

Mosquitos Anophelinae de Venezuela: complejos de especies e implicaciones epidemiológicas.

Anophelinae mosquitoes of Venezuela: species complex and epidemiological implications.

Yasmin Rubio-Palis 

RESUMEN

Introducción. El género *Anopheles* Meigen, 1818 incluye especies de importancia en salud pública al ser los portadores de los parásitos que causan la malaria en humanos. **Objetivo.** Actualizar la lista de especies de anofelinos de Venezuela y su importancia en salud pública, así como sugerir las áreas de investigación que requieren prioridad. **Material y Métodos.** Se realizó la revisión bibliográfica por internet en varias bases de bibliografía científica, así como en revistas venezolanas que no estaban actualizadas en dichas bases hasta el año 2021. **Resultados.** Se reportan 46 especies: género *Chagasia* Cruz, 1906 (3) y género *Anopheles* (43), repartidas en los subgéneros *Anopheles* Meigen, 1818 (13), *Kerteszia* Theobald, 1905 (11), *Nyssorhynchus* Blanchard, 1902 (13) y los linajes mitocondriales *A. albitarsis* I, *A. albitarsis* F y *A. oswaldoi* B, *Lophopodomyia* Antunes, 1937(3) y *Stethomyia* Theobald, 1902 (3). De las 46 especies, 12 han sido incriminadas en la transmisión de los parásitos maláricos. **Conclusiones.** Se evidencia la falta de registros de especies en la mayoría de los estados del país por períodos superiores a 30 años y la escasa investigación en taxonomía utilizando herramientas moleculares que permitan aclarar la situación taxonómica de las especies en los Complejos *Albitarsis*, *Nuneztovari*, *Oswaldoi*, *Benarrochi* y *Triannulatus*, que incluyen especies de importancia en salud pública. Se manifiesta la necesidad de establecer el neotipo de *A. (N.) benarrochi* Gabaldon, Cova García y López, 1941, confirmar la presencia de *A. (N.) goeldii* Rozeboom y Gabaldon, 1941 (Complejo *Nuneztovari*) y su importancia como vector en la zona malárica del estado Bolívar.

Palabras clave: Anophelinae, Complejo *Albitarsis*, Complejo *Nuneztovari*, Complejo *Oswaldoi*, malaria, Venezuela.

ABSTRACT

Introduction. The genus *Anopheles* Meigen, 1818 includes mosquito species of public health importance that are responsible for the transmission of human malaria parasites. **Objective.** Is to update the list of Venezuelan anophelines and their importance in public health as well as to highlight priority research areas. **Material and Methods.** Online scientific bibliographic databases were searched, as well as Venezuelan journals no updated in those databases up to the year 2021. **Results.** The list is updated to 46 species: genus *Chagasia* Cruz, 1906 (3) and genus *Anopheles* (43), distributed in the subgenus *Anopheles* Meigen, 1818 (13), *Kerteszia* Theobald, 1905 (11), *Nyssorhynchus* Blanchard, 1902 (13) and the mitochondrial lineages *A. albitarsis* I, *A. albitarsis* F and *A. oswaldoi* B, *Lophopodomyia* Antunes, 1937 (3) and *Stethomyia* Theobald, 1902 (3). Out of the 46 species, 12 have been incriminated in the transmission of malaria parasites. **Conclusion.** It was detected the lack of species reports in most of the states for over 30 years and the limited research in taxonomy using molecular tools to help to clarify the taxonomic status of species within the complexes *Albitarsis*, *Nuneztovari*, *Oswaldoi*, *Benarrochi* and *Triannulatus* which include species of public health importance. The need to establish the neotype of *A. (N.) benarrochi* Gabaldon, Cova García y López, 1941, to confirm the presence of *A. (N.) goeldii* Rozeboom y Gabaldon, 1941 (*Nuneztovari* Complex) and its role as vector in the malaria endemic area of Bolívar State.


Keywords: Anophelinae, *Albitarsis* Complex, *Nuneztovari* Complex, *Oswaldoi* Complex, malaria, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

Actualmente se estima que existen 3.698 especies de mosquitos (Diptera: Culicidae) repartidas en 41 géneros (1). Los mosquitos del género *Anopheles* Meigen, 1818 han sido objeto de interés científico por más de un siglo debido a que incluye especies de importancia en salud pública al ser responsables de la transmisión de los parásitos que causan la malaria en humanos. Para el año 2020 se reportaron a nivel mundial 241 millones de casos y 627.000 muertes; en América se reportaron 653.000 casos, de los cuales 231.743 (36%) se registraron en Venezuela (2).

La familia Culicidae está dividida en dos subfamilias: Anophelinae y Culicinae. La subfamilia Anophelinae, según la clasificación interna tradicional (3), incluye tres géneros: *Anopheles*, *Chagasia* Cruz, 1906 y *Bironella* Teobald, 1905. El género *Anopheles* tiene amplia distribución a nivel mundial, mientras que el género *Bironella* está presente solo en la región Australasia (3) y el género *Chagasia* tiene una distribución limitada a la región Neotropical (4).

Instituto de Investigaciones Biomédicas “Dr. Francisco Triana Alonso”, Universidad de Carabobo, sede Aragua, Maracay, Venezuela.

Autor de Correspondencia: Yasmin Rubio-Palis 

E-mail: rubiopalis@gmail.com

Recibido: 13-02-2022

Aprobado: 06-05-2022

El género *Anopheles* contiene aproximadamente 470 especies distribuidas en siete subgéneros: *Anopheles*; *Baimaia* Harbach, Rattanarithikul y Harrison, 2005; *Cellia* Theobald, 1902; *Christya* Theobald, 1903; *Kerteszia* Theobald, 1905; *Lophopodomyia* Antunes, 1937; *Nyssorhynchus* Blanchard, 1902 y *Stethomyia* Theobald, 1902. El subgénero *Anopheles* es de amplia distribución a nivel mundial, y los subgéneros *Kerteszia*, *Lophopodomyia*, *Nyssorhynchus* y *Stethomyia* están restringidos a la región Neotropical (4). Recientemente Foster et al (5), con base en estudios filogenéticos, han propuesto elevar al rango de género a los subgéneros *Kerteszia*, *Lophopodomyia*, *Nyssorhynchus* y *Stethomyia*.

En el presente trabajo se mantiene la nomenclatura de los subgéneros neotropicales tradicionalmente reconocidos del género *Anopheles*, coincidiendo con Harbach (6), Rubio-Palis et al (7) y Marinotti (8). El trabajo de Foster et al (5) está bien fundamentado, pero por razones prácticas se considera adecuado mantener la nomenclatura tradicional a fin de no crear confusión innecesaria, puesto que tanto el público en general y como el personal de salud pública, se refieren a los mosquitos del género *Anopheles* como los vectores de los parásitos maláricos. Este tema ha sido discutido por Marinotti (8,9).

El presente trabajo tiene como objetivo actualizar la lista de especies de anofelinos de Venezuela y su importancia en salud pública, así como sugerir áreas de investigación que requieren prioridad.

MATERIALES Y MÉTODOS

A partir de la publicación de Rubio-Palis (10) de las especies de la subfamilia Anophelinae reportadas para Venezuela, se realizó la revisión bibliográfica por internet de las bases bibliográficas científicas PubMed, LILACS y Scielo utilizando como palabras clave *Anopheles*, malaria y Venezuela; además se revisaron las revistas venezolanas no actualizadas en las bases bibliográficas a fin de incluir los reportes de especies publicados entre 2005 y 2021. Se ha seguido la clasificación de Harbach (11) y Sallum et al. (12) para los grupos informales dentro del género *Anopheles*; asimismo, se ha incluido el Complejo Oswaldoi (13) no considerado en la clasificación de Sallum et al. (12) debido a que existen suficientes evidencias morfológicas y moleculares. Para la elaboración del mapa de la ubicación geográfica de los complejos de especies estudiados de Venezuela, se utilizó el software QGIS v 3.4 y datos gratis obtenidos de Natural Earth (dominio público): naturalearthdata.com.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La subfamilia Anophelinae en Venezuela está representada por los géneros *Chagasia* y *Anopheles*, e incluye 46 especies y tres linajes mitocondriales (Tabla 1).

