



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
SISTEMÁTICA

SISTEMÁTICA Y BIOGEOGRAFÍA DEL GÉNERO *Epipolops*
(HEMIPTERA: GEOCORIDAE: PAMPHANTINAE) EN EL CONTEXTO
GEOBIÓTICO NEOTROPICAL

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LAURA ALEXANDRA RENGIFO CORREA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
FACULTAD DE CIENCIAS

COMITÉ TUTOR: DR. HARRY BRAILOVSKY ALPEROWITZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

DR. ALFONSO NERI GARCÍA ALDRETE
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

MÉXICO, D.F. SEPTIEMBRE, 2013



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
SISTEMÁTICA

SISTEMÁTICA Y BIOGEOGRAFÍA DEL GÉNERO *Epipolops*
(HEMIPTERA: GEOCORIDAE: PAMPHANTINAE) EN EL CONTEXTO
GEOBIÓTICO NEOTROPICAL

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LAURA ALEXANDRA RENGIFO CORREA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
FACULTAD DE CIENCIAS

COMITÉ TUTOR: DR. HARRY BRAILOVSKY ALPEROWITZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

DR. ALFONSO NERI GARCÍA ALDRETE
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

MÉXICO, D.F. SEPTIEMBRE, 2013



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/429/13

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **10 de junio de 2013**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del (la) alumno (a) **RENGIFO CORREA LAURA ALEXANDRA** con número de cuenta **512451084** con la tesis titulada "**Sistemática y biogeografía del género *Epipolops* (Hemiptera: Geocoridae: Pamphantinae) en el contexto geobiótico neotropical**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI**:

Presidente: DR. HARRY BRAILOVSKY ALPEROWITZ
Vocal: DR. ALEJANDRO ZALDÍVAR RIVERÓN
Secretario: DRA. ROXANA ACOSTA GUTIÉRREZ
Suplente: DR. ERICK ALEJANDRO GARCÍA TREJO
Suplente: DR. ALFONSO NERI GARCÍA ALDRETE

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 27 de agosto de 2013.


DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
Coordinadora del Programa

MCAA/MJFM/ASR/ipp



AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, de la Universidad Nacional Autónoma de México, por permitirme ser miembro de esta institución y formarme en la parte académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca 414952 otorgada durante mis estudios de maestría y sin la cual mi estadía en México no hubiera sido posible.

Al Programa de Apoyo a Estudios de Posgrado (PAEP), de la Universidad Nacional Autónoma de México, al Programa de Becas Mixtas (CONACYT) y al Dr. Juan José Morrone Lupi (Facultad de Ciencias, UNAM), por el apoyo financiero para mi estancia en el National Museum of Natural History, Washington D.C.

A mi tutor, el Dr. Juan José Morrone Lupi, por acogerme en el Museo de Zoología y por orientarme paciente y constantemente.

A los miembros de mi Comité Tutor: Dr. Harry Brailovsky Alperowitz (Instituto de Biología, UNAM) y Dr. Alfonso Neri García Aldrete (Instituto de Biología, UNAM), por disponer de su tiempo para apoyarme durante todo este proceso.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Al Dr. Thomas J. Henry (Systematic Entomology Laboratory, USDA, NMNH), por ayudarme y atender mis inquietudes durante mi estancia en Washington D.C.

A los miembros del jurado, Dra. Roxana Acosta Gutiérrez, Dr. Alejandro Zaldívar Riverón y Dr. Erick Alejandro García Trejo, cuyas críticas me permitieron mejorar la versión final de este trabajo.

A los curadores de las colecciones entomológicas por el préstamo de especímenes: Dr. Randall T. Schuh (AMNH); Dr. Harry Brailovsky (Colección Nacional de Insectos, IBUNAM); Dr. Luis Cervantes-Peredo (IEXA); M. en C. Nancy Carrejo (MUSENUV); Dr. Thomas J. Henry (NMNH).

Al Dr. Ranulfo González (Universidad del Valle) y al Grupo de Investigaciones Entomológicas (GIE), por el apoyo en campo.

A la Biól. Susana Guzmán (UNIBIO-IBUNAM) y a Michele Touchet (USNM), por el soporte técnico e instrucción en la toma de fotografías.

Al M. en C. José Aquiles Bernal Moreno, por el soporte técnico en servicios de cómputo.

A mis amigos del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, del Instituto de Biología, del Instituto de Ecología y del Centro de Investigaciones en Ecosistemas, por hacer amena mi estancia en México.

A mi familia, por creer en mí y apoyarme en todos los momentos de mi vida académica y personal.

DEDICATORIA

*A mis ángeles guardianes,
Ángela Adriana Rengifo Correa,
Ángela María Mendoza Henao y
Ángel Gabriel Becerra Vázquez,
por acompañarme y llenarme de
fortaleza en todo momento.*



ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
OBJETIVOS	5
Objetivo general	5
Objetivos particulares	5
ANTECEDENTES	6
Historia taxonómica	6
Biogeografía	7
MATERIALES Y MÉTODOS	9
Préstamo de especímenes	9
Muestreo de taxones	9
Caracteres	10
Análisis cladístico y soporte de ramas	19
Reconstrucción del estado ancestral de los procesos del pronoto	19
Inferencias biogeográficas	20
RESULTADOS	21
Taxonomía	21
Diagnosís	21
<i>Epipolops stridulatus</i> sp.n.	21
<i>Epipolops univallensis</i> sp.n.	27

<i>Epipolops frondosus</i> Herrich-Schaeffer, 1850	31
<i>Epipolops meridionalis</i> Pirán, 1958, reintegrado	32
Clave para las especies de <i>Epipolops</i>	33
Análisis cladístico y soporte de ramas	38
Reconstrucción del estado ancestral de los procesos del pronoto	40
Inferencias biogeográficas	41
DISCUSIÓN	43
CONCLUSIONES	47
LITERATURA CITADA	48

LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

Figura 1. Morfología de *Epipolops acuminatus* (A, D, G), *E. stridulatus* sp.n. (B, E, H) y *E. rettenmeyeri* (C, F, I). (A–C) cabeza y pronoto; (D) seda simple; (E–F) seda barbadas; (G) auricular de la glándula de olor oblonga; (H–I) aurícula de la glándula de olor con forma de gota. Abreviaturas: ke, quilla; st, estridulitro. Todo, excepto G, fue tomado bajo SEM. (I) cortesía de Henry T.J.

Figura 2. Pronoto. (A) *E. acuminatus*; (B) *E. angelae*; (C) *E. arboricolus*; (D) *E. bellus*; (E) *E. frondosus*; (F) *E. kathrynae*; (G) *E. lenkoi*; (H) *E. meridionalis*; (I) *E. mucronatus*; (J) *E. oculuscancri*; (K) *E. quadrispinus*; (L) *E. rettenmeyeri*; (M) *E. scudderi*; (N) *E. slateri*; (O) *E. stridulatus* sp.n.; (P) *E. thomasi*; (Q) *E. univallensis* sp.n. Abreviaturas: da, digitiforme-angular; dp, forma de gota; ds, digitiforme-recta; gc, forma de palo de golf; hk, forma de garfio; mp, multi-espinoso; rt, subrectangular; sc, escimitarra; sp, espiniforme; st, espatular; tp, trapezoidal.

Figura 3. Hemélitro: formas del tercio basal del margen costal. (A) recta, *E. oculuscancri*; (B) redondeada, *E. stridulatus* sp.n.; (C) con muesca, *E. univallensis* sp.n.; (D) proceso con forma de diente, *E. quadrispinus*; (E) subtriangular, *E. slateri*.

Figura 4. Pigóforo: formas del lado proximal de la abertura genital. (A) redondeado, *E. kathrynae*; (B) sinuoso, *E. meridionalis*; (C) trifurcado, *E. frondosus*.

Figura 5. *Epipolops stridulatus* sp.n. (A) hábito; (B) cabeza, vista ventral.

Figura 6. *Epipolops univallensis* sp.n. (A) hábito; (B) cabeza, vista ventral.

Figura 7. Cladograma para las especies de *Epipolops* obtenido bajo pesos implicados desde K 2 a 9 (L= 96, CI= 60, RI= 73). Círculos negros indican cambios de estado de carácter únicos; círculos blancos indican paralelismos o reversiones; estados de carácter debajo de los círculos. Números en negrita indican valores de remuestreo simétrico >50 calculados desde K=5. Números subrayados indican caracteres ambiguos. Letras A-D refieren a los clados mencionados en el texto.

Figura 8. Reconstrucción de estados ancestrales de los procesos laterales del pronoto. (A) lóbulo anterior; (B) lóbulo posterior. Abreviaturas: ds, digitiforme-recta; gc, forma de palo de golf; hk, forma de garfio; mp, multi-espinado; st, espatular.

Figura 9. Cladograma de áreas y mapas mostrando la distribución de las especies de los principales clados de *Epipolops*. Abreviaturas: A, C, D, principales clados; ZTM, Zona de Transición Mexicana.

Cuadro 1. Ejemplares de Geocoridae considerados en el análisis filogenético de *Epipolops*.

Cuadro 2. Matriz de datos de caracteres morfológicos usados en el análisis cladístico de *Epipolops* y grupos externos (indicados con asterisco). “?” = dato ausente. [] = polimórfico.

RESUMEN

Epipolops Herrich-Schaeffer (Hemiptera: Geocoridae), el género con mayor número de especies de Pamphantinae, es considerado de las chinches verdaderas más extrañas por su morfología llamativa. Para dilucidar la evolución de la morfología en *Epipolops*, se realizó un análisis filogenético con 17 especies y 36 caracteres morfológicos de adultos. Los análisis con parsimonia de pesos iguales e implícitos obtuvieron dos cladogramas que presentan ligeras diferencias. Se describen dos especies nuevas, *E. stridulatus*, **sp.n.** y *E. univallensis*, **sp.n.** *Epipolops meridionalis* Pirán es restituida como especie a partir de su sinonimia con *E. frondosus* Herrich-Schaeffer. Se presenta una clave para las especies conocidas de *Epipolops*. Se discute la relevancia sistemática de los caracteres únicos del género y las secuencias de transformación de los estados de carácter para los procesos laterales anterior y posterior del pronoto, que se optimizan en el cladograma obtenido con pesos implicados. Las especies de *Epipolops* se encuentran en la región Neotropical y la Zona de Transición Mexicana, con algunas especies restringidas a distintas subregiones de América del Sur.

ABSTRACT

Epipolops Herrich-Schaeffer (Hemiptera: Geocoridae), the largest genus of Pamphantinae, is considered among the most bizarre true bugs because of its striking morphology. To elucidate the evolutionary morphology of *Epipolops*, a phylogenetic analysis was performed using 17 species and 36 adult morphological characters. Two cladograms were obtained under equal and implied weight parsimony analyses, showing slight differences between them. Two new species, *E. stridulatus*, **sp.n.** and *E. univallensis*, **sp.n.**, are described. *Epipolops meridionalis* Pirán is resurrected from synonymy with *E. frondosus* Herrich-Schaeffer. A key to the known species of *Epipolops* is provided. The systematic relevance of the unique characters of the genus is discussed and the sequences of character state transformations for both anterior and posterior lateral processes of pronotum are optimized, on cladogram obtained under implied weights. Species of *Epipolops* are found in the Neotropical region and the Mexican Transition Zone, with some clades and species restricted to different South American subregions.

INTRODUCCIÓN

Epipolops (Hemiptera: Heteroptera: Lygaeoidea: Geocoridae: Pamphantinae) es considerado como uno de los géneros de chinches verdaderas más extraños por su morfología llamativa (Canter, 1964; Pirán, 1958; Brailovsky, 1990; Slater, 1998, 1999; Henry, 2006). La característica que más sobresale en *Epipolops* son los ojos pedunculados, siendo estos pedúnculos largos y divergentes. La condición pedunculada se presenta también en algunas especies de la superfamilia Pyrrhocoroidea pero sólo este género presenta tal grado de desarrollo de los pedúnculos en Lygaeoidea (Henry, 1997). Además, el pronoto de la mayoría de las especies de *Epipolops* cuenta con procesos laterales, los cuales no solo son únicos entre los lygaeoideos sino que también exhiben una gran variedad de formas entre sus especies. Finalmente, la presencia de sedas barbadas se considera como otra característica única del grupo y fue reportada en la revisión más reciente del grupo (Henry, 2006). Estas sedas tienen una apariencia multi-espinosa y varían de cortas y robustas a largas y delgadas.

