



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

00343

8
Lej

ESTUDIO EVOLUTIVO DE LOS Arrhopaltes
(Collembola) CAVERNICOLAS DEL
NUEVO MUNDO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA ANIMAL)

P R E S E N T A

BIOL. DOUGLAS ZEPPELINI FILHO

DIRECTOR DE TESIS: DOCTOR JOSE G. PALACIOS VARGAS

1996

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



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.

Dedico este trabajo a mis padres, quienes siempre
estuvieron a mi lado en mis aciertos y errores,
que de por sí no fueron pocos.

Dedico también a mi querida compañera
y a mi angelito, pues son ellos quienes me
hacen tener ganas, valor y coraje
para seguir adelante frente todas las
dificultades.

Es el cincel del escultor el que arranca del mármol las formas de Arodita
Pero la diosa, no su imagen, nació de la espuma de las olas,
fecundadas por el órgano sangrante de Urano, de donde su cuerpo creció de
sí mismo por sí mismo. (Jacques Monod, el azar y la necesidad)

...Baby a história é a mesma, aprendi na quaresma
depois do carnaval a carne é algo mortal
con multa de avançar sinal...
(Raul Seixas, Cachorro Urubu)

Quiero agradecer de forma muy especial al amigo
Palacios Vargas y su hermosa familia por todo el apoyo,
afecto y amistad que nos brindaron a mi y a mi familia
en nuestra provechosa estancia en México.

Al pueblo mexicano por ser tan hospitalario., ¡VIVA MEXICO!

RECONOCIMIENTOS

Al Dr. José G. Palacios Vargas por su dirección y constante apoyo en el desarrollo de este trabajo.

Al Dr. Rodrigo A. Medellín Legorreta y al M. en C. Adolfo Navarro Siguenza, por su valorosa asesoría durante la realización de la tesis.

El jurado dictaminado estuvo constituido por, los Drs. Tila M. Pérez Ortiz, José G. Palacios Vargas, Rodrigo A. Medellín Legorreta, Manuel A. Balcazar Lara, Francisco Javier Villalobos Hernandez, y M. en C. Adolfo Navarro Siguenza y David Nahum Espinosa Organista, a quienes agradezco por sus aportaciones y comentarios.

A todo el personal de la Dirección General de Estudios de Posgrado, por su atención y amabilidad.

A Dirección de Intercambio Académico Internacional de la UNAM, por el apoyo financiero brindado como becario durante todo el periodo de estudios.

Al Programa de Apoyo a la División de Estudios de Posgrado (PADEP), por el apoyo financiero para los trabajos de campo y viajes.

A todo el personal del Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, por la amistad y paciencia, en particular al P. de B. Gerardo Ríos Sals, por su apoyo en el campo y en laboratorio

Al Dr. Kenneth A. Christiansen, por su paciente revisión e importantes comentarios sobre los manuscritos de las descripciones de las especies.

A los Drs. Pedro Gnaspini Netto, Eleonora Trajano, Arne Fjelberg, Lubomir Kovac y Pierre Nayroles, por los préstamos de material biológico y bibliográfico.

INDICE

RESUMEN.....	01
I - INTRODUCCION.....	02
II - ANTECEDENTES.....	05
A - Fauna cavernícola.....	05
1 - Aspectos generales.....	05
2 - Biodiversidad.....	08
B - Collembola.....	10
1 - Generalidades.....	10
2 - El género <i>Arrhopalites</i>	13
3 - Filogenia.....	16
III - OBJETIVOS.....	20
IV - METODOS.....	21
A - Trabajo de campo.....	21
B - Trabajo de laboratorio.....	21
C - Trabajo de gabinete.....	21
1 - Material estudiado.....	21
2 - Taxonomía de las especies.....	23
3 - Método filogenético.....	23
a - Índice de consistencia (CI).....	23
b - Índice de retención (RI).....	24
c - Índice de consistencia reescalado (RC).....	24
d - Codificación de caracteres.....	24
e - Construcción de los árboles.....	24
4 - Análisis filogenético.....	26
V - RESULTADOS.....	29
A - Taxonomía.....	29
B - Sistemática.....	38
1 - Monofilia del grupo Neotropical.....	38
2 - Filogenia del grupo Neotropical y del Neártico.....	41
VI - DISCUSION.....	53
A - Nuevas Especies.....	53
B - Filogenia.....	53

1 - Ponderación de caracteres.....	53
2 - Consistencia del árbol.....	54
3 - Cladograma.....	54
C - Análisis del grado de troglomorfismo.....	58
D - Historia evolutiva.....	63
VII - CONCLUSIONES.....	68
VIII - REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	69
IX - APENDICES.....	75
APENDICE I.....	76
APENDICE II.....	77
APENDICE III.....	87

FIGURAS

1 - Filogenia de los Sminthuridae.....	17
2 - Consenso estricto.....	40
3 - A - H Resultado del primer análisis.....	42, 43
4 - A - B Resultado del análisis con pesaje.....	44
5 - Arbol final ponderado.....	46
6 - A - B Especies analizadas del grupo interno.....	48
7 - Especies Neotropicales del grupo <i>coecus</i>	49
8 - A - B Especies Neotropicales y Neárticas.....	49
9 - Distribución de caracteres no ambiguos.....	52
10 - Evolución del aparato caminador.....	61
11 - Evolución del cuarto artejo antenal.....	62
12 - Distribución y hábitat de las especies estudiadas.....	65
13 - Modelo de especiación parapátrica.....	66

TABLAS

I - Principales géneros de colémbolos de cuevas de Europa.....	12
II - Principales géneros de colémbolos de cuevas de la Región Neotropical.....	12
III - Nombre y localidad de las cuevas colectadas.....	22
IV - Localidad de las especies estudiadas.....	27

CUADROS

I - Propuesta taxonómica para el género <i>Arrhopalites</i>	57
II - Clasificación de las especies estudiadas.....	58

RESUMEN

El presente trabajo, presenta una revisión filogenética de las especies cavernícolas del género *Arrhopalites* de la Región Neotropical. También se ofrecen diagnósis detalladas, con figuras y claves para identificación, de nueve especies nuevas para la ciencia, la descripción de siete de estas ya há sido publicada en revista especializada

Con los resultados obtenidos del análisis filogenético, se hizo una nueva propuesta taxonómica para el género tratado, donde este queda dividido en dos subgéneros; también se presenta una hipótesis de la historia evolutiva del grupo en la región mencionada y un análisis del grado de troglomorfoismo de las especies estudiadas.

ABSTRACT

This work presents a phylogenetic analysis of the cave-associated species of the genus *Arrhopalites* of the Neotropical Region. Nine species new to sciences are described herein, and detailed descriptions as well as figures and an annotated key are provided. Seven of the nine new taxa have been already published elsewhere.

A cladistic analysis of 23 species within the proposed genus and including the outgroup, was performed using morphological characters. Two major phylogenetic branches, here called subgenuses, were detected among the analyzed species. A hypothesis historical explanation for evolution of the group and the cave-inhabiting specialization is also included.

I - INTRODUCCION

Las cuevas son ambientes muy particulares, donde se reconocen fácilmente algunas características abióticas como la ausencia de luz, la relativa estabilidad de la temperatura, una humedad del aire muy alta (cerca a la saturación) y la escasez de energía, entre otras (Culver, 1982).

Las especies altamente adaptadas al medio subterráneo, tienden a presentar modificaciones como la reducción de ojos y pigmentos y el alargamiento de apéndices. Sin embargo, hay otros cambios que son menos conspicuos, pero no menos importantes para la supervivencia de los individuos, como son el aumento de la capacidad para el ayuno, el cambio de estrategia ecológica (de r hacia k), el aumento del vitelo de los huevos y la disminución de la capacidad de regulación hídrica. (Thibaud, 1986).

Tales cambios, proporcionan a los organismos, una mayor capacidad competitiva por los escasos recursos energéticos disponibles en las cuevas (Christiansen, 1992), además de "ahorrar" energía en funciones menos importantes (por ejemplo la regulación hídrica en un ambiente saturado de agua).

El estudio de la fauna cavernícola es conocido como Bioespeleología, e involucra aspectos relacionados con los organismos de las cuevas, desde el reconocimiento de las especies que componen una determinada comunidad, hasta trabajos de tipo ecológico y evolutivo.

Las comunidades cavernícolas, tienden a ser relativamente simples. Debido a la ausencia de luz, carecen de plantas y por lo tanto, la producción primaria está restringida a la presencia de bacterias quimiosintéticas, lo que rara vez es suficiente para sostener a toda la comunidad. Ello implica que la mayor parte de la energía consumida en las cuevas, es importada del medio externo, ya sea arrastrada por ríos, por el agua de lluvia, por infiltración de la roca, cayendo directamente dentro de la cueva por entradas o galerías verticales o transportada por animales (Culver, 1982).

Entre los animales que aportan energía al sistema subterráneo, se deben destacar los murciélagos, que a través de su guano, sostienen importantes comunidades en casi todos los sistemas cavernícolas (Braack, 1989), tales comunidades son a tal punto dependientes del guano de murciélagos, que muchas especies están adaptadas a la vida en los depósitos de guano (Gnaspini-Netto, 1989; Tosi *et. al.*, 1990; Gnaspini-Netto, 1992; Decu, 1986).

La cadena trófica en cuevas está formada en general por los organismos saprófagos, detritívoros, guanófagos y descomponedores, en general hongos, en la base de la pirámide, seguidos por una gran diversidad de depredadores. Es muy interesante notar, que las especies que presentan un nivel más alto de troglomorfo, tienden a ubicarse en la base de esta pirámide, una vez que la misma capacidad de utilización de la energía abastecida por los murciélagos, cuerpos de agua, etc.,

resulta fundamental para la supervivencia de los organismos, en el momento de la invasión de la cueva por la población (Mc Lure *et. al.*, 1967; Bernath & Kunz, 1980; Trajano & Gnaspini-Netto, 1991). Una vez dentro de la cueva, hay que alimentarse y reproducirse, para que las presiones selectivas del ambiente puedan conducir la evolución morfofisiológica (Christiansen, 1992). Sin embargo, lo anterior no implica que no existan depredadores troglomórficos, han sido registrados arañas, pseudoescorpiones, ácaros y otros depredadores con un alto grado de troglomorfismo en cuevas de diversas partes del planeta (Gnaspini & Trajano, 1994; Palacios-Vargas, 1994; Trajano & Sanchez, 1994).

Los detritívoros, saprófagos, guanófagos y los hongos descomponedores, juegan un papel fundamental en el ciclo de energía, ya que absorben los detritos vegetales y animales y los excrementos de animales como los murciélagos y artrópodos abundantes, como los grillos, y reincorporan esta energía a la cadena trófica (Harris, 1970; Bernath & Kunz, 1980; Decu, 1986).

La diversidad de las comunidades cavernícolas terrestres, está directamente relacionada con la de los organismos del suelo y hojarasca de los alrededores de las cuevas (Culver, 1982). Tales organismos epigeicos, invaden las cuevas en determinado momento y quedan total o parcialmente aisladas enfrentándose a presiones selectivas que les llevará a especiarse o extinguirse (Christiansen, 1992).

México posee un gran patrimonio espeleológico, con cuevas de tipos tan variados como tubos de lava, hasta cuevas de hielo en los glaciares de los volcanes. La gran variedad y cantidad de cuevas en regiones tan distintas y la compleja historia geológica de la región, produjo una de las faunas cavernícolas más ricas y diversificadas del planeta (Palacios-Vargas, 1994).

Brasil a su vez, presenta más de 500 cavernas registradas en el "Cadastro Nacional de Cavidades Naturais" de la Sociedad Brasileña de Espeleología (SBE), la biodiversidad cavernícola se da a conocer poco a poco con el avance de las investigaciones, Brasil es el país de Sudamérica, del que más se ha estudiado la fauna cavernícola (Trajano & Sánchez, 1994; Gnaspini & Trajano, 1994).

Las cuevas suelen ser consideradas como ambientes que brindan un aislamiento a los organismos que en ellas penetran. Culver (1982) sugiere que los animales entran en las cuevas por diferentes razones, como para evitar estrés fisiológicos, competencia o depredación. No obstante es difícil determinar que tan aislado puede resultar. Este autor ofrece como una explicación alternativa, que tales organismos (o grupos de organismos) por estar sometidos a fuertes presiones en el medio externo (competición y depredación), se internan en las cuevas para buscar refugio y por evitar el estrés exterior se van manteniendo aislados, en mayor o menor grado.

Los colémbolos así como los ácaros, están representados en casi todas las cuevas conocidas, y son de los grupos más abundantes en tales ambientes (Thibaud & Delarveng, 1994; Palacios-

Vargas, 1992). Particularmente el género *Arrhopalites* Börner, 1906 (Collembola : Symphypleona), está formado por especies que en su mayoría presentan caracteres del tipo troglomórficos, es decir, presentan adaptaciones a la vida cavernícola, (Stach, 1945). Sin embargo, este género está pobremente estudiado en la Región Neotropical, de la cuál sólo se han descrito dos especies de Costa Rica, una de El Salvador y otra de Argentina (Mari-Mutt & Bellinger, 1990). Quedan aún muchas especies por conocerse de esta región. Además de ello, no se han realizado trabajos del tipo filogenético ni biogeográfico para el género a nivel mundial.

El presente estudio, ofrece una actualización al conocimiento de este género en la Región Neotropical, con la descripción de siete nuevas especies de México y Brasil, y la diagnosis de otras dos inéditas. Además de un análisis filogenético de las nueve especies neotropicales, siete neárticas, una de Europa y dos de amplia distribución mundial. También se presenta un análisis del grado de troglomorfofismo, para las especies neotropicales, con base en los cambios morfológicos resultantes de la selección natural en ambiente cavernícola (troglomorfofismo).

II - ANTECEDENTES

A - Fauna Cavernícola

1 - Aspectos generales

El estudio de la fauna cavernícola, ha sido considerado como el estudio de los vestigios. La evolución en el ambiente cavernícola suele conducir hacia un "callejón sin salida" evolutivo (Culver, 1982), donde los mismos cambios morfológicos y otológicos que brindan la alta capacidad competitiva de las especies cavernícolas, las obliga a estar restringidas a este ambiente tan particular. Sin embargo, el estudio de la fauna cavernícola, puede ser un material importante para ayudar a elucidar conceptos generales y modelos de biología de poblaciones (Culver, 1982).

La simplicidad y fácil reconocimiento de las presiones selectivas, la relativa estabilidad ambiental y el reducido número de especies en los sistemas cavernícolas, la hacen el desarrollo de modelos y experimentos muy explicativos. Por otro lado, son modelos que los modelos creados en laboratorio, debido a que las comunidades naturales presentan una larga historia evolutiva y por eso son más complejas que los sistemas artificiales, esta complejidad inherente puede ayudar a mejorar la integración de los factores que actúan en sistemas naturales (Culver, 1982).

Las poblaciones cavernícolas más especializadas, presentan adaptaciones con las cuales son muy sensibles a perturbaciones ambientales (Culver, 1982), por lo que el sistema cavernícola es muy frágil. Para reconocer las especies que existieron en este ambiente y las que probablemente existieron o accidentalmente en las cuevas. Smith (1964), en Hoffmann et al. (1976) presentan datos de faunas troglodíticas, troglodíticas y cavernícolas sudamericanas (Culver (1982), Hoffmann et al. (1976), para ser en términos troglodíticos, para esta última categoría, esta categoría es restringida como follows: Racomitias. Este es el sistema más utilizado por investigadores y muestra algunas de las características más interesantes a troglodíticos por animales que se encuentran en cuevas de agua dulce o que se encuentran en cuevas de agua dulce. Este sistema es el más utilizado por investigadores y muestra algunas de las características más interesantes a troglodíticos por animales que se encuentran en cuevas de agua dulce o que se encuentran en cuevas de agua dulce. Este sistema es el más utilizado por investigadores y muestra algunas de las características más interesantes a troglodíticos por animales que se encuentran en cuevas de agua dulce o que se encuentran en cuevas de agua dulce.

Este sistema se basa en el estudio de animales que viven en cuevas (Smith, 1964). Los animales troglodíticos que se desarrollan troglodíticos y troglodíticos son diferentes de animales que se desarrollan en cuevas de agua dulce o que se desarrollan en cuevas de agua dulce. Este sistema se basa en el estudio de animales que viven en cuevas (Smith, 1964). Los animales troglodíticos que se desarrollan troglodíticos y troglodíticos son diferentes de animales que se desarrollan en cuevas de agua dulce o que se desarrollan en cuevas de agua dulce.

II - ANTECEDENTES

A - Fauna Cavernícola

1 - Aspectos generales

El estudio de la fauna cavernícola, ha sido considerado como el estudio de los extremos. La evolución en el ambiente cavernícola suele conducir hacia un "callejón sin salida" evolutivo (Culver, 1982), donde los mismos cambios morfológicos y etológicos que brindan la alta capacidad competitiva de las especies cavernícolas, las obliga a estar restringidas a este ambiente tan particular. Sin embargo, el estudio de la fauna cavernícola, puede ser un material importante para ayudar a elucidar conceptos generales y modelos de biología de poblaciones (Culver, 1982).

La simplicidad y fácil reconocimiento de las presiones selectivas, la relativa estabilidad ambiental y el reducido número de especies en los sistemas cavernícolas, favorecen el desarrollo de modelos y experimentos muy explicativos. Por otro lado, son mejores que los modelos montados en laboratorio, debido a que las comunidades naturales presentan una larga historia evolutiva y por eso son más complejas que los sistemas artificiales, esta complejidad moderada puede ayudar a aclarar la integración de los factores que actúan en modelos mucho más complejos (Culver, 1982).

Las poblaciones cavernícolas más especializadas, presentan particularidades que las hacen muy sensibles a perturbaciones ambientales (Trajano, 1986), por lo que el sistema como un todo es frágil. Para reconocer las especies que evolucionaron en este ambiente y las que penetraron temporal o accidentalmente en las cuevas, Shiner (1854, *in* Hoffmann *et. al.* 1986) propuso dividir la fauna en troglobios, troglófilos y cavernícolas ocasionales. Racovitza (1907, *in* Hoffmann *et.al.* 1986), propuso el término trogloxeno, para esta última categoría, esta clasificación es conocida como Schiner-Racovitza. Este es el sistema más utilizado por espeleólogos y muchos biólogos, en él se reconocen tres categorías; a) trogloxenos: son animales ajenos o accidentales, que utilizan de alguna forma la cueva, pero no son capaces de vivir estrictamente en ella; b) troglófilos: pueden reproducirse y hasta establecer poblaciones en las cuevas, pero no presentan ninguna adaptación morfológica a la vida cavernícola, y habitan igualmente los ambientes superficiales y c) troglobios: son los verdaderos cavernícolas, organismos adaptados a las condiciones ambientales imperantes y con cierto grado de cambio morfológico.

Este sistema ha sido muy discutido y criticado (Hamilton-Smith, 1971). Christiansen (1962) afirma que las categorías troglófilo y troglobio, son difíciles de delimitar e imposibles de aplicar, sobre todo en grupos como los ácaros y colémbolos, que son abundantes en las cuevas y también en otros ambientes vecinos, muchas veces difíciles de diferenciar. Numerosas propuestas han sido presentadas, basándose en aspectos ecológicos y evolutivos, que tampoco fueron aplicables, por

presentar aún más dificultades en su verificación práctica (Hamilton-Smith, 1971; Esquivel & Court, 1992).

Para disminuir los problemas de clasificación de los organismos cavernícolas, Christiansen (1962), propone un sistema basado principalmente en la morfología. Este sistema ofrece cuatro categorías; a) troglóxeno: término conservado del sistema presentado anteriormente; b) epigeomórfico: son organismos que pueden vivir y reproducirse en las cuevas, pero no presentan ningún cambio morfológico a la vida cavernícola, corresponden a lo anteriormente llamado troglófilo; c) ambimórfico: presentan cambios morfológicos en algunas estructuras, pero no están completamente adaptados morfológicamente a la vida cavernícola, tales organismos son raramente encontrados afuera de las cuevas. Se puede decir que son esencialmente pero no necesariamente cavernícolas, pueden encontrarse viviendo en minas y otros medios semejantes y d) troglomórfico: son las formas altamente adaptadas a la vida cavernícola, presentan prácticamente todo el cuerpo modificado para la vida en las cuevas, y no pueden ser encontrados viviendo en otro ambiente.

Esta clasificación parece ser la más concisa, ya que, lo único que se puede observar con claridad en la fauna de cuevas, es la morfología y las muestras tomadas no ofrecen datos del tipo ecológico o etológico. Así con solo la revisión detenida de las características anatómicas de los organismos, se puede llegar a conclusiones más acertadas sobre la evolución de los taxones en las cuevas, y con esto determinar el grado de adaptación a la vida en tales ambientes.

Por otro lado, varios autores (Palacios-Vargas, 1983; Thibaud, 1986) han sugerido que en los colémbolos, la depigmentación y la regresión ocular, no se encuentra solamente en las formas troglobias, sino que también en las euedáficas, e incluso en algunas hemiedáficas. En las troglobias, se encuentra con frecuencia modificado el ungue, para poder caminar en superficies húmedas, así como el desarrollo de algunas estructuras sensoriales.

Thibaud (1986), afirma que la morfología no permite separar claramente a las especies troglobias de las demás y señala que deben de tomarse en cuenta la capacidad reproductiva (disminuida en los troglobios), el aumento en el porcentaje de grasa tisular, un aumento en el volumen de vitelo de los huevos, cambio de estrategia ecológica, disminución en el poder de la regulación hídrica así como del metabolismo respiratorio y una mayor capacidad para el ayuno.

A pesar de ello, una combinación de caracteres morfológicos troglomórficos, pueden indicar con cierta seguridad el grado de adaptación a la vida cavernícola de organismos cuya morfología, es la única fuente de datos apreciable.

La evolución en las cuevas, generalmente conduce al desarrollo de determinadas características, tales características fueron llamadas "troglomorfismos", término creado por Christiansen en 1962, para designar las características fenotípicas que fueron producto de una

evolución en el ambiente cavernícola, esto sirve también para identificar los organismos adaptados a vivir en este medio (Christiansen, 1992).

No todos los animales cavernícolas presentan troglomorfismo; existen animales extremadamente modificados para vivir en determinados ambientes adentro de las cuevas, como es el caso de los organismos asociados a los depósitos de guano de murciélagos, y son más dependientes de las condiciones en los depósitos de guano de que las de condiciones de la cueva misma (Gnaspini-Netto, 1992).

Colémbolos edáficos, como los de la Familia Onychiuridae, aparentemente no muestran verdadero troglomorfismo (Culver, 1982), muchas características sufren fuerte convergencia evolutiva, lo que puede dificultar la interpretación de la información morfológica.