Tabla 1. Listado de especies de la Subfamilia Anophelinae presentes en Venezuela.

Género <i>Chagasia</i> Cruz, 1906
<i>ablusa</i> Harbach, 2009
<i>bathana</i> Dyar, 1928
<i>bonnae</i> Root, 1927
Género <i>Anopheles</i> Meigen, 1818
Subgénero <i>Anopheles</i> Meigen, 1818
Sección Angusticorn (14)
Grupo Pseudopunctipennis (14)
<i>eiseni</i> Coquillett, 1902
* <i>pseudopunctipennis</i> Theobald, 1901
Sección Latiticorn (14)
Serie Arribalzagia (15)
<i>apicimacula</i> Dyar y Knab, 1906
<i>calderoni</i> Wilkerson, 1991
<i>costai</i> (Fonseca y Ramos, 1940)
<i>forattinnii</i> Wilkerson y Sallum, 1999
<i>guarao</i> Anduze y Capdevielle, 1949
<i>malefactor</i> Dyar y Knab, 1907
<i>mattogrossensis</i> Lutz y Neiva, 1911
<i>mediopunctatus</i> (Theobald, 1903)
* <i>neomaculipalpus</i> Curry, 1931
<i>peryassui</i> Dyar y Knab, 1908
<i>punctimacula</i> Dyar y Knab, 1906
Subgénero <i>Nyssorhynchus</i> Blanchard, 1902
Sección Albimanus (16)
Serie Albimanus (17)
* <i>albimanus</i> Wiedemann, 1820
Serie Oswaldoi (17)
Grupo Oswaldoi (17)
Subgrupo Oswaldoi (17)
* <i>aquasalis</i> Curry, 1932
<i>rangeli</i> Gabaldon, Cova García y López, 1940
Complejo Nuneztovari (18)
* <i>nuneztovari</i> s.s. Gabaldon, 1940
* <i>nuneztovari</i> s.l.
Complejo Oswaldoi (13)
* <i>oswaldoi</i> s.l. (Peryassú, 1922)
<i>oswaldoi</i> B
Subgrupo Strodei (17)
<i>strodei</i> Root, 1926
Complejo Benarrochi (19)
<i>benarrochi</i> s.s. Gabaldon, Cova Garcia y López, 1941
Grupo Triannulatus (19)
Complejo Triannulatus (20-22)
* <i>triannulatus</i> s.s. (Neiva y Pinto, 1922)

Sección Argyritarsis (16)
Serie Albitarsis (23)
Grupo Albitarsis (23)
Complejo Albitarsis (24)
<i>albitarsis</i> I
* <i>albitarsis</i> F
Serie Argyritarsis (24)
Grupo Argyritarsis (24)
<i>argyritarsis</i> Robineau-Desvoidy, 1827
Grupo Braziliensis (24)
* <i>braziliensis</i> (Chagas, 1907)
Grupo Dartlingi (24)
* <i>darlingi</i> Root, 1926
Sección Myzorhynchella (25)
<i>parvus</i> (Chagas, 1907)
Subgénero Kerteszia Theobald, 1905
<i>ayantepuiensis</i> Harbach y Navarro, 1996
<i>bambusicolus</i> Komp, 1937
<i>bellator</i> Dyar y Knab, 1906
<i>boliviensis</i> (Theobald, 1905)
<i>gonzalezrinconesi</i> Cova García, Pulido y Escalante, 1977
<i>homunculus</i> Komp, 1937
<i>lepidotus</i> Zavortink, 1973
* <i>neivai</i> Howard, Dyar y Knab, 1913
<i>pholidotus</i> Zavortink, 1973
<i>rollai</i> Cova García, Pulido y Escalante, 1976
Complejo Cruzii (26)
<i>cruzii</i> s.l. Dyar y Knab, 1901
Subgénero Lophopodomyia Antunes, 1937
<i>gilesi</i> (Neiva, 1908)
<i>squamifemur</i> Antunes, 1937
<i>vargasi</i> Gabaldon, Cova García y López, 1941
Subgénero Stethomyia Theobald, 1902
<i>kompi</i> Edwards, 1930
<i>nimbus</i> (Theobald, 1902)
<i>thomasi</i> Shannon, 1933

* Especies vectoras de parásitos maláricos

El género *Chagasia* contiene cinco especies: *C. bathana* Dyar, 1928, *C. bonneae* Root, 1927, *C. fajardi* (Lutz, 1904), *C. rozeboomi* Causey, Deane y Deane, 1944 y *C. ablusa* Harbach, 2009 (27). En Venezuela está representado por tres especies: *C. ablusa*, *C. bathana* y *C. bonneae* (28). *Chagasia ablusa* y *C. bonneae* han sido reportadas recientemente en el estado Bolívar (7,29) y falta por confirmar la presencia de *C. bathana* en Venezuela (28). Las especies de este género carecen de importancia médica, sin embargo, por su ecología pueden ser importantes indicadores de ambientes poco intervenidos (29).

El género *Anopheles* incluye 43 especies y tres linajes mitocondriales, agrupados en cinco subgéneros, de las cuales alrededor de 12 han sido confirmados vectores de los parásitos maláricos (30-37).

Subgénero *Anopheles* Meigen, 1818. La situación taxonómica del Subgénero *Anopheles* en Venezuela ha sido ampliamente discutida por Rubio-Palis (10) siendo necesario agregar al listado de especies a *A. malefactor* Dyar y Knab, 1907 reportada recientemente por primera vez en el estado Bolívar (29), de este modo incrementa el número de especies de este subgénero a 13 (Tabla 1).

Aún persiste la duda en cuanto a la existencia de *A. mediopunctatus* (Theobald, 1903) en el país (10), puesto que las hembras adultas se pueden confundir con *A. costai* (Fonseca y Ramos, 1940) o *A. forattinii* Wilkerson y Sallum, 1999, siendo necesario revisar pupas y genitales de macho para la identificación correcta. En los últimos 20 años sólo se han confirmado en el país *A. forattinii* en los estados Bolívar (7) y Amazonas (39,40), y *A. costai* en el estado Bolívar (40). La presencia de *A. mediopunctatus* ha sido verificada solamente en Brasil, región costera de los estados de São Paulo, Río de Janeiro y Paraná (41).

Esto pone de manifiesto la necesidad de realizar colectas en diversos estados del país donde previamente se ha registrado la presencia de *A. mediopunctatus* (42, 43) y realizar estudios morfométricos de los diferentes estadios a fin de establecer la identificación y distribución de estas especies de la serie Arribalzagia (15).

El subgénero *Anopheles* incluye dos especies involucradas en la transmisión de malaria: *A. pseudopunctipennis* Theobald, 1901 y *A. neomaculipalpus* Curry, 1931. Si bien *A. pseudopunctipennis* es considerado un importante vector a lo largo de su distribución en la región Neotropical y en las ecoregiones costeras y piedemonte venezolanos (44-46), no existen reportes al respecto en los últimos 60 años. En el caso de *A. neomaculipalpus*, se reportó por primera vez en el país como vector en el municipio Sifontes del estado Bolívar (32, 33), mostrando tasas de infección con *Plasmodium vivax* Grassi y Feletti, 1890 superiores a *A. albitarsis* Lynch Arribalzaga 1878 s.l. y similares a *A. darlingi* Root, 1926, vector principal en los estados Amazonas y Bolívar (33, 34).

