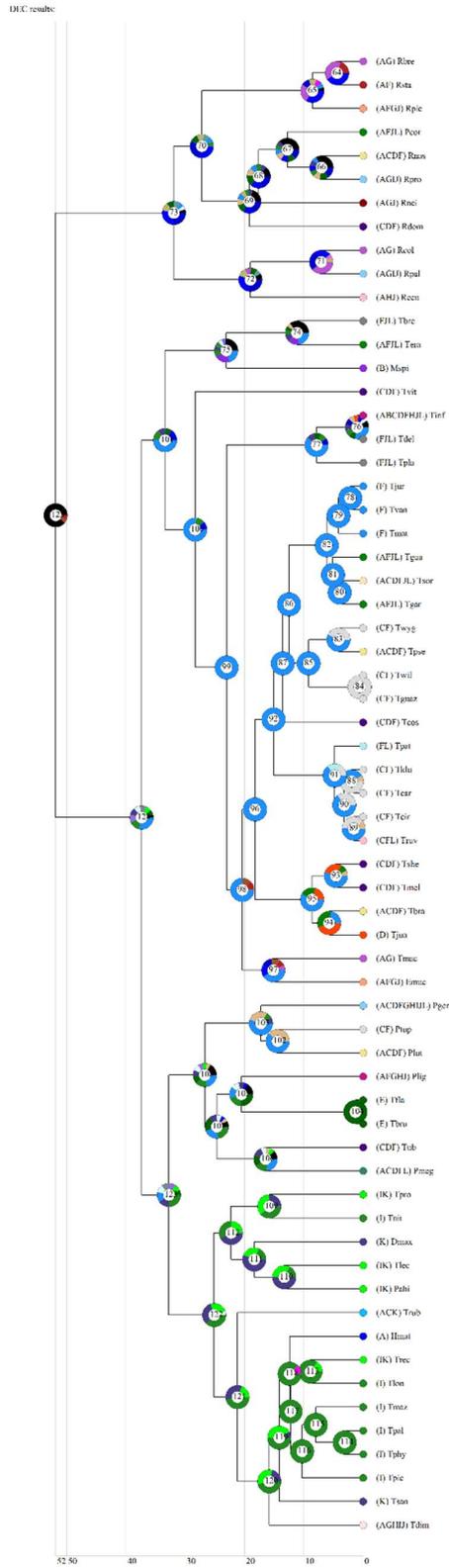


Figura S5: Árbol resultante del análisis del modelo M8, indicando las áreas ancestrales estimadas en los nodos.

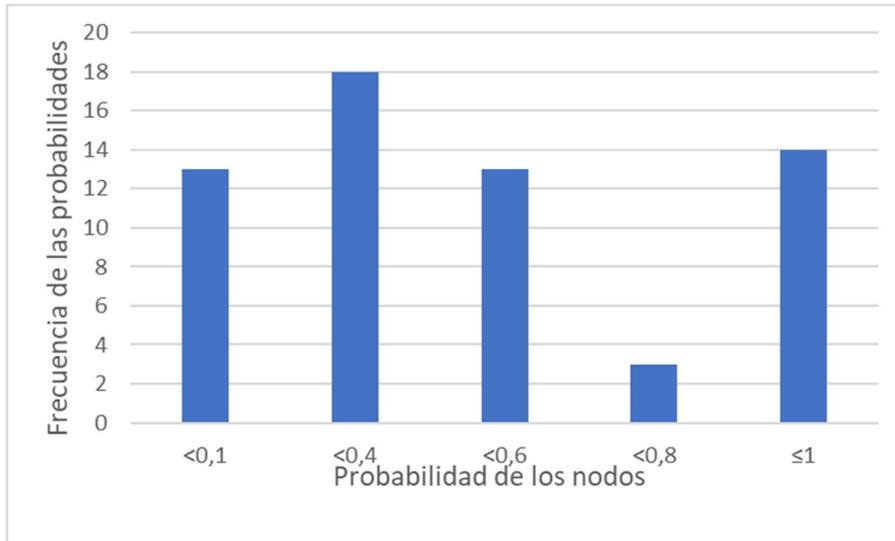


Figura S6: Frecuencia de las probabilidades de los nodos en la reconstrucción más probable del modelo M8.