Debido a las características únicas de *Epipolops*, su clasificación ha fluctuado entre varios taxones supraespecíficos (Henry, 2006). Slater (1999) confirmó que dicho género pertenece a la familia Geocoridae y presenta relaciones más cercanas con la subfamilia Pamphantinae, con base en un estudio morfológico exhaustivo. Además, este autor propuso que *Epipolops* debe ser ubicado en su propia tribu, Epipolopini. Sin embargo, las relaciones filogenéticas entre las especies de *Epipolops* aún se desconocen y por consecuencia, tampoco ha sido estudiada la evolución de su morfología única en un contexto filogenético.

Epipolops es el género de Pamphantinae con mayor número de especies descritas (Slater, 1964; Slater & O'Donnell, 1995; Slater & Henry, 1999; Henry, 2006). De acuerdo con la revisión más reciente del grupo (Henry, 2006), éste comprende 14 especies. Todas habitan en bosques húmedos neotropicales y la mayoría están asociadas al dosel (Slater, 1999; Henry, 2006). En este sentido, resulta interesante determinar las áreas biogeográficas donde dichas especies están distribuidas e identificar si las relaciones filogenéticas indican alguna tendencia respecto a su distribución.

El presente trabajo constituye la primera hipótesis filogenética para las especies reconocidas de *Epipolops* basada en caracteres morfológicos de adultos. Dos especies nuevas, *E. stridulatus* sp.n. y *E. univallensis* sp.n., son descritas y *E. meridionalis* Pirán es restablecida al estatus de especie desde la sinonimia con *E. frondosus* Herrich-Schaeffer. Se provee una clave actualizada para la determinación de las especies. Con base en la hipótesis filogenética obtenida, se discute la evolución de la morfología inusual de *Epipolops* y la distribución geográfica de sus especies de acuerdo con las áreas identificadas por Morrone (2006).

OBJETIVOS

Objetivo general

- Examinar la evolución de la morfología de *Epipolops* y su distribución en el contexto filogenético.

Objetivos particulares

- Describir las especies nuevas resultantes de la revisión taxonómica.
- Proporcionar una clave dicotómica para la determinación de las especies de *Epipolops*.
- Plantear una hipótesis filogenética para *Epipolops* con base en caracteres morfológicos de adultos.
- Discutir la relevancia sistemática de los caracteres únicos y la secuencia de transformación de algunos caracteres de importancia taxonómica del género.
- Identificar si las relaciones filogenéticas entre las especies de *Epipolops* indican alguna tendencia respecto a sus distribuciones.

ANTECEDENTES

Historia taxonómica

El género *Epipolops* fue establecido por Herrich-Schaeffer (1850) para ubicar una especie de Brasil, *E. frondosus* H.S., 1850. En consecuencia con este nuevo género, se describió otra especie, *E. quadrispinus* Stål, 1874, y otras tres más fueron reubicadas por Lethierry & Severin en 1894: *E. oculuscanri* (DeGeer, 1773), *E. acuminatus* (Distant, 1893) y *E. mucronatus* (Distant, 1893). Posteriormente, se describió una especie adicional, *E. lenkoi* Canter, 1964. En la década de 1990 se describieron tres especies más: *E. arboricolus* Brailovsky, 1990, *E. bellus* Brailovsky, 1990 y *E. rettenmeyeri* Slater, 1998 (Slater, 1964; Slater & O'Donnell, 1995; Slater, 1998). Finalmente, en el 2006 se describieron cinco especies nuevas: *E. angelae* Henry, 2006, *E. kathrynae* Henry, 2006, *E. scudderi* Henry, 2006, *E. slateri* Henry, 2006 y *E. thomasi* Henry, 2006. En relación con el registro fósil, aún no se ha reportado ningún espécimen de *Epipolops*.

La clasificación de *Epipolops* a nivel supragenérico ha sido inconsistente. Inicialmente, Herrich-Schaeffer consideró que el género era cercano a *Cymus* Hahn, (1831). En 1898, Stål ubicó el género en la subfamilia Geocorinae, donde permaneció hasta que Ashlock (1957) lo transfirió a Cymini (Henry 2006). Por su parte, Brailovsky (1990) trasladó a *Epipolops* a la subfamilia Bledionotinae. Dicha clasificación fue aceptada por Slater & O'Donnell (1995), quienes además lo asignaron a la tribu Pamphantini. Tras la elevación de Geocoridae al estatus de familia, con Bledionotinae, Geocorinae y Pamphantinae como subfamilias (Henry

1997), Slater (1999) estableció para *Epipolops* su propia tribu, Epipolopini, dentro de Pamphantinae. Dicha clasificación fue aceptada por Henry (2006) en la revisión más reciente del género.

Biogeografía

Las relaciones filogenéticas de los taxones, en particular la de aquellos que tienen distribuciones restringidas debidas a vicarianza, constituyen una herramienta clave para plantear e interpretar patrones biogeográficos. Específicamente, en biogeografía cladística se asume que la correspondencia entre las relaciones filogenéticas de los taxones y las relaciones entre áreas de endemismo es informativa, en términos biogeográficos (Crisci, 2001). Sin embargo, son relativamente pocos los taxones que presentan una filogenia resuelta. Este es el caso de *Epipolops*, para el que hasta el momento no se han evaluado las relaciones filogenéticas y como consecuencia, su distribución no ha sido explicada en términos histórico-biogeográficos.

Un primer paso para identificar patrones biogeográficos en el marco de la biogeografía cladística es la obtención de cladogramas taxonómicos de áreas, reemplazando en los cladogramas de distintos taxones, el nombre de cada taxón terminal por el área de endemismo donde éste se distribuye. En este sentido, las áreas de endemismo no representan estrictamente la distribución de las especies sino que constituyen entidades históricas; esto implica considerar que dicha unidad es natural que resulta de una historia común (Morrone, 2001). Por esta razón, al asignar un taxón a una determinada área de endemismo, se asume que

éste se encuentra integrado espacio-temporalmente a la biota que define el área. En este sentido, al construir un cladograma taxonómico de áreas, se tiene la correspondencia entre el área de endemismo con cada especie y a partir de esto se puede visualizar si las relaciones filogenéticas indican alguna tendencia respecto a su distribución.

En el presente trabajo se emplean como áreas de endemismos las subregiones propuestas por Morrone (2006), pues son las de uso más amplio en biogeografía cladística. Este autor considera que la región Neotropical comprende cuatro subregiones (Caribeña, Amazónica, Chaqueña y Paranaense) y constituyen una unidad independiente de las zonas de transición Mexicana y Sudamericana. Con referencia a la correspondencia geográfica, inicialmente se tiene que la subregión Caribeña comprende desde las tierras bajas del sur de México hasta el noroccidente de América del Sur, incluyendo Mesoamérica y las Antillas. Por otro lado, la subregión Amazónica se extiende desde la parte suroriental de Colombia, hasta Argentina, incluyendo las Guyanas, Venezuela, la mayor parte de Brasil, Ecuador, Perú, norte de Bolivia y parte de Paraguay. La subregión Chaqueña incluye el norte y centro de Argentina, el sur de Bolivia, el occidente y centro de Paraguay, Uruguay y centro y suroriente de Brasil. La subregión Paranaense incluye el nororiente de Argentina, oriente de Paraguay y suroriente de Brasil. Finalmente las zonas de transición Mexicana y Sudamericana corresponden a tierras altas de estas áreas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Préstamo de especímenes

Los especímenes revisados provienen de las siguientes instituciones: American Museum of Natural History, New York, USA, (AMNH); Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., México, (IBUNAM); Colección Entomológica, Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México, (IEXA); Colección de entomología, Universidad del Valle, Santiago de Cali, Colombia, (MUSENUV); y United States National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C., USA, (USNM).

Muestreo de taxones

Se incluyeron 21 especies para los análisis filogenéticos. Diecisiete de los taxones terminales pertenecen al grupo interno, que incluye todas las especies conocidas de *Epipolops*, dos taxones no descritos y una especie restablecida al estado de especie. Se examinó material tipo para la mayoría de estos taxones (Cuadro 1). Se eligieron cuatro especies de Geocoridae como grupos externos (Cuadro 1), las cuales son representativas de las subfamilias y tribus estrechamente relacionadas con Epipolopini, con base en la filogenia de Lygaeoidea (Henry, 1997; Slater, 1999). Se revisaron ninfas de cuatro especies de *Epipolops* en cuarto y quinto estadio (*E. angelae*, *E. kathrynae*, *E. oculusancrri* y *E. univallensis* sp.n) pero se prefirió polarizar con el criterio de grupo externo

debido a que este último permite que haya menos datos ausentes. Las ninfas, no obstante, se consideraron en la discusión.

Cuadro 1. Ejemplares de Geocoridae considerados en el análisis filogenético de *Epipolops*.

Subfamilia/ Tribu	Especies	No. ejemplares	Material tipo
Geocorinae	<i>Geocoris punctipes</i>	15	
Henestarinae	<i>Engistus exsanguis</i>	28	
Pamphantinae/ Pamphantini	<i>Tropicoparapamphantus amazonicus</i>	11	
Cattarini	<i>Cattarus pseudoculatus</i>	7	
Epipolopini	<i>Epipolops acuminatus</i>	16	
	<i>E. angelae</i>	7	Paratipos (7)
	<i>E. arboricolus</i>	3	Holotipo
			Paratipo (1)
	<i>E. bellus</i>	2	Paratipo (1)
	<i>E. frondosus</i>	6	
	<i>E. kathrynae</i>	17	Holotipo
			Paratipos (12)
	<i>E. lenkoi</i>	1	Holotipo
	<i>E. meridionalis</i>	33	
	<i>E. mucronatus</i>	1	
	<i>E. oculuscancri</i>	33	
	<i>E. quadrispinus</i>	4	
	<i>E. rettenmeyeri</i>	18	Paratipo (1)
	<i>E. scudderi</i>	7	Holotipo
			Paratipo (1)
	<i>E. slateri</i>	4	Holotipo
		Paratipos (3)	
<i>E. stridulatus</i> sp.n.	14	Holotipo	
		Paratipo (5)	
<i>E. thomasi</i>	5	Holotipo	
		Paratipo (3)	
<i>E. univallensis</i> sp.n.	8	Holotipo	
		Paratipos (7)	

Caracteres

Se seleccionaron 36 caracteres morfológicos de adultos: 26 se codificaron como binarios y 10 como multiestado. Para la mayoría de los términos que se refieren a

estructuras morfológicas se sigue a Henry (2006). Las fotografías se tomaron con las cámaras LEICA DFC 490 y AT-200GE. Las micrografías se obtuvieron con el equipo EVO MA 15 de microscopía electrónica de barrido (SEM). La matriz de datos se presenta en el Cuadro 2. Los caracteres usados en el análisis cladístico son los siguientes:

1. Tipo de sedas: (0) simples (Fig. 1D); (1) barbadas (Fig. 1E, F).
2. Cabeza: (0) con sedas claras; (1) con sedas blancas y negras.
3. Hemélitros: (0) glabros; (1) con sedas.
4. Par de quillas desde los ocelos hasta la base del clipeo: (0) ausente (Fig. 1A, B); (1) presente (Fig. 1C).
5. Longitud de los pedúnculos de los ojos: (0) más cortos que el ancho basal de los ojos; (1) tan largos como el ancho basal de los ojos; (2) más largos que el ancho basal de los ojos.
6. Forma de los pedúnculos de los ojos: (0) uniformemente cilíndrica; (1) fuertemente constreñida distalmente debajo del ojo.
7. Superficie externo-lateral de los pedúnculos de los ojos: (0) débilmente rugosa; (1) lisa; (2) fuertemente rugosa.
8. Puntos de la superficie del pronoto: (0) sin areola, más pequeños que los puntos del escudelo (Fig. 2B); (1) con areola (Fig. 2A, C-Q).
9. Collar del pronoto: (0) ausente; (1) presente.
10. Tubérculo en cada ángulo frontal: (0) ausente; (1) presente (Fig. 2M).
11. Espina dorsal en cada ángulo humeral: (0) ausente; (1) presente (Fig. 2B).