Subgénero *Kerteszia* Theobald, 1905. Este subgénero incluye 12 especies, hasta el presente se han reportado 11 en Venezuela (10, 47) (Tabla 1). El subgénero *Kerteszia* se encuentra actualmente en revisión debido a la sospecha de la presencia de complejos de especies. En este sentido, se han realizado estudios utilizando marcadores moleculares en Brasil (26, 48,49), Colombia (50-52) y Perú (49); mientras que en Venezuela aún no se han realizado este tipo de estudios, si bien hay dos secuencias de *A. pholidotus* Zavortink, 1973 depositadas en GenBank (JQ041287, JQ041288; Tachira/Venezuela) (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) utilizadas en estudios taxonómicos de *A. lepidotus* Zavortink, 1973 en Colombia (50).

Con la utilización de marcadores moleculares se ha confirmado que *A. cruzii* Dyar y Knab, 1901, importante vector de parásitos maláricos en humanos y monos en Brasil (53-55), es un complejo de especies crípticas con al menos tres linajes mitocondriales (26, 48). Si bien el papel como vector de *A. cruzii* en Venezuela es desconocido, es importante señalar que esta especie fue reportada en el país por primera vez en 1910 por F.L. del Verteuil de colectas realizadas en Manoa, río Orinoco, Delta Amacuro (56), siendo reportada posteriormente en Portuguesa (42). Esta especie ha sido incluida en las revisiones de Navarro (57), Rubio-Palis (10) y Del Ventura et al (47); no obstante, Berti et al (38) reportan esta especie en el municipio Gran Sabana indicando erróneamente “sin registro anterior en el país”. El subgénero *Kerteszia* incluye especies de importancia médica.

En Venezuela no se cuenta con reportes donde se hayan encontrado especímenes infectados con *Plasmodium* spp., solo hay registros de especies incriminadas con base en criterios epidemiológicos asociadas con brotes de malaria ocurridos en el estado Trujillo entre 1999 y 2000, tales como *A. lepidotus*, *A. neivai* Howard, Dyar y Knab, 1913, *A. pholidotus* y *A. homunculus* Komp, 1937 (58).

Subgénero *Lophopodomys* Antunes, 1937. El subgénero *Lophopodomys* carece de importancia médica e incluye seis especies formalmente descritas (59, 60), de las cuales solo tres han sido reportadas para Venezuela: *Anopheles squamifemur* Antunes, 1937, *A. vargasi* Gabaldon, Cova García y López, 1941 y *A. gilesi* (Neiva, 1908). La última especie, *A. gilesi*, fue identificada recientemente a partir de dos hembras adultas recolectadas en la localidad de Chajuraña, a orillas del río Erebató, en el municipio Sucre del estado Bolívar (61).

Se debe mencionar que *A. vargasi* solo se ha reportado en los estados Monagas y Táchira (localidad tipo: Cueva del Guácharo, Monagas) (62) mientras que *A. squamifemur* ha sido reportada en los estados Amazonas, Barinas, Monagas y Táchira por Cova García (63); luego de un silencio de más de 30 años, esta especie ha sido recolectada en diversas localidades del estado Bolívar durante las últimas tres décadas (7,29,64-67).

Subgénero *Nyssorhynchus* Blanchard, 1902. Está restringido a la región Neotropical, a excepción de *A. albimanus* Wiedemann, 1820 que se extiende hasta el estado Texas, sur de Estados Unidos (región Neártica) (68) y contiene a la mayoría de los principales vectores de los parásitos maláricos de la región (12,31,68).

Siguiendo la división del subgénero *Nyssorhynchus* propuesta por Harbach (11) para las categorías informales tenemos que este subgénero está dividido en tres Secciones: Myzorhynchella (25), Argyritarsis (16) y Albimanus (16) (Tabla 1). La Sección Myzorhynchella incluye cuatro especies: *A. antunesi* Galvão y Amaral, 1940, *A. iutzii* Cruz, 1901, *A. nigratarsis* (Chagas, 1907) y *A. parvus* (Chagas, 1907),

de las cuales solamente *A. parvus* ha sido registrada para Venezuela (69), no existiendo registros posteriores a esta fecha. Sin embargo, cabe resaltar que estadios inmaduros de especies no identificadas de la Sección Myzorhynchella han sido recolectados por Rubio-Palis et al (7) y Moreno et al (70) en hábitats tipo arroyo y caño en bosques de altura y densidad media del municipio Sucre del estado Bolívar. Si bien, las especies de esta Sección carecen de importancia médica, pero sería deseable tener registros precisos de estas especies en Venezuela.

En los últimos 20 años el Subgénero *Nyssorhynchus* ha sido objeto de varias revisiones (7,12,31,71,72). Gracias a la disponibilidad de herramientas moleculares, nuevas especies han sido descritas y/o redescritas, al mismo tiempo que especies putativas se han evidenciado, lo cual ha resultado en el incremento del número de especies de 29 (10) a 40 (12), así como el número de complejos de especies crípticas a ser considerados. En el presente trabajo se reportan para Venezuela 16 especies dentro de este Subgénero y tres linajes mitocondriales (Tabla 1), incluyendo el mayor número de especies incriminadas en la transmisión de *Plasmodium* spp. en el país (n = 8), algunas de las cuales forman parte de complejos de especies que aún no han sido descritas formalmente.

Los complejos incluyen especies morfológicamente similares, pero biológicamente diferentes. Hasta el presente se han estudiado dentro del subgénero *Nyssorhynchus* seis complejos con base en estudios morfológicos, citogenéticos y moleculares, de los cuales sólo cuatro han sido reportados en diferentes regiones de Venezuela: Albitarsis, Oswaldoi, Nuneztovari y Triannulatus (Fig. 1).



Figura 1. Ubicación geográfica de las localidades donde se han reportado especies o linajes mitocondriales de los complejos Albitarsis, Nuneztovari, Oswaldoi y Triannulatus.

El Complejo Benarrochi (19) hasta el presente sólo ha sido estudiado a partir de especímenes recolectados en Colombia, Ecuador y Perú (19, 73), y denominado *A. benarrochi* B. Cabe destacar que *A. benarrochi* fue descrita por Gabaldon, Cova García y López (74) a partir de especímenes recolectados en La Ceiba, estado Trujillo; lamentablemente, el holotipo y paratipos depositados en la colección del Museo “Dr. Pablo Cova García” (S. A. Instituto

de Altos Estudios “Dr. Arnoldo Gabaldon”, MPPSalud), han desaparecido. Si bien la ecología de La Ceiba ha sido modificada considerablemente durante los últimos 80 años, resultando poco probable que se pueda recolectar esta especie en la localidad tipo, es necesario realizar colectas de anofelinos en áreas cercanas a fin de establecer el neotipo y a partir de éste, esclarecer la identidad de las especies del Complejo en Venezuela.

En Venezuela se ha reportado esta especie en los estados Trujillo, Táchira, Barinas y Sucre (42), posteriormente fue confirmada su presencia en Barinas y Táchira en el periodo 1988-1989 (43), luego de un silencio de unos 25 años, hembras adultas fueron recolectadas en la localidad de Boca de Nichare, municipio Sucre, estado Bolívar (7). Lamentablemente, los pocos ejemplares capturados no se preservaron adecuadamente para estudios morfométricos y moleculares. En cuanto al Complejo Konderi (75), hasta el presente se han reportado especies formalmente descritas y/o especies putativas recolectadas en Bolivia, Brasil y Perú (12), no existiendo evidencias de que se encuentre en Venezuela.