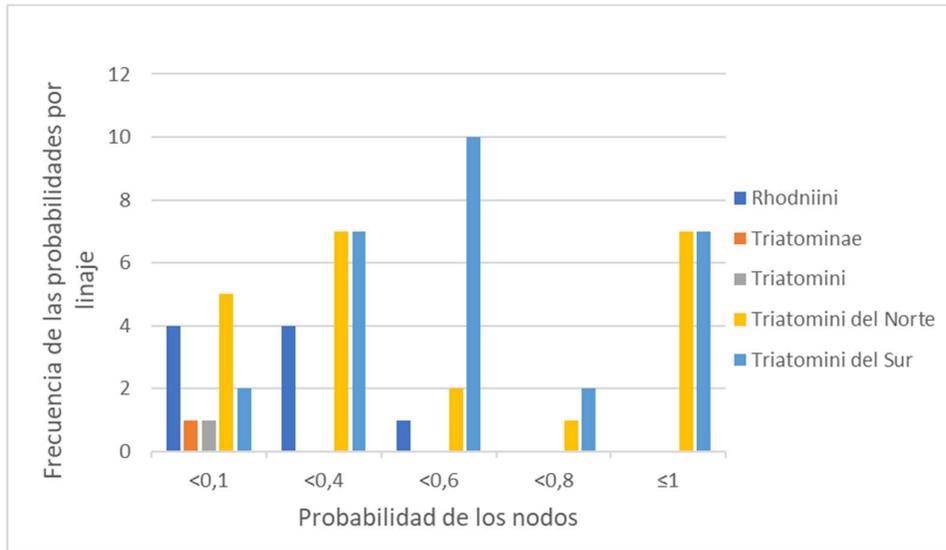


Figura S7: Frecuencia de las probabilidades de los nodos en la reconstrucción más probable del modelo M8 para los distintos linajes estudiados.

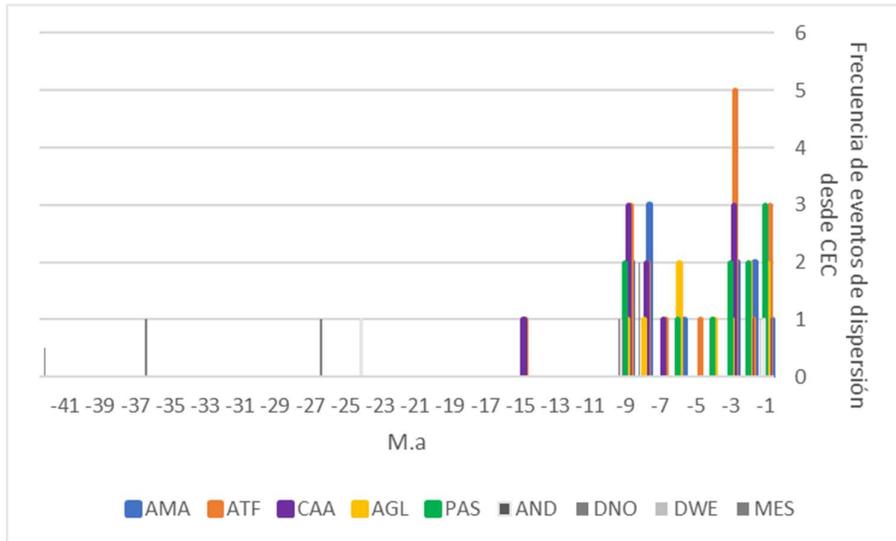


Figura S8: Frecuencia de eventos de dispersión desde CEC hacia sus áreas receptoras en intervalos de 1Ma.

**las líneas de mayor grosor son aquellas correspondientes a las principales áreas receptoras*

** AMA (Amazonia), AND (And), ATF (Bosques Atlánticos), CAA (Caatinga), WIN (Indias occidentales), CEC (Cerrado y Chaco), DNO (Norte Seco de Sudamérica), DWE (Sudamérica Seca Occidental), MES (Mesoamérica), AGL (Pastizales Andinos), NEA (Neártica), PAS (Estepa Patagónica).