La convergencia y el paralelismo, son factores importantes en el estudio de la evolución de las formas cavernícolas, y la distinción entre los caracteres "dependientes de cuevas" e "independiente de cuevas" (Christiansen, 1961), es fundamental; por un lado los caracteres independientes de cuevas, por ejemplo la quetotaxia de los colémbolos, que aparentemente no tienen una función relevante para la supervivencia de los organismos en el ambiente que ocupan y por esto no están tan sujetos a paralelismo ni convergencia, se prestan para estudios de sistemática con el fin de determinar la filogenia de los grupos analizados; por otro lado, los caracteres dependientes de cuevas, considerados como altamente adaptativos y que sufren fuerte presión selectiva, determinan el desarrollo de caracteres troglomórficos. Tales troglomorfismos, pueden ser polarizados y sometidos a un análisis filogenético, con eso se puede medir el grado de troglomorfismo de diferentes grupos de organismos (Christiansen, 1992). A pesar de ello, resulta difícil distinguir los caracteres adaptativos de los no adaptativos y la presencia de genes pleiotrópicos dificulta aún más esta situación (Deharveng, 1986). El análisis filogenético es un medio eficiente y riguroso de examinar si tales caracteres son adaptativos en el sentido cladista, o si esta condición de "adaptativo" es una decisión arbitraria hecha por el observador de acuerdo con sus conceptos predeterminados de adaptabilidad (Coddington, 1988).

Finalmente cabe decir que, el estudio de la fauna cavernícola, puede ofrecer grandes avances en el área de las teorías evolutivas, para ello, es necesario romper con el aislamiento de los bioespeleólogos, y promover una mayor interacción con otros campos de la ciencia, sobre todo con el estudio de la evolución y procesos involucrados (Christiansen, 1992).

2 - Biodiversidad

La fauna cavernícola, está compuesta por diversos taxones cuya presencia o ausencia, se debe a diversos factores, como son el tamaño de la cueva, la disponibilidad de alimento, la existencia de cuerpos acuíferos en la cueva, la perturbación del ambiente, etc. (Hoffmann *et. al.*, 1986)

La fauna de cuevas y grutas de la Región Neotropical es una de las más ricas e interesantes del mundo. Tan solo para México se han citado cerca de 2,100 especies cavernícolas, muchas de ellas adaptadas por completo a la vida troglobia. Esta fauna incluye una gran diversidad de grupos, desde los protozoarios hasta los murciélagos. Varios de ellos han sido extensamente estudiados, como los peces cavernícolas, sin embargo, muchos otros se encuentran en el inicio de su conocimiento (Palacios-Vargas, 1989).

Reddell (1981), recopiló la información existente sobre fauna cavernícola para la región que comprende México, Guatemala y Belize, donde incluyó los siguientes *Phyla*:

Protozoa

Porifera

Cnidaria

Platyhelminthes Turbellaria Trematoda Cestoda

Aschelminthes Rotifera Nematoda

Acanthocephala

Annelida

Mollusca

Arthropoda

Crustacea Branchiopoda

Ostracoda

Copepoda

Branchiura

Malacostraca Mysidacea Isopoda Amphipoda Decapoda

Diplopoda

Pauropoda

Symphyla

Chilopoda

Arachnida Pseudoscorpionida

Schizomida

Amblypygi

Araneae

Ricinulei

Opiliones

Acarida Mesostigmata

Metastigmata

Prostigmata

	Astigmata
	Cryptostigmata
Insecta	Collembola
	Diplura
	Thysanura
	Dictyoptera
	Orthoptera
	Psocoptera
	Hemiptera
	Coleoptera
	Siphonaptera
	Diptera
	Hymenoptera
Ectoprocta	
Chordata	
Pisces	Cypriniformes
	Cyprinodontiformes
	Synbranchiformes
Amphibia	Urodela
	Anura
Reptilia	Chelonía
	Squamata
Aves	
Mammalia	Marsupialia
	Chiroptera
	Microchiroptera
	Rodentia
	Carnivora

Sin embargo, hay que aclarar que no todos los taxones presentados en la lista anterior, representan habitantes frecuentes de este ambiente, muchos de ellos fueron registrados en cuevas, pero son taxones raros o relacionados con algún substrato particular (Hoffmann *et al.*, 1986). Muchos de los organismos encontrados en las cuevas, son representantes de la fauna troglóxena u organismos que por su forma de vida, están de alguna manera relacionados con las cuevas, como por ejemplo los parásitos de murciélagos, los organismos acuáticos no troglomórficos y los grandes mamíferos que adentran las cuevas en busca de refugio.

El grupo mejor representado en las cuevas es Arthropoda, que presenta un número elevado de formas altamente troglomórficas. Destaca la clase Insecta, de la que se han realizado numerosos estudios en todo el mundo. En México se conocen cerca de 760 especies, principalmente de los órdenes Collembola, Diplura, Dictyoptera, Orthoptera y Coleoptera (Hoffmann, *et al.* 1986). En Brasil

los principales órdenes de insectos cavernícolas son Collembola, Blattaria, Heteroptera, Coleoptera, Diptera e Hymenoptera (Trajano & Sánchez, 1994; Gnaspini & Trajano, 1994).

B - Collembola

1 - Generalidades

Los colémbolos se conocen desde el Devónico Medio, el primer registro fósil se dió con el hallazgo de *Rhyniella praecursor* (Maulik, 1926 in Juberthie & Decu, 1994).

A pesar de que han tenido mucho tiempo para poder dispersarse ampliamente en el mundo, encontramos que la distribución de las especies o incluso de algunos géneros y subfamilias es muy restringida, como acontece con los cavernícolas (Palacios-Vargas, 1989).

Los colémbolos son un grupo de artrópodos que han invadido todos los biotopos del planeta, pues habitan desde las playas, hasta las nieves perpetuas, sin importar climas y latitudes. Su ambiente principal son los primeros centímetros del suelo y medios similares como troncos en descomposición, líquenes y musgos. Algunos han logrado invadir no sólo ambientes epífitos del dosel de los bosques y selvas, sino también el ambiente subterráneo (Thibaud & Deharveng, 1994; Palacios-Vargas, 1989).

Los colémbolos están representados casi en todas las cuevas y otras cavidades, siendo el mayor recurso alimenticio para numerosos depredadores (Palacios-Vargas, 1989), ejerciendo por lo tanto un importante papel en las cadenas tróficas del ambiente cavernícola, además son un excelente ejemplo de la evolución que ocurre en estos medios tan particulares.

A pesar de los recientes estudios taxonómicos que se han realizado de los colémbolos de América Latina (Christiansen, 1973 y 1982; Cassagnau & Palacios-Vargas, 1983; Ojeda & Palacios-Vargas, 1984; Palacios-Vargas, Ojeda & Christiansen, 1985; Christiansen & Reddell, 1986; Palacios-Vargas & Zeppelini, 1994; Palacios-Vargas & Zeppelini, 1995), aún existen muchas regiones, principalmente de África, Centro y Sudamérica, cuya fauna de colémbolos se desconoce. Dicha carencia, hace que sea muy difícil realizar comparaciones faunísticas, hacer análisis de tipo biogeográfico, efectuar estudios ecológicos o de otra índole.

Después de los ácaros, los colémbolos son los organismos más numerosos en especies y en número de individuos en el suelo, además de ser los más frecuentes en los ambientes cavernícolas. Se encuentran en todas las cuevas del mundo, sin embargo, debido a su pequeño tamaño y su agilidad, en general son difíciles de observar (Thibaud & Deharveng, 1994).

Su cuerpo generalmente es de talla pequeña (1 a 2 mm), conformado por cabeza, tórax y abdomen. La cabeza tiene un par de antenas con 4 artejos (muchas veces subdivididos) y 8 corneolas como máximo de cada lado. Las piezas bucales son en general de tipo masticador (algunos

Poduomorpha son chupadoras) y son entognatos, es decir que las piezas bucales están dentro de una cavidad interior de la cabeza.

El tórax está compuesto de tres segmentos (con frecuencia el primero reducido), cada uno con un par de patas; el abdomen tiene seis segmentos, con apéndices sobre el primero (tubo ventral o colóforo), el tercero (tenáculo) y el cuarto (fúrcula). El orificio genital está en el quinto segmento y el anal en el sexto.

Se distinguen tres grupos de colémbolos, los Arthropleona (con el cuerpo claramente segmentado), los Symphypleona y los Neelipleona, ambos con los segmentos del cuerpo fusionados (globosos).

El origen de la fauna de colémbolos cavernícolas de la Región Neotropical (gran parte de México, Centro y casi toda Sudamérica) es difícil de precisar. Para algunos géneros, como *Trogolaphysa* (Mills, 1938) y *Oncopodura* (Carl & Lebedinsky, 1905), parece provenir de alguna parte de África, cuando aún estaba unida a Sudamérica en la antigua Gondwana. Sin embargo otros géneros, como *Schaefferia* y *Acherontides*, se encuentran más diversificados en la Región Paleártica, mientras que en América Neotropical son pocos sus representantes. Esto indica que pueden haber tenido una amplia distribución a nivel mundial y en muchos biotopos, y posteriormente, (debido a cambios climáticos) quedar restringidas a algunas cuevas de ciertas regiones, por lo que ahora presentan un distribución discontinua (Palacios-Vargas, 1989).

Algunos géneros que tienen representantes epigeos en Sudamérica, presentan especies cavernícolas en Centroamérica (incluyendo parte de México), donde además de ser frecuentes son más diversos. Esto se debe posiblemente a la historia geológica y climática de esta región, que a través del tiempo ha obligado a la fauna refugiarse adentro de las cuevas. Posteriormente con los cambios ambientales, las poblaciones epigeas han sido eliminadas, manteniéndose algunas como relictos adentro de las cuevas. Esta fauna, que con frecuencia presentaba algunas preadaptaciones, ha ido evolucionando hasta convertirse en verdaderos troglobios. Este fenómeno se ha observado también en otros grupos como los Ricinulei (Arachnida) (Palacios-Vargas, 1989).

Los colémbolos tuvieron mucho éxito en la invasión del ambiente cavernícola, en Europa se conocen cerca de 240 especies de colémbolos considerados troglobios y 200 especies troglófilas. Los géneros más importantes en dicho continente según Thibaud & Deharveng (1994) están representados en la tabla I.

Tabla I - Principales géneros de colémbolos de cuevas de Europa.

FAMILIA	GENERO
Hypogastruridae	Bonetogastrura, Typhlogastrura, Ongulogastrura Y Pseudachorutides
Neanuridae	Deutonura, Gisinea y Neanura
Onychiuridae	Mesaphorura, Onychiurus, Oligaphorura, Ongulonychiurus y Protaphorura
Isotomidae	Folsomia, Gnathofolsomia, Isotomiella e Isotomurus
Entomobryidae	Pseudosinella
Orchesellidae	Bessonella, Orchesella y Verhoeffella
Tomoceridae	Tomocerus y Tritomurus
Paronellidae	Troglopedetes
Oncopoduridae	Oncopodura
Neelidae	Megalothorax
Arrhopalitidae	Arrhopalites
Sminthuridae	Disparrhopalites

En la Región Neotropical los géneros más importantes según Palacios-Vargas (1989 y 1994), están representados en la tabla II.

Tabla II - Principales géneros de colémbolos de cuevas de la Región Neotropical.

FAMILIA	GENERO
Arrhopalitidae	Arrhopalites
Entomobryidae	Lepidocyrtus, Metasinella, Pseudosinella y Sinella
Hypogastruridae	Acherontides, Acherontiella, Schaefferia, Typhlogastrura, Willemia y Xenylla
Neanuridae	Americanura y Deutonura
Onychiuridae	Mesaphorura, Onychiurus y Protaphorura
Cyphoderidae	Cyphoderus
Paronellidae	Troglophysa

El trabajo más antiguo que cita especies de colémbolos cavernícolas de México es el de Mills (1938); quien estudió tres especies de Yucatán.

Según los registros sobre colémbolos, en 1983 se conocían 87 especies de cuevas de México. Añadiendo las contribuciones de Palacios-Vargas (1983) y Christiansen y Reddell (1986), esta cantidad aumentó a 104 taxones, de ellas, casi la mitad son representantes epigeicos, de poco interés desde el punto de vista bioespeleológico.

De Cuba se han registrado hasta la fecha un total de 22 especies de colémbolos cavernícolas de nueve familias (Silva Taboada, 1988). La cantidad de registros que se tienen para otros países de América Latina, es muy pequeña y en muchos casos no existe ningún antecedente.

Palacios-Vargas (1989) recopiló la información existente y encontró que se han registrado 161 especies cavernícolas (de 16 Familias) de colémbolos de la Región Neotropical, distribuidas en 21 países. En el mismo trabajo incluyó 38 especies que son nuevas citas para cada cueva mencionada. Por otro lado, algunos de ellos también constituyeron nuevos registros para el país y algunos de los taxones son nuevos para la ciencia y aún no han sido descritos. Sin embargo hay que señalar que la tercera parte de ellas (52), habitan también el suelo y la hojarasca, probablemente tratándose de especies epigeomórficas.

Al hacer un análisis de esta fauna cavernícola, se observa que un alto porcentaje (33%) tiene una amplia distribución en América, incluso algunos miembros de la Familia Isotomidae parecen ser cosmopolitas. El restante 67% de las especies tienen una distribución restringida, estando confinados a la Región Neotropical o a una sola gruta (Palacios-Vargas, 1989).

Con base en la bibliografía (Christiansen, 1973; 1982 a y b; Cassagnau & Palacios-Vargas, 1983; Ojeda & Palacios-Vargas, 1984; Palacios-Vargas, Ojeda & Christiansen, 1985; Christiansen & Reddell, 1986; Mari-Mutt and Bellinger, 1990), para los géneros más representativos se observa la siguiente distribución de sus especies. De *Cyphoderus* se conoce una especie de Yucatán, otra de Ecuador y varias inéditas de México, Costa Rica y Brasil. De *Oncopodura* se han descrito cuatro especies de México y dos de Ecuador.

Entre los Hypogastruridae hay dos géneros interesantes: *Acherontides* Y *Acherontiella*. Existen dos especies, *Acherontellina sabina* y *Acherontides potosinus* que están ampliamente distribuidas en grutas y otros ambientes en México.

Otros géneros dignos de señalarse son *Schoettella* y *Typhlogastrura*, cuya distribución parece ser muy limitada excepto para *Schoettella emucronata*, que se conoce de Europa.

El género *Pseudosinella*, cuyas especies mexicanas han sido tratadas por Christiansen y Reddell (1986), es el más importante de los Entomobryidae por sus adaptaciones a la vida cavernícola. Aún existen nuevos registros y especies inéditas de toda la Región Neotropical.

De la Familia Paronellidae se han registrado un total de 20 especies de cuevas de América, 19 del género *Trogolaphysa* y una de *Paronella*. México es el país de donde más especies se conocen.

2 - Género *Arrhopalites*

En 1862, Lubbock describió la Familia Sminthuridae, donde se incluyeron las Tribus: Sminthuridini Börner, 1913; Arrhopalitini Stach, 1956; Katiannini Börner, 1913; Sminthurini Börner, 1913; Bourletielini Börner, 1913, (Stach, 1956).

En 1870, Lubbock había dividido la Familia Sminthuridae en dos Familias, Sminthuridae y Papiiidae. Posteriormente, en 1906, Börner dividió la Familia Sminthuridae en tres subfamilias;

Sminthuridinae, Sminthurinae y Dicyrtominae. En la primera, incluyó los géneros; *Sminthurides*, *Arrhopalites*, *Sminthurinus* y *Katianna*.

El trabajo publicado por Stach en 1956, presentó una revisión taxonómica de la familia Sminthuridae, en la cual discutió la situación taxonómica de las tribus: Sminthuridini, Arrhopalitini, Katiannini, Sminthurini y Bourletellini y concluyó que la diferencia entre las Subfamilias Sminthuridinae y Sminthurinae, es insuficiente para separarlas y que por lo tanto deberían ser mantenidas en una sola Familia, Sminthuridae Lubbock.

Betsch (1980), utiliza por primera vez el nombre de familia Arrhopalitidae para la tribu Arrhopalitini y lo acredita a Stach, 1956.

La tribu Arrhopalitini, de la Familia Sminthuridae, ahora familia Arrhopalitidae, presenta dos géneros, el tipo *Arrhopalites*, Börner y el género *Collophora*, Delamare & Massoud.

De esta manera el género *Arrhopalites*, quedaría como un género de la Familia Arrhopalitidae. Dicho género está ampliamente distribuido en los ambientes cavernícolas, presentando especies con alto grado de adaptación troglomórfica (Stach, 1956) y fue descrito por Börner en 1906, como sigue:

Cuerpo ovalado, segmentos anogenitales distinguibles del abdomen, pocas sedas, finas y cortas, revisten el cuerpo. El vértice de la cabeza presenta un pequeño número de espinas (algunas especies). El abdomen posee tres pares de trichobotrias y el segmento genital uno. El ano está rodeado por sedas largas y fuertes, y algunas especies presentan cuatro espinas chicas. Antenas generalmente más grandes que el diámetro de la cabeza, el tercer artejo antenal presenta un órgano sensorial y a veces una papila en la mitad basal, el cuarto artejo de la antena está subdividido y muestra sedas sensoriales delgadas y largas, a veces presenta una pequeña papila sensorial en la extremidad. Algunas especies presentan ojos, pigmentados o no, rara vez presentan 4+4, 6+6, 8+8 corneolas. El unguis, usualmente con dientes internos, algunas veces con dientes laterales y tónica. El apéndice empodial generalmente es distinto entre los tres pares de patas, pero generalmente con dientes internos y aguja apical. No presenta "tenent hairs" clavados. Filamentos del colóforo, moderadamente largos con paredes glabras. Fúrcula bien desarrollada, dentes con una o más espinas, rara vez con sedas espiniformes, mucrón en forma de canal, algunas veces estrechándose repentinamente a la mitad de su largo, ambas orillas aserradas y terminando en forma de cuchara o pala o aún globular, no presenta sedas en el mucrón. El tenáculo consiste de una parte anterior cónica con dos sedas en la extremidad, la parte posterior sin sedas, las ramas con tres dientes y un pequeño apéndice claviforme en la base de cada rama. Apéndices subanales distintos en las diferentes especies, generalmente característicos de cada una. Color blanco o débilmente pigmentado, talla mayor de un milímetro. El género es considerado cosmopolita.

La figura 1 del apéndice I, muestra la morfología general de los Symphypleona.

Stach (1956), describe el subgénero *Pseudarrhopalites*, para incluir a las especies que presentan el cuarto artejo antenal entero, sin embargo, Christiansen (1966) afirma que no existen razones para fragmentar el género, debido al escaso número de especies en cada subgénero y la gran cantidad de caracteres comunes a los distintos grupos.

Este género tuvo las bases de su taxonomía totalmente modificada por diversos trabajos a partir de su descripción, entre ellos el de Stach (1945), Denis (1947), Lawrence (1978), Christiansen (1966) y diversas obras menores.

Actualmente se puede considerar como *Arrhopalites* a todos los Sminthuridae con tres ojos o menos en cada lado de la cabeza, cuyas hembras presentan apéndices subanales, dentes generalmente con espinas en la superficie dorsal, con el cuarto artejo antenal normalmente subdividido en cinco o más subartejos y reducción de pigmentos (Christiansen, 1966).

El género *Arrhopalites*, ha sido registrado en diversos países como; Alemania, Argentina, Australia, Austria, Brasil, Camerún, Costa Rica, El Salvador, Eslovaquia, España, Estados Unidos (incluyendo Hawaii), Francia, Hungría, Italia, Japón, México, Suiza y Tailandia entre otros.

El total de especies que han sido nombradas del género son 97, 45 de ellas provienen de Europa y las demás de los otros continentes siendo 16 del Nuevo Mundo, además de nueve especies nuevas que están siendo descritas en Estados Unidos de América (Christiansen & Bellinger, *in press.*) y otras siete especies de México y Brasil (Palacios-Vargas & Zeppelini, 1995), que se presentan en este trabajo.

En particular, de Brasil, solamente había sido citado el género de grutas del Vallo del Ribeira, de Sierra Bodoquena y de Altamira (Trajano & Sánchez *in* Juberthie & Decu, 1994). De México, las citas que se conocían son de *Arrhopalites* sp. y *Arrhopalites* cf. *pygmaeus*, (Christiansen & Reddell, 1986; Palacios-Vargas *in* Juberthie & Decu, 1994). Se conocen dos especies troglomórficas de Japón y siete de Estados Unidos. Nunca se han citado especies troglobias de *Arrhopalites* de la extensa Región Neotropical, ni de África. De Asia tropical se conoce tan sólo una especie quedando varias especies inéditas. Finalmente, de Australia se conocen cuatro especies, sin embargo, existen problemas en ubicar estas especies en el género, pues son las únicas en el mundo que presentan 8+8 corneolas, lo que contradice la condición básica del género, que es la reducción de este número a no más de 3 corneolas en cada lado de la cabeza, por lo que es necesaria una revisión de dichas especies.

Este género está ampliamente distribuido en los ambientes cavernícolas (Stach, 1956), presentando especies con alto grado de adaptación troglomórfica. Sin embargo, es difícil determinar lo que es troglomorfismo en este género, ya que todas las especies, incluso las epigeas, presentan el

unguis modificado para caminar en superficies húmedas o sobre películas de agua y reducción en el número de ojos, por lo que no se debe considerar tales características como adaptación a la vida cavernícola. En general para *Arthropalites*, se recomienda aceptar como troglomórficas a las especies que presenten siete o más subartejos en el cuarto artejo antenal y reducción de pigmentos, puesto que ninguna de las especies primariamente de superficie, presentan tales características (Christiansen, com. pers.).

Cabe aún señalar que muchas especies de este género que no presentan lo que se consideró arriba como troglomorfismo, también viven en cuevas, pero suelen ser encontrados en otros ambientes como la hojarasca u otros ambientes con poca luminosidad y mucha humedad (Stach, 1945).

3 - Filogenia

La carencia de estudios sistemáticos con colémbolos, dificulta el avance de los trabajos de biogeografía (Bellinger & Christiansen, 1989), además de que muchos de los trabajos son puramente descriptivos dificultando el rescate de los datos genealógicos, geográficos y ecológicos (Christiansen & Culver, 1987). Por ejemplo Christiansen (1960), menciona que grupos como *Pseudosinella*, son polifiléticos, distinguiéndose entre sí por características ecológicas o por una o pocas características morfológicas, lo mismo se observa en *Troglolaphysa*, (Palacios-Vargas, Ojeda & Christiansen, 1985).