Complejo Albitarsis (24). Actualmente se considera que el Complejo Albitarsis está integrado por cinco especies formalmente descritas: *A. albitarsis* Lynch-Arribáizaga 1878, *A. marajoara* Galvão y Damasceno 1942, *A. deaneorum* Rosa-Freitas 1989, *A. oryzalimnetes* Wilkerson y Motoki 2009 y *A. janconnae* Wilkerson y Sallum 2009 y, cinco especies putativas con base en estudios moleculares: *A. albitarsis* F (76), *A. albitarsis* G (77,78), *A. albitarsis* I (78,79), *A. albitarsis* H (78) y *A. albitarsis* J (80).

El linaje mitocondrial *A. albitarsis* F fue identificado por primera vez en Puerto Carreño, Vichada, Colombia con base en los marcadores moleculares white gene y el espaciador transcrito interno 2 del ADN ribosomal (ADNr-ITS2) (76) y secuencias de ADN citocromo oxidasa c I mitocondrialmente codificada (*MT-CO1*) (78). Posteriormente, con base en estudios moleculares utilizando el marcador ADN *MT-CO1*, la presencia de *A. albitarsis* F en Venezuela fue confirmada en los estados Cojedes, Portuguesa, Zulia (78), Bolívar (81,82) y Guárico (81) (Fig. 1). Zúñiga et al. (81) sugieren que todos los reportes previos sobre distribución geográfica (83,84), biología (7,29,35,36,43,65,70,84-87) e incriminación como vector (30,31,33,35,86) de los parásitos maláricos de *A. albitarsis* s.l y/o *A. marajoara* corresponden a *A. albitarsis* F, la cual no se ha descrito formalmente. Esta especie se encuentra en simpatria con el linaje mitocondrial *A. albitarsis* I en el estado Zulia, en el municipio José María Semprún, cerca de la frontera con Colombia, cuya distribución se extiende hacia el norte de Colombia en los valles ubicados entre las Cordilleras Central y Oriental (78,79,81,87). Hasta el presente, *A. albitarsis* I no se ha encontrado infectado con parásitos maláricos (81).

Complejo Oswaldoi (13). A fines del siglo pasado, con el empleo de marcadores moleculares, Marrelli et al (88)

sugirieron que *A. oswaldoi* era un complejo conformado por al menos cuatro especies: *A. oswaldoi* (Peryassú, 1922) s.s., *A. konderi* Galvão y Damasceno 1942 y otras dos especies aun no descritas. Estudios posteriores han confirmado la variabilidad genética de este complejo y diversos problemas en la identificación taxonómica (19, 89, 90). Ruiz-López et al (13), utilizando los marcadores moleculares ADNr-ITS2 y *MT-CO1* de poblaciones de *A. oswaldoi* de Brasil, Colombia, Perú y Trinidad y Tobago y comparando las secuencias con otras secuencias depositadas en el GenBank, concluyen que el Complejo Oswaldoi está conformado por tres especies: *A. oswaldoi* s.s., *A. oswaldoi* A y *A. oswaldoi* B. De estas, *A. oswaldoi* s.s. y *A. oswaldoi* A se encuentran en Brasil, mientras que *A. oswaldoi* B se encuentra en Colombia, Ecuador y Trinidad y Tobago. Posteriormente, Rubio-Palis et al (82) confirmaron la presencia de *A. oswaldoi* B en el municipio Sucre del estado Bolívar, en un área endémica de malaria (Fig. 1). *Anopheles oswaldoi* s.l. fue confirmado como vector de *P. vivax* en el estado Barinas (30); sin embargo, en esta área el patrón de actividad hematofágica contrasta considerablemente a la reportada en el municipio Sucre, del estado Bolívar (91). En el occidente de Venezuela, *A. oswaldoi* s.l. muestra un pico de actividad al atardecer en el peri-domicilio y otro pico alrededor de la media noche en el intradomicilio (43), mientras que en *A. oswaldoi* B del estado Bolívar, se ha observado que su actividad incrementa paulatinamente alcanzando un plateau alrededor de las 02:00 horas, que se extiende hasta el amanecer (91). Se ha discutido que posiblemente en el occidente de Venezuela ocurran dos especies diferentes en simpatria (43).

Complejo Nuneztovari (18). Con base en estudios citogenéticos, Kitzmiller et al. (92) fueron los primeros en indicar que esta especie era un complejo de al menos dos especies, debido a las diferencias halladas en el patrón de las bandas de cromatina del cromosoma X entre las poblaciones de Venezuela y Brasil. Subsecuentes estudios morfológicos, moleculares y de comportamiento soportan el estatus de complejo (93-95). Con base en estudios realizados empleando los marcadores moleculares *White* y *CAD* genes y ADN *MT-CO1* (96), se considera que el Complejo Nuneztovari incluye tres especies: *A. nuneztovari* Gabaldon, 1940 s.s. que se encuentra en Colombia, occidente de Venezuela (95) y posiblemente en el este de Panamá, *A. goeldii* Rozeboom y Gabaldon, 1941 que se encuentra en la región amazónica de Brasil (95,97) y *A. dunhami* Causey, 1945 que se encuentra en Colombia y en la región amazónica de Brasil (5,98,99). Estudios realizados en el estado Bolívar han mostrado diferencias significativas en el comportamiento hematofágico de *A. nuneztovari* s.l. (36) en comparación con el observado en el occidente de Venezuela (43). Además, estudios empleando como marcador molecular ADN *MT-CO1* realizados en el estado Bolívar (Rubio-Palis et al, datos no publicados) sugieren la presencia de *A. goeldii* en el área endémica del municipio Sucre, los cuales permiten inferir que posiblemente la especie presente en el municipio Sifontes del Complejo Nuneztovari sea *A. goeldii* (= *A. nuneztovari* s.l.).

Estos hallazgos sugieren que hasta el presente en Venezuela se encuentran *A. nuneztovari* s.s. en el occidente de Venezuela y *A. goeldii* en el estado Bolívar (Fig. 1), ambas especies confirmadas vectores de parásitos maláricos (30,35,37). Estos hallazgos enfatizan la importancia de continuar los estudios taxonómicos empleando marcadores moleculares y verificar la presencia de *A. goeldii* en el estado Bolívar. Cabe resaltar que las estrategias a emplear para el control de estas especies son diferentes con base en su comportamiento hematofágico. En efecto, en el occidente de Venezuela, *A. nuneztovari* s.s. pica durante toda la noche dentro y fuera de la vivienda, con un pico de actividad entre las 22:00 y 02:00 horas, cuando las personas están durmiendo y el uso de mosquiteros tratados con insecticida de larga duración serían un efectivo método de control para interrumpir la transmisión (43). En el estado Bolívar la mayor actividad hematofágica de *A. nuneztovari* s.l. ocurren fuera de la vivienda al atardecer y al amanecer (36), cuando las personas se encuentran expuestas a las picadas, por tanto, el uso de mosquiteros y/o rociamiento de insecticidas residuales dentro de las viviendas pudieran resultar inefectivos para proteger a las personas.

Complejo *Triannulatus* Silva-do-Nascimento et al (20,21) luego de estudiar caracteres morfológicos, biológicos, bioquímicos y moleculares de diversas poblaciones de *A. triannulatus* s.l. de Brasil, concluyeron que se trata de un complejo de al menos tres especies: *A. triannulatus* (Neiva y Pinto, 1922) s.s., *A. halophylus* Silva-do-Nascimento y Lourenço-de-Oliveira, 2002 y *A. triannulatus* C. Posteriormente, Moreno et al (22) realizaron una revisión más amplia de este complejo utilizando el marcador molecular ADN *MT-CO1* de poblaciones de Brasil, Colombia, Panamá, Venezuela (una población del estado Zulia y tres poblaciones del piedemonte andino del estado Trujillo) y Trinidad y Tobago. Estos autores encontraron siete linajes mitocondriales: A: Panamá, B: Colombia, Venezuela (Trujillo) y Trinidad y Tobago, C: Venezuela (Zulia), D: Nororiente de Brasil y Venezuela (Zulia), E: Ecuador, Bolivia, Amazonas-Colombia, sur de Brasil, Argentina. F: Noroccidente de Colombia. G: Sureste de Brasil. Con base en el marcador molecular ADN *MT-CO1*, recientemente se ha identificado *A. triannulatus* s.s. (Rubio-Palis et al, datos no publicados) (Fig. 1) en el municipio Sucre del estado Bolívar; sin embargo, se requieren más estudios a fin de esclarecer el estatus taxonómico de esta especie en Venezuela. Cabe resaltar que si bien esta especie ha sido incriminada como vector en el pasado (31), no hay reportes en los últimos 60 años donde se haya encontrado *A. triannulatus* infectada con *Plasmodium* spp.