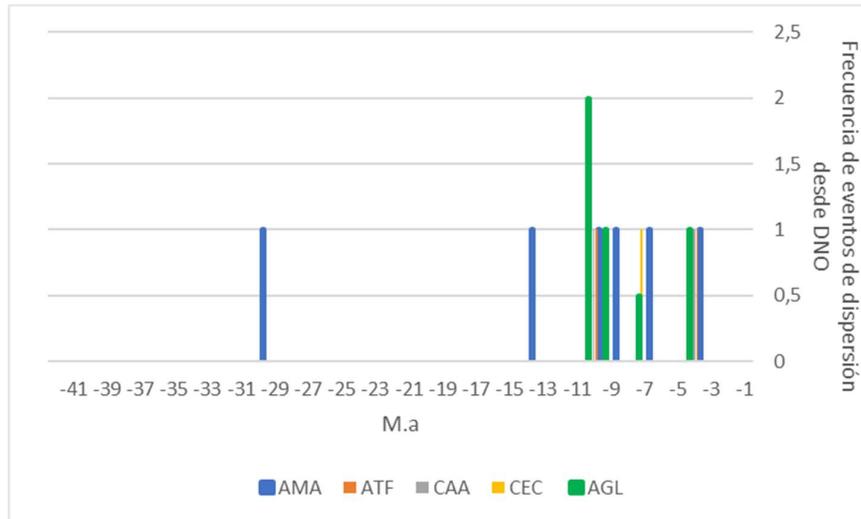


Figura S9: Frecuencia de eventos de dispersión desde DNO hacia sus áreas receptoras en intervalos de 1Ma.

**las líneas de mayor grosor son aquellas correspondientes a las principales áreas receptoras*

** AMA (Amazonia), AND (And), ATF (Bosques Atlánticos), CAA (Caatinga), WIN (Indias occidentales), CEC (Cerrado y Chaco), DNO (Norte Seco de Sudamérica), DWE (Sudamérica Seca Occidental), MES (Mesoamérica), AGL (Pastizales Andinos), NEA (Neártica), PAS (Estepa Patagónica).

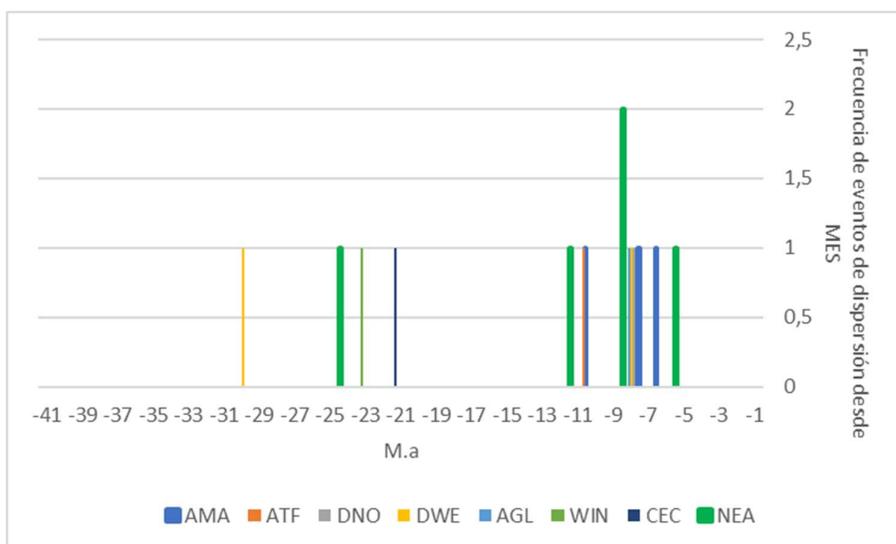


Figura S10: Frecuencia de eventos de dispersión desde MES hacia sus áreas receptoras en intervalos de 1Ma.