Christiansen y Culver (1987), cuestionan si la distribución actual de los colémbolos cavernícolas de Estados Unidos de América, puede ser explicada más claramente por dispersión o por vicariancia. Concluyen que el aumento del troglomorfismo, disminuye la capacidad de dispersión y que la actual distribución de los colémbolos de cuevas en Estados Unidos de América, es resultado de una serie de eventos vicariantes, seguidos por una invasión posterior de especies de amplia distribución en ambientes adyacentes y por recientes eventos de dispersión.

Trabajos de este tipo, son completamente dependientes de la existencia de análisis filogenéticos de los grupos en estudio, ya que la filogenia posibilita realizar análisis biogeográficos y la interpretación de la distribución de las especies, posibilitando así al investigador, a proponer hipótesis basadas en datos rigurosos.

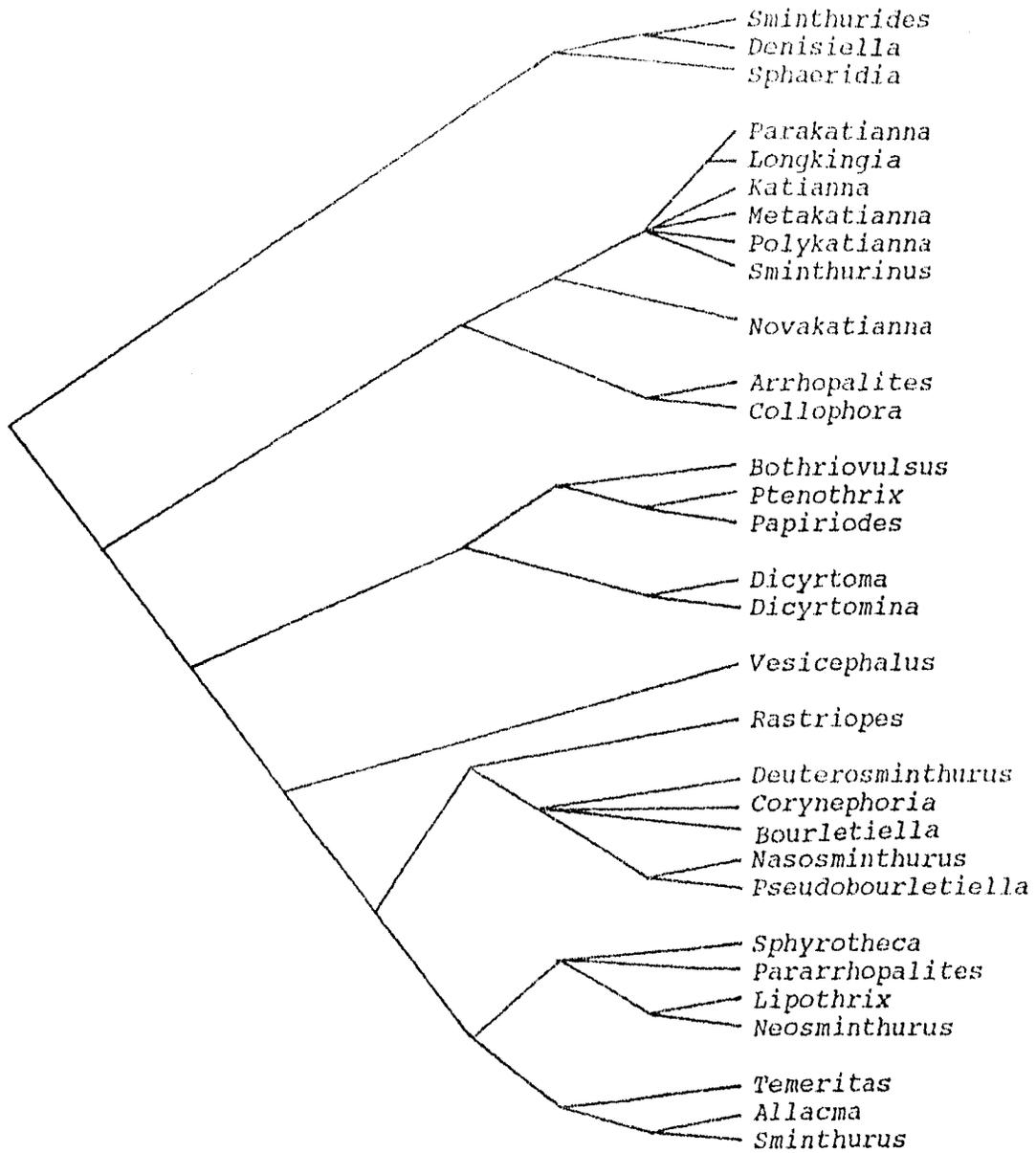


Fig. 1. Filogenia de los Sminthuridae, modificada de Richards, 1968.

Los trabajos con metodología filogenética con colémbolos, todavía son muy escasos, Cassagnau (1969) y Massoud (1976), fueron los primeros en proponer una filogenia general para Collembola. Richards (1968) fue el primer autor en proponer una filogenia para los colémbolos Sminthuridae *sensu lato* (Fig. 1). Da Gama (1969, 1976) trabajó la filogenia de *Xenylla*, Najt (1974) la del género *Triacanthella*, Cassagnau (1983) la de *Neanurinae* y Byung-Hoon (1985) con *Neanuridae*. El autor que más ha trabajado la filogenia de los colémbolos, es sin duda Deharveng (1979, 1980, 1981 a y b, 1982, 1986, 1989, Deharveng & Bedos, 1991), quién analizó toda la familia Neanuridae, la subfamilia Neanurinae y algunos géneros en especial como *Rusekella*, *Deutonura* y *Friesea*, además ha trabajado también con Odontiellidae y con Arthropleona en general.

Es importante resaltar la importancia de los estudios filogenéticos, como base para el conocimiento de la biogeografía y evolución de los distintos grupos de colémbolos. Con un análisis confiable de los caracteres morfológicos de los taxones, es posible estudiar la historia evolutiva de los colémbolos y su distribución.

El análisis filogenético, es un método para reconstruir las relaciones genealógicas entre especies o grupos supraespecíficos. El punto medular de la propuesta de Hennig, es que las clasificaciones biológicas deben ser un reflejo inequívoco del conocimiento actual de las relaciones de parentesco entre los taxones (Amorim, 1994).

Los sistematas actuales (Ashlock, 1971, 1972; Bernardi, 1981; Farris, 1974; Nelson, 1973; Platnick, 1977), diferencian dos clases de caracteres, plesiomórficos y apomórficos, esto resuelve un antiguo problema de la sistemática. Desde Lineo, los sistematas agrupaban la diversidad biológica basados en la similitud entre los taxones. Con el desarrollo del método filogenético, se hizo posible observar que tales semejanzas compartidas por grupos de especies, pueden ser plesiomórficas (estados de carácter conservados del ancestro inmediato) o apomórficas (estados de carácter derivados). Solamente las apomorfias compartidas (sinapomorfias) pueden definir grupos, pues indican que tal característica surgió en el ancestro inmediato de los taxones que la presentan.

La metodología filogenética, trabaja sobre grupos considerados monofiléticos, que son un conjunto de especies que incluye a una ancestral y todas sus especies descendientes (Hennig, 1966; Ashlock, 1971, 1972; Bernardi, 1981).

Solamente un análisis con metodología filogenética demuestra, con base en sinapomorfias, la monofilia de un grupo (Amorim, 1994).

Entre tanto, hay grupos donde se presentan el ancestro hipotético y una o algunas de las especies descendientes. Este tipo de agrupación se ha llamado de grupo merofilético (Bernardi, 1981), que puede ser de dos tipos, parafilético y polifilético.

Los resultados de un análisis filogenético se presentan en forma de cladogramas, que son una representación gráfica de la genealogía del grupo estudiado (Wiley, 1981). El cladograma contiene hipótesis sobre la historia evolutiva de las especies en él representadas, tales hipótesis pueden o no ser verdaderas y la validez de dicho cladograma se reafirma o se rechaza con la revisión de los datos que lo sostiene (Amorim, 1994). Este autor afirma que el cladograma tiene un poder predictivo (más bien de retrovisión, una vez que se trata de establecer hechos pasados en la historia evolutiva), por el hecho de que sólo existe una filogenia verdadera y entonces todos los caracteres surgieron dentro del contexto de esta historia genealógica. Esto implica que apenas unos cuantos caracteres pueden ser suficientes para remontar una filogenia confiable. Esto puede ser de extrema importancia en todas las áreas donde se utilice información biológica, aunque no se conozcan todos los caracteres de las especies analizadas, sin embargo, no siempre es posible llegar a resultados libres de incongruencias. Por ejemplo cuando se obtiene más de un árbol igualmente parsimoniosos, es decir que presentan el mismo número de pasos evolutivos necesarios para explicar la distribución de los caracteres, también las homoplasias pueden dificultar la interpretación de la información obtenida a través del análisis de las series de transformación.

Por otro lado, el uso del método cladista está justificado en bioespeleología, pues a pesar de los esfuerzos, todavía no se han resuelto preguntas fundamentales como: ¿cuál es el modelo de especiación que mejor se aplica a las especies cavernícolas y epigeicas?, ¿cuál es el impacto de esto en los estudios de la evolución de otros grupos de organismos?, ¿cuál es el origen de la fauna cavernícola de la Región Neotropical y su actual diversidad y distribución? Por esto, se debe mantener la investigación bioespeleológica, como una alternativa en la búsqueda de respuestas a antiguas preguntas del biólogo.

En el presente trabajo, elegimos el género *Arrhopalites*, por presentar características bien definidas y representar un grupo cuyo origen monofilético ya se ha determinado (Richards, 1968; Cassagnau, 1969; Massoud, 1976). Además este género está bien representado en cuevas y no ha sido previamente estudiado en toda la Región Neotropical.

III - OBJETIVOS

Este estudio se justifica por la carencia de trabajos realizados con el género *Arrhopalites*, en la Región Neotropical. También la aplicación del método cladista, a nivel mundial, apenas empieza a tener espacio entre los que se dedican al estudio de los Collembola y para el género aquí considerado, no hay ningún trabajo publicado.

Se plantean como objetivos, la contribución al conocimiento de la diversidad y relaciones filogenéticas del género *Arrhopalites*

Se examina la hipótesis de que el género *Arrhopalites*, está formado por dos grupos hermanos y monofiléticos, cuyas especies están más relacionadas entre sí que con cualquier especie del otro grupo. El primer grupo estaría formado por las especies del género *Arrhopalites*, excepto las del llamado "grupo *coecus*" (Stach, 1945), mientras que el otro grupo incluiría todas las especies del género que presenten espinas en las valvas anales, sedas de la serie C anchas y/o aserradas, ápice del mucrón expandido (o en forma de cuchara) y el cuarto artejo antenal indistintamente subdividido. La hipótesis nula sería la ausencia de tales grupos.

Para comprobar o rechazar la hipótesis, se utilizará el resultado más parsimonioso del análisis filogenético, que puede determinar si estos grupos existen en la naturaleza o están basados en homoplasias (Wiley, 1981).

También se plantea como objetivo descriptivo, la determinación del grado de troglomorfofismo de las especies estudiadas, con base en los caracteres "dependientes de cuevas" (Christiansen, 1961, 1992), además se propone una hipótesis de historia evolutiva, basada en la filogenia, distribución y hábitat.

IV - METODOS

A - Trabajo de Campo

Fueron llevados a cabo colectas manuales y muestreos en cuevas de México y de Brasil. Las colectas manuales se realizaron en distintos puntos adentro de las cuevas visitadas, generalmente cerca de charcos, "gurs" y otros cuerpos de agua, utilizándose para ello pinzas entomológicas, pinceles y frascos viales con alcohol al 70%. Las muestras fueron tomadas de distintos biotopos, principalmente de suelo, arena y detritos vegetales, empleándose cajas de plástico de 15x15x8 cm con tapa y llevadas al laboratorio. Durante el transporte, las muestras fueron acomodadas en una caja con hielo, para evitar la muerte de los organismos por el calor excesivo.

B - Trabajo de Laboratorio

En el laboratorio se llevó a cabo la separación de las muestras y la elaboración de preparaciones semipermanentes. Las muestras fueron procesadas en embudos de Berlese-Tullgren, y separadas bajo microscopio de disección, con la ayuda de palitas, pinzas entomológicas y pipetas tipo Pasteur. En general para el procesamiento, el material fue sometido a 48 horas con los focos apagados, luego se prendían los focos hasta que la muestra estuviera completamente seca. El material biológico fue capturado en frascos recolectores de plástico con alcohol al 70%, para la separación.

Todos los organismos estudiados fueron montados en porta y cubreobjetos en preparaciones semipermanentes. Para esto, los organismos fueron sometidos a un tratamiento con potasa por un tiempo no superior a cinco minutos, con el fin de quitar el exceso de grasa, luego se les aplicó un baño en lactofenol con calentamiento moderado, para quitar los pigmentos. Después de la aclaración, fueron montados en líquido de Hoyer; finalmente fueron secados en estufa, a 35°C por aproximadamente 48 horas. Algunos ejemplares colectados previamente por otros investigadores fueron remontados para su estudio taxonómico.

C - Trabajo de Gabinete

1 - Material estudiado

Fué estudiado material de distintas cuevas de Brasil y México (Tabla III). También se analizó material de cuevas y de superficie de Estados Unidos de América, dos especies colectadas en España y una de Eslovaquia.

Parte del material de Brasil fue previamente colectado por el Dr. Pedro Gnaspini Netto y por la Dra. Eleonora Trajano, de la Universidad de Sao Paulo, en cuevas de los municipios de Iporanga y

Eldorado en el Estado de Sao Paulo y Bonito, en el Estado de Mato Grosso do Sul. El resto fue colectado en la "Gruta dos Paiva", también en Iporanga, Sao Paulo.

El material de México, fue recolectado en cuevas de los Estados de Yucatán, Guerrero, Veracruz, Oaxaca y Jalisco. El material de los últimos tres estados fue recolectado por el Dr. J. G. Palacios Vargas, de la Facultad de Ciencias, UNAM, los ejemplares de *A. pygmaeus* fueron colectados por el Prof. Ricardo Arias y prestados por el Dr. Palacios Vargas, los ejemplares de *A. vazquezae* fueron colectados por el espeleólogo P. Sprouse y donados por el Dr. Kenneth A. Christiansen de Grinnell College. La tabla III muestra la localidad y nombre de las cuevas de donde proviene el material estudiado de Brasil y México.

El material de Estados Unidos de América, fue proporcionado por el Dr. Kenneth A. Christiansen, quién revisó una lista de caracteres previamente seleccionados y prestó un ejemplar de *A. diversus*. Las preparaciones de *A. microphthalmus* y *A. coecus*, colectados en España, fueron prestadas por el Dr. Arne Fjellberg, Departamento de Zoología del Museum Tromsø en Noruega y las preparaciones de *A. aggtelekensis*, fueron prestados por el Dr. Lubomir Kovac del Departamento de Zoología de la Academia de Ciencias de la República Eslovaca.

Tabla III - Nombre y localidad de las cuevas colectadas.

País - Estado	Municipio	Cueva
Bra - Sao Paulo	Eldorado	Gruta da Tapagen
Bra - Sao Paulo	Iporanga	Caverna Morro Preto
Bra - Sao Paulo	Iporanga	Gruta dos Paiva
Bra - Sao Paulo	Iporanga	Gruta Alambari de Baixo
Bra - Sao Paulo	Iporanga	Caverna Casa de Pedra
Bra - Sao Paulo	Iporanga	Gruta da Aegla
Bra - Mato Grosso do Sul	Bonito	Gruta Joao Arruda
Mex - Oaxaca	Acatlán	Cueva de la Culebra
Mex - Guerrero	Tierra Colorada	Cueva Papagayo II
Mex - Jalisco	Minatitlán	Cueva Pozo Blanco
Mex - Yucatán	Tekax	Actún Toh
Mex - Yucatán	Temax	Cueva del Rancho Sambulá
Mex - México	Valle del Bravo	* Bosque de <i>Pinus</i> y <i>Quecus</i>

* Biotopo no cavernícola.

Bra - Brasil, Mex - México

2 - Taxonomía de las Especies

Se hizo la descripción de siete nuevas especies del género *Arrhopalices* de cuevas de Brasil y México, publicadas en *Folia Entomológica Mexicana* (Palacios-Vargas & Zeppelini, 1995). El trabajo se ilustró con 56 figuras (Apéndice I), los dibujos fueron hechos con la ayuda de cámara clara, están representados el cuarto artejo antenal, el órgano sensorial del artejo III de la antena, la quetotaxia dorsal de la cabeza, las sedas anteriores y posteriores del cuerpo, la quetotaxia del dente, el mucrón, la quetotaxia de la valva anal, los unguis y los apéndice empodiales de los tres pares de patas, de todos los organismos estudiados.

Todas las quetotaxias fueron detenidamente analizadas y todas las sedas rotuladas de acuerdo con el sistema propuesto por Gisin (1960), que a su vez modificó de otros autores, para las sedas del dente; se siguió a Christiansen y Bellinger (1981) para las sedas dorsales de la cabeza, Lawrence (1978) para la valva anal y Christiansen (com. pers.) para el órgano antenal del artejo III.

También se presenta una diagnosis de dos especies más, que no han sido formalmente descritas por falta de suficiente material, tales diagnosis siguieron la misma metodología descrita arriba y se incluyeron para ser usadas en el análisis filogenético (Apendices, Figs. 57 - 71).

3 - Método Filogenético

El análisis filogenético, se hizo según la metodología descrita por Hennig (Hennig, 1966; Nelson & Platnick, 1981; Wiley, 1981; Forey *et al.*, 1992; Amorim, 1994). Se usaron los programas de análisis cladista para computadora, Phylogenetic Analysis Using Parsimony (PAUP) versión 3.0 (Swofford, 1991) y Mac Clade versión 3 (Maddison & Maddison, 1992).

Se calcularon los siguientes índices:

a - Índice de consistencia (CI)

Este índice representa el número mínimo de pasos necesarios para explicar un grupo de caracteres (m), dividido entre el número de pasos observado en el árbol resultante (s), este concepto fue introducido por Kluge y Farris en 1969 (Klassen *et al.*, 1991). Esto se puede expresar con la fórmula:

$$CI = m / s$$

Cuanto menor el número de homoplasias mayor el CI y al contrario, cuanto mayor el número de homoplasias menor es el CI. El CI parece estar negativamente relacionado con el número de taxones y caracteres considerados en el análisis (Sanderson & Donoghue, 1989; Forey *et al.*, 1992).

b - Índice de retención (RI)

Es una herramienta para medir la sinapomorfia no detectada por el índice de consistencia, se calcula restándose del número máximo posible de pasos que requieren los caracteres en cualquier árbol (g), el número observado de pasos del carácter en el árbol en evaluación (s) y dividiendo entre la resta de g menos el número de pasos de los caracteres (m) (Farris, 1989; Forey *et al.*, 1992; Swofford, 1991). Esto se expresa con la fórmula:

$$RI = g - s / g - m$$

c - Índice de consistencia reescalado (RC)

Este índice es calculado multiplicándose el CI por el RI (Forey *et al.*, 1992).

$$RC = CI \cdot RI$$

Este índice sirve para evitar el sesgo del CI causado por las autapomorfias y por la relación negativa entre el CI y el tamaño de la matriz de caracteres (Wiley *et al.*, 1991)

d - Codificación de caracteres

Los caracteres multiestado fueron considerados como polimórficos, los árboles fueron enraizados con el método de comparación con grupos externos (Wiley, 1981; Nelson y Platnick, 1981; Maddison *et al.*, 1984; Forey *et al.*, 1992), utilizándose como tal, cuatro especies del género *Sminthurinus* por ser el género más cercano y presentar una morfología fácilmente comparable a la del género *Arrhopalites*, los caracteres no fueron polarizados *a priori*, la polaridad de los caracteres fue determinada por parsimonia como "decisiva" o "equivoca" (Maddison *et al.*, 1984). Nixon y Carpenter (1993) sostienen que no es indispensable polarizar de antemano los caracteres, los árboles pueden ser "enraizados" parsimoniosamente, señalándose los grupos externos.

Los estados de carácter fueron representados por 0, 1, 2, 3, ..., n, de acuerdo con el tipo de carácter (binario o multiestado), se indicó como "?" los datos faltantes (los casos en donde la información sobre el carácter no estuvo disponible o fué ambigua).

e - Construcción de los árboles

Los árboles fueron obtenidos a partir del análisis de las matrices de caracteres, procediendo al principio un análisis heurístico, buscando los árboles más parsimoniosos o más cortos. Se llevó a cabo una búsqueda heurística (heuristic search) en PAUP versión 3.0, con opciones "MULPARS" (multiple parsimony) y "branch-swapping = TBR". El TBR (Tree-bisection-reconnection), divide el árbol en dos subárboles y elige una de las ramas de cada árbol donde hace una conexión, esta opción evalúa todas las combinaciones posibles sobre todos los árboles topológicamente distintos con una misma

longitud total (tree length) (Swofford, 1991; Forey *et al.*, 1992). El MULPARS, admite la aplicación del TBR sobre todos los árboles más cortos del mismo tamaño, este tipo de búsqueda requiere un tiempo menor de análisis, por la adición consensada de los taxones en el árbol en construcción y el reanexo de los árboles por intercambio de ramas (Swofford, 1991).

Posteriormente se hicieron, sobre los árboles obtenidos con los parámetros citados anteriormente, nuevos análisis buscando una resolución única para el conjunto de taxones y caracteres presentes, con el mayor sentido biológico posible.

Primeramente se ordenaron las series de transformación de la 1 a la 4, por ser en multiestado con cambios progresivos. Ordenando las series de transformación, se incrementa información sobre la relación entre los estados de carácter pero no sobre la dirección de la transformación (Forey *et al.*, 1992), los demás caracteres permanecieron desordenados, aceptándose para estos cambios en todos los sentidos (0-1, 0-2, 1-0, 1-2, 2-0 y 2-1). También se aplicó un peso distinto para las series de transformación 1, 2, 8, 23, 25, 38, 43 y 80. Esto implica en que tales caracteres juegan un papel más relevante en la determinación de la distribución global del conjunto de caracteres analizados (Forey *et al.*, 1992; Farris, 1969). El pesaje fue aplicado sobre los caracteres más conservativos, debido a que estos por definición, evolucionan más lentamente que los caracteres menos conservativos y por ello, probablemente presentan el estado característico del grupo monofilético (Kluge & Farris, 1969).