Subgénero *Stethomyia* Theobald, 1902. El subgénero *Stethomyia* incluye cinco especies de las cuales sólo tres especies: *A. kompi* Edwards, 1930, *A. nimbus* (Theobald, 1902) y *A. thomasi* Shannon, 1933 se han registrado en Venezuela (Tabla 1). Cabe señalar que si bien estas especies han sido incluidas en los trabajos de Gabaldon y Cova García (69), Cova García (44, 63), Cova-García y Sutil (100), Sutil (42) y Navarro (57), realmente existe un silencio

de aproximadamente 50 años en el reporte de colectas en el país. Berti et al (64) recolectaron larvas de *A. thomasi* en dos localidades del municipio Sifontes del estado Bolívar, pero no especificaron el tipo de hábitat larval. En cuanto a *A. nimbus*, existen varios registros para el estado Bolívar; Berti et al (38) recolectaron larvas en el río Chiririka, municipio Gran Sabana, en tanto que Moreno et al (70) recolectaron estadios inmaduros en varias localidades del municipio Sucre en hábitats tipo arroyo, caño y bosque inundado. No se tiene certeza de registros recientes de *A. kompi* en el país, puesto que en estudios realizados en el estado Bolívar, Rubio-Palis et al (66) reportan colectas de inmaduros de *A. (Stethomyia)* sp. en hábitats tipo arroyo y manantial, mientras Moreno et al (29) reportan colectas en lagunas en bosques y caños de especies no identificadas de este subgénero. Las especies de este subgénero están asociadas a ambientes sombreados y carecen de importancia epidemiológica (12).

CONCLUSIONES

Hasta el presente se han reportado para Venezuela 46 especies de anofelinos y tres especies putativas: género *Chagasia* (3) y género *Anopheles* (43), repartidas en los subgéneros *Anopheles* (13), *Kerteszia* (11), *Nyssorhynchus* (13) y los linajes mitocondriales *A. albitarsis* F, *A. albitarsis* I y *A. oswaldoi* B, *Lophopodomyia* (3) y *Stethomyia* (3). De las 46 especies, 12 han sido incriminadas en la transmisión de los parásitos maláricos. Existe un gran vacío de información en cuanto a registros de especies; éstos están basados en observaciones puntuales o estudios longitudinales realizados por investigadores en áreas maláricas, estando muy limitada la integración necesaria entre la academia y el organismo encargado de la salud del Estado (MPPSalud). Es imperativo que se impulse la vigilancia epidemiológica y la investigación conducente a realizar el inventario de la fauna de mosquitos del país, tal y como fue realizada en el pasado por el Dr. Arnoldo Gabaldon y su equipo. Cabe destacar la escasez de estudios que utilicen herramientas moleculares para la identificación de especies de *Anopheles*, elemento fundamental para el diseño e implementación de programas de control de malaria efectivos.

Agradecimientos: A Miguel A. Zúñiga por la elaboración del mapa (Figura 1).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Knols BGJ. Review of Mosquitoes of the World by Richard C. Wilkerson, Yvonne-Marie Linton, and Daniel Strickman. *Parasites Vectors* 2021; 14: 341. <https://doi.org/10.1186/s13071-021-04848-6>.
2. WHO. World Malaria Report 2021. Geneva: World Health Organization; 2020. Disponible en: www.who.int. (Acceso 30 de abril 2022).
3. Mosquito Taxonomic Inventory. Disponible en: <https://mosquito-taxonomic-inventory.info/simpletaxonomy/term/6045/n>. (Acceso 30 de octubre 2021).
4. Harbach RE, Howard TM. Review of the genus *Chagasia* (Diptera: Culicidae: Anophelinae). *Zootaxa* 2009; 2210: 1-25.