**las líneas de mayor grosor son aquellas correspondientes a las principales áreas receptoras*

****** AMA (Amazonia), AND (And), ATF (Bosques Atlánticos), CAA (Caatinga), WIN (Indias occidentales), CEC (Cerrado y Chaco), DNO (Norte Seco de Sudamérica), DWE (Sudamérica Seca Occidental), MES (Mesoamérica), AGL (Pastizales Andinos), NEA (Neártica), PAS (Estepa Patagónica).

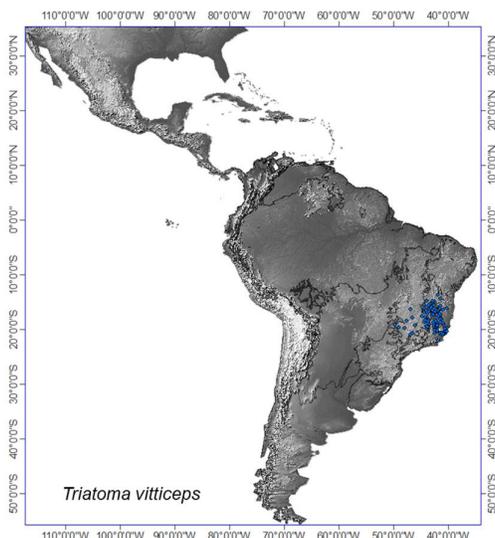


Figura S11: Ocurrencia actual de *T. vitticeps* (DataTri-Ceccarelli et al., 2018)