12. Ancho del lóbulo anterior del pronoto: (0) más ancho que la longitud total del pronoto; (1) más estrecho que la longitud total del pronoto; (2) tan ancho como la longitud total del pronoto.
13. Ángulo humeral: (0) redondeado (Fig. 3A-D); (1) agudo (Figs. 2N, 3E).
14. Proceso lateral del lóbulo anterior del pronoto: (0) ausente (Fig. 2A, J); (1) presente (Fig. 2B-I, K-Q).

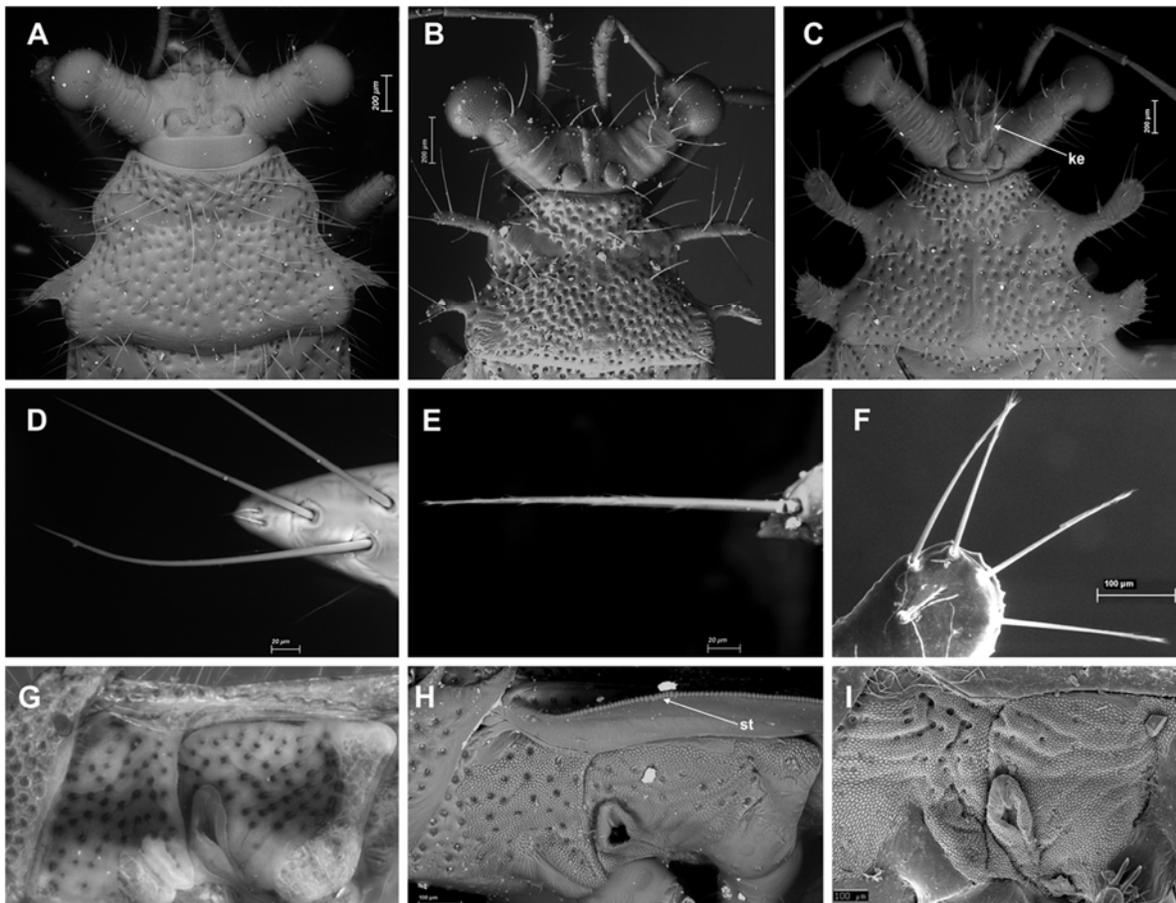


Figura 1. Morfología de *Epipolops acuminatus* (A, D, G), *E. stridulatus* sp.n. (B, E, H) y *E. rettenmeyeri* (C, F, I). (A–C) cabeza y pronoto; (D) seda simple; (E–F) seda barbadas; (G) auricular de la glándula de olor oblonga; (H–I) aurícula de la glándula de olor con forma de gota. Abreviaturas: ke, quilla; st, estridulitro. Todo, excepto G, fue tomado bajo SEM. (I) cortesía de Henry T.J.

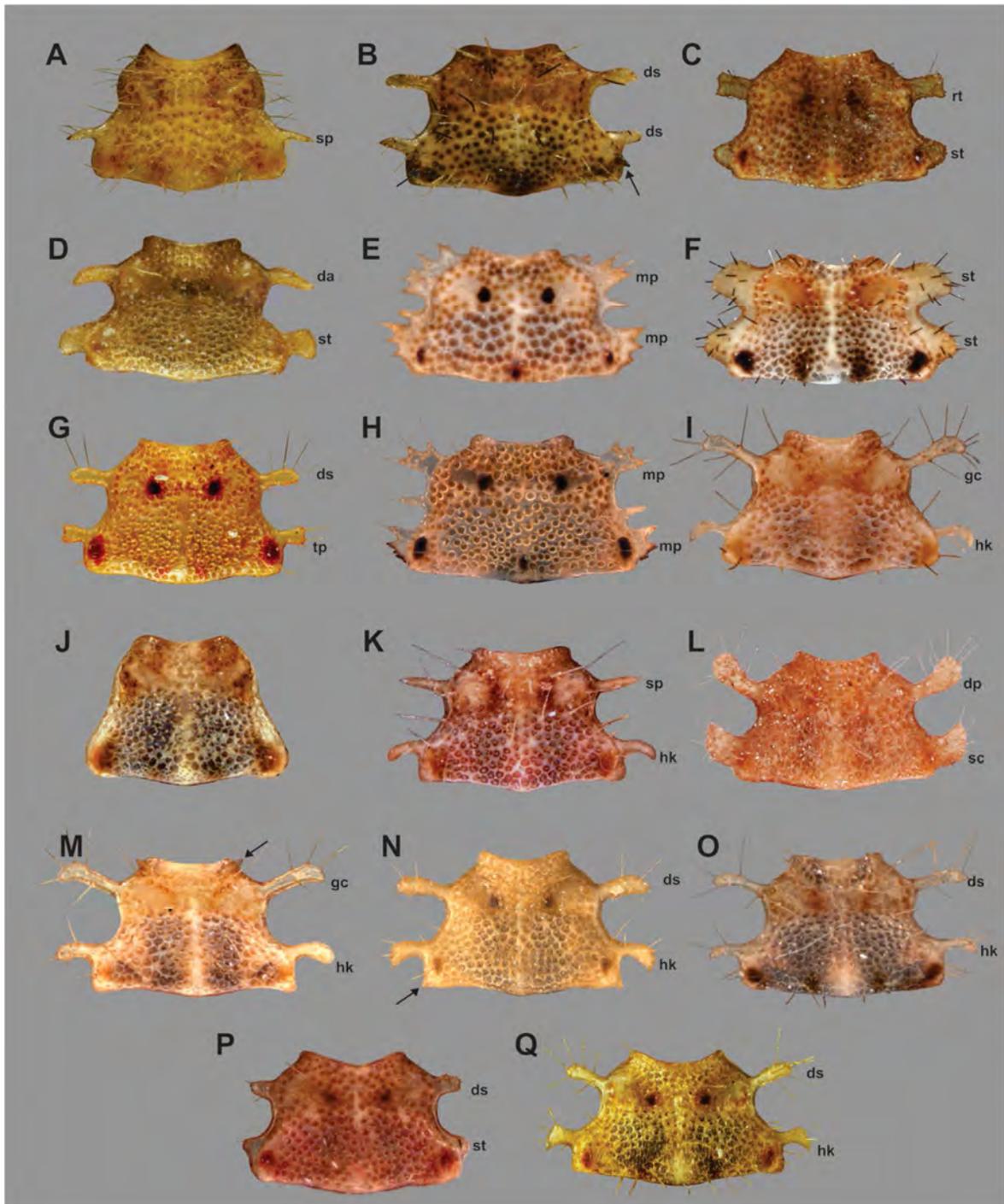


Figura 2. Pronoto. (A) *E. acuminatus*; (B) *E. angelae*; (C) *E. arboricolus*; (D) *E. bellus*; (E) *E. frondosus*; (F) *E. kathrynae*; (G) *E. lenkoi*; (H) *E. meridionalis*; (I) *E. mucronatus*; (J) *E. oculuscancri*; (K) *E. quadrispinus*; (L) *E. rettenmeyer*; (M) *E. scudder*; (N) *E. slater*; (O) *E. stridulatus* sp.n.; (P) *E. thomasi*; (Q) *E. univallensis* sp.n. Abreviaturas: da, digitiforme-angular; dp, forma de gota; ds, digitiforme-recta; gc, forma de palo de golf; hk, forma de garfio; mp, multi-espinoso; rt, subrectangular; sc, escimitarra; sp, espiniforme; st, espatular; tp, trapezoidal.

15. Forma del proceso lateral del lóbulo anterior del pronoto: (0) digitiforme-recto (Fig. 2B, G, N-Q); (1) espiniforme (Fig. 2K); (2) como cuchara o palo de golf (Fig. 2I, M); (3) digitiforme-angular (Fig. 2D); (4) espatular (Fig. 2F); (5) multi-espinosa (Fig. 2E, H); (6) subrectangular (Fig. 2C); (7) en forma de gota (Fig. 2L).
16. Base del proceso lateral del lóbulo anterior del pronoto: (0) delgada, ancho basal a lo sumo un quinto de la longitud del lóbulo anterior; (1) ancha, ancho basal al menos la mitad de la longitud del lóbulo anterior.
17. Margen del proceso lateral del lóbulo anterior del pronoto: (0) liso; (1) serrado.
18. Ubicación del proceso lateral del lóbulo anterior del pronoto: (0) ampliamente separado del ángulo frontal, distancia entre el proceso anterior y el ángulo frontal tan ancho o más que el ancho basal del proceso; (1) cerca del ángulo frontal, proceso anterior surge desde el ángulo frontal.
19. Proceso lateral del lóbulo posterior del pronoto: (0) ausente (Fig. 2J); (1) presente (Fig. 2A-I, K-Q).
20. Forma del proceso lateral del lóbulo posterior del pronoto: (0) espiniforme (Fig. 2A); (1) digitiforme-recta (Fig. 2B); (2) en forma de garfio (Fig. 2I, K, M-O, Q); (3) trapezoidal (Fig. 2G); (4) espatular (Fig. 2C, D, F, P); (5) en forma de cimitarra (Fig. 2L); (6) multi-espinada (Fig. 2E, H).
21. Base del proceso lateral del lóbulo posterior del pronoto: (0) delgada, ancho basal a lo sumo un quinto de la longitud del lóbulo posterior; (1) ancha, ancho basal al menos un tercio de la longitud del lóbulo posterior.

22. Margen del proceso lateral del lóbulo posterior del pronoto: (0) liso (Fig. 1A-B); (1) serrado (Fig. 1C).
23. Ubicación del proceso lateral del lóbulo posterior del pronoto: (0) ampliamente separado del ángulo humeral, distancia entre el proceso posterior y el ángulo humeral tan ancho o más que el ancho basal del proceso; (1) cerca del ángulo humeral, distancia entre el proceso posterior y el ángulo humeral menor que el ancho basal del proceso.
24. Carena lateral del pronoto: (0) ausente; (1) desde el ángulo frontal hasta el ángulo humeral; (2) entre los procesos laterales anterior y posterior.
25. Aurícula de la glándula de olor: (0) redondeada; (1) oblonga, dos veces más larga que ancha (Fig. 1G); (2) en forma de gota, tan larga como ancha (Fig. 1H, I).
26. Tercio basal del margen costal del hemélitro: (0) recto (Fig. 3A); (1) redondeado (Fig. 3B); (2) con muesca (Fig. 3C); (3) con proceso con forma de diente (Fig. 3D); (4) subtriangular (Fig. 3E).
27. Borde del tercio basal del margen costal del hemélitro: (0) liso; (1) serrado; (2) crenulado.
28. Área distal del hemélitro: (0) expandido, cubre completamente el conexivo; (1) no expandido, conexivo expuesto.
29. Forma del lado proximal de la abertura genital: (0) redondeada (Fig. 4A); (1) sinuosa (Fig. 4B); (2) trifurcada, con dos invaginaciones pequeñas a cada lado (Fig. 4C).