Los estados de carácter fueron optimizados por ACCTRAN (*procedures that ACcelerate the evolutionary TRANSformation of character*), (Swofford and Maddison, 1987; Forey *et al.*, 1992; Wiley *et al.*, 1991), que cuando posible, admite el origen del carácter a un nivel de generalidad más amplio, prefiriendo la ocurrencia de reversión posterior, al origen homoplásico del carácter cuando el número de pasos es igual. Se hizo esta elección, debido a que se requiere un número mayor de mutaciones específicas para el surgimiento independiente de una estructura idéntica en más de un taxón a la vez, que lo que se requiere para la pérdida de tal estructura (Arnórím, 1994).

Finalmente, sobre los resultados de este análisis, se aplicó una ponderación sucesiva de los caracteres (Farris, 1969), opción "Reweight" en el PAUP 3.0, este procedimiento fue sugerido como una forma posible de elección entre dos o más árboles igualmente parsimoniosos por Carpenter (1988). Se designa a los caracteres un peso basado en el RC (índice de consistencia reescalado) después de una búsqueda inicial de las soluciones más parsimoniosas (Forey *et al.*, 1992).

4 - Análisis filogenético

Las relaciones filogenéticas del grupo, fueron inspeccionadas mediante un análisis de 22 especies (marcadas con un "*" en la Tab. II), de Sudamérica (Brasil), Norteamérica (México, Estados Unidos de América) y Europa (España, Noruega y Eslovaquia) (Frost & Etheridge, 1989), aplicándose para tal un consenso estricto en PAUP versión 3.0. Se consideraron como monofiléticos los grupos anudados en una única rama del cladograma resultante, sin importar el nivel de resolución final de estos clados. Este análisis fue realizado a partir de una matriz de caracteres de 27 series de transformación, principalmente de la quetotaxia de la cabeza y dente, el apéndice subanal de las hembras y extremos apicales del tibiotarso (series de transformación marcadas con "+ +" en la lista de caracteres.

Una vez corroborada la monofilia del grupo de México y Brasil y otro grupo de los Estados Unidos de América, se llevó a cabo la elaboración de una lista de 96 caracteres morfológicos, para la determinación de la filogenia de las especies del género *Arrhopalites* de la región mencionada, sin embargo fueron eliminados los caracteres no informativos, en general las sinpleiomorfías (caracteres plesiomórficos compartidos), quedando un total de 80 series de transformación.

Además de ello, se seleccionaron los caracteres morfológicos adaptativos a la vida cavernícola, fuertemente afectados por convergencia evolutiva, de la lista de caracteres empleada en el análisis general, con el fin de determinar el grado de troglomorfofismo de las especies estudiadas de México y Brasil, como propone Christiansen (1961).

Las características morfológicas empleadas en los análisis, fueron revisadas minuciosamente, bajo microscopio óptico con contraste de fases. Fueron estudiadas en total cuatro nuevas especies de Brasil y dos más (no descritas formalmente por falta de suficiente material), una descrita originalmente de Europa, colectada en Brasil e Islas Canarias en España; tres nuevas especies de México, dos especies más de México, descritas anteriormente una de Europa y otra de Estados Unidos de América; siete especies de Estados Unidos de América, dos de ellas inéditas y una colectada también en México; dos especies colectadas en Noruega; tres provenientes de España y una más no descrita formalmente; una de Eslovaquia, además de las especies del género *Sminthurinus* (*S. elegans*, *S. radiculatus*, *S. latimaculatus* y *S. quadrimaculatus*), utilizadas como grupo externo. La tabla IV, muestra las especies estudiadas y sus países de origen.

Tabla IV. Localidad de las especies estudiadas.

ESPECIE, AUTOR Y AÑO	PAIS
<i>A. altus</i> Christiansen, 1966 *	EU
<i>A. benitus</i> Folsom, 1896 *	EU,MX
<i>A. clarus</i> Christiansen, 1966 *	EU
<i>A. diversus</i> Mills, 1934 *	EU
<i>A. hirtus</i> Christiansen, 1966 *	EU
<i>A. jax</i> Christiansen & Bellinger, 1996 *	EU
<i>A. texensis</i> Christiansen & Bellinger, 1996 *	EU
<i>A. pygmaeus</i> Wankel, 1860 *	EU,MX
<i>A. hennigi</i> Palacios-Vargas & Zeppelini, 1995 *	MX
<i>A. christianseni</i> Palacios-Vargas & Zeppelini, 1995 *	MX
<i>A. vazquozae</i> Palacios-Vargas & Zeppelini, 1995	MX
<i>A. amorimi</i> Palacios-Vargas & Zeppelini, 1995 *	BR
<i>A. gnaspinius</i> Palacios-Vargas & Zeppelini, 1995 *	BR
<i>A. lawrencei</i> Palacios-Vargas & Zeppelini, 1995	BR
<i>A. coecus</i> Tullberg, 1871 *	BR,ES
<i>A. wallacei</i> Palacios-Vargas & Zeppelini, 1995 *	BR
<i>A. sp1</i> Bonito	BR
<i>A. sp2</i> Aegla	BR
<i>A. principalis</i> Stach, 1945 *	NR
<i>A. cochleariter</i> Gisin, 1947 *	NR
<i>A. aggtelekensis</i> Stach, 1929 *	SL
<i>A. microphthalmus</i> Cassagnau & Delamare, 1953 *	ES
<i>A. sericus</i> Gisin, 1947 *	ES
<i>A. sp3</i> ca. <i>sericus</i> *	ES
<i>A. sp4</i> vazacui *	MX
<i>A. sp5</i> papabon *	BR
<i>S. elegans</i> Fitch, 1863	MX
<i>S. radiculatus</i> Maunard, 1951	MX
<i>S. quadrimaculatus</i> Rydor, 1879	MX
<i>S. latimaculatus</i> Maynard, 1951	MX

BR = Brasil, MX = México, EU = Estados Unidos de América, ES = España, NR = Noruega, SL = Eslovaquia, * = especies utilizadas en el análisis preliminar.

Los lista de caracteres analizados y sus respectivas series de transformación, se pueden observar en el apéndice II. La codificación de los caracteres para la elaboración de la matriz está representada por los números entre paréntesis. La matriz de caracteres codificados, que se obtuvo a partir de esta lista de caracteres está en el apéndice II.

Los lista de caracteres analizados y sus respectivas series de transformación, se pueden observar en el apéndice II. La codificación de los caracteres para la elaboración de la matriz está representada por los números entre paréntesis. La matriz de caracteres codificados que se obtuvo a partir de esta lista de caracteres está en el apéndice II.

V - RESULTADOS

Debido al tipo de información aportada en el presente estudio, los resultados serán presentados en dos partes.

La primera será dedicada al aspecto taxonómico del trabajo, es decir, a la descripción de las siete nuevas especies del género *Arrhopalites*, de México y Brasil, además de una diagnosis detallada de otras dos.

En la segunda parte, se presentarán los aspectos sistemáticos, es decir, los resultados del análisis filogenético realizados para el grupo neotropical y neártico. La diferencia entre Taxonomía y Sistemática, es discutida por Wiley (1981).

A - Taxonomía

Fueron encontradas nueve especies nuevas en el material revisado, siete de las cuales fueron formalmente descritas y publicadas (Palacios-Vargas & Zeppelini, 1995), las dos restantes (sp1 Bonito y sp2 Aegla) solamente fueron diagnosticadas en este trabajo, debido a la escasez y las condiciones del material. A continuación se presentan las descripciones, todas las figuras citadas ahí, además de una clave para la identificación de las especies, pueden ser observadas en el apéndice III de este trabajo. Las medidas tomadas se presentan en micrómetros.

Arrhopalites gnaspinius

(Figs. 1-8)

Cuerpo escasamente cubierto con sedas cortas en la parte anterior del abdomen y sedas relativamente largas, un poco más largas que el unguis del tercer par de patas, en la parte posterior del cuerpo (Fig. 1).

Antenas 1.7 veces más largas que la cabeza. Ant. I : II ; III ; IV = 1 : 2.26 ; 4 ; 8.06. Ant. IV el doble del III, indistintamente subdividido en cinco subartejos, la subdivisión es frecuentemente tan indistinta, que el artejo no parece estar dividido (Fig. 2); sedas más largas del artejo 1.5 veces su diámetro. Ant. III sin ensanchamiento basal, órgano sensorial del Ant. III con dos sensilas paralelas cortas en una pequeña depresión de la cutícula, Ape y Api son reducidas en su tamaño y Aai tiene forma de bastón (Fig. 3). Ojos 1 + 1; quetotaxia cefálica dorsal normal, con las series L y II. y las M posteriores espiniformes (Fig. 4).

Unguis con diente interno en la mitad basal, cerca del centro de la lamela ventral y muy débil en el primer unguis. Túnica ausente en el primer unguis pero presente en los demás. Todos los apéndices empodiales con un diente empodial, filamento apical rebasa el ápice de la uña en el primer

apéndice empodial, bastante menor en el segundo y ausente en el tercero (Fig. 5). Tercer par de unguis distintamente reforzado en relación al primero que es muy delgado, mientras el segundo es intermedio entre los otros dos.

Dente cerca de 1.5 veces más largo que el mucrón (147 ; 98), con cinco sedas ventrales muy fuertes; superficie dorsal, con seis sedas E, con E₁ hasta E₅ fuertemente espiniformes; tres sedas L espiniformes, y L₄ setiforme; las id₃ y id₄ presentes y id₂ ausente (Fig. 6).

Mucrón estrecho, en forma de canal, densamente aserrado en ambas orillas y ensanchado en el ápice en forma de cuchara como en *A. coecus* (Fig. 7).

Quetotaxia de la valva anal (Fig. 8), se asemeja a la de *A. coecus*, donde la serie C es formada por sedas largas, fuertes, ensanchadas y algo aserradas cerca de la base; entre las series C y B presenta cuatro espinas.

Apéndice subanal de las hembras en forma de bastón con el ápice aserrado y un poco expandido, insertado en una papila conspicua.

Talla del adulto, 980.

5 ejemplares revisados.

Nota:

Características como la presencia de espinas y sedas anchas en la valva anal, el cuarto artejo antenal indistintamente subdividido y la quetotaxia del dente, ubica esta especie en el grupo *coecarthopalites*. Esta especie difiere de *A. coecus* por el número de sedas ventrales en el dente (3,2,2,1,1), la ausencia de la espina en la serie ve₁, la quetotaxia de la valva anal, la forma del mucrón y el órgano sensorial del Ant. III.

Arthropalites amorini

(Figs. 9-16)

Cuerpo escasamente cubierto con sedas cortas en la parte anterior del abdomen y en la parte posterior las sedas son un poco más largas que el unguis del tercer par de patas (Fig. 9).

Antenas 1.6 veces más largas que la cabeza. Ant. I : II ; III ; IV = 1 : 1.6 ; 3.2 ; 6.46. Ant. IV es el doble del III, indistintamente subdividido en seis subartejos, las sedas más largas del artejo son más del doble del largo del artejo (Fig. 10). Tercer artejo sin ensanchamiento basal, órgano sensorial del Ant. III con dos sensilas en una pequeña depresión de la cutícula, Ape y Api muy reducidas en su tamaño, y Aai en forma de bastón (Fig. 11).

Ojos 2+2, sedas cefálicas dorsales fuertemente espiniformes (Fig. 12).

Todos los unguis con diente interno, pequeño en el primero, fuerte y agudo en el segundo y tercer unguis.

Todos los unguis con túnica conspicua, primer unguis delgado y engrosándose hacia el tercero. Primer apéndice empodial, delgado con un diente empodial agudo y filamento apical rebasa el ápice del unguis, segundo apéndice empodial delgado con filamento apical que no rebasa el ápice del unguis y con un diente empodial grande. Tercer apéndice empodial lanceolado, con filamento apical corto y diente empodial pequeño (Fig. 13).

Dente el doble del largo del mucrón, (197 ; 98), con cinco sedas ventrales muy fuertes pero no espiniformes; superficie dorsal del dente con seis sedas E, las cuatro anteriores fuertemente espiniformes, cuatro sedas L espiniformes, D_2 , id_1 , id_3 y id_4 presentes (Fig. 14).

Mucrón estrecho, en forma de canal; con ambas orillas densamente aserradas y con el ápice ensanchado en forma de cuchara como en *A. coecus* (Fig. 15).

La quetotaxia de la valva anal se asemeja a la de *A. coecus*, con sedas anchas y aserradas en la base en la serie C y con cinco espinas (Fig. 16).

Apéndice subanal de las hembras en forma de bastón con el ápice aserrado, insertado en una papila (Fig. 16).

Talla del adulto, 1000.

9 ejemplares revisados.

Nota:

Esta especie se asemeja a la descrita anteriormente y difiere de esta por el número de ojos, la forma de los unguis y apéndice empodial, por la quetotaxia de la cabeza y valva anal, la presencia de cinco espinas en la valva anal y la presencia de 3,2,2,2,1 sedas ventrales en el dente.

Arrhopalites lawrencei

(Figs. 17-24)

cuerpo escasamente cubierto con sedas cortas en la parte anterior del abdomen, tornándose más largas hacia la parte posterior (Fig. 17), sedas más largas 1.5 veces el tamaño del unguis III.

Antenas 1.6 veces más largas que la cabeza. Artejos antenales I : II ; III ; IV = 1 : 2.25 ; 4.6 ; 9.75. Ant. IV más del doble del tercero, indistintamente subdividido en seis subartejos, las sedas más largas del Ant. IV 1.6 veces su diámetro (Fig. 18). Tercer artejo antenal sin ensanchamiento basal, órgano sensorial del Ant. III con dos sensilas en una pequeña depresión de la cutícula, sedas Ape y Api reducidas en tamaño, seda Aai en forma de bastón (Fig. 19).

Ojos 1 + 1, quetotaxia cefálica dorsal con sedas espiniformes (Fig. 20).

Todos los unguis con diente interno, pequeño en el primer y segundo pares, agudo y fuerte en el tercero.

Primer par de unguis sin túnica, segundo y tercero con túnica conspicua, primer unguis delgado y engrosándose hacia el tercero. Primer apéndice empodial delgado con diente empodial agudo y filamento apical largo que rebasa el ápice del unguis, segundo apéndice empodial delgado con filamento apical no más largo que el ápice del unguis, diente empodial largo. Tercer apéndice empodial lanceolado, con filamento apical corto y diente empodial agudo (Fig. 21).

Dente 1.5 veces el tamaño del mucrón, (150 ; 100), con cinco sedas ventrales muy fuertes pero no espiniformes; dorsalmente presenta seis sedas E normales, las cuatro anteriores fuertemente espiniformes, tres sedas L, las dos anteriores espiniformes; D₁, D₂, id₂, id₃ y id₄ presentes (Fig. 22).

Mucrón estrecho, en forma de canal; con ambas orillas densamente aserradas y el ápice ensanchado en forma de cuchara como en *A. coecus* (Fig. 23).

Quetotaxia de la valva anal se asemeja a *A. coecus*, con sedas anchas en la serie C, con los bordes aserrados y con cuatro espinas (Fig. 24).

Apéndice subanal de las hembras tienen forma de bastón con el ápice aserrado y está insertado en una papila (Fig. 24).

Talla del adulto, 900.

5 ejemplares revisados.

Nota:

Esta especie parece ser muy cercana a *A. gnaspinius* y *A. amorimi* descritas anteriormente, distinguiéndose de ellas por el número de ojos, por la presencia de sedas Ape y Api relativamente largas en el órgano sensorial del Ant. III, por la estructura del unguis y apéndice empodial y por la quetotaxia del dente y valva anal.

Arrhopalites vazquezae

(Figs. 25-32)

Cuerpo escasamente cubierto por sedas cortas en la parte anterior del abdomen, tornándose más largas hacia la parte posterior (Fig. 25), sedas más largas 1.4 veces el tamaño del unguis III.

Antenas 1.6 veces el largo de la cabeza. Artejos antenales I ; II ; III ; IV = 1 ; 2.2 ; 3.8 ; 7.6. Ant. IV es el doble del largo del III, indistintamente subdividido en seis subartejos, sedas más largas hasta dos veces el diámetro del artejo (Fig. 26). Tercer artejo sin ensanchamiento basal, órgano sensorial del Ant. III con dos sensilas en una pequeña depresión en la cutícula, sedas Ape y Api reducidas en tamaño, seda Aai en forma de bastón (Fig. 27).

Ojos 1 + 1, quetotaxia cefálica dorsal con sedas espiniformes (Fig. 28).

Todos los unguis con diente interno. Todos los unguis con túnica, primer unguis delgado y engrosándose hacia el tercero. Primer apéndice empodial delgado con diente empodial agudo y

filamento apical que rebasa el ápice del unguis, segundo apéndice empodial delgado con filamento apical que rebasa el ápice del unguis y con un diente empodial largo. Tercer apéndice empodial delgado, con filamento apical corto y diente empodial agudo (Fig. 29).

Dente más de 1.5 veces el tamaño del mucrón, (158 ; 95), con cinco sedas ventrales muy fuertes pero no espiniformes; dorsalmente presenta cinco sedas E, todas espiniformes, cuatro sedas L epiniformes; D₁, D₂, id₃ y id₄ presentes (Fig. 30).

Mucrón estrecho, en forma de canal, con ambas orillas densamente aserradas y ápice ensanchado en forma de cuchara como en *A. coecus* (Fig. 31).

Quetotaxia de la valva anal se asemeja a *A. lawrencei*, con sedas anchas en la serie C, con los bordes aserrados y cuatro espinas (Fig. 32).

Apéndice subanal de las hembras en forma de bastón con el ápice aserrado, insertado en una papila (Fig. 32).

Talla del adulto, 900.

3 ejemplares revisados.

Nota:

Esta especie parece ser muy cercana a *A. lawrencei*, *A. gnaspinius* y *A. amorini* descritas anteriormente, distinguiéndose de ellas por el número de ojos, por el órgano sensorial del Ant. III, la presencia de túnica en el primer unguis y por la quetotaxia del dente y valva anal.

Todas estas cuatro especies hacen parte del grupo *coecarrhopalites*, y pueden ser diferenciadas de *A. coecus* por el número de ojos, por la forma del órgano antenal, por la quetotaxia de la cabeza y valva anal, y principalmente por la quetotaxia del dente y número de sedas ventrales del dente; *A. coecus* presenta tres ve₁, dos ve₂ y una ve₃, ve₄ y ve₅; mientras que las especies descritas aquí, presentan tres ve₁, dos ve₂, ve₃ y una ve₄ y ve₅, y *A. amorini* tiene tres ve₁, dos ve₂, ve₃ y ve₄ y una ve₅.

Arthropalites hennigius

(Figs. 33-40)

Cuerpo con sedas largas en la parte posterior del abdomen, más largas que el tercer unguis (Fig. 33).

Antenas el doble del tamaño de la cabeza. Artejos antenales I : II ; III ; IV = 1 : 1.6 ; 2.46 ; 7.4; Ant. IV tres veces el largo del Ant. III, distintamente subdividido en nueve subartejos, sedas más largas 2.5 veces el diámetro del artejo (Fig. 34). Ant III sin ensanchamiento basal, órgano sensorial del Ant. III con dos sensilas largas en una pequeña depresión de la cutícula, seda Aai reducida y Ae en forma de bastón (Fig. 35).

Ojos 2+2, despigmentado. Quetotaxia cefálica dorsal con series L y IL fuertemente espiniformes (Fig. 36).

Unguis sin diente interno ni túnica todos delgados. Primero apéndice empodial es delgado con diente empodial y filamento apical que rebasa el ápice del unguis, el segundo es delgado con diente empodial, filamento apical no rebasa el ápice del unguis, el tercero es lanceolado sin diente empodial y filamento apical corto (Fig. 37).

Dente más del doble del largo del mucrón (147 ; 56), con cuatro sedas ventrales; superficie dorsal con siete sedas E donde E₁ y E₂ algo espiniforme; tres sedas L espiniformes; D₁, D₂, id₂, id₃ y id₄ presentes (Fig. 38).

Mucrón estrecho y en forma de canal con ambas orillas debilmente aserradas (Fig. 39).

Quetotaxia de la valva anal como en la Fig. 40, esta especie no presenta sedas anchas ni espinas, seda B₂ ausente.

Apéndice subanal de las hembras en forma de bastón, estrechándose gradualmente hacia el ápice y un poco curvado hacia arriba.

Talla del adulto, 650.

2 ejemplares revisados.

Nota:

Esta especie presenta diversas características interesantes y únicas, como son el grande número de subartejos en el cuarto artejo antenal, la forma del apéndice subanal de las hembras. Esta especie puede ser reconocida por la presencia de la seda L₁ espiniforme en el dente, las grandes espinas cefálicas, la presencia de 2+2 ojos y la ausencia de la seda B₂ en la valva anal.

Arrhopalites wallacei

(Figs. 41-48)

Cuerpo escasamente cubierto con sedas cortas y espiniformes en la parte anterior del abdomen, en la parte posterior, las sedas son normales y más largas que el tercer unguis (Fig. 41).

Antenas más del doble del tamaño de la cabeza. Artejos antenales I : II ; III ; IV = 1 : 1.8 ; 3.1 ; 10.5; Ant. IV más de tres veces el largo del tercero, distintamente subdividido en once subartejos, sedas más largas casi tres veces el diámetro del artejo (Fig. 42). Ant. III sin ensanchamiento basal, órgano sensorial del Ant. III presenta dos sensilas en una pequeña depresión de la cutícula, seda Apo en forma de bastón (Fig. 43).

Ojos 1+1, despigmentado. Quetotaxia cefálica dorsal con las sedas A₂, L₂ y la serie IL espiniformes (Fig. 44).

Todos los unguis igualmente delgados sin diente empodial ni lúnica. Todos los apéndices empodiales delgados, el primero con un pequeño y agudo diente empodial, filamento apical un poco más largo que el unguis; segundo par con diente empodial muy pequeño y el filamento apical no rebasa el ápice del unguis; tercero un poco más grueso sin diente empodial ni filamento apical (Fig. 45).

Dente más del doble del largo del mucrón (134 ; 74), con cinco sedas ventrales, ve_5 corta; siete sedas E, con E_1 hasta E_5 espiniforme; cuatro sedas L, las tres anteriores débilmente espiniformes; D_2 y id_3 presentes (Fig. 46).

Mucrón en forma de canal estrecho con una orilla débilmente aserrada y el otra casi lisa, sin estrechamiento en la mitad posterior (Fig. 47).

Quetotaxia de la valva anal, presenta solamente sedas normales, distinguiéndose de las dos otras especies (*A. papaveroi* y *A. hennigijs*) por la ausencia de la seda C_2 , y otras características en la quetotaxia (Fig. 48).

Apéndice subanal en forma de bastón, estrechándose gradualmente hacia el ápice, sin aserraciones y un poco curvo hacia arriba.

Talla del adulto, 750.

1 ejemplar revisado.