**El raster de elevación fue obtenido a partir de naturalearthdata.com*

***Hipótesis de áreas de ocurrencia: Antonelli et al., 2018 (modificado)*

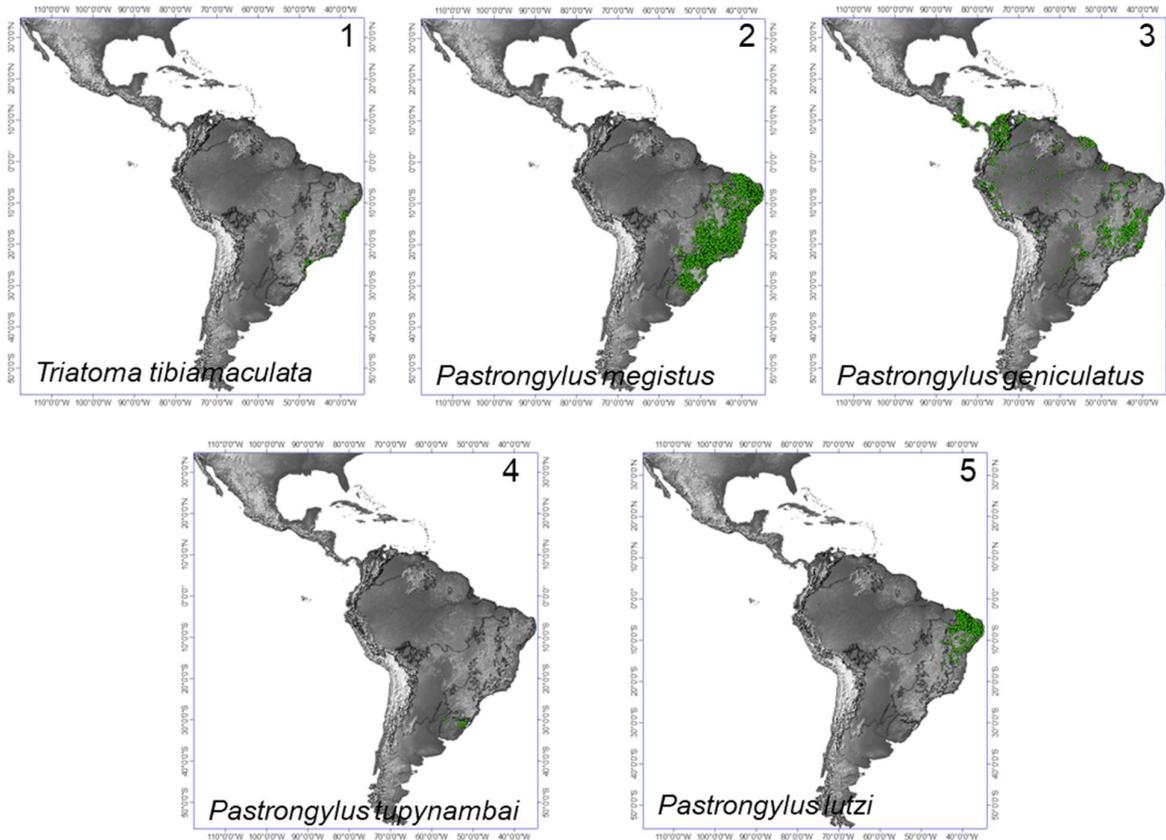


Figura S12: Ocurrencia actual de los Triatomini del Norte (DataTri-Ceccarelli et al., 2018), que tuvieron como fuente de dispersiones a CEC entre 9 y 7 Ma.

*El raster de elevación fue obtenido a partir de naturalearthdata.com

**Hipótesis de áreas de ocurrencia: Antonelli et al., 2018 (modificado)

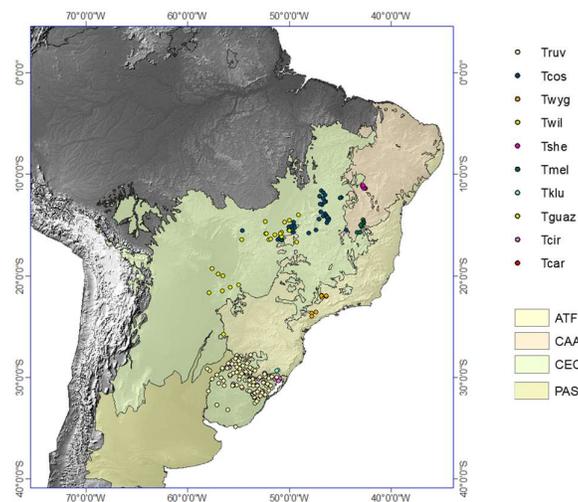


Figura S13: Ocurrencia actual de las especies *T. rubrovaria*, *T. costalimai*, *T. wygodzynski*, *T. williamsi* y *T. guazu* (descendientes del nodo 84), *T. sherlocki*, *T. melanocephala*, *T. klugi* y *T. carcavalloi* (descendientes del nodo 88) y *T. circummaculata*, pertenecientes a los Triatomini del Sur, que se dispersaron desde CEC entre 8 y 0 Ma.

*El raster de elevación fue obtenido a partir de naturalearthdata.com

**Hipótesis de áreas de ocurrencia: Antonelli et al., 2018 (modificado).

***ATF (Bosques Atlánticos), CAA (Caatinga), CEC (Cerrado y Chaco), PAS (Estepa Patagónica).

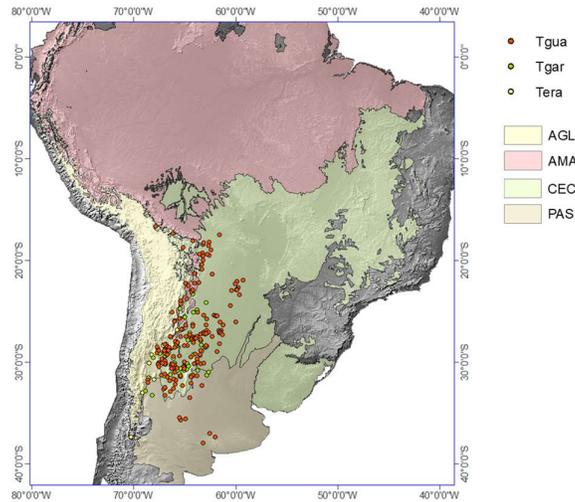


Figura S14: Ocurrencia actual de las especies *T. guasayana*, *T. garciabesi* y *T. eratyrsiformis*, pertenecientes al linaje de los Triatomini del Sur, que se dispersaron desde CEC entre 8 y 0 Ma.