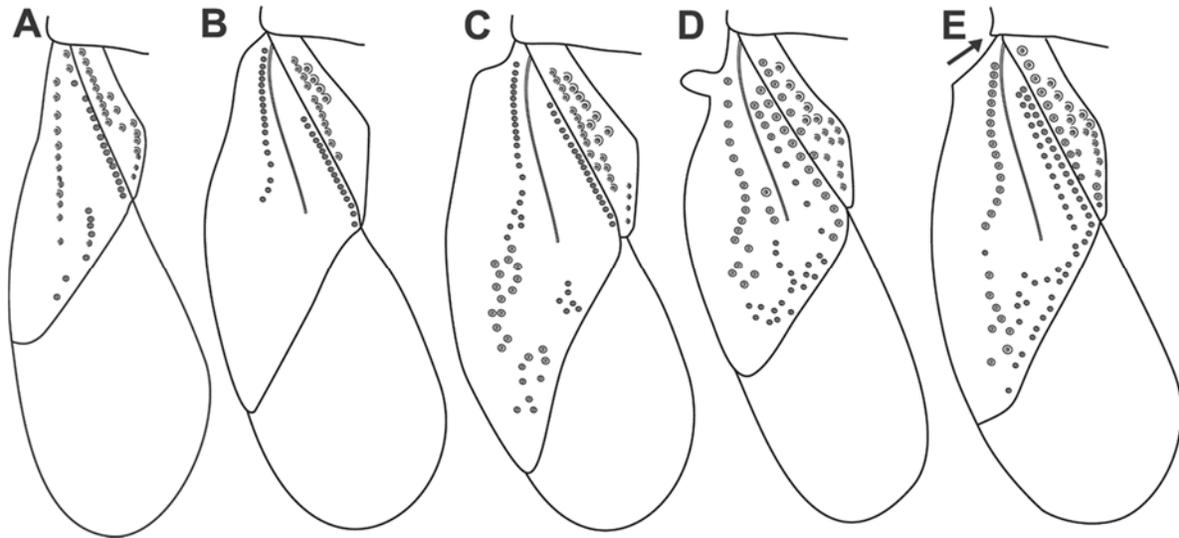


Figura 3. Hemélitro: formas del tercio basal del margen costal. (A) recta, *E. oculuscancri*; (B) redondeada, *E. stridulatus* sp.n.; (C) con muesca, *E. univallensis* sp.n.; (D) proceso con forma de diente, *E. quadrispinus*; (E) subtriangular, *E. slateri*.

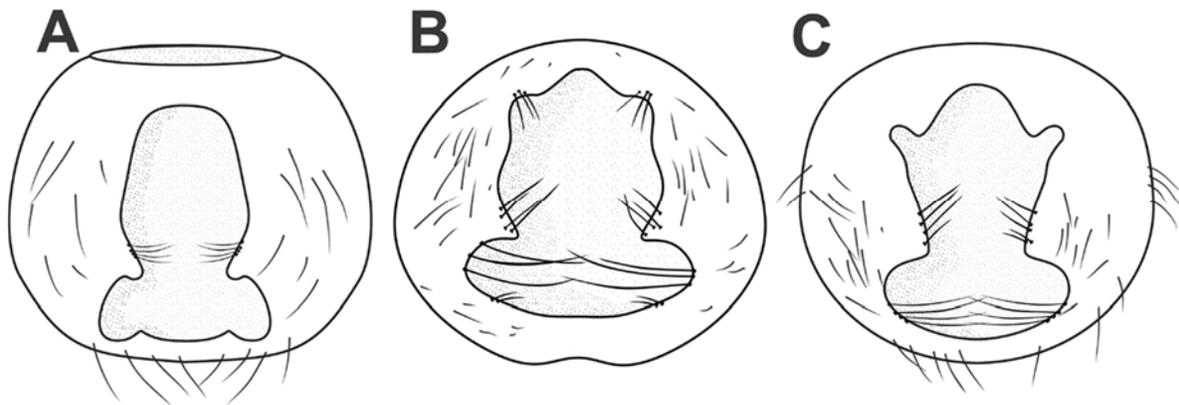


Figura 4. Pigóforo: formas del lado proximal de la abertura genital. (A) redondeado, *E. kathrynae*; (B) sinuoso, *E. meridionalis*; (C) trifurcado, *E. frondosus*.

30. Patrón de coloración del pedúnculo del ojo: (0) lados dorsal y ventral del mismo color; (1) lado dorsal claro, lado ventral oscuro (Figs. 5, 6).
31. Banda longitudinal oscura en el lado externo-lateral del pedúnculo: (0) ausente; (1) presente.
32. Banda longitudinal oscura en el lado externo-lateral del antenómero I: (0) ausente; (1) presente.
33. Hemélitro con puntos en la parte distal de la vena más cercana al clavo: (0) ausente; (1) presente.
34. Mancha transversal o punto en el hemélitro, cerca del margen costal al nivel del ápice del clavo: (0) ausente; (1) presente.
35. Mancha transversal en el hemélitro, cerca del margen costal al nivel medio del clavo: (0) ausente (Fig. 5); (1) presente (Fig. 6).
36. Patrón de pigmentación de los tergitos abdominales del macho: (0) cada tergum completamente oscuro o claro; (1) cada tergum con una mancha trapezoidal, tergum V pigmentado casi completamente; (2) mancha cilíndrica a lo sumo sobre el tergum VI, tergum V, si pigmentado, no lo está completamente.

Análisis cladístico y soporte de ramas

Se realizaron dos análisis de parsimonia con TNT (Goloboff et al., 2008), bajo pesos iguales e implicados. Para pesos implicados, se exploraron las topologías obtenidas con diferentes valores de la constante de concavidad ($K = 1$ a 10), donde los valores más bajos de K indican que los caracteres que exhiben homoplasia son penalizados con más severidad (Goloboff, 1993). Ambos análisis se realizaron bajo una búsqueda exhaustiva por la estrategia de enumeración implícita. *Geocoris punctipes* (Geocorinae) se usó para enraizar los cladogramas porque, respecto a los otros taxones del grupo externo, es el más alejado filogenéticamente de *Epipolops*. Todos los caracteres se trataron como no-aditivos y el cladograma resuelto se optimizó por "slow optimization" en Winclada (Nixon, 2002). El soporte de ramas se evaluó a través de remuestreo simétrico porque sus valores no son distorsionados por los pesos de los caracteres (Goloboff et al., 2003). Los valores se muestran como frecuencias relativas (GC), que representan la diferencia entre la frecuencia absoluta de un grupo dado y el grupo más frecuente que la contradice. Los valores de GC fueron estimados en corridas de 100 pseudoréplicas de búsqueda tradicional.

Reconstrucción del estado ancestral de los procesos del pronoto

En un esfuerzo por comprender la evolución de los procesos laterales del pronoto en *Epipolops*, dos caracteres relacionados con la forma de dichos procesos (15 y 20) se optimizaron en el cladograma obtenido con pesos implicados. Los

caracteres en mención son tratados como no aditivos, por lo que en TNT se exhiben bajo la optimización de Fitch con "character mapping".

Inferencias biogeográficas

Se utilizaron bases de datos globales (<http://www.fallingrain.com>; Google Earth versión 7.0.3) para completar las georreferencias de las localidades de las muestras. Sólo los especímenes examinados por los autores fueron considerados para determinar las áreas de distribución. Posteriormente, se construyó un cladograma taxonómico de áreas mediante la sustitución de las especies terminales por las áreas biogeográficas reconocidas por Morrone (2006).

RESULTADOS

Taxonomía

En este trabajo se adicionan tres especies a las 14 conocidas previamente para *Epipolops*. Estas corresponden a *E. stridulatus* sp.n., *E. univallensis* sp.n. y *E. meridionalis* Pirán, que se restituye al estatus de especie desde su sinonimia con *E. frondosus* Herrich-Schaeffer. Se sigue la diagnosis de Henry (2006) y se presenta una clave actualizada para la determinación de las especies.

Diagnosis

Los miembros de este género se puede reconocer por los pedúnculos de los ojos, largos y delgados, que se extienden más allá de los márgenes laterales del pronoto; pronoto generalmente ancho, usualmente con espinas o procesos laterales de formas variadas, con abundantes setas; hemélitros traslúcidos a opacos, con puntos distintivos, ampliamente redondeados, con margen usualmente crenulada, tercio basal del margen lateral usualmente con proceso con forma de diente (Henry, 2006).

***Epipolops stridulatus* sp.n.**

(Figs. 1B, E, H, 3B, 5A, B)

Diagnosis. Pedúnculos de los ojos dorsalmente claros y ventralmente castaño oscuro; primer antenómero carece de banda longitudinal oscura en lado externo-

lateral; procesos laterales del pronoto digitiforme en lóbulo anterior y con forma de garfio en el lóbulo posterior; ángulos frontal y humeral del pronoto sin espinas ni tubérculos; ángulo humeral redondeado; aurícula de glándula metatorácica en forma de gota; tercio basal del margen costal del hemélitro redondeado, finamente crenulado, con estridulitro.

Descripción. Macho (n= 3). Longitud 3.95- 4.10 mm; cabeza: longitud 0.51- 0.55 mm, ancho entre ojos 1.27- 1.33 mm, ancho entre ocelos 0.15- 0.18 mm, longitud pedúnculo ocular (hasta ocelos) 0.40- 0.43 mm, ancho basal del ojo 0.28- 0.30 mm, longitud labium 1.08- 1.23 mm; antena: longitud antenómero I 0.56 mm, II 0.40- 0.48 mm, III 0.28- 0.32 mm, IV 0.40- 0.52 mm; pronoto: longitud 0.80- 0.84 mm, ancho máximo a través del lóbulo anterior 0.92- 0.96 mm, ancho entre ángulos humerales 1.20- 1.24 mm; escudelo: longitud 0.41- 0.45 mm, ancho 0.60- 0.62 mm; hemélitro: longitud comisura claval 1.16- 1.24 mm, ancho entre margen de hemélitros al nivel del ápice del clavo 1.76 mm.

Hembra (n= 3). Longitud 4.25- 4.45 mm; cabeza: longitud 0.51- 0.57 mm, ancho entre ojos 1.34- 1.36 mm, ancho entre ocelos 0.18- 0.19 mm, longitud pedúnculo ocular (hasta ocelos) 0.42 mm, ancho basal del ojo 0.28- 0.30 mm, longitud labium 1.17- 1.23 mm; antena: longitud antenómero I 0.56- 0.60 mm, II 0.44- 0.52 mm, III 0.32- 0.36 mm, IV 0.44 mm; pronoto: longitud 0.84- 0.92 mm, ancho máximo a través del lóbulo anterior 0.96- 1.04 mm, ancho entre ángulos humerales 1.28- 1.36 mm; escudelo: longitud 0.43- 0.45 mm, ancho 0.68- 0.70

mm; hemélitro: longitud comisura claval 1.24- 1.28 mm, ancho entre margen de hemélitros al nivel del ápice del clavo 1.92- 2.00 mm.

Coloración general uniformemente amarillo claro. Cabeza con dos puntos castaño oscuro ventralmente alcanzando el borde del protórax, o con una mancha gris con forma de V invertida, brazos alcanzan protórax; pedúnculos de los ojos dorsalmente amarillo claro y ventralmente con una mancha castaño claro en la zona medioventral; lado externo lateral del pedúnculo del ojo con una línea delgada más oscura que la mancha ventral, algunas veces del mismo color; antena amarillo claro, primer antenómero carece de una banda longitudinal en el lado externo lateral, tercio apical del cuarto antenómero castaño claro. Pronoto con un punto naranja pequeño sobre cada callo; margen posterior del pronoto algunas veces con cuatro puntos castaño oscuro, un par de estos ubicados en la porción media del pronoto y los restantes en cada ángulo humeral, y algunas veces con una mancha transversal castaño oscura desde cada ángulo humeral. Escudelo castaño oscuro, excepto una mancha blanca sobre una callosidad elevada, que diverge anteriormente en un par de brazos formando una "Y". Hemélitro amarillo translúcido; parte distal del clavo con un punto castaño oscuro en el ángulo interno; corio con un punto en la porción distal de la vena más cercana del clavo; área distal del corio y proximal de la membrana con una banda castaño oscura. Tergita abdominal I-IV del macho cubierto por una mancha cilíndrica castaño oscura, tergita VI y VII con un par de puntos castaño oscuro. Hembra de coloración similar, excepto tergum abdominal VII sin puntos castaño oscuro. Abdomen uniformemente amarillo claro ventralmente.