Nota:

La proporción de los subartejos del cuarto artejo antenal, es muy parecida al de *A. hennigijs*, pero difiere de *A. gnaspinius*, *A. amorimi*, *A. lawrencei* y *A. vazquezae* (Figs. 2, 10, 18 y 26). Esta especie difiere de las demás aquí diagnosticadas (*A. hennigijs* y *A. christianseni*) por las sedas cefálicas, número de subartejos del cuarto artejo antenal, también la quetotaxia dental y la ausencia de la seda C_2 en la valva anal, sin embargo este parece ser un grupo bien definido, donde se observa el cuarto artejo antenal subdividido en muchos subartejos más o menos simétricos.

Arrhopalites christianseni

(Figs. 49-56)

Cuerpo cubierto con sedas relativamente largas, escasamente distribuidas en todo el abdomen, sedas más largas que el tercer unguis, (Fig. 49).

Antena cerca de 1.6 veces el largo de la cabeza. Artejos antenales I : II ; III ; IV = 1 : 1.1 ; 2.2 ; 5.5; Ant. IV distintamente subdividido en nueve subartejos, sedas más largas, dos veces el diámetro del artejo (Fig. 50). Subartejos similares en tamaño, a excepción del basal, que es el doble de los demás, y el apical, que es un poco más largo que los demás. Ant.III sin ensanchamiento basal,

órgano sensorial del Ant. III con dos sensilas paralelas en alvéolos separados, seda Aai reducida y Ae en forma de bastón (Fig. 51).

Ojos 2 + 2, quetotaxia cefálica dorsal A₃ y series L y IL fuertemente espiniformes (Fig. 52).

Todos los unguis delgados, con diente interno central y sin túnica. Primer apéndice empodial delgado sin diente empodial y con filamento apical largo que rebasa el ápice del unguis; segundo, delgado con un pequeño diente empodial y filamento apical no rebasando el ápice del unguis; tercero lanceolado con un pequeño diente empodial y filamento apical corto (Fig. 53).

Dente cerca de 1.7 veces el mucrón (59 : 25) con cinco sedas ventrales; siete sedas E, con E₁ y E₂ cortas y espiniformes; cinco sedas L, las tres distales espiniformes. D₂, id₁, id₂, id₃ y id₄ presentes con id₁ espiniforme (Fig. 54).

Mucrón en forma de canal, una orilla débilmente aserrada y el otra casi lisa, sin ensanchamiento del ápice (Fig. 55).

Quetotaxia de la valva anal sin espinas o sedas anchas, las sedas C₂, C₃ y C₄ aladas (Fig. 56).

Apéndices subanales de las hembras en forma de bastón, con el ápice ligeramente ensanchado y aserrado (Fig. 56).

Talla del adulto 700.

6 ejemplares revisados.

Nota:

Esta especie puede ser diferenciada de *A. hennigi* y *A. wallacei*, por la forma de las sedas de la cabeza, por el órgano sensorial del Ant. III, por la quetotaxia del dente, la presencia de las sedas aladas en la valva anal y por el apéndice subanal de las hembras.

Arrhopalites sp. 1 (Bonito)

(Fig. 57-64)

Cuerpo cubierto con sedas cortas, especialmente en la parte anterior del abdomen; en la parte posterior las sedas son más largas, tan largas como el tercer unguis (Fig. 57).

Antena cerca de 1.85 veces el largo de la cabeza. Artejos antenales I : II ; III ; IV = 1 : 1.33 ; 2.66 ; 7.33; Ant. IV es más de tres veces más largo que el tercero y distintamente subdividido en diez subartejos (Fig. 58); sedas más largas, 1.5 veces el diámetro del artejo. Los subartejos son del mismo tamaño, a excepción del apical que es un poco más grande que los demás. Ant III sin ensanchamiento basal, órgano sensorial del Ant. III con dos sensilas en una pequeña depresión de la cutícula, seda Aai reducida en tamaño (Fig. 59).

No hay ojos. Quetotaxia cefálica dorsal sin la seda L₂ y sin la serie M (Fig. 60). Todas las sedas gruesas y espiniformes.

Todos los unguis con diente interno, pequeño en el primero y un poco más grande en el segundo y tercero. Túnica ausente. Apéndices empodiales sin diente empodial, los dos primeros pares son delgados y el tercero es lanceolado. Primer apéndice empodial con filamento apical rebasando el ápice del unguis, segundo con filamento apical corto y tercero sin filamento apical (Fig. 61).

Dente cerca de 2.2 veces el largo del mucrón (0.147 : 0.056), cinco sedas ventrales; siete sedas dorsales E, con las E₁, E₂ y E₃ un poco espiniformes; cuatro sedas L, con L₁, L₂ y L₃ espiniformes y L₄ setiforme; sedas D₁, D₂, id₁, id₂ y id₃ todas presentes (Fig. 62).

Mucrón estrecho en forma de canal, aserrado en la orilla externa y casi lisa en la interna, sin estrechamiento en la mitad (Fig. 63).

Quetotaxia de la valva anal (Fig. 64), sin espinas o sedas anchas, la seda B₂ es ausente.

Apéndice subanal de las hembras, en forma de bastón, estrechándose gradualmente hacia el ápice, liso y un poco curvado hacia arriba.

2 ejemplares revisados.

Nota:

Esta especie se asemeja a las demás anteriormente diagnosticadas por presentar el cuarto artejo antenal subdividido en más de ocho subartejos (diez en total), esto caracterizó el grupo formado por *A. christianseni*, *A. hennigius* y *A. wallacei*, tal condición puede indicar un cierto grado de troglomorfismo, considerando que todas estas especies son cavernícolas. La quetotaxia de la cabeza, no cambia mucho de una especie a otra, sin embargo, en *Arrhopalites* sp. 1 (Bonito) las espinas son considerablemente menores que en las demás. Se distingue de las demás por no presentar sedas espiniformes en el dente, además de presentar una seda suplementaria en el órgano sensorial del Ant. III, aparentemente una Aai.

Arrhopalites sp. 2 (Aegla)

(Fig. 65-72)

Cuerpo escasamente cubierto con sedas cortas, especialmente en la parte anterior del abdomen; en la parte posterior las sedas son más largas, más largas que el tercero unguis (Fig. 65). Ant. III sin ensanchamiento basal, órgano sensorial con dos sensilas en una pequeña depresión de la cutícula, seda Aai en forma de bastón (Fig. 66) y Ape corta y acuminada.

Ojos 1 + 1. Quetotaxia cefálica dorsal, todas las sedas cortas y espiniformes a excepción de la A₁ (Fig. 67).

Unguis I y II con diente interno fuerte, unguis III con diente interno débil. Túnica presente en los unguis II y III. Apéndices empodiales II y III con diente empodial, los tres pares son delgados. Todos los apéndices empodiales con filamento apical rebasando el ápice del unguis (Fig. 68).

Dente menos de 2 veces el largo del mucrón (0.172 : 0.100), cinco sedas ventrales; siete sedas dorsales E, con las E₁, E₂, E₃ y E₄ espiniformes; cuatro sedas L, todas espiniformes; sedas D₁, D₂, id₁, id₂ y id₃ todas presentes (Fig. 69).

Mucrón estrecho en forma de canal, aserrado en ambas orillas, con estrechamiento en la mitad y ápice en forma de cuchara (Fig. 70).

Quetotaxia de la valva anal (Fig. 71), con cinco espinas y sedas anchas.

Apéndice subanal de las hembras, en forma de bastón, estrechándose gradualmente hacia el ápice, liso y un poco curvado hacia arriba e insertado en una papila.

Talla del adulto, 1000.

1 ejemplar revisado.

Nota:

Esta especie está relacionada con las especies *A. gnaspinius*, *A. amorimi*, *A. lawrencei* y *A. vazquezae*, por la presencia de espinas y las sedas anchas en la valva anal, la antena, no presenta subdivisión en el cuarto artejo, la seda Aai en forma de bastón y la forma del mucrón. Difiere de estas por presentar un largo filamento apical en el apéndice empodial del unguis III, cinco espinas en la valva anal, tres en la parte dorsal y dos en la ventral, además del órgano antenal.

B - Sistemática

1 - Monofilia del Grupo Neotropical

Una vez que se considera monofilético el género *Arrhopalites* (Richards, 1968; Cassagnati, 1969; Massoud, 1976), cabe determinar si el grupo Neotropical también lo es. Para tal fue elaborada una matriz de 27 caracteres (series de transformación marcadas con "+ + " en la lista de caracteres), principalmente de quetotaxia de la cabeza y dente, además de características de las patas y apéndices subanales de las hembras. Se analizaron un total de 22 especies de distintos países (ver metodología, especies marcadas con "*" en la Tabla IV).

Los resultados de este análisis (Fig. 2), pueden ser expresados como sigue:

(((((coe, gna) amo) mic) (pap, chr (hen (wal, vaz))) div) coc) pri) ((pyg(ben(ser,clo))) ((alt,agg) (cla(hir(jax,tex)))))).

Con base en ello, se nota que las especies de la Región Neotropical, forman un grupo monofilético hermano de dos especies de Europa basado en el carácter 4 (reducción de la expansión basal del Ant. III). También las especies de norteamérica, representan un grupo monofilético y hermano de las especies *A. pygmaeus* y *A. benitus* basado en el carácter 2 (Ant. IV subdividido en 5 subartejos).

Abreviaturas de la figura 2.

OGGGG - Grupo externo	princ - <i>A. principalis</i>	cochl - <i>A. cochlearifer</i>
coecu - <i>A. coecus</i>	pygma - <i>A. pygmaeus</i>	
gnasp - <i>A. gnaspinius</i>	benit - <i>A. benitus</i>	
amori - <i>A. amorini</i>	seric - <i>A. sericus</i>	
micro - <i>A. microphthalmus</i>	close - sp 3	
papav - sp5	altus - <i>A. altus</i>	
chris - <i>A. christianseni</i>	aggte - <i>A. aggtelekensis</i>	
henri - <i>A. hennigius</i>	claru - <i>A. clarus</i>	
walla - <i>A. wallacei</i>	hirtu - <i>A. hirtus</i>	
vazqu - sp4	ajaxx - <i>A. jax</i>	
diver - <i>A. diversus</i>	texen - <i>A. texensis</i>	

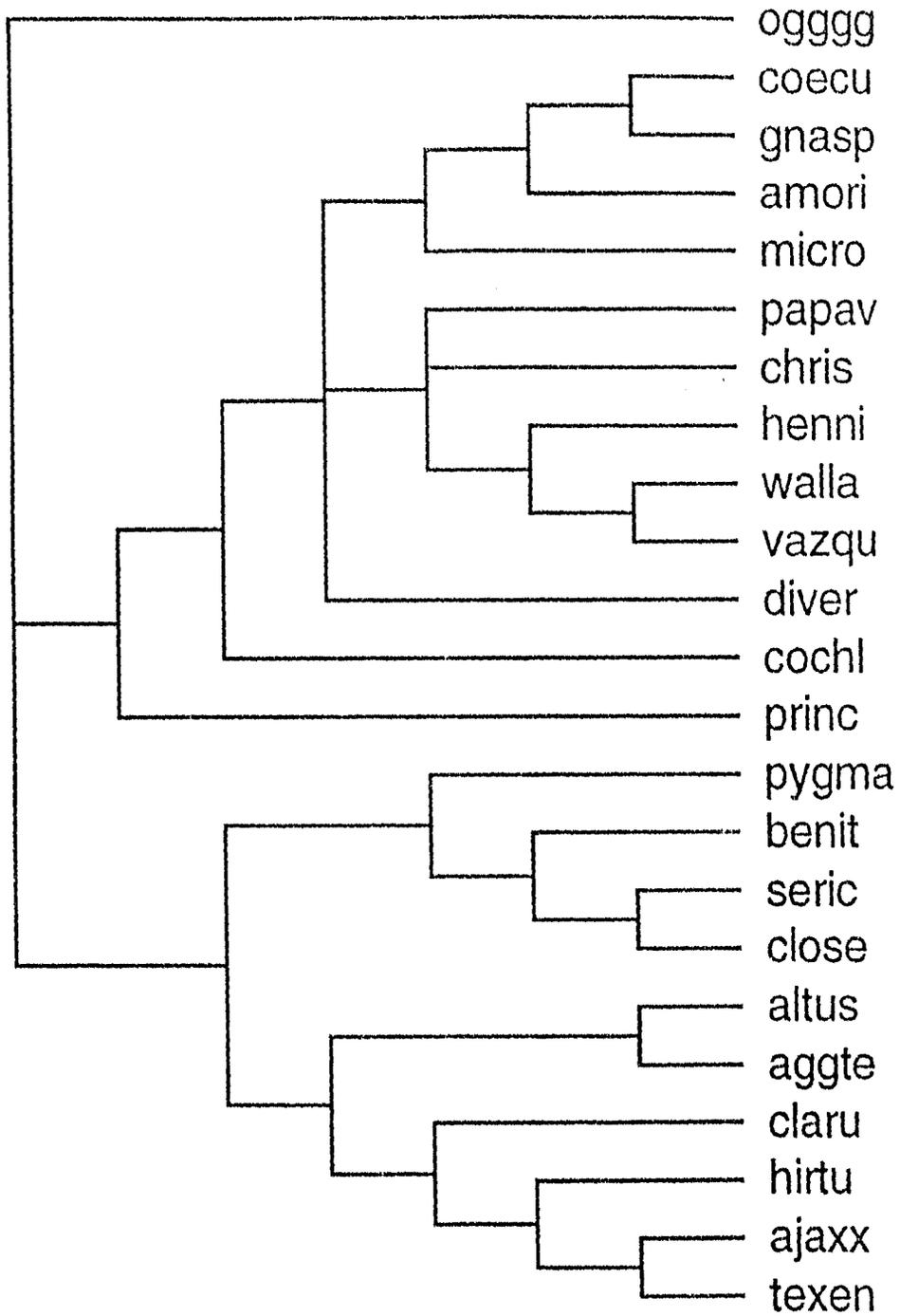


Fig. 2. Concenso estricto del análisis de las especies de distintos países.

2 Filogenia del Grupo Neotropical y Neártico

Realizado un primer análisis (heurístico), resultaron ocho árboles igualmente parsimoniosos (Fig. 3 A - H) de longitud total 271, de un total de 40748 rearreglos intentados, el CI es 0.358, el RI es 0.566 y el RC es 0.203.

El segundo análisis, con pesaje (1000) de 8 caracteres y ordenación de 4 series de transformación, resultó en dos árboles (Fig. 4 A - B), sobre estos dos se hizo la ponderación para obtener el árbol optimizado (Fig. 5) con una longitud pesada de 55530, el CI es 0.604, el RI es 0.797 y el RC es 0.481 y sin pesaje la longitud total es 281 pasos, el CI es 0.358, el RI es 0.566 y el RC es 0.203. Este resultado puede ser expresado como sigue:

((((coe (gna ((amo, aeg)(vaz, law)))) mic)div)(((wal(bon(chr,hen))) ((alt,cla)(hir(jax,tex)))pyg)ben)).

Se presentan dos grupos principales uno formado por las especies neotropicales del grupo "coecus", *A. microphthalmus* y *A. diversus* y otro por las especies de la Región Neártica, las demás especies de la Región Neotropical, *A. pygmaeus* y *A. benitus* (Fig. 6 A - B respectivamente).

Se presenta en seguida una descripción de la distribución de las sinapomorfias en el árbol final (Fig. 5). Los números entre paréntesis representan el número de la serie de transformación y la dirección del cambio de estado de carácter respectivamente.

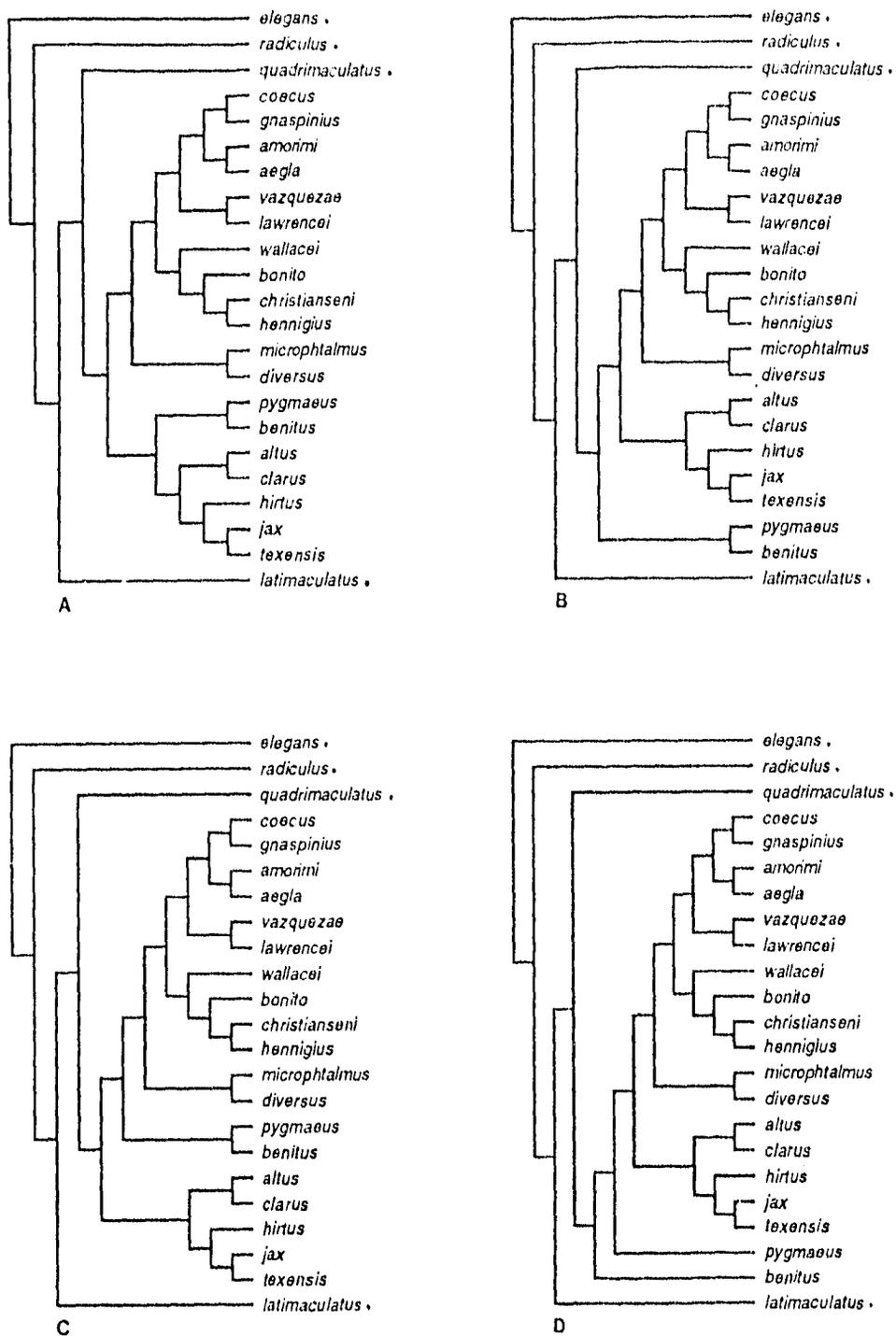


Fig. 3 A - D. Resultado del primer análisis, árboles no enraizados; longitud total de los árboles, 271; CI = 0.358; RI = 0.566; RC = 0.203; rearrreglos intentados, 40748; "." = grupo externo.

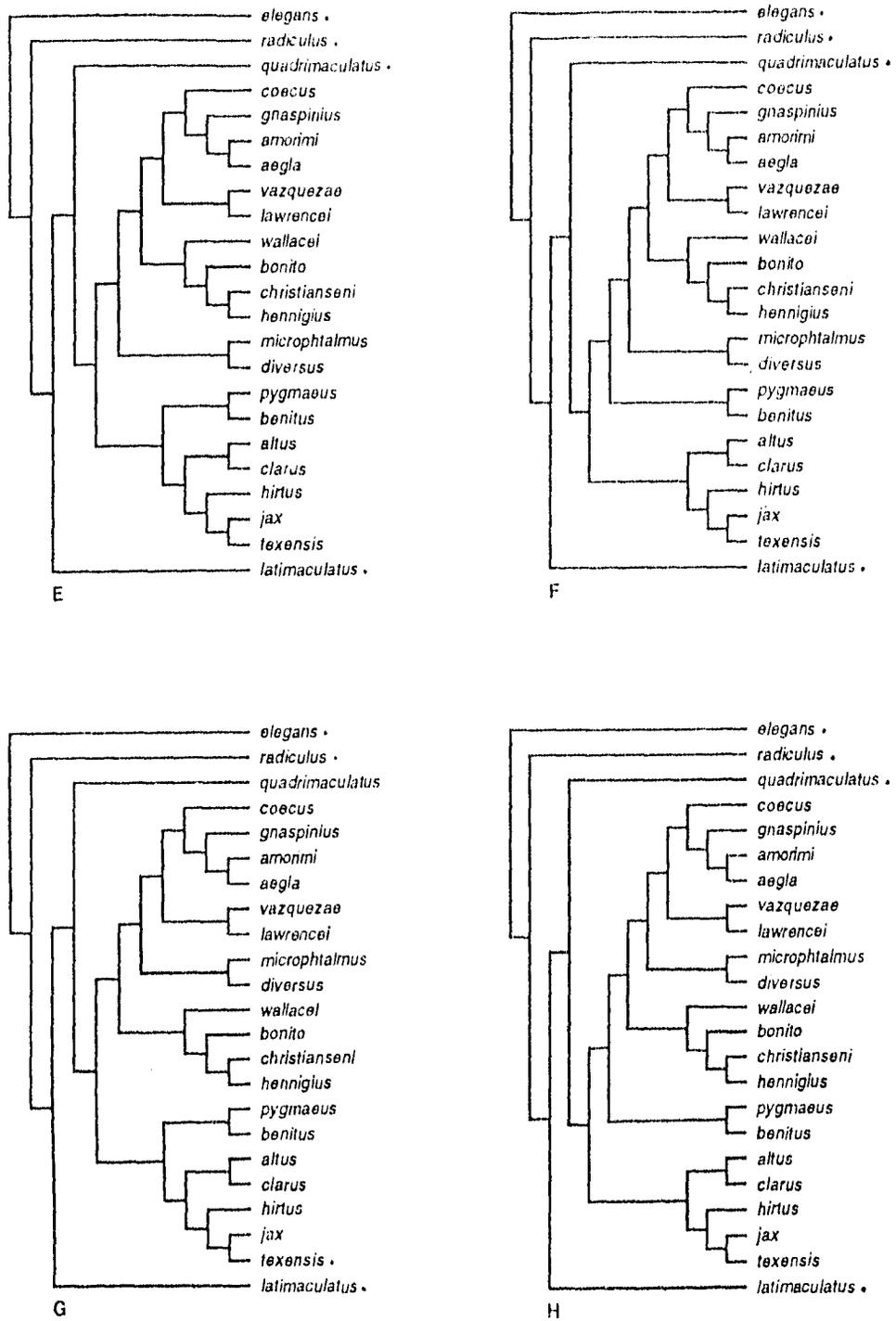


Fig. 3 E - H. Resultado del primer análisis, árboles no enraizados; longitud total de los árboles, 271; CI = 0.358; RI = 0.566; RC = 0.203; rearrreglos intentados, 40748; "." = grupo externo.