*El raster de elevación fue obtenido a partir de naturalearthdata.com

**Hipótesis de áreas de ocurrencia: Antonelli et al., 2018 (modificado).

***ATF (Bosques Atlánticos), CAA (Caatinga), CEC (Cerrado y Chaco), PAS (Estepa Patagónica), AGL (Pastizales Andinos).

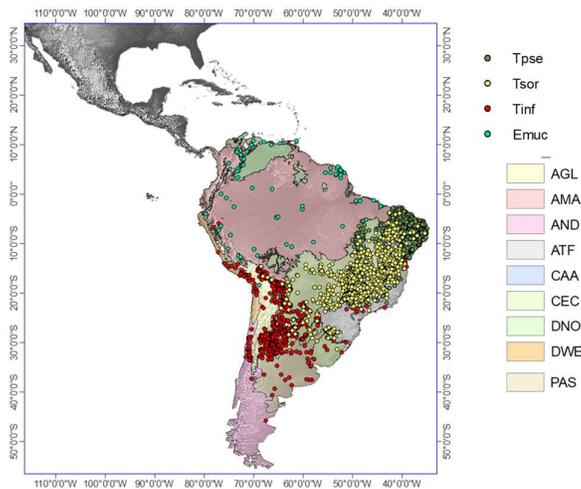


Figura S15: Ocurrencia actual de las especies *T. pseudomaculata*, *T. sordida*, *T. infestans* y *E. mucronatus*, pertenecientes al linaje los Triatomini del Sur, que se dispersaron desde CEC entre 8 y 0 Ma.

*El raster de elevación fue obtenido a partir de naturalearthdata.com

**Hipótesis de áreas de ocurrencia: Antonelli et al., 2018 (modificado).

*** AMA (Amazonia), AND (Andes), ATF (Bosques Atlánticos), CAA (Caatinga), WIN (Indias occidentales), CEC (Cerrado y Chaco), DNO (Norte Seco de Sudamérica), DWE (Sudamérica Seca Occidental), AGL (Pastizales Andinos), PAS (Estepa Patagónica).

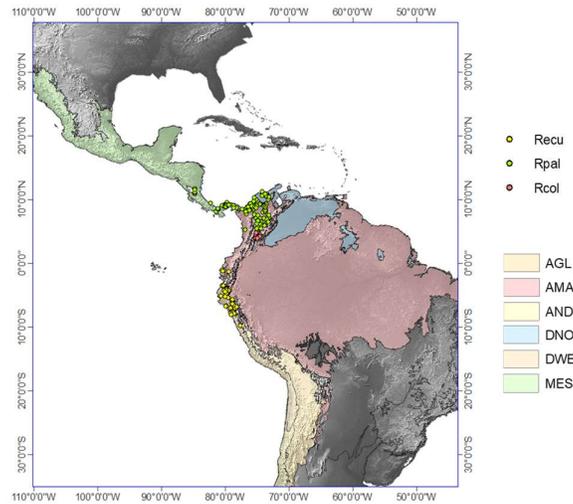


Figura S16: Ocurrencia actual de las especies *R. ecuadoriensis*, *R. colombiense* y *R. pallescens*, pertenecientes a la Tribu Rhodniini, que se dispersaron desde DNO entre 14 y 3 Ma.

*El raster de elevación fue obtenido a partir de naturalearthdata.com

**Hipótesis de áreas de ocurrencia: Antonelli et al., 2018 (modificado).

*** AMA (Amazonia), DNO (Norte Seco de Sudamérica), DWE (Sudamérica Seca Occidental), AGL (Pastizales Andinos), MES (Mesoamérica).

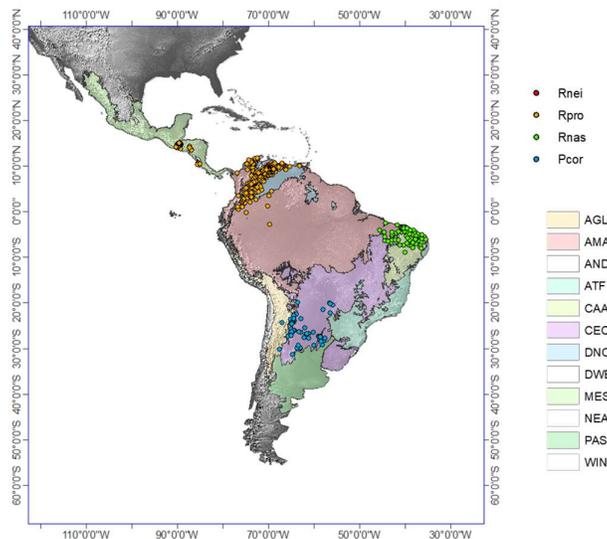


Figura S17: Ocurrencia actual de las especies *R. neivai*, *R. prolixus*, *R. nasutus*, y *P. coreodes* pertenecientes a la Tribu Rhodniini, que se dispersaron desde DNO entre 9 y 3 Ma.