5. Foster PG, Oliveira TMP, Bergo ES, Conn JE, Sant'Ana DC, Nagaki SS, et al. Phylogeny of Anophelinae using mitochondrial protein coding genes. *R Soc Open Sci* 2017; 4: 170758. <https://doi.org/10.1098/rsos.170758>.
6. Harbach RE. An *Anopheles* by other name? *J Med Entomol* 2018; 20: 1-2. <https://doi.org/10.1093/jme/tjy108>.
7. Rubio-Palis Y, Moreno JE, Guzmán H, Sánchez V, Bevilacqua MP, Cárdenas L. Mosquitos (Diptera: Culicidae) de la cuenca del río Caura, estado Bolívar, Venezuela. Nuevos registros para el país y el estado. *Bol Mal Sal Amb* 2019; 59(2): 98–111.
8. Marinotti O. What is in a name? *Anopheles darlingi* versus *Nyssorhynchus darlingi*. *Trends Parasitol* 2021. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2021.06.003>.
9. Marinotti O. *Anopheles darlingi* versus *Nyssorhynchus darlingi*. Response to the discussion. *Trends Parasitol* 2021. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2021.07.015>.
10. Rubio-Palis Y. Situación actual de la taxonomía de la Subfamilia Anophelinae (Diptera: Culicidae) en Venezuela. *Bol Mal Sal Amb* 2005; 45: 1-10.
11. Harbach RE. The phylogeny and classification of *Anopheles*. En: Manguin S, editor. *Anopheles mosquitoes—new insights into malaria vectors*. Rijeka, Croatia: In Tech. 2013. Disponible en: <https://www.intechopen.com/chapters/41407>. (Acceso 25 de octubre 2021).
12. Sallum MAM, González Obando R, Carrejo N, Wilkerson RC. Identification keys of mosquitoes of South America (Diptera: Culicidae). I. Introduction. *Parasites Vectors*. 2020; 13: 583. <https://doi.org/10.1186/s13071-020-04298-6>.
13. Ruiz-Lopez F, Wilkerson RC, Ponsonby DJ, Herrera M, Sallum MAM, Velez ID et al. Systematics of the Oswaldo Complex (*Anopheles*, *Nyssorhynchus*) in South America. *Parasites Vectors* 2013; 6: 324. Disponible en: <http://www.parasitesandvectors.com/content/6/1/324>. (Acceso 5 de noviembre 2021).
14. Reid JA, Knight KL. Classification within the subgenus *Anopheles* (Diptera: Culicidae). *Ann Trop Med Parasitol* 1961; 55: 474-488.
15. Root FM. The classification of American *Anopheles* mosquitoes. *Amer J Hyg* 1922; 2: 321-322.
16. Levi-Castillo R. Atlas de los anofelinos Sudamericanos. Guayaquil, Ecuador, Sociedad Filantrópica de Guayas. 1949; p. 1-207.
17. Faran ME. Mosquito studies (Diptera: Culicidae) XXXIV: a revision of the albimanus section of the subgenus *Nyssorhynchus* of *Anopheles*. *Contr Am Entomol Inst* 1980; 15:1–215.
18. Sierra DM, Velez ID, Linton YM. Malaria vector *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) *nuneztovari* comprises one genetic species in Colombia based on homogeneity of nuclear ITS2 rDNA. *J Med Entomol* 2004; 41:302–307. <https://doi.org/10.1603/0022-2585-41.3.302>.
19. Ruiz F, Quiñones ML, Erazo HF, Calle DA, Alzate JF, Linton Y-M: Molecular differentiation of *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) *benarrochi* and *An. (N.) oswaldoi* from southern Colombia. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2005; 100(2):155–160. <https://doi.org/10.1590/s0074-02762005000200008>.
20. Silva-do-Nascimento TF, Wilkerson RC, Lourenço-de-Oliveira R, Monteiro FA. Molecular confirmation of the specific status of *Anopheles halophylus* (Diptera: Culicidae) and evidence of a new cryptic species within *An. triannulatus* in central Brazil. *J Med Entomol* 2006; 43: 455–459. <https://doi.org/10.1603/0022-2585>.
21. Silva-do-Nascimento TF, Pitaluga LD, Peixoto AA, Lourenço-de-Oliveira R. Molecular divergence in the timeless and cpr genes among three sympatric cryptic species of the *Anopheles Triannulatus* complex. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2011; 106: 218–222. <https://doi.org/10.1590/s0074-02762011000900027>.
22. Moreno M, Bickersmith S, Harlow W, Hildebrandt J, McKeon SN, Silva-do-Nascimento TF, et al. Phylogeography of the neotropical *Anopheles triannulatus* complex (Diptera: Culicidae) supports deep structure and complex patterns. *Parasites Vectors* 2013; 6: 47. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-6-47>.
23. Linthicum KJ. A revision of the *Argyritarsis* Section of the subgenus *Nyssorhynchus* of *Anopheles* (Diptera: Culicidae). *Mosq Syst* 1988; 20: 98–271.
24. Wilkerson RC, Parsons TJ, Klein TA, Gaffigan TV, Bergo E, Consoli J. Diagnosis by random amplified polymorphic DNA polymerase chain reaction of four cryptic species related to *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) *albitarsis* (Diptera: Culicidae) from Paraguay, Argentina, and Brazil. *J Med Entomol* 1995; 32(5): 697–704. <https://doi.org/10.1093/jmedent/32.5.697>.
25. Peyton EL, Wilkerson RC, Harbach RE. Comparative analysis of the subgenera *Kerteszia* and *Nyssorhynchus* of *Anopheles* (Diptera: Culicidae). *Mosq Syst* 1992; 24:51–69.
26. Ramirez CC, Dessen EM. Chromosome differentiated populations of *Anopheles cruzii*: Evidence for a third sibling species. *Genetica* 2000; 108: 73–80. <https://doi.org/10.1023/a:1004020904877>.
27. Harbach RE, Howard TM. Review of the genus *Chagasia* (Diptera: Culicidae: Anophelinae). *Zootaxa* 2009; 2210: 1-25.
28. Rubio-Palis Y, Guzmán H, Pérez E, Estrada Y. Revisión de la colección del género *Chagasia* (Diptera: Culicidae) del Museo Entomológico "Dr. Pablo Cova García", Maracay, Venezuela. *Bol Mal Sal Amb* 2016; 56(1): 63-67.
29. Moreno JE, Rubio-Palis Y, Sánchez V, Martínez A. Caracterización de hábitats larvales de anofelinos en el municipio Sifontes del estado Bolívar, Venezuela. *Bol Mal Sal Amb* 2015; 55(2): 117-131.
30. Rubio-Palis Y, Wirtz RA, Curtis CF. Malaria entomological inoculation rates in western Venezuela. *Acta Trop* 1992; 52(2–3): 167–74. [https://doi.org/10.1016/0001-706x\(92\)90033-t](https://doi.org/10.1016/0001-706x(92)90033-t).
31. Rubio-Palis Y. *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) de Venezuela: taxonomía, bionomía, ecología e importancia médica. Maracay, Venezuela: Escuela de Malariología y Saneario Ambiental "Dr. Arnoldo Gabaldon"; 2000. Disponible en: www.iaes.edu.ve/index.php/centro-de-descargas/viewcategory/3-libros-publicaciones.
32. Moreno JE, Rubio-Palis Y, Páez E, Pérez E, Sánchez V, Vaccari E. *Anopheles* (*Anopheles*) *neomaculipalpus*: a new malaria vector in the Amazon basin?. *Med Vet Entomol* 2005; 19(3): 329–32. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.2005.00572.x>.
33. Moreno JE, Rubio-Palis Y, Páez E, Pérez E, Sánchez V, Vaccari E. Malaria entomological inoculation rates in gold mining areas of Southern Venezuela. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2009; 104(5): 764–8. <https://doi.org/10.1590/s0074-02762009000500017>.
34. Magris M, Rubio-Palis Y, Menare C, Villegas L. Vector bionomics and malaria transmission in the Upper Orinoco River, southern Venezuela. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2007; 102: 303-311.
35. Rubio-Palis Y. Prevalencia de *Plasmodium* spp. en anofelinos de Venezuela. *Talleres* 2009; 12: 79-83.
36. Rubio-Palis Y, Bevilacqua M, Medina DA, Moreno JE, Cárdenas L, Sánchez V, et al. Malaria entomological risk factors in relation to land cover in the Lower Caura River Basin, Venezuela. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2013; 108: 220-228.