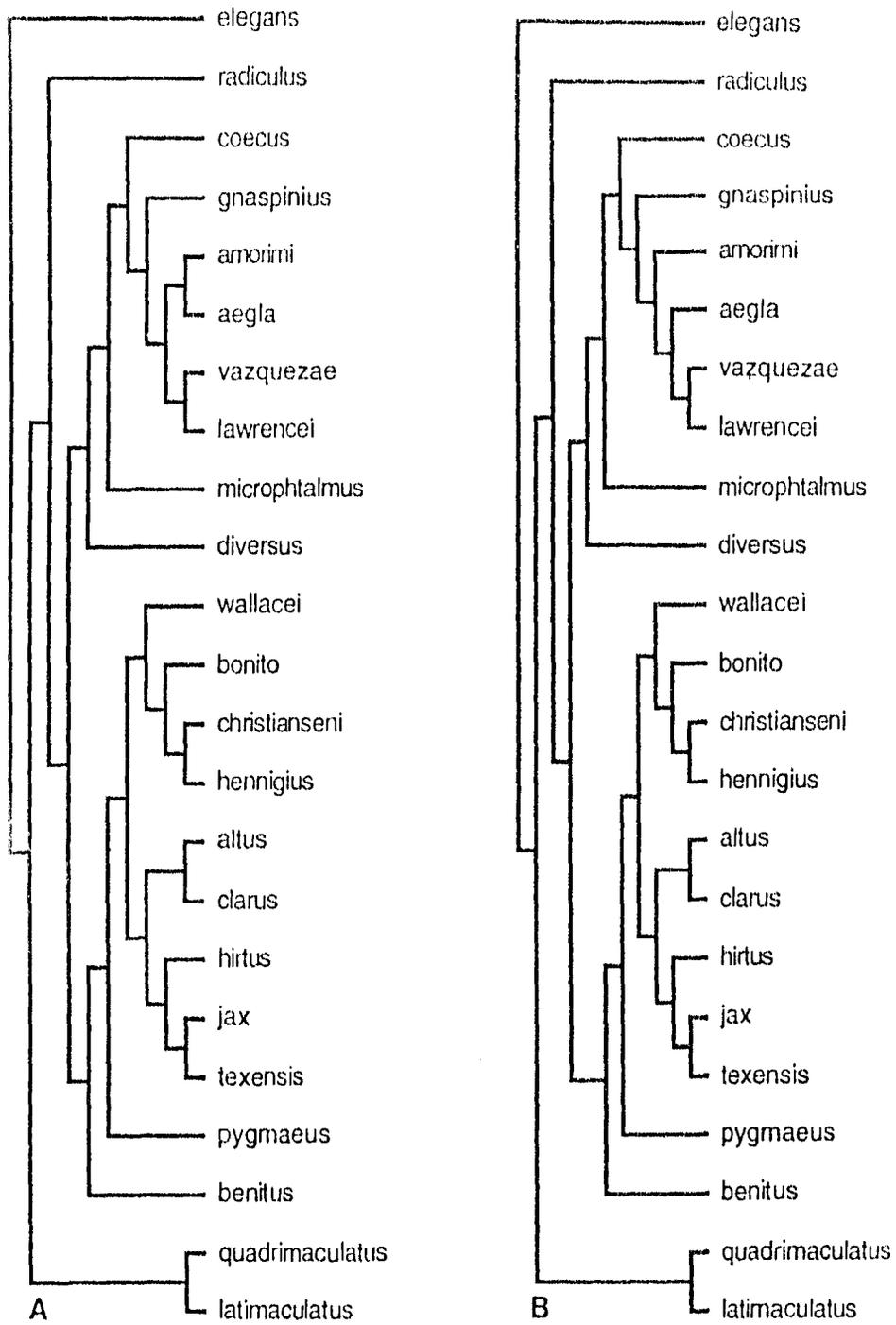


Fig. 4 A -B. Resultado del análisis con pesaje y ordenación de caracteres.

El árbol de la figura 5, rama 27, está soportado por el número reducido de corneolas (1, 0-2), la reducción en el ensanchamiento basal del Ant. III (4, 0-1), la presencia de la seda L₃ espiniforme (28, 0-1), L₁ espiniforme (29, 0-1), la E₃ espiniforme (32, 0-1) todas en el dente, la pérdida de las sedas B₁₁ (42, 0-1), D₁ (49, 0-1), D₁₀ (58, 0-1), D₁₁ (59, 0-1) y la presencia de la seda D₄ (52, 0-1), en la valva anal.

La rama 28 (Fig. 6A), comparte la reducción de pigmentos (13, 0-1), sedas de la serie A, L y II de la cabeza espiniformes (15, 0-1), presencia de túnica en el unguis (18, 0-1), pérdida de las sedas A₉ (36, 0-1), E₃ (62, 0-1), E₅ (64, 0-1), E₈ (67, 0-1), presencia de la seda B₇ (41, 0-1) en la valva anal y la seda Apl del órgano sensorial del Ant. III cilíndrica, acuminada apenas en el ápice y corta (75, 0-5).

Siguiendo en la rama 28 (Fig 6A), la especie *A. diversus* resulta especie hermana del grupo ((coe(gna((amo,aeg)(vaz,law))))mic), rama 29. Este grupo se define por presentar pequeñas espinas en la valva anal (25, 0-1), fórmula de las sedas ve 3:2:1:1:1 (80, 0-2), seda ve₁ espiniforme (73, 0-1), seda ve₈ (33, 0-1) en la superficie ventral del dente, ápice del mucrón expandido o en forma de cuchara (72, 0-1) y presencia de la seda B₁₁ en la valva anal (42, 1-0).

Luego se diferencia *A. microphthalmus* y el grupo (coe(gna((amo,aeg)(vaz,law))))), rama 30 (Fig. 7). Este grupo se soporta en la reducción total del ensanchamiento basal del Ant. III (4, 1-2), aguja apical del unguiculus anterior corta (7, 1-0), aguja apical del unguiculus posterior larga (12, 0-1), apéndice subanal de las hembras recto (21, 0-1), simple y expandido (22, 0-1), la presencia de las sedas A₉ (36, 1-0), D₁₀ (58, 1-0), E₅ (64, 1-0), pérdida de las sedas B₇ (41, 1-0), E₂ (61, 0-1) y E₉ (68, 0-1), en la valva anal.

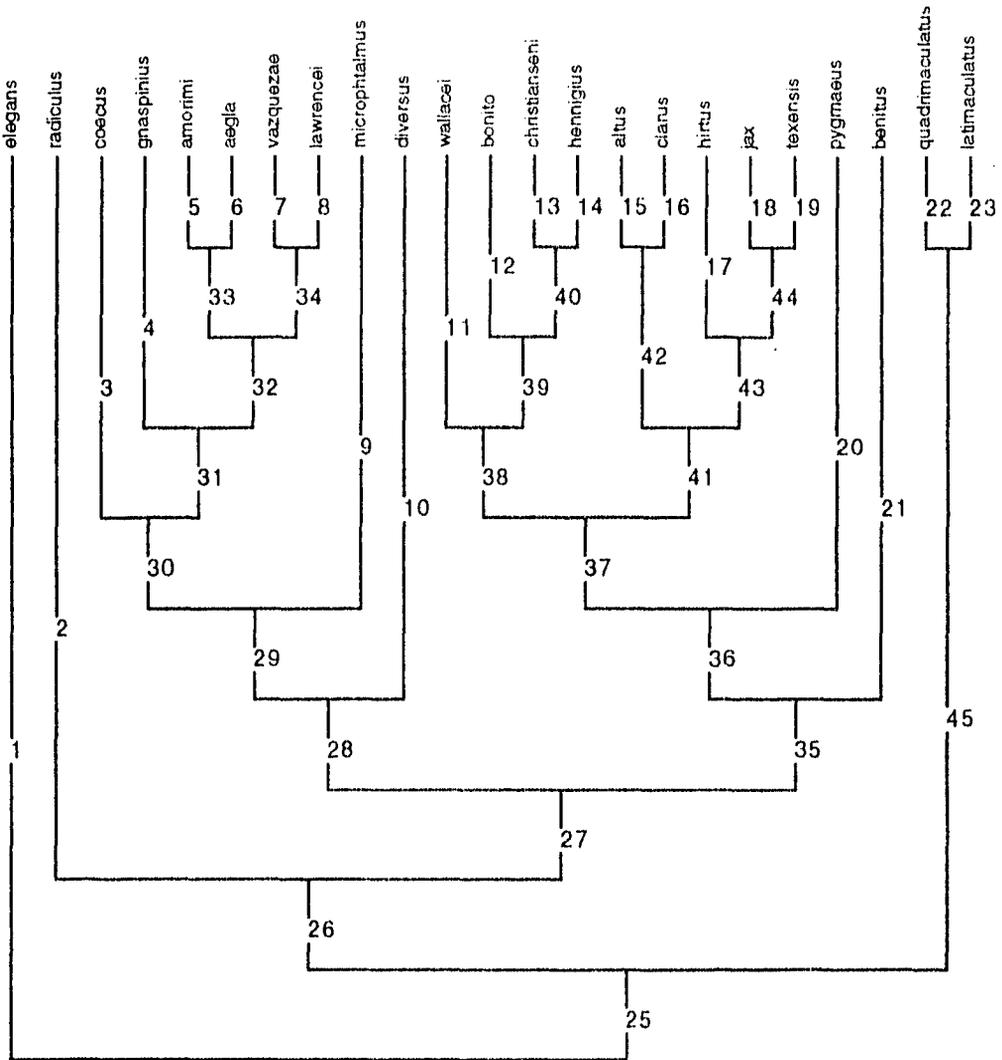


Fig. 5. Arbol con caracteres ponderados y ramas numeradas; longitud pesada, 55530, CI = 0.604, RI = 0.797, RC = 0.481; longitud sin pesaje 281, CI = 0.358, RI = 0.566, RC = 0.203.

La dicotomía siguiente, separa *A. coecus* del grupo (gna{(amo,aeg)(vaz,law)}), rama 31. Este grupo comparte la pérdida de la seda C₁₀ (47, 0-1), E₁₀ (69, 0-1) en la valva anal y la fórmula 3:2:2:1:1 de las sedas ve en la face ventral del dente (80, 2-3).

De esto se separa *A. gnaspinius* del grupo ((amo,aeg)(vaz,law)), rama 32, que está formado por dos grupos de dos especies hermanas cada uno. El grupo completo se sostiene en base a los caracteres, pérdida de las sedas C₉ (46, 0-1), D₁₀ (58, 0-1), E₆ (65, 0-1) y presencia de la E₈ (67, 1-0) en la valva anal. El grupo *A. amorini* y sp2 *Aegla*, rama 33, perdieron las sedas B₁₁ (42, 0-1) y E₇ (66, 0-1) en la valva anal. El otro grupo, *A. vazquezae* y *A. lawrencei*, rama 34, presentan la seda Api del órgano sensorial del Ant. III con forma roma, cilíndrica y corta (75, 5-1), además de las sedas C₁₁ (48, 0-1), E₁ (60, 1-0), E₉ (68, 1-0), E₁₀ (69, 1-0), E₁₁ (70, 1-0) y la pérdida de la D₈ (56, 0-1) y D₉ (57, 0-1) en la valva anal.

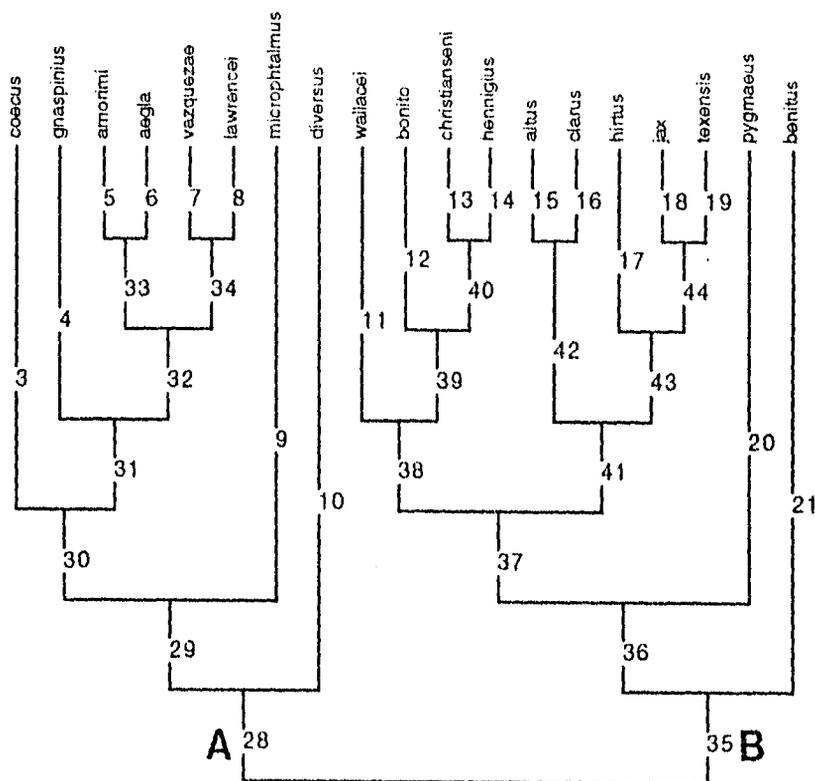


Fig. 6 A -B. A, especies del grupo *coecus* y *A. diversus*; B, especies neotropicales, neárticas, *A. pygmaeus* y *A. benitus*.
 Longitud = 281; CI = 0.358; RI = 0.566; RC = 0.203.

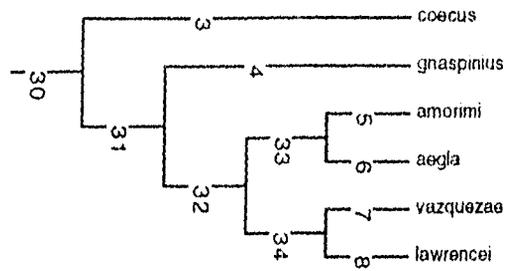


Fig. 7. Especies neotropicales del grupo coecus, ramas numeradas.

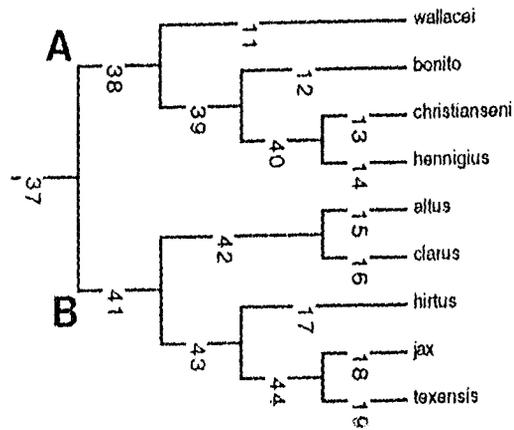


Fig. 8 A - B. A especies neotropicales; B especies neárticas, ramas numeradas.

El clado de la rama 35 (Fig. 6B), se basa en la subdivisión del Ant. IV en por lo menos cinco subartejos (2, 0-1), un alargamiento en las sedas del Ant. IV (3, 0-1), reducción total del ensanchamiento basal del Ant. III (4, 1-2), la presencia de una aguja apical del unguiculus anterior larga (7, 1-0), el apéndice subanal de las hembras ramificado (19, 1-0), pérdida de las sedas L₄ (27, 0-1) del dente y D₉ (57, 0-1) de la valva anal y presencia de las E₇ (31, 0-1) del dente y B₃ (38, 0-1) en la valva anal.

La primera dicotomía, separa *A. benitus* del grupo ((wal(bon(chr,hen)))(alt,cla)(hir(jax,tex)))pyg), rama 36. Este grupo comparte un aumento en el tamaño de las sedas del Ant IV a más de 2.5 veces el diámetro del artejo (3, 1-2), la pérdida de las sedas C₉ (46, 0-1), C₁₀ (47, 0-1) y D₈ (56, 0-1) en la valva anal.

Luego se separa *A. pygmaeus* del grupo (wal(bon(chr,hen)))(alt,cla)(hir(jax,tex))), rama 37 (Fig. 8), que comparte una subdivisión del Ant. IV en por lo menos 6 a 8 subartejos (2, 1-2), los unguis posteriores no reforzados (10, 0-1) y alargados (14, 0-1), la presencia de la seda B₁₁ (42, 1-0), C₁₁ (48, 0-1), E₁₁ (70, 1-0), la pérdida de la E₂ (61, 0-1), E₃ (62, 0-1), E₆ (65, 0-1) y E₈ (67, 0-1).

El grupo de la figura 8 está dividido en dos subgrupos (Fig. 8 A - B). El grupo 8A, rama 38 (Fig. 8A), comparte una subdivisión aún mayor del Ant. IV en 9 o 10 subartejos (2, 2-3), la reducción total del diente empodial en el unguiculus posterior (11, 0-1), reducción del pigmento (13, 0-1), sedas A, L y IL de la cabeza espiniformes (15, 0-1), apéndice subanal de las hembras simple (19, 0-1), sedas circunanales más delgadas que el apéndice subanal (24, 0-1), presencia de la seda L₄ (27, 1-0) y ve₆ (33, 0-1) en el dente, pérdida de las sedas B₂ (37, 0-1), D₅ (53, 0-1), sedas de la serie C engrosadas (44, 0-1), seda Aai del órgano sensorial del Ant. III acuminada y muy larga (74, 0-4), seda Api del órgano sensorial acuminada y muy larga (75, 0-6), seda Ape del órgano antenal cilíndrica acuminada apenas en el ápice y corta (77, 1-5) y fórmula 3:2:2:1:1 de las sedas ve (80, 0-3).

La primera dicotomía separa *A. wallacei* del grupo (bon(chr,hen)), rama 39 (Fig. 8A), que presenta las sedas del Ant.IV de 2 a 2.5 veces el diámetro del artejo (3, 2-1), unguiculus anterior sin diente empodial (6, 0-1), presencia de la seda E₁ (60, 1-0), E₂ (61, 1-0), E₆ (65, 1-0) y E₈ (67, 1-0) en la valva anal, seda Aai del órgano sensorial del Ant. III cilíndrica acuminada apenas en el ápice y corta (74, 4-5), seda Ape del órgano sensorial acuminada y muy larga (77, 5-6) y seda Ae acuminada y larga (78, 0-1).

Finalmente sp. 1 Bonito se separa del grupo (chr,hen), rama 40, que se diferencia por presentar dos ojos en cada lado de la cabeza (1, 2-1), unguiculus posterior con diente empodial (11, 1-0), seda E₃ setiforme en el dente (32, 1-0), presencia de las sedas C₁₀ (47, 1-0), D₁ (49,1-0), pérdida de las sedas E₅ (64, 0-1), E₉ (68, 0-1) en la valva anal, seda Ae del órgano sensorial del Ant.

III de forma roma cilíndrica y corta (78, 1-4) y la seda Ap del órgano sensorial acuminada y larga (79, 0-1).

El grupo 8B, rama 41 (Fig. 8B), comparte la presencia de una aguja apical larga en el unguiculus posterior (12, 0-1), el apéndice subanal de las hembras simple con el ápice ensanchado (22, 0-1), la seda L₃ setiforme (28, 1-0), pérdida de las sedas E₇ (31, 1-0) en el dente, pérdida de las sedas B₂ (34, 0-1), A₉ (36, 0-1), E₄ (63, 0-1) y E₁₀ (69, 0-1), presencia de la seda C₁ bifurcada (43, 1-0), presencia de la seda C₉ (46, 1-0) en la valva anal.

Este grupo está formado por dos subgrupos, rama 42 (alt,cla) y (hir(jax,tex)), rama 43. El primero se basa en la presencia del unguiculus anterior lanceolado (8, 0-1), el ápice del apéndice subanal de las hembras bifido (23, 0-1), la pérdida de la seda E₉ (68, 0-1) en la valva anal y seda Ape del órgano sensorial del Ant. III acuminada y larga (77, 1-0).

El otro grupo (hir(jax,tex)), presenta unguis posterior de tamaño normal (14, 1-0), apéndice subanal de las hembras aserrado (20, 0-1), presencia de las sedas D₈ (56, 1-0), D₁₀ (58, 1-0) y D₁₁ (59, 1-0).

Finalmente se separa la especie *A. hirtus* del grupo (jax,tex), rama 44 (Fig. 8B), que se diferencia por presentar las sedas A, L y IL de la cabeza espiniformes (15, 0-1) y apéndice subanal de las hembras rectos (21, 0-1).

La figura 9, presenta la distribución de los caracteres no ambiguos en el árbol resultante.