Cabeza sin puntos; carena medial distintiva extendida desde los ocelos hasta la base del clipeo, algunas veces ausente; sedas barbadas largas, delgadas, claras, sobre vertex y pedúnculo de los ojos; pedúnculo de los ojos más largo que el ancho basal del ojo, débilmente rugoso en la superficie externo-lateral; facetas de los ojos con sedas muy cortas y finas. Labium se extiende entre mesocoxas. Puntos del pronoto con aréola, excepto por un área lisa a través del callo; collar presente, ángulo frontal sin tubérculos; sedas barbadas largas, delgadas, claras; proceso lateral del lóbulo anterior digitiforme, relativamente recto, delgado, apicalmente redondeado o agudo, sin expansiones conspicuas; proceso lateral del lóbulo posterior con forma de garfio, recurvado hacia atrás, delgado, más corto que el proceso lateral del lóbulo anterior, apicalmente redondeado o agudo, ampliamente separado del ángulo humeral; ángulo humeral redondeado, sin espinas dorsales. Patas anteriores moderadamente engrosadas, sin espinas ni procesos. Aurícula de la glándula de olor meta-torácica con forma de gota, basalmente redondeada y distalmente aguda, tan larga como ancha; área evaporativa cubre casi todo el meta- y mesopleuron. Disco del escudelo con puntos aerolados; sedas barbadas largas, delgadas, claras. Hemélitro finamente crenulado lateralmente; margen costal con estridulitro; tercio basal del margen costal redondeado; área distal del hemélitro expandida, cubriendo completamente el conexivo; área central del corio con sedas barbadas largas, delgadas, claras; membrana exceden considerablemente el ápice del abdomen. Abdomen con sedas semierectas a erectas, cortas a largas y dispersas, en especial a lo largo de la línea media de las hembras.



Figura 5. *Epipolops stridulatus* sp.n.
(A) hábito; (B) cabeza, vista ventral.

Material tipo. Holotipo. 1 ♂, ECUADOR: Loja, Macará-Catacocha, 400 - 650 m, 14-15.vii.1977, L.E. Peña (USNM). Paratipos. 3♂♂ 9♀♀, mismos datos del holotipo (USNM); 1♂, mismos datos del holotipo (IBUNAM).

Etimología. Del latín *stridulus*, crujido o rechinido, por la capacidad de producción de sonido.

Planta huésped. Desconocida.

Distribución. Solo conocida para Ecuador.

Comentarios. Esta especie es cercana a *E. lenkoi* Canter y a *E. univallensis* sp.n., con base en el proceso digitiforme del lóbulo anterior del pronoto y por los ángulos frontal y humeral desprovistos de espinas o tubérculos. *Epipolops lenkoi* y *E. univallensis* tienen una banda longitudinal oscura en el lado externo-lateral del primer antenómero, del que carece *E. stridulatus* sp.n. Adicionalmente, la nueva especie difiere de *E. lenkoi* en que el pedúnculo de los ojos es dorsalmente amarillo claro y ventralmente castaño oscuro, el proceso lateral del lóbulo posterior tiene forma de garfio y el tercio basal del margen costal del hemélitro se encuentra finamente crenulado. En *E. lenkoi* el pedúnculo de los ojos exhibe la misma coloración tanto dorsal como ventralmente, el proceso lateral del lóbulo posterior es trapezoidal y el tercio basal del margen costal del hemélitro es serrado. Finalmente, en *E. univallensis* la aurícula de la glándula de olor es oblonga, dos veces más larga que ancha, el tercio basal del margen del hemélitro presenta una muesca y el corio presenta una mancha transversal cerca del margen costal al nivel medio del clavo mientras que *E. stridulatus* sp.n. presenta una aurícula en forma de gota, un margen costal redondeado y carece de cualquier mancha transversal. Esta es la primera especie de *Epipolops* donde la presencia de un estridulitro es confirmada.

***Epipolops univallensis* sp.n.**

(Figs. 3B, 6)

Diagnosis. Cabeza ventralmente con mancha con forma de V invertida, brazos alcanzan protórax; pedúnculo de los ojos dorsalmente claro y medio-ventralmente castaño a gris; procesos laterales del pronoto digitiforme en lóbulo anterior y en forma de garfio en lóbulo posterior; ángulos frontal y humeral sin espinas ni tubérculos, ángulo humeral redondeado; aurícula de glándula de olor metatorácica con forma oblonga; tercio basal del corio con muesca; con mancha transversal cerca del margen costal al nivel medio del clavo.

Descripción. Macho (n= 2). Longitud 3.45- 3.55 mm; cabeza: longitud 0.43 mm, ancho entre ojos 1.15- 1.19 mm, ancho entre ocelos 0.13- 0.15 mm, longitud pedúnculo ocular (hasta ocelos) 0.37- 0.42 mm, ancho basal del ojo 0.27- 0.28 mm, longitud labium 0.95 mm; antena: longitud antenómero I 0.52 mm, II 0.40 mm, III 0.24- 0.28 mm, IV 0.40- 0.44 mm; pronoto: longitud 0.72- 0.80 mm, ancho máximo a través del lóbulo anterior 0.92- 0.96 mm, ancho entre ángulos humerales 1.24- 1.28 mm; escudelo: longitud 0.39- 0.41 mm, ancho 0.60- 0.62 mm; hemélitro: longitud comisura claval 1.12 mm, ancho entre margen de hemélitros al nivel del ápice del clavo 1.72 mm.

Hembra (n= 6). Longitud 3.90- 4.10 mm; cabeza: longitud 0.49- 0.57 mm, ancho entre ojos 1.15- 1.25 mm, ancho entre ocelos 0.15- 0.16 mm, longitud pedúnculo ocular (hasta ocelos) 0.45 mm, ancho basal del ojo 0.27- 0.28 mm,

longitud labium 0.93-1.27 mm; antena: longitud antenómero I 0.56- 0.60 mm, II 0.40- 0.44 mm, III 0.24- 0.32 mm, IV 0.40- 0.44 mm; pronoto: longitud 0.40- 0.44 mm, ancho máximo a través del lóbulo anterior 0.84- 1.00 mm, ancho entre ángulos humerales 1.24- 1.44 mm; escudelo: longitud 0.43-0.47 mm, ancho 0.70- 0.74 mm; hemélitro: longitud comisura claval 1.20- 1.28 mm, ancho entre margen de hemélitros al nivel del ápice del clavo 1.92- 2.04 mm.

Coloración general uniformemente testáceo claro. Cabeza ventralmente con mancha gris con forma de V, brazos alcanzan protórax; pedúnculos de ojos dorsalmente testáceo claro y medio-ventralmente castaño a gris; lado externo-lateral del pedúnculo del ojo con una banda estrecha más oscura que la mancha ventral, primer antenómero con una banda longitudinal oscura en el lado externo-lateral, tercio apical del cuarto antenómero castaño oscuro. Pronoto con un punto castaño pequeño sobre cada callo; cuatro puntos castaño oscuro en el margen posterior, un par en cada ángulo humeral, los restantes en el área media del pronoto y algunas veces ausentes. Escudelo castaño oscuro, excepto una mancha blanca que diverge anteriormente en un par de brazos formando una "Y"; mancha castaño oscuro con forma de W entre el pronoto y la mancha con forma de Y. Hemélitro testáceo; parte distal del clavo con un punto castaño oscuro en el ángulo interno; corio con un punto castaño oscuro en la parte distal de la vena más cercana al clavo y una mancha transversal cerca al margen costal al nivel medio del clavo. Tergita abdominal I-IV cubierto por una mancha cilíndrica castaño oscura, tergita VI con un par de puntos castaño oscuro; tergita VII del

macho con un par de manchas castaño oscuro subtriangulares; segmentos del conexivo con un punto irregular rojo.

Superficie dorsal cubierta de sedas barbadas, largas, erectas, claras.

Cabeza sin puntos, carena medial distintiva extendida desde los ocelos hasta la base del clipeo; pedúnculos de los ojos más largo que el ancho basal de los ojos, débilmente rugosos en la cara externo-lateral; facetas de los ojos sin sedas; labium se extiende más allá de las mesocoxas. Pronoto con puntos aerolados, excepto por el área a través del callo; collar ausente; ángulo frontal sin tubérculos; proceso lateral de lóbulo anterior digitiforme, relativamente recto, delgado y apicalmente redondeado, sin expansiones conspicuas; proceso lateral del lóbulo posterior con forma de garfio, dirigido hacia atrás, delgado, tan largo como el proceso lateral del lóbulo anterior, apicalmente agudo y ampliamente separado del ángulo humeral; ángulo humeral del pronoto redondeado, sin espinas dorsales. Patas anteriores moderadamente engrosadas, sin espinas ni procesos. Glándula de olor meta-torácica con forma oblonga, dos veces más larga que ancha; área evaporativa cubre casi todo el meta- y mesopleuron. Disco del escudelo con puntos aerolados, excepto en la elevación callosa cercana al margen del pronoto. Hemélitro finamente crenulado lateralmente; tercio basal del margen costal con muesca; hemélitro expandido, cubriendo completamente el conexivo, membrana excede considerablemente el ápice del abdomen; corio con una banda longitudinal de puntos en la zona central y una fila de puntos cerca al clavo. Abdomen ventralmente con sedas simples, cortas, erectas y dispersas, especialmente en la línea media de las hembras.



Figura 6. *Epipolops univallensis* sp.n.
(A) hábito; (B) cabeza, vista ventral.

Material tipo. Holotipo. 1 ♂, COLOMBIA: Valle del Cauca, Cali, Universidad del Valle, 990 m, 3°22'24"N, 76°32'13"W, 23.i.2013, C. Salas, J. Mendivil & L. Rengifo-Correa (MUSENUV). Paratipos. 2 ♀♀, mismos datos del holotipo (MUSENUV); 1 ♂ 2 ♀♀, mismos datos del holotipo excepto, 17.v.2012, L. Rengifo-Correa (IBUNAM); 2 ♀♀, mismos datos del holotipo excepto, 17.v.2012, L. Rengifo-Correa (USNM).

Etimología. Esta especie es nombrada como la localidad tipo, Universidad del Valle (UNIVALLE).

Planta huésped. Follaje de *Inga edulis* Mart (Fabaceae).

Distribución. Conocida solo para Colombia.

Comentarios. Esta especie es cercana a *E. lenkoi* Canter y a *E. stridulatus* sp.n., con base en el proceso lateral del lóbulo anterior del pronoto, que es digitiforme, y ángulos humeral y frontal sin espinas o tubérculos. *Epipolops univallensis* sp.n. difiere de esas especies por los caracteres mencionados en *E. stridulatus* sp.n. También es similar a *E. slateri* con base en la forma de los procesos del pronoto, pero en *E. slateri* los ángulos humerales del pronoto son agudos y además carece de la mancha transversal cercana al margen costal y a nivel medio del clavo.

***Epipolops frondosus* Herrich-Schaeffer, 1850**

(Figs. 2E, 4C)

Epipolops frondosus Herrich-Schaeffer 1850: 202; Lethierry & Severin 1894: 168 (cat.); Canter 1964: 64 (descrip., clave); Slater 1964: 417 (cat.); Brailovsky 1990: 128 (descrip., figs., clave); Henry 2006: 511 (descrip., clave).

Diagnosis. Procesos laterales del pronoto multi-espinados, el proceso anterior surge del ángulo frontal; ángulos frontal y humeral sin espinas o tubérculos, ángulo humeral redondeado; cabeza con par de quillas desde los ocelos hasta la base del clipeo; superficie externo-lateral del pedúnculo de los ojos lisa; tercio basal del

margen costal del hemélitro serrado; porción distal del hémelitra algunas veces cubre y otras deja expuesto el conexivo; lado proximal de la abertura genital del macho trifurcado.

Distribución. Brasil (Distrito Federal, Goiás, Minas Gerais, y Paraná).