37. Abou Orm S, Moreno JE, Carrozza M, Acevedo P, Herrera F. Plasmodium spp. infection rates for some Anopheles spp. from Sifontes Municipality, Bolivar State, Venezuela. *Bol Mal Sal Amb* 2017; 57(1): 17-25.
38. Berti J, Ramírez R, Estrada Y, Guzmán H, Arias L. Registros de altitud de mosquitos anofelinos (Diptera: Culicidae: Anophelinae) del municipio Gran Sabana, estado Bolívar, Venezuela, y nuevos datos altitudinales de importancia. *Bol Mal Sal Amb* 2016; 56: 78-86.
39. Rubio-Palis Y, Menare C, Quinto A, Magris M, Amarista M. Caracterización de criaderos de anofelinos (Diptera: Culicidae) vectores de malaria en el Alto Orinoco, Amazonas, Venezuela. *Entomotropica* 2005; 20: 29-38.
40. Moreno JE, Rubio-Palis Y. Primer reporte de *Anopheles (Anopheles) costai* y *A. (A.) forattinii* (Diptera: Culicidae) en Venezuela. *Entomotropica* 2003; 18: 211-213.
41. Wilkerson RC, Sallum MAM. *Anopheles (Anopheles) forattinii*: a New Species in Series *Arribalzagia* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* 1999; 36: 345-354.
42. Sutil E. Enumeración histórica y geográfica de las especies de Culicidae de Venezuela ordenadas según su taxonomía. *Pub Div Endemias Rurales. Dir Malariol San Amb. MSAS. Maracay, Aragua, Venezuela.* 1980; p. 1-32.
43. Rubio-Palis Y, Curtis CF. Biting and resting behaviour of anophelines in western Venezuela and implications for control of malaria transmission. *Med Vet Entomol* 1992; 6: 325-334.
44. Cova García P. Distribución geográfica y datos bionómicos de los anofelinos de Venezuela. Publicaciones de la División de Malariología, Número 10. Ministerio de Sanidad y Asistencia Social, Caracas, Venezuela. Imprenta Nacional. 1951; p. 1-226.
45. Gabaldon A. Malaria incidence in the West Indies and South America. En: M.F. Boyd, Editor. *Malariology*, Vol I. W.B. Saunders Co, Philadelphia and London. 1949; p. 764-787.
46. Osborn FR, Rubio-Palis Y, Herrera M, Figuera A, Moreno JE. Caracterización ecoregional de los vectores de malaria en Venezuela. *Bol Mal Salud Amb* 2004; 44: 77-92.
47. Del Ventura F, Liria J, Navarro J. C. Determinación de áreas de endemismo en mosquitos (Diptera: Culicidae) en Venezuela, mediante criterios explícitos de optimización. *Bol Mal Sal Amb* 2013; 53: 165-182.
48. Rona LD, Carvalho-Pinto CJ, Peixoto AA. Evidence for the occurrence of two sympatric sibling species within the *Anopheles (Kerteszia) cruzii* complex in southeast Brazil and the detection of asymmetric introgression between them using a multilocus analysis. *BMC Evol Biol* 2013; 13: 207. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-207>.
49. Kirchgatter K, de Oliveira Guimarães L, Yáñez Trujillano HH, Arias FR, Cáceres AG, Ribeiro de Castro Duarte AM, et al. Phylogeny of *Anopheles (Kerteszia)* (Diptera: Culicidae) using mitochondrial genes. *Insects* 2020; 11(5): 324. <https://doi.org/10.3390/insects11050324>.
50. Harrison BA, Ruíz-López F, Calderon Falero G, Savage HM, Pecor JE, Wilkerson RC. *Anopheles (Kerteszia) lepidotus* (Diptera: Culicidae), not the malaria vector we thought it was revised male and female morphology; larva, pupa, and male genitalia characters; and molecular verification. *Zootaxa* 2012; 3218: 1-17.
51. Escovar JE, González R, Quiñones ML, Wilkerson RC, Ruiz F, Harrison BA. Morphology of the larvae, male genitalia and DNA sequences of *Anopheles (Kerteszia) pholidotus* (Diptera: Culicidae) from Colombia. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2014; 109: 473-479. <https://doi.org/10.1590/0074-0276130596>.
52. López-Rubio A, Suaza-Vasco J, Marcet PL, Ruíz-Molina N, Cáceres L, Porter C, Uribe S. Use of DNA barcoding to distinguish the malaria vector *Anopheles neivai* in Colombia. *Zootaxa* 2016; 4175: 377-389.
53. Carlos BC, Rona LDP, Christophides GK, Souza-Neto JA. A comprehensive analysis of malaria transmission in Brazil. *Pathog Glob Health* 2019; 113: 1-13. <https://doi.org/10.1080/20477724.2019.1581463>.
54. Demari-Silva B, Laporta GZ, Oliveira T, Sallum M. Plasmodium infection in *Kerteszia cruzii* (Diptera: Culicidae) in the Atlantic tropical rain forest, southeastern Brazil. *Infect Genet Evol* 2020; 78: 104061. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2019.104061>.
55. Multini LC, Wilke ABB, Marrelli MT. Neotropical *Anopheles (Kerteszia)* mosquitoes associated with bromeliad-malaria transmission in a changing world. *Acta Trop.* 2020; 205:105413. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2020.105413>.
56. Zavortink TJ. Mosquito studies. XXIX. A review of the subgenus *Kerteszia* of *Anopheles*. *Contrib Am Entomol Inst (Ann Arbor)* 1973; 9: 1-54.
57. Navarro JC. Actualización taxonómica de la tribu Anophelini de Venezuela con nueva clave para la identificación de larvas de 4to estadio. *Bol Dir Malariol San Amb* 1996; 36: 25-43.
58. Benítez JA, Rodríguez A, Sojo M, Villegas C, Lobo H, Oviedo L, et al. Descripción de un brote epidémico de malaria de altura en un área originalmente sin malaria del estado Trujillo, Venezuela. *Bol Mal San Amb* 2004; 44: 93-99.
59. Harbach RE. The classification of genus *Anopheles* (Diptera: Culicidae): a working hypothesis of phylogenetic relationships. *Bull Entomol Res* 2004; 94(6):537-553. <https://doi.org/10.1079/ber2004321>.
60. Harbach RE, Kitching IJ. The phylogeny of Anophelinae revisited inferences about the origin and classification of *Anopheles* (Diptera: Culicidae). *Zool Scr* 2016; 45: 34-47. <https://doi.org/10.1111/zsc.12137>.
61. Rubio-Palis Y, Moreno JE, Sánchez V, Bevilacqua M. Primer reporte de *Anopheles (Lophopodomyia) gilesi* (Diptera: Culicidae) en Venezuela. *Bol Mal Sal Amb* 2017; 57(2): 80-83.
62. Gabaldón A, Cova García P, López J. *Anopheles (Arthruomyia) vargasi*, n. sp. y redescipción del subgénero *Arthruomyia* Galvão, 1941. Estudios sobre anofelinos. Serie II. *Pub Div Malariol MSAS.* 1941; 7: 3-24.
63. Cova-Gareia P. Notas sobre los Anofelinos de Venezuela y su Identificación. Segunda Edición. Editora Grafos, CA. Caracas. 1961; p.1-213.
64. Berti J, Vanegas C, Amarista J, González J, Montañez H, Castillo M, et al. Inventario preliminar y observaciones biológicas sobre los anofelinos (Diptera: Culicidae) de una región minera del estado Bolívar, Venezuela. *Bol Entom Venez* 1998; 13(1): 17-26.
65. Moreno J, Rubio-Palis Y, Acevedo P. Identificación de criaderos de Anofelinos en un área endémica del estado Bolívar, Venezuela. *Bol Dir Malariol San Amb* 2000; 40: 21-30.
66. Rubio-Palis Y, Moreno JE, Bevilacqua M, Medina D, Martínez A, Cárdenas L, et al. Caracterización ecológica de los anofelinos y otros culicidos en territorio indígena del Bajo Caura, estado Bolívar, Venezuela. *Bol Mal Sal Amb* 2010; 50(1): 95-107.
67. Berti J, Guzmán H, Liria J, González J, Estrada Y, Pérez E. Nuevos registros de mosquitos (Diptera: Culicidae) para el estado Bolívar, Venezuela: dos de ellos nuevos para el país. *Bol Mal Sal Amb* 2011; 51(1): 59-69.