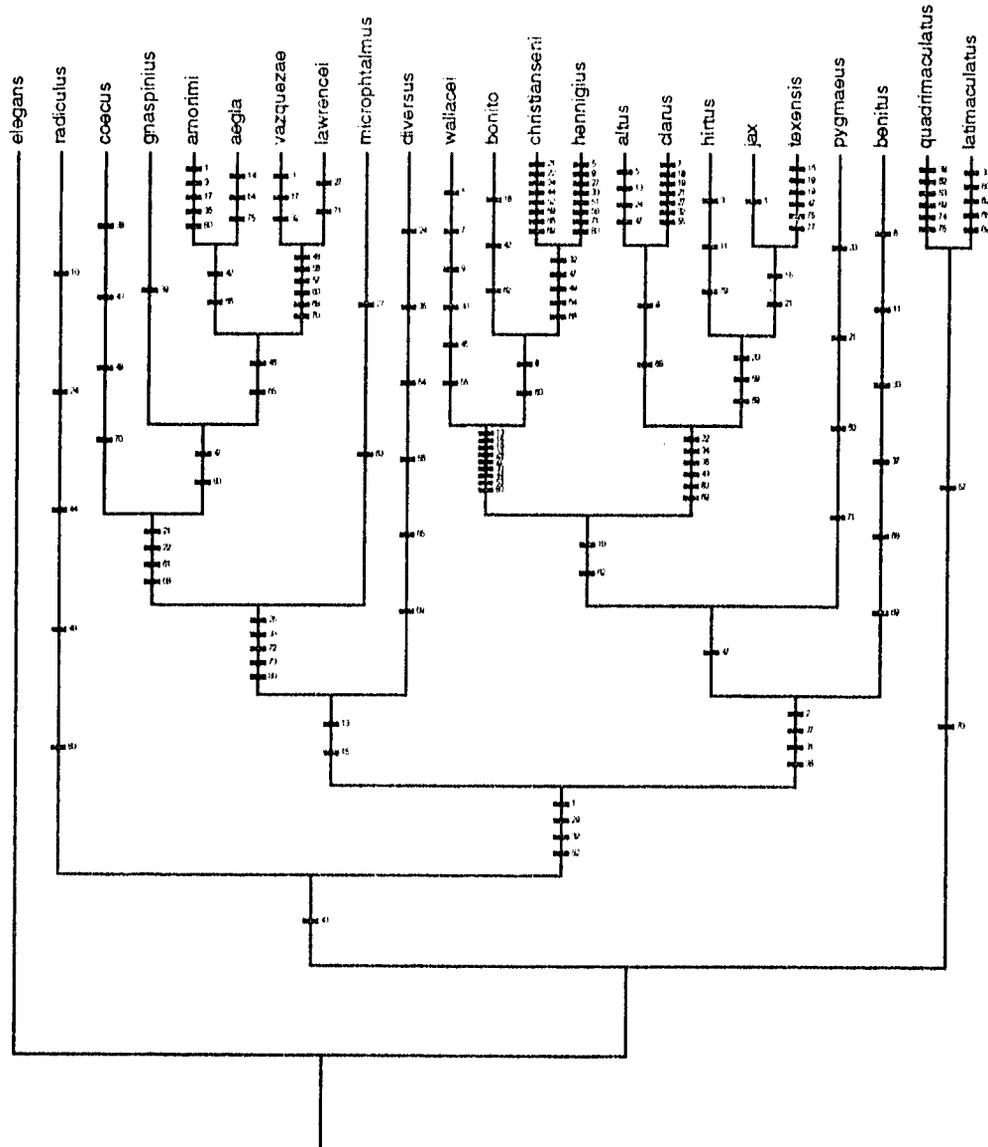


Fig. 9. Distribución de los caracteres no ambiguos, longitud = 281; CI = 0.358; RI = 0.566; RC = 0.203.

VI - DISCUSION

A - Nuevas especies

La carencia de estudios y colectas para el género *Arrhopalites* en la Región Neotropical, aunada a la relativa rareza de las especies, hace que se conozca apenas una pequeña parte del número potencial de especies para dicha región. De aquí se deriva la importancia del presente estudio, una vez que son las primeras especies del género descritas tanto para Brasil como para México. Se incrementó de 4 a 13 (y dos más diagnosticadas), el número de especies conocidas de toda Latinoamérica y el Caribe. También es importante por el hecho de que son las primeras especies cavernícolas del género descritas para la región mencionada. Sin embargo, es claro que hacen falta estudios completos, con colectas sistemáticas tanto en cuevas como en la superficie, que lleven a un conocimiento más completo de los *Arrhopalites* de la Región Neotropical, sobre todo para los países de Centro y Sudamérica que carecen por completo de antecedentes.

B - Filogenia

1 - Ponderación de caracteres

Fue aplicada una ponderación *a posteriori*, para resolver la distribución conflictiva de algunas homologías de reconocido valor en la diferenciación de grupos (Patterson *in* Joysey & Friday, 1982; Patterson, 1982). El pesaje diferenciado de caracteres de acuerdo con su grado de relación con la filogenia, incrementa la eficiencia del método en la búsqueda de la mejor hipótesis de genealogía (Farris, 1969). Por ejemplo el carácter 25 (espinas en la valva anal), el cual figuró con peso 1000 en el segundo análisis, es muy constante en todo el grupo *coecus* y no se ha observado en especies del género *Arrhopalites* excepto las del grupo mencionado (Stach, 1945; Christiansen, 1966, 1981). Por ser un carácter altamente conservativo es muy probable que presente el estado característico del grupo monofilético y con el pesaje se asegura que este carácter sea considerado sinapomórfico para este grupo, antes que homoplásico (Kluge & Farris, 1969). Este tipo de pesaje ha sido muy utilizado por diversos autores, con el fin de valorar los caracteres que ofrecen informaciones más claras sobre la genealogía del grupo estudiado (Kluge & Farris, 1969). El procedimiento de pesaje sucesivo de caracteres, fue indicado como una herramienta eficiente para la elección entre árboles igualmente parsimoniosos (Farris, 1969; Carpenter, 1988).

2 - Consistencia del árbol

Sorprendentemente, las series de transformación correspondientes a la quietotaxia de la valva anal presentaron un alto grado de homoplasia y consecuentemente un bajo índice de consistencia, en gran parte de las series de transformación, esto puede indicar cuatro aspectos básicos.

Primero, que las estructuras comparadas no sean homólogas. La homología de las sedas de la valva anal, fue determinada por el criterio de similitud de posición (Wiley, 1981), utilizándose para tal el sistema de Lawrence (1978), que es un mapeo de las sedas de cada verticilo de la valva anal. Este sistema está bien definido y es aceptado como la mejor forma para determinar la posición de las sedas homólogas del VI segmento abdominal (Christiansen, com. pers) para todos los Collembola. De esta manera, se puede afirmar que las series de transformación analizadas en los taxones estudiados, son homólogas.

El segundo problema, es la exclusión de las especies europeas, asiáticas y africanas del género. El incremento de nuevos taxones en el cladograma, aumenta la información disponible sobre la evolución de los taxones y por lo tanto de las estructuras morfológicas (Amorim, 1994; Wiley, 1981), promoviendo un rearreglo de los caracteres en el árbol.

Una tercera alternativa posible es que tales homoplasias sean el reflejo verdadero de la evolución en ambientes especiales como lo son las cuevas. Ello implicaría por otro lado, que tales sedas tienen un cierto valor adaptativo, desconocido actualmente y sufren presiones selectivas convergentes.

Además de esto, Sanderson y Donoghue (1989), verificaron que conforme aumenta el número de taxones, disminuye el índice de consistencia, debido a que el número promedio de pasos de un cambio de estado de carácter aumenta con el incremento de un taxón.

Finalmente, hay que considerar que parte de la homoplasia encontrada en los datos, se debe a que la mayoría de las especies consideradas en este trabajo, son cavernícolas y sufren presiones ecológicas de tipo convergente principalmente sobre los caracteres dependientes de cuevas (Christiansen, 1961).

3 - Cladograma

Caracteres morfológicos, como el número reducido de corneolas (menos de 4) y la presencia de la seda L₁ del dente espiniforme, indican que el género *Arrhopalites* conforma un grupo monofilético (a nivel mundial), resultado que concuerda con lo sugerido por Stach (1945) y Richards (1968), además de ello, la reducción de la expansión basal del artejo III de la antena indica que las especies neotropicales y neárticas del género también forman un grupo monofilético.

Sin embargo, hay que señalar, que la exclusión de las especies europeas y asiáticas, además del desconocimiento casi absoluto de las especies africanas, dificultan la determinación de la existencia de una, o varias, sinapomorfias que definan el grupo como tal, una vez que algunas de estas especies pueden hacer parte del grupo monofilético.

Tales casos de taxones faltantes, plantean dos problemas en este trabajo: 1) el incremento de taxones terminales en un árbol, puede o no cambiar la topología general del árbol (Amorin, 1994) y 2) la determinación del grupo externo es afectada en el sentido de que, si las especies no consideradas en este trabajo forman un grupo hermano de las especies estudiadas, entonces éstas deberían ser consideradas como el grupo externo (Wiley, 1981; Maddison *et. al.* 1984) en el análisis de las especies neotropicales y neárticas. Por otro lado, si tales especies son en realidad parte del grupo monofilético, no pueden ser usadas para polarizar los caracteres del grupo interno, una vez que no representarían los supuestos estados plesiomórficos del carácter, por lo que, se estableció como grupo externo, especies del género más cercano, *Sminthurinus* (Bellinger, comun. pers.).

También, la clara diferenciación de dos grupos monofiléticos adentro del género merecen una atención especial, por eso serán discutidos a continuación.

La hipótesis planteada en este trabajo y uno de los objetivos centrales, es corroborar la idea de que existen dos grandes grupos monofiléticos incluidos en el género *Arrhopalites*. Los resultados del análisis filogenético, comprueban y confirman esta hipótesis (Fig. 6A y 6B).

El "grupo-*coecus*" (Stach, 1945) está bien diferenciado por caracteres como las espinas de la valva anal, el ápice del mucrón expandido (en forma de cuchara) y la seda ve, media del dente espiniforme. Estos caracteres son muy constantes en todos los ejemplares revisados y sinapomórficos para el grupo.

Cabe señalar, que la especie *A. diversus* se muestra más cercana al grupo *coecus* que a las demás especies estudiadas, esto concuerda con los resultados de Christiansen y Bellinger (1981), que afirman que esta especie es cercana a *A. microphthalmus*. Sin embargo, no se observa en esta especie las características que definen el grupo *coecus* (citadas arriba), uniéndose a este grupo principalmente por presentar sedas A, L e IL de la cabeza espiniformes, la seda Api del órgano antenal del artejo III cilíndrica, acuminada solamente en el ápice y corta y la quetotaxia de la valva anal.

El otro grupo (Fig. 6B) a su vez, presenta el Ant. IV dividido en por lo menos cinco subartejos, total reducción de la expansión basal del Ant. III y la pérdida de la seda B₃ de la valva anal.

En el caso del carácter 2 (subdivisión del Ant. IV), el cuarto artejo antenal se encuentra distintamente subdividido en las especies del llamado "grupo *pygmaeus*" (Stach, 1945) y en las demás especies del género *Arrhopalites* a excepción de las especies del grupo "*coecus*" y *A. diversus*. El patrón morfológico exhibido por este carácter, indica una dirección de cambio de la serie de

transformación (del carácter 2), donde las especies del "grupo *coecus*" generalmente presentan el estado plesiomórfico del carácter (artejo no subdividido o indistintamente subdividido), a excepción de las especies altamente troglomórficas. Esto parece indicar que el grupo formado por las especies del grupo *coecus* además de *A. diversus* y posibles especies afines a esta última (Fig. 6A), derivaron primero del tronco común del género *Arrhopalites*.

Este patrón podría ser sesgado por la convergencia ambiental, ya que este carácter es adaptativo a la vida cavernícola (Christiansen, 1961, 1965), sin embargo, hay que considerar que incluso en especies epigeas como *A. benitus*, el cuarto artejo antenal está dividido en 5 hasta 8 subartejos. Además el patrón está corroborado también por otros caracteres como la seda B₃ de la valva anal y E₇ del dente,

Además de estos dos grandes grupos, se observaron grupos menores adentro de cada uno de los dos.

En el "grupo *coecus*", se observa que la especie *A. microphthalmus* es la más externa, esto se debe al hecho de esta ser la única especie de Europa representada en este análisis y que el grupo de especies de la Región Neotropical está más relacionada entre sí que con las de cualquier otra región, esto se reafirma con la especie *A. coecus*, de amplia distribución.

El otro grupo (Fig. 6B), presenta dos subgrupos de interés (Fig. 8A y 8B), uno de México y Brasil y otro de Estados Unidos de América respectivamente. El grupo neotropical presenta un alargamiento de las sedas Aai y Api del órgano antenal del artejo III, mientras que en el grupo de norteamérica estas sedas se presentan romas, cilíndricas y cortas; presenta la seda Ape del órgano antenal cilíndrica, acuminada apenas en el ápice y corta, que en el grupo de norteamérica es corta y acuminada; un número elevado de subdivisiones del artejo IV de la antena (9-10 subartejos) que en el grupo de norteamérica, excepto en *A. altus*, presenta entre 6 y 8 subartejos y la presencia de la seda C₁ simple (sin bifurcación), carácter que se presenta bifurcado en el grupo de especies de norteamérica. En el grupo neotropical, por ser todas especies cavernícolas, hay una clara tendencia a la reducción de ojos y pigmentos y alargamiento de apéndices. Mientras que el grupo de norteamérica, se define por la pérdida de las sedas A₇, A₉ y E₄, presentes en las especies neotropicales y el ápice del apéndice subanal de las hembras expandido, que en las especies neotropicales es acuminado.

Para finalizar, es importante reforzar la idea de que existen otras especies de este género, que no fueron incluidas en el análisis, sin embargo, observando la topología del cladograma y atendiendo a la bibliografía (Stach, 1945; Christiansen y Bellinger, 1981), parece aceptable afirmar que tales especies, deben ubicarse como *incertae sedis* entre *A. microphthalmus* y el grupo neotropical (especies del grupo *coecus*) basándose en la presencia de espinas y sedas anchas en la valva anal, forma del

mucrón y seda ve₁ y entre *A. benitus* y *A. pygmaeus* o entre *A. pygmaeus* y el grupo Neotropical + Neártico (demás especies del género) con base en la subdivisión del cuarto artejo antenal.

Con estos resultados, se puede decir que, el género *Arrhopalites* está formado por dos grupos monofiléticos hermanos, que pueden estar representando dos taxones supraespecíficos (subgéneros), sin embargo, hay que revisar todo el material de las distintas localidades del mundo, cavernícolas y epigeas, para brindar una información más completa acerca de la sistemática del grupo. Con la información presentada aquí, se puede proponer un nuevo arreglo sistemático al género, representado en el cuadro I.

CUADRO I - Propuesta taxonómica para el género *Arrhopalites*

Fam. Arrhopalitidae (Stach, 1956)
Gen. <i>Arrhopalites</i> (Börner, 1906)
Subgen. <i>Arrhopalites</i> (Börner, 1906)
Tipo <i>A. (A.) coecus</i> (Tullberg, 1871)
Subgen. <i>Novarrhopalites</i> nom. nov.
Tipo <i>A. (N.) pygmaeus</i> (Wankel, 1860)

El género *Arrhopalites*, había sido dividido anteriormente (Stach, 1945; Stach, 1956; Yosii, 1954), sin embargo tales divisiones no fueron aceptadas (Christiansen, 1966; Richards, 1968). Las propuestas anteriores, se basaron en la subdivisión del Ant. IV, para separar *A. diversus* en un género distinto. Stach (1945), describe el subgénero *Pseudoarrhopalites* como sigue: cuarto artejo antenal sin subdivisiones; ausencia de sedas clavadas o espinas; diente interno del unguis posterior surgiendo en la superficie posterior en lugar de en la superficie medioventral; todo lo demás como en *Arrhopalites*. Especie tipo: *A. (Pseudoarrhopalites) diversus* (Mills).

La propuesta de Yosii (1954), fue muy similar a la que aquí se presenta, sin embargo no fueron determinados los tipos.

Se propone en este trabajo, que se distingan entre las especies que presentan espinas en la valva anal, sedas de la serie C anchas y aserradas, el ápice del mucrón en forma de cuchara (*Arrhopalites*), de las que carecen de espinas en la valva anal, sedas de la serie C normales y ápice del mucrón acuminado (*Novarrhopalites*). El criterio utilizado anteriormente para la separación de los subgéneros, división del Ant. IV, no se mostró aplicable, ya que muchas especies del "grupo *coecus*" presentan el Ant. IV sin dividir o indistintamente dividido, además la especie *A. diversus* aparece cercanamente relacionada con este grupo, a pesar de no presentar las espinas que lo caracterizan. La

ubicación de esta especie sigue siendo problemática, pero debe figurar como la forma más plesiomórfica del subgénero *Arrhopalites*. Con base en esto, la clasificación de las especies estudiadas es la del cuadro II.

CUADRO II. Clasificación de las especies estudiadas.

<p>Arrhopalitidae</p> <p>Género <i>Arrhopalites</i></p> <p>Subgénero (<i>Arrhopalites</i>)</p> <p><i>A. Arrhopalites coecus</i></p> <p><i>A. Arrhopalites gnaspinius</i></p> <p><i>A. Arrhopalites amorimi</i></p> <p><i>A. Arrhopalites</i> Sp 2</p> <p><i>A. Arrhopalites vazquezae</i></p> <p><i>A. Arrhopalites lawrencei</i></p> <p><i>A. Arrhopalites microphthalmus</i></p> <p><i>A. Arrhopalites diversus</i></p> <p>Subgénero (<i>Novarrhopalites</i>)</p> <p><i>A. Novarrhopalites wallacei</i></p> <p><i>A. Novarrhopalites</i> Sp 1</p> <p><i>A. Novarrhopalites christianseni</i></p> <p><i>A. Novarrhopalites hennigius</i></p> <p><i>A. Novarrhopalites altus</i></p> <p><i>A. Novarrhopalites clarus</i></p> <p><i>A. Novarrhopalites hirtus</i></p> <p><i>A. Novarrhopalites jax</i></p> <p><i>A. Novarrhopalites texensis</i></p> <p><i>A. Novarrhopalites pygmaeus</i></p> <p><i>A. Novarrhopalites henitus</i></p>
--

C - Análisis del grado de troglomorfismo.

Para la determinación del grado de troglomorfismo de cada especie, fueron utilizadas las series de transformación del O1 hasta el 14 (excepto el 07 y 08), ya que una vez hecho el análisis filogenético, resultan ser caracteres adaptativos (Coddington, 1988).

La clasificación de los animales cavernícolas con base en los caracteres morfológicos (Christiansen, 1962), es la forma más práctica y efectiva para la determinación del grado de adaptación a la vida cavernícola. con base en este criterio, han sido analizadas las especies incluidas en este trabajo.

El género *Arrhopalites*, presenta naturalmente características "troglomórficas", sin embargo, tales caracteres pueden presentar un grado mayor o menor de troglomorfismo, un ejemplo es el número de corneolas en el ojo. Por lo general, los *Arrhopalites* presentan dos corneolas en cada lado

de la cabeza, entonces la reducción de este número a uno o ninguno, será considerada troglomorfo dentro del grupo.

Se observó una fuerte tendencia a la reducción del número de corneolas en casi todas las especies estudiadas, siendo que las únicas que presentaron dos corneolas en cada lado de la cabeza fueron *A. amorimi*, *A. christianseni*, *A. hennigi* y *A. jax*, todas las demás especies presentan una sola corneola y sp1. Bonito ninguna. También el pigmento de la cutícula se mostró ausente en la gran parte de las especies, excepto en *A. microphthalmus*, *A. pygmaeus*, *A. clarus*, *A. hirtus*, *A. jax*, *A. texesensis* y *A. benitus*, que presentan vestigios de pigmentos en los ojos y/o en el cuerpo.

En total se evaluaron doce caracteres (ver metodología), de ello se concluye que:

Las especies *A. coecus*, *A. gnaspinius*, *A. amorimi*, *A. vazquezae*, *A. lawrencei*, *A. microphthalmus*, *A. diversus* y sp2 Aegla, son ambimorfos, por presentar en general reducción del número de corneolas (excepto *A. amorimi*) y reducción de pigmentos, además *A. coecus*, *A. vazquezae*, *A. lawrencei* y sp2 Aegla, presentan un alargamiento de la aguja apical del unguiculus posterior del aparato caminador. Aún las especies *A. amorimi* y *A. vazquezae*, presentan las sedas del cuarto artejo antenal alargadas (más de 2 veces el diámetro del artejo). Todas estas especies pertenecen al llamado grupo-coecus, estos son los taxones más plesiomórficos entre los *Arrhopalites* y probablemente su invasión a las cuevas sea relativamente reciente.

A excepción de *A. altus*, el grupo de especies de Estados Unidos de América, *A. benitus* y *A. pygmaeus* son también ambimorfos, presentando un número reducido de corneolas (excepto *A. jax*), sedas del cuarto artejo antenal alargadas (excepto *A. hirtus*) además de algún grado de modificación del ápice tibiotarsal (excepto *A. pygmaeus*), como el unguis posterior delgado en todas las especies, la pérdida del diente empodial del unguiculus en *A. hirtus* y *A. benitus* y el alargamiento de la aguja apical del unguiculus posterior en *A. hirtus*, *A. jax* y *A. texensis*.

La figura 10, representa la evolución del aparato caminador y la figura 11, muestra la evolución del cuarto artejo antenal, tales caracteres ilustran claramente el sentido de la evolución de los caracteres dependientes de cuevas (Christiansen, 1961) a lo largo del árbol resultante del análisis filogenético discutido anteriormente.

Para finalizar, todas las demás especies de Brasil y México, además de *A. altus*, resultaron ser troglomorfas, presentando un alto grado de troglomorfismo, en casi todas las características estudiadas. De estas, la especie más troglomórfica es *A. wallacei*, seguida por *A. hennigi* y *A. altus*. Tales especies, parecen tener una larga historia evolutiva en las cuevas, estando totalmente adaptadas a esta forma de vida y probablemente estén restringidas a ellas.

Estos resultados basados en el análisis cladístico, comprueban que tales caracteres; el número de corneolas en el ojo, la reducción de pigmentos, el alargamiento de la antena y aparato caminador,

etc; son realmente adaptaciones a la vida cavernícola en el sentido cladista, ya que resultan ser una función apomórfica debido a la selección natural (Coddington, 1988). Es cierto que una característica adaptativa para un ambiente dado, presenta una forma fuertemente seleccionada para desempeñar una función específica, pero no es obligatoriamente la mejor forma para desempeñar la antigua función de dicha estructura, esto implica que tanto el individuo que presenta la característica apomórfica (adaptativa) en el nuevo ambiente, así como el que tiene la condición plesiomórfica en el ambiente "primitivo", están perfectamente adaptados a vivir en sus respectivos medios (Coddington, 1988).