***Epipolops meridionalis* Pirán, 1958, reintegrado**

(Figs. 2H, 4B)

Epipolops meridionalis Pirán 1958: 57; Canter 1964: 64 (clave, fig.); Slater 1964: 417 (cat.); Brailovsky 1990: 128 (= *E. frondosus*).

Diagnosis. Procesos laterales del pronoto multi-espinados; proceso anterior ampliamente separado del ángulo frontal, distancia entre proceso anterior y ángulo frontal tan ancha como base del proceso; ángulos frontal y humeral del pronoto sin espinas o procesos, ángulo humeral redondeado; cabeza con par de quillas desde ocelos hasta la base del clipeo; superficie externo-lateral del pedúnculo de ojos fuertemente rugoso; tercio basal del margen costal del hemélitro serrado; área distal del hemélitro no expandido, deja expuesto el conexivo; lado proximal de la abertura genital del macho sinuoso.

Distribución. Argentina (Jujuy y Misiones), Bolivia (La Paz y Santa Cruz), Brasil (Distrito Federal, Minas Gerais, Santa Catarina y Tocantins) y Paraguay

(Departamento Central, Concepción y Cordillera).

Comentarios. *Epipolops meridionalis* fue descrito para Argentina por Pirán (1958). Canter (1964) proporcionó una clave para diferenciar *E. meridionalis* y *E. frondosus* con base en el número de puntos negros en el pronoto y el escudelo. Brailovsky (1990) sinonimizó *E. meridionalis* y *E. frondosus*, con base en la ausencia o una combinación única de caracteres para *E. meridionalis*. Henry (2006) siguió la argumentación de Brailovsky. Aquí se reestablece el estado de especie para *E. meridionalis* con base en la ubicación del proceso lateral del lóbulo anterior del pronoto, que se encuentra separado ampliamente del ángulo frontal, la superficie externo-lateral del pedúnculo de los ojos es fuertemente rugosa y la porción proximal de la abertura genital del macho es sinuosa. En contraste, en *E. frondosus* el proceso anterior surge del ángulo frontal, la superficie externo-lateral del pedúnculo de los ojos es lisa y la porción proximal de la abertura genital es trifurcada.

Clave para las especies de *Epipolops*

1. Lóbulo anterior del pronoto sin espinas o procesos conspicuos (Fig. 2A, J);
tercio basal del margen costal del hemélitro recto, sin expansión (Fig. 3A)
.....2
- Lóbulo anterior del pronoto con espinas o procesos conspicuos (Fig. 2B-I, K-
Q); tercio basal del margen costal del hemélitro con expansión redondeada,
subtriangular, con muesca o forma de diente (Fig. 3B-E)3

2. Lóbulo posterior con proceso lateral similar a espina (Fig. 2A).....
.....*E. acuminatus* Distant
- Lóbulo posterior sin de proceso lateral (Fig. 2J).....
.....*E. oculuscancri* DeGeer
3. Dorso revestido de sedas gruesas, blanco con negro (Fig. 2B, F).....4
- Dorso revestido de sedas delgadas, amarillentas a castañas5
4. Lóbulos anterior y posterior del pronoto con procesos laterales digitiformes,
base de los procesos laterales delgada, a lo sumo un quinto de la longitud de
cada lóbulo; ángulo humeral del pronoto con espina dorsal (Fig. 2B)
.....*E. angelae* Henry
- Lóbulos anterior y posterior del pronoto con procesos laterales espatulares,
base de los procesos laterales gruesa, al menos la mitad de la longitud de
cada lóbulo; ángulo humeral del pronoto sin espina dorsal (Fig. 2F)
.....*E. kathrynae* Henry
5. Proceso lateral del lóbulo posterior del pronoto casi alcanza el ángulo
humeral (Fig. 2C-E, H, L).....6
- Proceso lateral del lóbulo posterior del pronoto separado ampliamente del
ángulo humeral, distancia entre el proceso y el ángulo humeral es tan o
mayor que el ancho basal del proceso posterior (Fig. 2G, I, K, M-Q).....10
6. Proceso lateral del lóbulo posterior del pronoto con espinas conspicuas (Fig.
2E, H).....7
- Proceso lateral del lóbulo posterior del pronoto liso (Fig. 1A, B) o serrado con
espinas pequeñas (Fig. 1C).....8

7. Proceso lateral del lóbulo anterior surge del ángulo frontal (Fig. 2E);
superficie externo-lateral del pedúnculo de los ojos lisa
.....*E. frondosus* Herrich-Schaeffer
- Proceso lateral del lóbulo anterior ampliamente separado del ángulo frontal
(Fig. 2H), al menos por una distancia tan ancha como la base del proceso;
superficie externo-lateral del pedúnculo de los ojos fuertemente rugosa
.....*E. meridionalis* Pirán
8. Tercio basal del margen costal del hemélitro sostiene un proceso con forma
de diente (Fig. 3D); margen del proceso lateral del lóbulo posterior del
pronoto liso (Fig. 2D); corio con un punto discoidal cerca del margen del
clavo, sin otras manchas en el corio; superficie externo-lateral del pedúnculo
de los ojos débilmente rugosa en la base*E. bellus* Brailovsky
- Tercio basal del margen costal del hemélitro redondeado (Fig. 3B) o
subtriangular (Fig. 3E), sin ningún proceso con forma de diente; margen del
proceso lateral del lóbulo posterior del pronoto serrado (Fig. 1C); corio con
una mancha transversal cerca al margen costal, sin otras manchas
discoidales en el corio; superficie externo-lateral del pedúnculo de los ojos
fuertemente rugosa por toda su longitud (Fig. 1C)9
9. Lóbulo anterior del pronoto con un proceso lateral subrectangular, recto (Fig.
2C)*E. arboricolus* Brailovsky
- Lóbulo anterior del pronoto con un proceso lateral con forma de gota,
curvado hacia adelante y distalmente globoso (Fig. 2L).....
.....*E. rettenmeyeri* Slater

10. Tercio basal del margen costal del hemélitro con muesca (Fig. 3C); hemélitro con mancha transversal cerca del margen costal, al nivel medio del clavo (Fig. 6); aurícula de la glándula de olor oblonga, dos veces más larga que ancha (Fig. 1G)*E. univallensis* **sp.n.**
- Tercio basal del margen costal del hemélitro redondeado, sosteniendo un proceso con forma de diente o subtriangular (Fig. 3B, D, E); hemélitro sin mancha transversal cerca del margen costal (Fig. 5); aurícula de la glándula de olor con forma de gota, tan larga como ancha (Fig. 1H)11
11. Lóbulo posterior del pronoto con un proceso lateral espatular, distalmente redondeado y uniformemente ancho (Fig. 2P); base del proceso posterior ancha, al menos un tercio de la longitud del lóbulo; hemélitro glabro
.....*E. thomasi* Henry
- Lóbulo posterior del pronoto con un proceso lateral con forma de garfio (Fig. 2I, K, M-O, Q) o trapezoidal, si trapezoidal, porción distal truncada y más ancha que la base del proceso (Fig. 2G); base del proceso posterior delgada, a lo sumo un quinto de la lóbulo posterior; hemélitro con sedas12
12. Ángulo humeral del pronoto agudo (Fig. 3E); margen de los procesos laterales anterior y posterior del pronoto serrado (Figs 2N); tercio basal del margen costal del hemélitro subtriangular (Fig. 3E).....*E. slateri* Henry
- Ángulo humeral del pronoto redondeado (Fig. 3A-D); margen de los procesos laterales anterior y posterior del pronoto liso (Fig. 1B); tercio basal del margen costal del hemélitro redondeado (Fig. 3B) o sosteniendo un proceso con forma del diente (Fig. 3D)13

13. Tercio basal del margen costal del hemélitro sosteniendo un proceso con forma de diente (Fig. 3D).....14
- Tercio basal del margen costal del hemélitro redondeado, sin proceso con forma de diente (Fig. 3B)15
14. Proceso lateral del lóbulo anterior del pronoto espiniforme, delgado y distalmente agudo, sin expansiones (Fig. 2K); hemélitro no expandido distalmente, conexivo expuesto*E. quadrispinus* Stål
- Proceso lateral del lóbulo anterior del pronoto como cuchara o palo de golf, distalmente expandido (Fig. 2I); hemélitro expandido distalmente, cubre completamente el conexivo*E. mucronatus* Distant
15. Proceso lateral del lóbulo anterior del pronoto distalmente expandido, como cuchara o palo de golf; ángulo frontal del pronoto cerca al collar con un tubérculo pequeño (Fig. 2M)*E. scudderi* Henry
- Proceso lateral del lóbulo anterior del pronoto sin expansión distal, digitiforme; ángulo frontal del pronoto cerca al collar sin un tubérculo pequeño (Fig. 2G, O)16
16. Lóbulo posterior con proceso lateral trapezoidal (Fig. 2G); tercio basal del margen costal del hemélitro serrado; pedúnculo de los ojos tan largo como el ancho basal del ojo*E. lenkoi* Canter
- Lóbulo posterior con proceso lateral con forma de garfio (Fig. 2O); tercio basal del margen costal del hemélitro crenulado; pedúnculo de los ojos más largo que el ancho basal del ojo*E. stridulatus* **sp.n.**

Análisis cladístico y soporte de ramas

Se obtuvo un cladograma más parsimonioso (L= 95, CI= 61, RI= 73), resultado de la búsqueda exhaustiva bajo pesos iguales. Para pesos implicados, cada valor de K arrojó un solo árbol y la topología de estos fue la misma desde K= 2 al 9 (Fig. 7), por lo que fue el cladograma seleccionado. El árbol resultante con pesos implicados fue solo un paso más largo que el árbol obtenido con pesos iguales (L= 96, CI= 60, RI= 73). Los cladogramas con pesos iguales e implicados solo difieren en la relación de *E. quadrispinus* y *E. thomasi*: para el árbol de pesos implicados, *E. quadrispinus* es el grupo basal del clado D y *E. thomasi* es el grupo hermano de *E. bellus*, *E. kathrynae* (*E. frondosus* + *E. meridionalis*) (*E. arboicolus* + *E. rettenmeyerii*) (Fig. 7). En el cladograma de pesos iguales *E. quadrispinus* es el grupo hermano de los clados C y D y *E. thomasi* es el grupo hermano de *E. kathrynae*. El cladograma de pesos implicados, por su parte, resuelve la relación de *E. stridulatus* sp.n. + *E. univallensis* sp.n.

Se recuperaron cuatro clados principales de los análisis (Fig. 7). El clado A incluye *E. oculuscancri* y *E. acuminatus* y es soportado por tres sinapomorfías: el lóbulo anterior del pronoto tan ancho como la longitud total del pronoto (12: 2), aurícula de la glándula de olor oblonga (25: 1) y collar del pronoto presente (9: 2). El clado B, por otra parte, incluye las 15 especies restantes, y está soportado por siete sinapomorfías, incluyendo sedas barbadas (1: 1) y presencia del proceso lateral en el lóbulo anterior (14: 1) y posterior (19: 1) del pronoto. Este clado también presenta el valor de soporte de ramas más alto (GC= 85). El clado B contiene dos subclados (C y D). El subclado C comprende cinco especies