68. Sinka ME, Rubio-Palis Y, Manguin S, Patil AP, Temperley WH, Gething PW, et al. The dominant Anopheles vectors of human malaria in the Americas: occurrence data, distribution maps and bionomic précis. *Parasit Vectors* 2010; 3: 72. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-3-72>.
69. Gabaldon A, Cova-García P. Zoogeografía de los anofelinos en Venezuela: II. Los vectores secundarios y los no vectores. *Tijeretazos sobre Malaria* 1946; 10: 164-179.
70. Moreno JE, Rubio-Palis Y, Bevilacqua M, Sánchez V, Guzmán H. Caracterización de hábitats larvales de anofelinos en el bajo río Caura, región malárica del estado Bolívar, Venezuela. *Bol Mal Sal Amb* 2018; 58: 17-30.
71. Sallum MAM, Schultz TR, Foster PG, Aronstein K, Wirtz RA, Wilkerson RC. Phylogeny of Anophelinae (Diptera: Culicidae) based on nuclear ribosomal and mitochondrial DNA sequences. *Syst Entomol* 2002; 27: 361–82.
72. González OR, Carrejo GNS. Introducción al estudio taxonómico de Anopheles de Colombia: Claves y notas de distribución. Segunda Edición. Programa Editorial Universidad del Valle, Cali, Colombia. 2009; p. 1-140.
73. Morales Viteri D, Herrera-Varela M, Albuka M, Quiroga C, Morante CDA, et al. New records of Anopheles benarrochi B (Diptera: Culicidae) in malaria hotspots in the Amazon regions of Ecuador and Peru. *J Med Ent* 2021; 58: 1234-1240. <https://doi.org/10.1093/jme/tjaa293>.
74. Gabaldon A, Cova García P, López JA. Anopheles (Nyssorhynchus) benarrochi, una nueva especie de la subserie triannulatus. *Pub Div Mal* 1941; 7: 3-24.
75. Motoki MT, Bourke BP, Bergo ES, Da Silva AM, Sallum MAM: Systematic notes of Anopheles konderi and its first record in Paraná State, Brazil. *J Am Mosq Control Assoc* 2011; 27(3):191–200. <https://doi.org/10.2987/10-6094.1>.
76. Brochero HL, Li C, Wilkerson RC. A newly recognized species in the Anopheles (Nyssorhynchus) albitarsis complex (Diptera: Culicidae) from Puerto Carreño, Colombia. *Am J Trop Med Hyg* 2007; 76(6): 1113–7.
77. Krzywinski J, Li C, Morris M, Conn JE, Lima JB, Póvoa MM, et al. Analysis of the evolutionary forces shaping mitochondrial genomes of a Neotropical malaria vector complex. *Mol Phylogenet Evol* 2011; 58(3): 469–77. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.01.003>.
78. Ruíz-López F, Wilkerson RC, Conn JE, McKeon SN, Levin DM, Quiñones ML, et al. DNA barcoding reveals both known and novel taxa in the Albitarsis Group (Anopheles: Nyssorhynchus) of Neotropical malaria vectors. *Parasit Vectors* 2012; 5: 44. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-5-44>.
79. Gutiérrez LA, Orrego LM, Gómez GF, López A, Luckhart S, Conn JE, et al. A new mtDNA COI gene lineage closely related to Anopheles janconnae of the Albitarsis Complex in the Caribbean region of Colombia. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2010; 105(8): 1019–25. <https://doi.org/10.1590/s0074>.
80. Motoki MT, Linton YM, Conn JE, Ruíz-López F, Wilkerson RC. Phylogenetic Network of Mitochondrial COI Gene Sequences Distinguishes 10 Taxa Within the Neotropical Albitarsis Group (Diptera: Culicidae), Confirming the Separate Species Status of Anopheles albitarsis H (Diptera: Culicidae) and Revealing a Novel Lineage, Anopheles albitarsis J. *J Med Entomol* 2020. <https://doi.org/10.1093/jme/tjaa211>.
81. Zúñiga MA, Rubio-Palis Y, Brochero H. Updating the bionomy and geographical distribution of Anopheles (Nyssorhynchus) albitarsis F: A vector of malaria parasites in northern South America. *PLoS One* 2021; 16(6): e0253230. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0253230>.
82. Rubio-Palis Y, Ruíz-López F, Guzmán H, Sánchez V, Moreno JE, Estrada Y, et al. Primer registro de Anopheles (Nyssorhynchus) oswaldoi B y Anopheles (Nys.) albitarsis F en la cuenca del río Caura, Estado Bolívar, Venezuela. *Bol Mal Sal Amb* 2013; 53: 68-72.
83. Rubio-Palis Y, Wilkerson R, Guzmán H. Morphological characters of adult Anopheles (Nyssorhynchus) marajoara in Venezuela. *J Am Mosq Control Assoc* 2003; 19(2): 107–14.
84. Moreno JE, Rubio-Palis Y, Páez E, Pérez E, Sánchez V. Abundance, biting behaviour and parous rate of anopheline mosquito species in relation to malaria incidence in gold-mining areas of southern Venezuela. *Med Vet Entomol* 2007; 21(4): 339–49. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.2007.00704.x>.
85. Rubio-Palis Y, Moreno JE, Sánchez V, Estrada Y, Anaya W, Bevilacqua M, et al. Can Mosquito Magnet® substitute for human-landing catches to sample anopheline populations? *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2012; 107: 546-549. <https://doi.org/10.1590/s0074-02762012000400017>.
86. Rubio-Palis Y. Variation of the vectorial capacity of some anophelines in western Venezuela. *Am J Trop Med Hyg* 1994; 50(4): 420–4. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.1994.50.420>.
87. Gómez G, Jaramillo L, Correa MM. Wing geometric morphometrics and molecular assessment of members in the Albitarsis Complex from Colombia. *Mol Ecol Resour* 2013; 13(6): 1082–92. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12126>.
88. Marrelli MT, Malafronte RS, Flores-Mendoza C, Lourenço-de-Oliveira R, Kloetzel JK, Marinotti O. Sequence analysis of the second internal transcribed spacer of ribosomal DNA in Anopheles oswaldoi (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* 1999; 36(6): 679–684.
89. Motoki MT, Linton Y-M, Ruiz F, Flores-Mendoza C, Sallum MAM. Redescription of Anopheles oswaldoi (Peryassú, 1922) (Diptera: Culicidae), with formal lectotype designation. *Zootaxa* 2007; 1588:31–51.
90. Sallum MAM, Marrelli MT, Nagaki SS, Laporta GZ, Dos Santos CLS. Insight into Anopheles (Nyssorhynchus) (Diptera: Culicidae) species from Brazil. *J Med Entomol* 2008; 45: 970–81. <https://doi.org/10.1603/0022-2585>.
91. Rubio-Palis Y, Bravo L, Guzmán H, Caura S, Song C, Wang S, Pérez Ybarra LM. Respuesta a atrayentes químicos y comportamiento hematofágico de Anopheles Meigen spp. (Diptera: Culicidae) en un área malárica del estado Bolívar, Venezuela. *Bol Mal Sal Amb* 61(2): 267-274. <https://doi.org/10.52808/bmsa.7e5.612.016>.
92. Kitzmiller J, Kreutzer R, Tallafiero E. Chromosomal differences in populations of Anopheles nuneztovari. *Bull World Health Org* 1973; 48: 435-442.
93. Conn JE, Mitchell SE, Cockburn AF. Mitochondrial DNA analysis of the neotropical malaria vector Anopheles nuneztovari. *Genome* 1998; 41:313–27.
94. Scarpassa VM, Geurgas S, Azeredo-Espin AML, Tadei WP. Genetic divergence in mitochondrial DNA of Anopheles nuneztovari (Diptera: Culicidae) from Brazil and Colombia. *Genet Mol Biol* 2000; 23:71–78.

95. Scarpassa VM, Cunha-Machado AS, Saraiva JF. Evidence of new species for malaria vector *Anopheles nuneztovari* sensu lato in the Brazilian Amazon region. *Malar J* 2016; 15: 205. <https://doi.org/10.1186/s12936-016-1217-6>.
96. Calado DC, Foster PG, Bergo ES, Santos CLS, Galardo AKR, Sallum MAM. Resurrection of *Anopheles goeldii* from synonymy with *Anopheles nuneztovari* (Diptera: Culicidae) and a new record for *Anopheles dunhami* in the Brazilian Amazon. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2008; 103: 791–799. <https://doi.org/10.1590/s0074-02762008000800009>.
97. Sant'Ana DC, Bergo ES, Sallum MAM. *Anopheles goeldii* Rozeboom and Gabaldón (Diptera: Culicidae): a species of the Nuneztovari Complex of *Anopheles* Meigen. *Rev Brasil Entomol* 2015; 59:68–76.
98. Trindade DB, Scarpassa VM. Genetic differentiation and diagnostic loci among *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) *rangeli*, *An. (Nys.) nuneztovari* and *An. (Nys.) dunhami* (Diptera: Culicidae) from the Brazilian Amazon. *J Med Entomol* 2002; 39: 613–20. <https://doi.org/10.1603/0022-2585-39.4.613>.
99. Ruiz F, Linton Y-M, Ponsonby DJ, Conn JE, Herrera M, Quiñones ML, et al. Molecular comparison of topotypic specimens confirms *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) *dunhami* Causey (Diptera: Culicidae) in the Colombian Amazon. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2010; 105: 899–903. <https://doi.org/10.1590/s0074-02762010000700010>.
100. Cova García P, Sutil E. Claves gráficas para la clasificación de anofelinos de Venezuela. *Publ Div End Rurales, Dir Malariaol Sam Amb MSAS. Maracay, Venezuela.* 1977; p. 1-32.

Salus