*El raster de elevación fue obtenido a partir de naturalearthdata.com

**Hipótesis de áreas de ocurrencia: Antonelli et al., 2018 (modificado).

** AMA (Amazonia), AND (Andes), ATF (Bosques Atlánticos), CAA (Caatinga), WIN (Indias occidentales), CEC (Cerrado y Chaco), DNO (Norte Seco de Sudamérica), DWE (Sudamérica Seca Occidental), MES (Mesoamérica), AGL (Pastizales Andinos), NEA (Neártica), PAS (Estepa Patagónica).

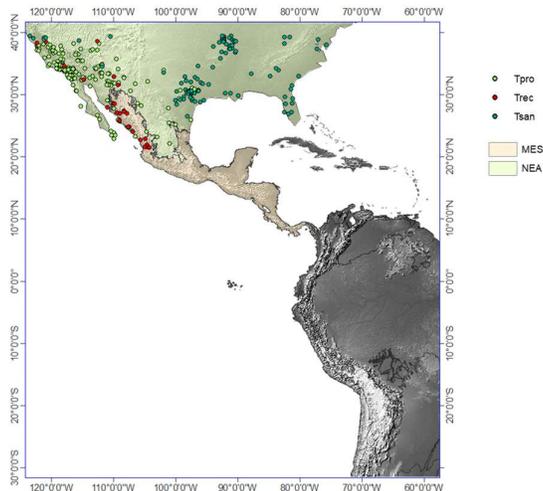


Figura S18: Ocurrencia actual de las especies *T. recurva*, *T. sanguisuga* y *T. protracta* pertenecientes al linaje de los Triatomini del Norte, que se dispersaron desde MES entre 11 y 4 Ma.

*El raster de elevación fue obtenido a partir de naturalearthdata.com

**Hipótesis de áreas de ocurrencia: Antonelli et al., 2018 (modificado).

*** MES (Mesoamérica), NEA (Neártica).

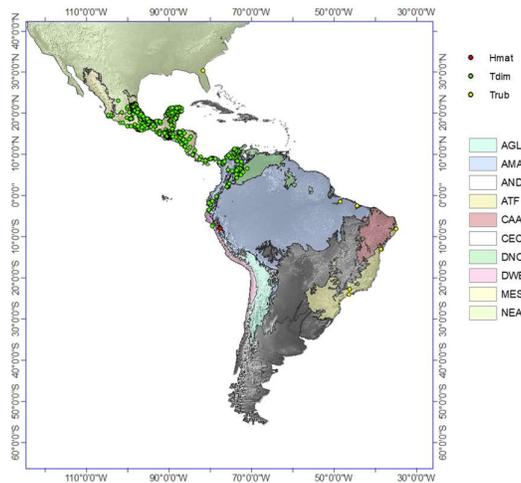


Figura S19: Ocurrencia actual de las especies *T. dimidiata*, *T. rubrofasciata* y *H. matsunoi*, pertenecientes al linaje de los Triatomini del Norte, que se dispersaron desde MES entre 11 y 4 Ma.

*El raster de elevación fue obtenido a partir de naturalearthdata.com

**Hipótesis de áreas de ocurrencia: Antonelli et al., 2018 (modificado).

***AMA (Amazonia), AND (And), ATF (Bosques Atlánticos), CAA (Caatinga), CEC (Cerrado y Chaco), DNO (Norte Seco de Sudamérica), DWE (Sudamérica Seca Occidental), MES (Mesoamérica), AGL (Pastizales Andinos), NEA (Neártica).