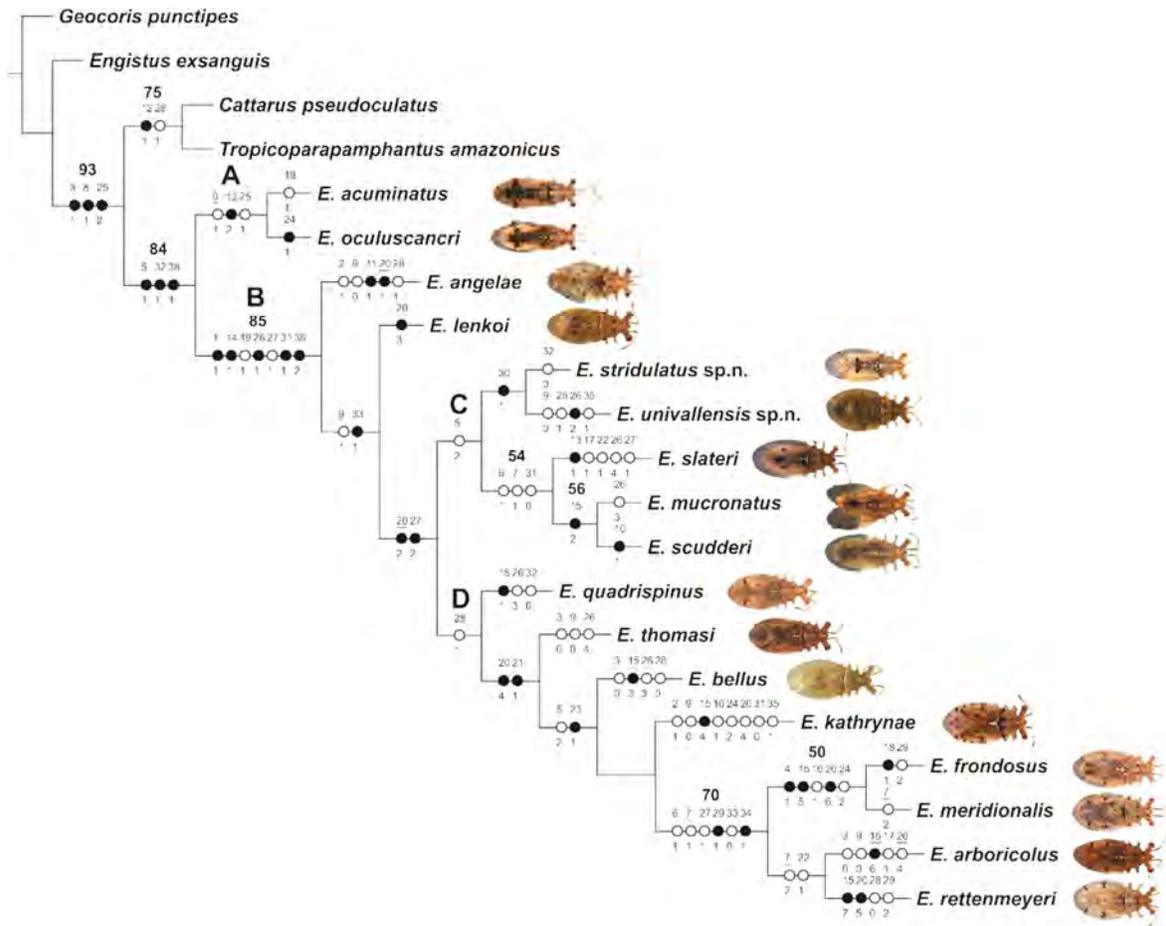


Figura 7. Cladograma para las especies de *Epipolops* obtenido bajo pesos implicados desde K 2 a 9 (L= 96, CI= 60, RI= 73). Círculos negros indican cambios de estado de carácter únicos; círculos blancos indican paralelismos o reversiones; estados de carácter debajo de los círculos. Números en negrita indican valores de remuestreo simétrico >50 calculados desde K=5. Números subrayados indican caracteres ambiguos. Letras A-D refieren a los clados mencionados en el texto.

y está soportado por una sinapomorfía, el pedúnculo de los ojos más largo que el ancho basal del ojo (5: 2). Dentro de este subclado, *E. slateri* (*E. mucronatus* + *E. scudderi*) conforman una rama moderadamente soportada (GC=54, 56).

Finalmente, el subclado D comprende ocho especies y es soportado por una sinapomorfía, hemélitros distalmente no expandidos dejando el conexivo expuesto (28: 1). La tricotomía en este subclado se resuelve si se usa 'fast optimization',

con *E. kathrynae* como grupo hermano de *E. frondosus* + *E. meridionalis* *E. arboricolus*+*E. rettenmeyeri*; sin embargo, se prefirió una 'slow optimization' porque la transformación de los caracteres era más conservadora.

Reconstrucción del estado ancestral de los procesos del pronoto

Dos caracteres que hacen referencia a la variedad de formas de los procesos laterales del pronoto de *Epipolops* fueron codificados para los lóbulos anterior y posterior, respectivamente (15, 20). Dado a que dichos procesos se presentan exclusivamente en *Epipolops* (14:1; 19:1), la reconstrucción del estado ancestral de los procesos no puede realizarse por comparación con el grupo externo. En este sentido, la congruencia y una optimización adecuada constituyen una alternativa para esclarecer los estados de carácter ancestrales y la serie de transformación de las diferentes formas de los procesos.

Para las especies de *Epipolops* con proceso anterior (todas excepto *E. acuminatus* y *E. oculuscancr*), la forma digitiforme-recta (esto es, un proceso delgado y distalmente redondeado o agudo) fue identificada como el estado ancestral (Fig. 8A). La forma ancestral del proceso anterior permanece ambigua para el clado *E. bellus*, *E. kathrynae* y *E. frondosus* + *E. meridionalis*, *E. rettenmeyeri* + *E. arboricolus* (Fig. 8A), debido a que cada estado de carácter de la forma del proceso anterior coincide como autapomorfía para cada especie (15: 3 a 15: 7) (Fig. 7).

De manera similar, para la forma del proceso posterior, el estado ancestral más basal no pudo ser identificado por las autapomorfías. Sin embargo, se

encontró que un proceso con forma de garfio (un proceso delgado y distalmente dirigido hacia atrás) es más basal que uno con forma de espátula (un proceso ancho, simétrico y aproximadamente redondeado) (Fig. 8B).

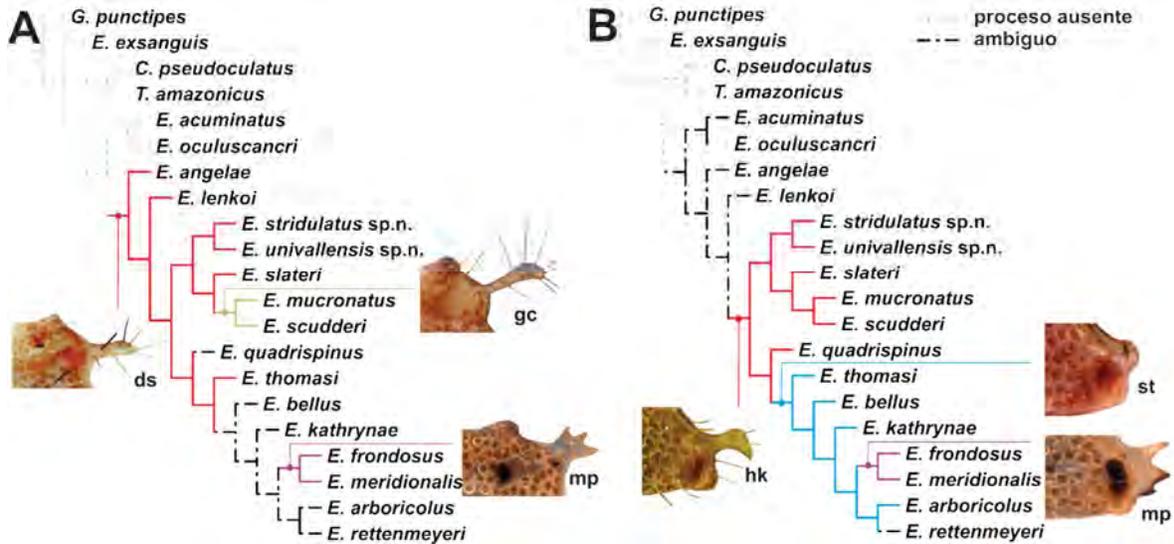


Figura 8. Reconstrucción de estados ancestrales de los procesos laterales del pronoto. (A) lóbulo anterior; (B) lóbulo posterior. Abreviaturas: ds, digitiforme-recta; gc, forma de palo de golf; hk, forma de garfio; mp, multi-espinado; st, espatular.

Inferencias biogeográficas

Las especies de *Epipolops* se distribuyen en la región Neotropical y la Zona de Transición Mexicana (*sensu* Morrone, 2006). No hay registros para la Zona de Transición Sudamericana. Los principales clados del análisis filogenético de *Epipolops* se encuentran consistentemente en las subregiones Caribeña y Amazónica (Fig. 9), con algunas particularidades: el clado A cuenta con sólo dos especies que exhiben las distribuciones más amplias respecto a sus cogenéricos; esto es, desde la Zona de Transición Mexicana hasta la subregión Chaqueña en América del Sur. Por otra parte, en el clado B, las 15 especies restantes exhiben

distribuciones relativamente más restringidas. Entre éstas se cuentan *E. angelae* y *E. lenkoi* que se distribuyen en la subregión Chaqueña; las especies del subclado C que se distribuyen principalmente en la subregión Caribeña; y el subclado D cuyas especies presentan la distribución más sureña del grupo, en las subregiones Chaqueña y Paranaense (Fig. 9).

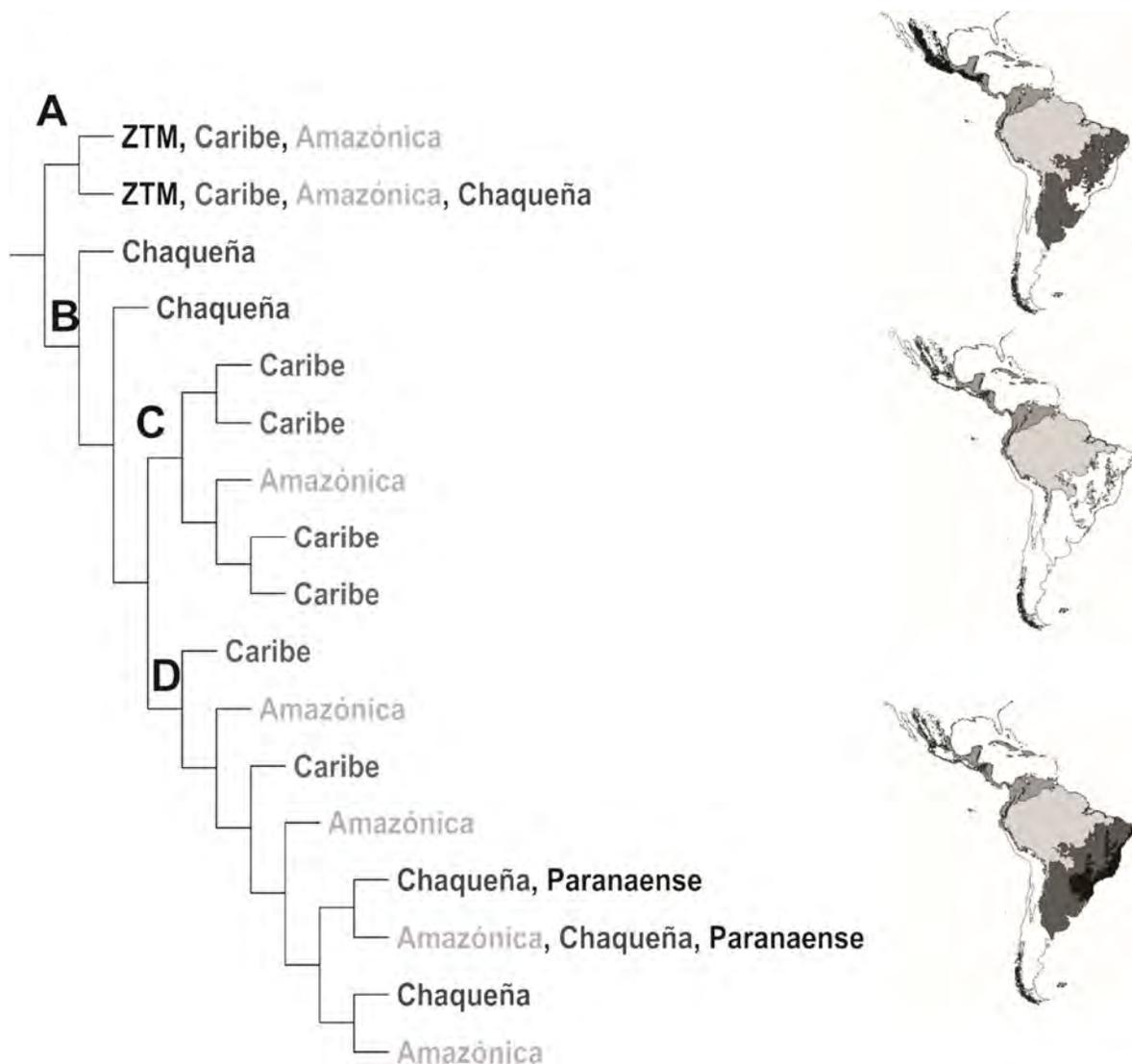


Figura 9. Cladograma de áreas y mapas mostrando la distribución de las especies de los principales clados de *Epipolops*. Abreviaturas: A, C, D, principales clados; ZTM, Zona de Transición Mexicana.

DISCUSIÓN

Se presenta el primer análisis filogenético para *Epipolops* donde se corrobora la monofilia del género. Así mismo, esta filogenia también constituye la primera a nivel de especie entre los geocóridos. El cladograma obtenido presenta una tricotomía la cual se resuelve cuando se usa el criterio de optimización 'fast', por lo que se considera resuelto. Al considerar la estabilidad de los cladogramas obtenidos a través de un amplio rango de valores de K (2-9) se puede inferir que la homoplasia de los caracteres usados en el análisis es relativamente baja. Desde esta perspectiva, los resultados podrían representar una base sólida para discutir la evolución de los caracteres en las especies de *Epipolops*.

Epipolops exhibe una gran variedad de procesos laterales del pronoto. De hecho, casi toda la identificación de las especies de este género se basa en las diferencias de dichos procesos. Se propone una secuencia de transformación de los estados de carácter para los procesos anterior y posterior. Para el proceso anterior, el proceso digitiforme-recto fue identificado como el estado ancestral (Fig. 8A), con representantes en los subclados C y D. En el clado C, el estado ancestral se transforma en un proceso relativamente delgado pero expandido distalmente (forma de palo de golf), mientras en el clado D, el proceso tiende a expandirse en su totalidad (multiespinado).

Para el proceso posterior, la forma de garfio es ampliamente distribuida en el clado C pero solo *E. quadrispinus* presenta este estado en el clado D. Aquí parece claro que inicialmente, un proceso delgado en su base (forma de garfio) se transforma en un proceso más ancho en su base (espátula) y posteriormente, el

margen de dicho proceso se convierte en multiespinado (Fig. 8B). Cabe mencionar que *E. frondosus* + *E. meridionalis* (clado soportado por el proceso multiespinado, 20: 6) es el grupo hermano de *E. arboricolus* + *E. rettenmeyeri* y este último clado fue soportado por el proceso con margen serrado (22: 1), codificado como un carácter independiente de la forma del pronoto. *A priori*, no se encontró evidencia para codificar los estados de carácter de forma multiespinada (20: 6) y borde serrado (22: 1) como el mismo carácter, pero esto debería ser revisado.

En Lygaeoidea, la condición de ojos pedunculados existe en algunas especies de Malcidae y Geocoridae (Henry, 1997). Sin embargo, solo las especies de *Epipolops* presentan pedúnculos tan largos como el ancho del ojo en su base (5: 1) por lo que constituye la sinapomorfía más consistente del género. Entre los miembros de este género, la longitud de los pedúnculos de los ojos se incrementa (5:2) dos veces, soportando el clado C y el clado *E. bellus*, *E. kathrynae* y *E. frondosus* + *E. meridionalis*, *E. rettenmeyeri* + *E. arboricolus* (Fig. 7). Cuando una característica inusual ha evolucionado convergentemente en varios clados terminales (es decir, un carácter homoplástico), esto podría indicar que dicha característica es adaptativa (Guilbert, 2001). Desafortunadamente, nada se conoce de la biología de estos peculiares insectos, más allá de unos pocos registros de posibles huéspedes vegetales. Por esta razón, no es posible proponer ninguna hipótesis adaptativa sobre la longitud de los pedúnculos de los ojos.

Las sedas barbadas fueron descubiertas en *Epipolops* por Henry (2006) a partir del trabajo con SEM. Este autor indicó que todas las especies del género aparentemente presentaban estas sedas modificadas, con base en observaciones

en estereoscopio. En este trabajo se encontró que la mayoría de las especies, excepto *E. acuminatus* y *E. aculuscancri*, presentan la condición barbada. De hecho, éste fue uno de los caracteres que soportó el clado más grande, B (1: 1); aunque algunas diferencias pueden reconocerse entre las sedas barbadas, todas fueron consideradas como barbadas debido a la dificultad de codificar las modificaciones. A partir de la inspección con SEM, se notó que tanto *E. acuminatus* como *E. oculuscancri* presentan sedas simples. Se tuvo la oportunidad de comparar la condición barbadas entre adultos y algunas ninfas de *Epipolops* en cuarto y quinto estadio. Todas las ninfas observadas, es decir, *E. angelae*, *E. kathrynae*, *E. oculuscancri* y *E. univallensis* sp.n., presentaban sedas barbadas. Esto sugiere que las sedas barbadas podrían estar ampliamente distribuidas en las ninfas de *Epipolops*. Adicionalmente, ninfas de Lygaeidos y en especial de Geocóridos deberían ser revisadas con el objetivo de evaluar la exclusividad de este carácter en *Epipolops*.

La selección del grupo externo pudo afectar las conclusiones acerca de la evolución de los caracteres únicos de *Epipolops*. En efecto, las relaciones entre géneros y tribus de Geocoridae aún permanecen sin esclarecer. Además, la mayoría de las especies de Pamphantinae exhiben apariencias mirmecomórficas (Slater & Henry, 1999), lo que dificulta la selección apropiada de un grupo externo. No obstante, el grupo externo empleado en este análisis no es contradicho por las ninfas disponibles (criterio ontogenético) y los adultos resultaron más informativos.

En términos biogeográficos, llama la atención que el clado A presente elementos con amplia distribución, conforme a lo cual puede parecer contradictoria

la representación en la Zona de Transición Mexicana y la subregión Chaqueña. Morrone (2013) considera que la separación de la subregión Chaqueña de los elementos sudamericanos noroccidentales y mesoamericanos constituye uno de los primeros eventos vicariantes en la conformación del Neotrópico, antecedido por la conexión de las Américas del Norte y Sur. De este modo, se puede considerar que el clado A constituye un elemento neotropical antiguo que no respondió con especiación ante el evento vicariante de la subregión Chaqueña. Además, que su presencia en la Zona de Transición Mexicana corresponde a eventos de dispersión consecuentes con la conexión entre las Américas del Norte y del Sur. Esta idea también la apoya la presencia de varias especies del clado B en la subregión Chaqueña, mientras que ninguna de estas se encuentra en la ZTM. Finalmente, en el clado B se pueden identificar varios eventos de paralogía que indican relaciones múltiples para la subregión Amazónica. Algunos autores sugieren que dicha subregión no constituye un área natural (Nihei & Carvalho 2004, 2007; Morrone, 2013), lo que podría producir esta paralogía.

CONCLUSIONES

El número de especies previamente descritas para el género *Epipolops* era de 14 (Henry, 2006). Con este trabajo, dos especies nuevas son descritas, *E. stridulatus* sp.n. de Ecuador y *E. univallensis* sp.n. de Colombia, y *E. meridionalis* Pirán es reestablecida al estado de especie a partir de su sinonimia con *E. frondosus* Herrich-Schaeffer.

Se actualiza la clave dicotómica para la determinación de las especies de *Epipolops*. Esta hace mención a caracteres morfológicos de adultos, como la presencia y forma de los procesos laterales, espinas y tubérculos del pronoto, y la forma y el patrón de coloración del hemélitro, principalmente.

Se presenta el primer análisis filogenético para *Epipolops*. El cladograma obtenido presenta una tricotomía la cual se resuelve cuando se usa el criterio de optimización 'fast', por lo que se considera resuelto.

Se discute la relevancia taxonómica y evolutiva de algunos caracteres únicos del género, como los estados ancestrales para los procesos laterales del pronoto, el grado de desarrollo de los pedúnculos de los ojos y la presencia de sedas modificadas.

Los principales clados del análisis filogenético de *Epipolops* se encuentran consistentemente en las subregiones Caribeña y Amazónica, con algunas particularidades. Solo un clado (compuesto por *E. oculuscancri* y *E. acuminatus*) está representado en la Zona de Transición Mexicana lo que se atribuye a un evento de dispersión. Las especies de los clados restantes tienen distribuciones relativamente restringidas en distintas áreas de endemismo suramericanas.

LITERATURA CITADA

- Ashlock, P.D. (1957) An investigation of the taxonomic value of the phallus in the Lygaeidae (Hemiptera-Heteroptera). *Annals of the Entomological Society of America*, **50**, 407-426.
- Brailovsky, H. (1990) Descripción de dos especies nuevas del género *Epipolops* H.S de Sudamérica (Hemiptera-Heteroptera-Lygaeidae Bledionotinae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*, **61**, 125-132.
- Canter, H.M. (1964) Contribuição ao conhecimento do gênero *Epipolops* H.-Schaeffer, 1853 (Hemiptera, Lygaeidae, Geocorinae). *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia, Secretaria da Agricultura, São Paulo*, **16**, 63–70.
- Crisci, J.V. (2001) The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, **28**, 157-168.
- Goloboff, P.A. (1993) Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, **9**, 83-91.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., Källersjö, M., Oxelman, B., Ramírez, M.J. & Szumik, C.A., (2003) Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, **19**, 324-332.
- Goloboff, P.A, Farris, J.S. & Nixon, K. (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, **24**, 774-786.
- Guilbert, E. (2001) Phylogeny and evolution of exaggerated traits among the Tingidae (Heteroptera, Cimicomorpha). *Zoologica Scripta*, **30**, 213-324.

- Henry, T.J. (1997) Phylogenetic analysis of family groups within the infraorder Pentatomomorpha (Hemiptera: Heteroptera), with emphasis on the Lygaeoidea. *Annals of the Entomological Society of America*, **90**, 275-301.
- Henry, T.J. (2006) Revision of the New World lygaeoid genus *Epipolops* (Heteroptera: Geocoridae: Pamphantinae: Epipolopini), with descriptions of five new species. *Canadian Entomologist*, **138**, 504-530.
- Herrich-Schaeffer, G.A.W. (1850) Die Wanzenartigen Insecten. Vol. 9. Lotzbeck, Nürnberg,:C.H. Zeh, 210p.
- Lethierry, L.F. & Severin, G. (1894) Catalogue général des Hémiptères. Tome II. Coreidae, Berytidae, Lygaeidae, Phyllorhynchidae. R. Friedlander and Fils, Bruxelles and Berlin. 277p.
- Morrone, J.J. (2001) Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions*, **7**, 297-300.
- Morrone, J.J. (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, **51**, 467-494.
- Morrone, J.J. (2013) Cladistic biogeography of the Neotropical region: identifying the main events in the diversification of the terrestrial biota. *Cladistics*, **En prensa**.
- Nihei, S.S. & Carvalho, C.J.B. (2004) Taxonomy, cladistics and biogeography of *Coenosopsia* Malloch (Diptera, Anthomyiidae) and its significance to the evolution of anthomyiids in the Neotropics. *Systematic Entomology*, **29**, 260–275.

- Nihei, S. S. & Carvalho, C. J. B. (2007) Systematics and biogeography of *Polietina* Schnabl and Dziedzicki (Diptera, Muscidae): Neotropical area relationships and Amazonia as a composite area. *Systematic Entomology*, **32**, 477–501.
- Nixon, K.C. (2002) *WinClada version 1.00.08*. Published by the author, Ithaca, NY.
- Pirán, A.A. (1958) Hemiptera Neotropica I. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, **20**, 57-61.
- Slater, J.A. (1964) A catalogue of the Lygaeidae of the world. University of Connecticut, Storrs. 1668p.
- Slater, J.A. (1998) A new species of *Epipolops* H.S. from South America (Heteroptera: Lygaeoidea: Geocoridae). *Journal of the New York Entomological Society*, **106**, 64-68.
- Slater, J.A. (1999) The systematic position of the Pamphantinae with the description of two new tribes and a new species of *Cattarus* (Hemiptera: Lygaeoidea: Geocoridae). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, **63**, 199-208.
- Slater, J.A. & Henry, T.J. (1999) Notes on and descriptions of new Pamphantinae, including four species of *Cattarus* and a remarkable new myrmecomorphic genus and species (Heteroptera: Lygaeoidea: Geocoridae). *Journal of the New York Entomological Society*, **107**, 304-330.
- Slater, J.A. & O'Donnell, J.E. (1995) A catalogue of the Lygaeidae of the world (1960-1994). New York Entomological Society, New York, USA. 410 p.