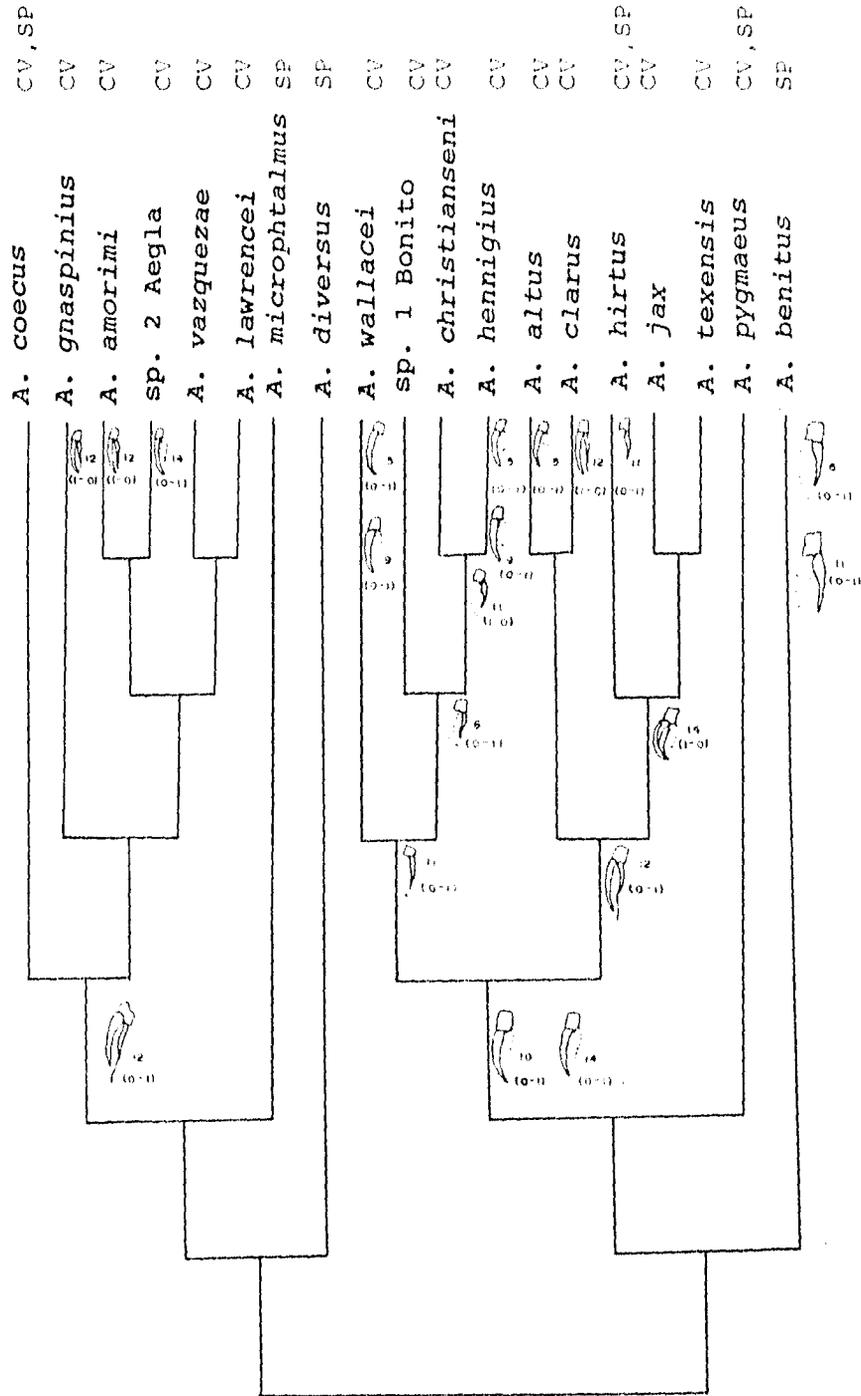


Fig. 10. Evolución del aparato caminador. CV - cueva, SP - 61 superficie.

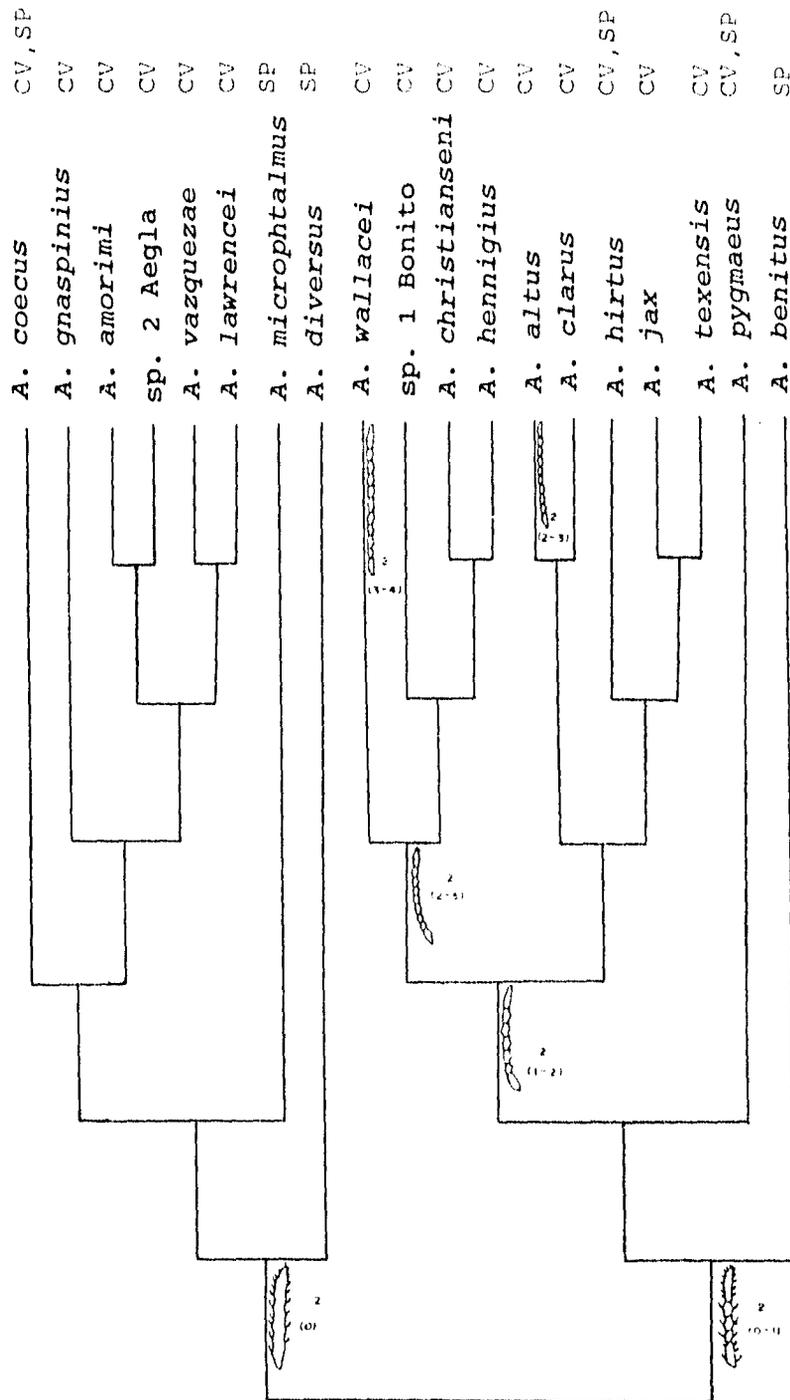


Fig. 11. Evolución del cuarto artejo antenal. CV - cueva, SP - 62 superficie.

D - Historia evolutiva

La evolución de los organismos cavernícolas terrestres en las zonas templadas del planeta, generalmente se explica como una invasión de las cuevas por un ancestro del suelo u hojarasca, que quedó aislado en este ambiente durante las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno (Culver, 1982). Recientemente Trajano (1995), observó que las áreas de Brasil que presentan una fauna troglomórfica más diversificada, son también las que sufrieron cambios climáticos más intensos durante el Pleistoceno.

La especiación alopátrica, es el modelo aceptado como el modo más rápido y probable de especiación (Culver, 1982; Brooks & Mc Lennan, 1991; Christiansen, 1992). De esta forma el aislamiento en las cuevas por cambios climáticos, puede ser considerado un evento vicariante suficientemente fuerte para dar lugar a la especiación. Sin embargo, hay que considerar que existen especies ambimórficas que están verdaderamente adaptadas a la vida cavernícola y que no presentan flujo génico con las poblaciones epigeas (Culver, 1982; Christiansen, 1992), esto es particularmente correcto para el género bajo estudio.

Con base en estas consideraciones, podemos volver al problema planteado por las especies estudiadas aquí. Atendiendo a la distribución y hábitat ocupado por cada especie (Fig. 12), se puede proponer el modelo de especiación más acorde con la filogenia del grupo.

En la figura 12, se observa que las especies del subgénero *Arrhopalites*; *A. diversus* distribuida en los Estados Unidos de América, *A. microphthalmus* exclusivamente de Europa y *A. coecus* de amplia distribución (por lo menos Europa, Norte y Sudamérica), se presentan en la base del árbol filogenético y son habitantes tanto del exterior como de las cuevas. Lo mismo pasa con *A. benitus*, *A. pygmaeus* y *A. hirtus*, del subgénero *Novarrhopalites*, también habitantes de ambos ambientes. Cabe también observar que afuera *A. diversus* y *A. microphthalmus* de distribución restringida a Estados Unidos y Europa respectivamente, todas las demás especies en la base de los clados de los taxones cavernícolas tienen una mayor distribución (Fig. 12).

Estos resultados, van en contra del punto central del modelo de refugios cuaternarios (Christiansen, 1992; Trajano, 1995), que considera fundamental la extinción del ancestro epigeo para la especiación en las cuevas. Los patrones expresados por las especies, indican hacia otro tipo de especiación. El hecho de que todos los taxones colocados en la base del cladograma, ocupen hábitats epigeos (aunque facultativamente), indica que el ancestro del grupo fue epigeo y no se extinguió, sino que continuó evolucionando independientemente de las especies que quedaron confinadas en las cuevas.

Las especies ambimórficas son capaces de vivir en el exterior y también en el interior de las cuevas, esto permite que haya una relativa continuidad biótica entre los medios epigeo e hipogeo.

Sin embargo, hay que tener en mente que el hecho de que exista una continuidad biótica, no implica que los individuos de una "subpoblación" que se encuentra adentro de una cueva, mantengan un flujo génico significativo con la subpoblación contigua del exterior de la cueva (Culver, 1982).

Además, el modelo de Refugios Cuaternarios, ofrece una función matemática para calcular el número potencial de especies que serían generadas, con base en los ciclos climáticos y el número de refugios (Amorim, 1991).

$$N = R^C$$

Donde N = número final de especies, R = número total de refugios eficientes y C = número de ciclos climáticos que afectan al taxón inicial.

Sin embargo, un grupo tan antiguo como los colémbolos (Devónico), difícilmente tendría su diversidad generada apenas en un tiempo tan reciente (Cuaternario), y se si considera el algoritmo acima, el número de especies generadas a lo largo del tiempo sería demasiado grande, aún se si considera la extinción este número difícilmente podría ser comprobado con los datos reales (Amorim, 1991).

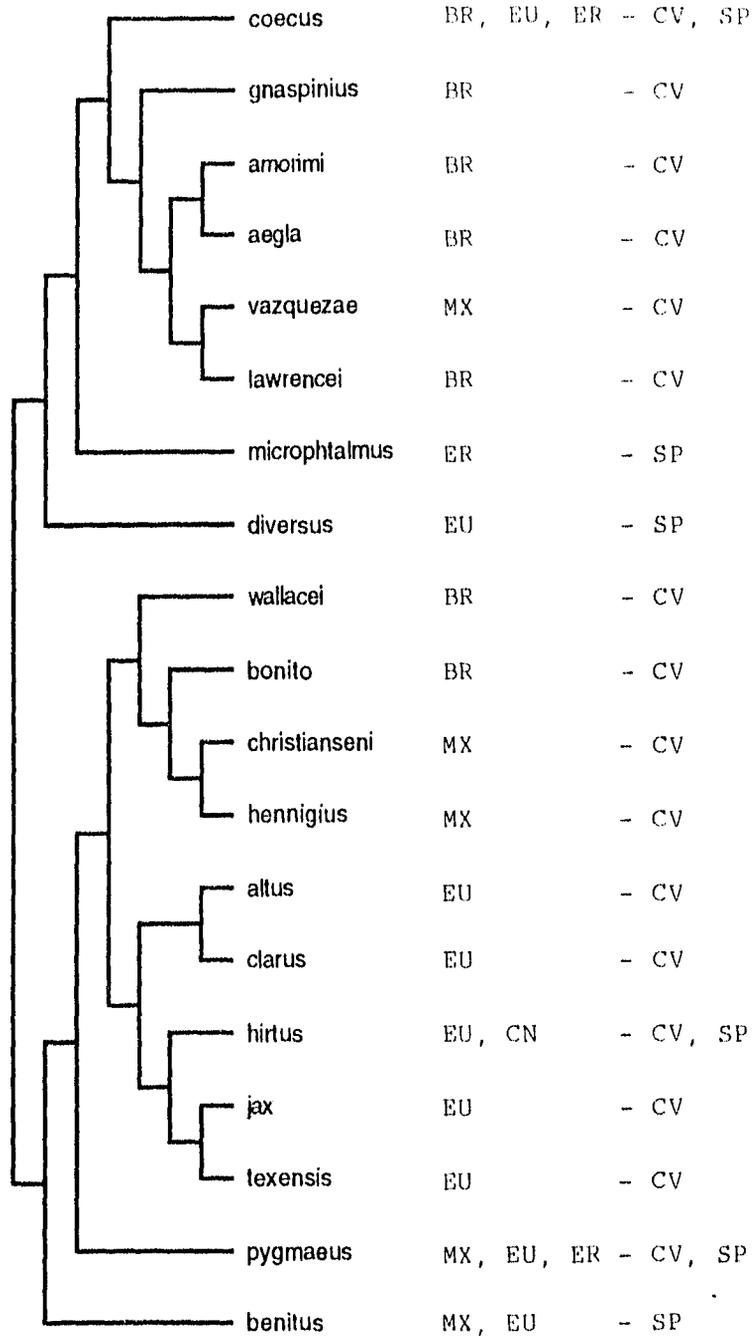


Fig. 12. Distribución y hábitat de la especies analizadas. BR, Brasil; CN, Canadá; ER, Europa; EU, Estados Unidos de América; MX, México. CV, cueva; SP, superficie.

Esto apunta hacia el modelo de especiación parapátrica (Fig. 13), en donde dos poblaciones de una especie ancestral se diferencian en dos especies descendientes sin estar nunca totalmente separadas geográficamente y manteniendo un pequeño flujo génico. Eventos estocásticos y presiones selectivas locales, conducen a los cambios en las frecuencias génicas (Wiley, 1981; Mayr, 1982; Otte & Endler, 1989; Brooks & Mc Lennan, 1991).

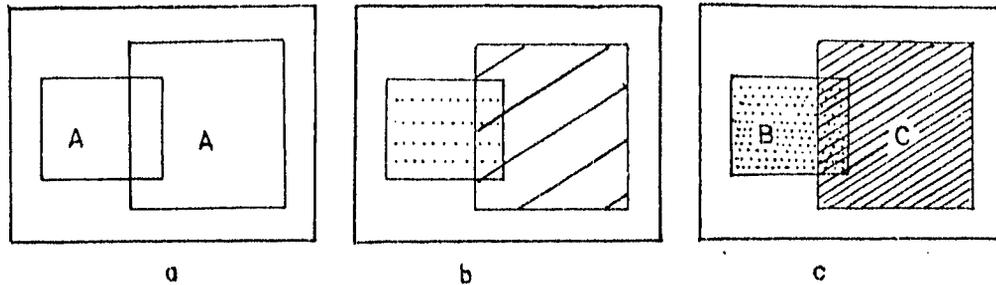


Fig. 13. Modelo de especiación parapátrica (modificado de Brooks & Mc Lennan, 1991).

Los resultados aquí obtenidos encajan en este modelo. Todas las especies del género *Arrhopalites*, presentan un cierto grado de cambio morfológico (ver Culver, 1982; Stach, 1945) para la vida cavernícola, de tal forma que muchas especies del género son troglófilas (habitan igualmente el medio epigeo y hipogeo) y tienen una distribución continua adentro y afuera de las cuevas. Las distintas presiones selectivas en estos dos ambientes y la poca vagilidad de los individuos, pueden llevar a cabo la divergencia evolutiva entre las poblaciones y una vez diferenciadas las especies, la población cavernícola (más apta a la vida en este ambiente) empieza a aumentar su grado de troglomorfo por medio de cambios en las frecuencias génicas en respuesta a las presiones selectivas, que se hacen más intensas con el avance de la colonización hacia las partes más profundas de la cueva por la población. Patrones comparables de especiación, fueron observados en varias especies muy similares entre sí de carábidos trechinideos (Coleoptera), en cuevas de la región cársica de la planicie Mississípica (Barr & Holsinger, 1985).

Todavía hacen falta colectas que completen el registro del género *Arrhopalites* adentro y afuera de las cuevas en toda la Región Neotropical y un análisis detallado de los componentes biogeográficos de la fauna cavernícola en general, para confirmar los resultados aquí observados.

Cabe señalar, que nuevos estudios con el género, deben contemplar un número mayor de especies, también es válido seguir utilizando y probando los sistemas quetotáxicos, que se mostraron bastante útiles y prácticos en la determinación e identificación de las sedas de las diversas partes del cuerpo de los organismos en estudio. Para terminar, es importante resaltar la utilidad del método cladista para la determinación de las filogenias además de examinar el valor adaptativo de las características analizadas (Coddington, 1988), pues esta es una herramienta rigurosa disponible para ensamblar la información sobre determinado grupo de forma práctica, clara y resumida, además puede ser rigurosamente comprobada y permite que nueva información sea añadida en el monto de información actual sin invalidar *a priori* tales conocimientos.

VII - CONCLUSIONES

Este trabajo aporta nueve especies nuevas para el género *Arrhopalites*, siendo los primeros taxones cavernícolas descritos para la Región Neotropical.

Con base en los resultados presentados anteriormente, se concluye que el género *Arrhopalites* está formado por dos grupos monofiléticos menores, que en este trabajo se les atribuyó la categoría de subgéneros.

También se concluye que las especies *A. wallacei*, *A. christianseni*, *A. hennigius*, *A. altus* y *A. sp1 Bonito*, son taxones troglomórficos y que todas las demás especies del grupo interno analizadas en este trabajo son ambimórficas.

En lo que se refiere a la historia evolutiva de los taxones analizados aquí, se concluye que las especies cavernícolas fueron generadas por parapatría y no por aislamiento en refugios en el Cuaternario como se propuso anteriormente.

VIII - REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- AELLEN, V. et P. STRINATI. 1962. Nouveaux matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse. *Revue Suisse de Zoologie*, 69, 1(2):25-66
- Amorim, D. S. 1991. Refuge model simulations: testing the theory. *Revta. bras. Ent.* 35(4):803-812.
- . 1994. Elementos básicos de sistemática filogenética. *Sociedade Brasileira de Entomologia*. Sao Paulo. 314 pp.
- ASHLOCK, P. D. 1971. Monophyly and associated terms. *Syst. Zool.* 20:63-69.
- . 1972. Monophyly again. *Syst. Zool.* 21:430-438.
- BARR, T. C. and J. R. HOLSINGER. 1985. Speciation in cave faunas. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16:313-337.
- BELLINGER, P. F. & K. CHRISTIANSEN. 1989. Biogeography of the Collembola of Hawaii. *University of Siena, Italy*. 121-126.
- BERNARDI, N. 1981. Phylogenetic relationships, monophyletic group and related concepts. *Revta. bras. Entom.* 25(4):323-326.
- BERNATH, R. F. & T. H. KUNZ. 1980. Structure and dynamics of arthropod communities in bat guano deposits in buildings. *Can. J. Zool.* 59:260-270.
- BETSCH, J. M. 1980. Eléments pour une monographie des Collemboles Symphypléones (Hexapodes, Aptérygotes). *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, NS, A.* 116-227 pp.
- BRAACK, L. E. O. 1989. Arthropod inhabitants of a tropical cave 'Island' environment provisioned by bats. *Biological Conservation*. 48:77-84.
- BROOKS, D. R. and MC LENNAN. 1991. Phylogeny, ecology and behavior. A research program in comparative biology. *The University of Chicago. Press. London*. 434 p.
- BYUNG-HOON, L. 1985. Cladistic analysis of Neanuridae (Collembola) using character weighted and character unweighted approaches. *The Korean J. Syst. Zool.* 1(1-2):3-20.
- CARPENTER, J. M. 1988. Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics* 4:291-296.
- CASSAGNAU, P. 1969. La phylogenie des collemboles a la lumiere des structures endocrines retrocerebrales. *I Simposio Internacional de Zoofilogenia*.
- . 1983. Un nouveau modèle phylogénétique chez les collemboles Neanurinae. *Nouv. Rev. Ent.*, 13(1):3-27.
- , & J. G. PALACIOS-VARGAS. 1983. Contribution à l'étude du Collemboles Neanurinae d'Amérique Latine. *Travaux Lab. Ecobiologie des Arthropodes Edaphiques. Toulouse*, 4(1):1-16 + 7pls.

- CHRISTIANSEN, K. 1960. The Genus *Pseudosinella* (Collembola : Entomobryidae) in caves of the United States. *Psyche*. 67 (1-2):1-25.
- . 1961. Convergence and parallelism in cave Entomobryinae. *Evolution*, 15(3):288-301.
- . 1962. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca Mem.* 2:75-78.
- . 1965. Behavior and form in evolution of cave collembola. *Evolution*, 19(4):529-537.
- . 1966. The Genus *Arthropalites* (Collembola : Sminthuridae) in the United States and Canada. *Speleology*. 2:43-73.
- . 1973. The Genus *Pseudosinella* in Mesoamerican caves. *Ass. Mex. Cav. Stud.*, 5:129-134.
- . 1981. The zoogeography of Eastern North American cave Collembola. *Division of Science, Grinnell College, Grinnell, Iowa*. 618-622.
- . 1982 a. Notes on Mexican cave *Pseudosinella* (Collembola : Entomobryidae) with description of six new species. *Folia Entomol. Mex.*, 53:3-25.
- . 1982 b. Zoogeography of cave Collembola East of the Great Plains. *NSS. Bulletin*, 44:32-41.
- . 1992. Biological process in space and time cave life in the light of Modern Evolutionary Theory. *The Natural History of Bioespeleology*. 456-473.
- , & P. BELLINGER 1981. The Collembola of North America. North of the Rio Grande, a taxonomic analysis. *Grinnell College, Grinnell, Iowa. USA*. 1322 p.
- , & D. CULVER. 1987. Biogeography and the distribution of cave collembola. *Journal of Biogeography*, 14:459-477.
- , & J. R. REDDELL. 1986. The cave Collembola of Mexico. *Texas Mem. Mus. Speleol. Monogr.*, 1:127-162.
- CODDINGTON, J. A. 1988. Cladistic test of adaptational hypotheses. *Cladistics*. 4:3-22.
- CULVER, D. C. 1982. Cave life (evolution and ecology). *University Press. Cambridge and London*. 189 p.
- DA GAMA, M. M. 1969. Notes taxonomiques et lignées de quarante deux espèces et sous-espèces du genre *Xenylla* (Insecta : Collembola). *Mems. Estud. Mus. Zool. Univ. Coimbra*, 308:1-61.
- DA GAMA, M. M. 1976. Systématique évolutive des *Xenylla*. VIII. Espèces provenant de plusieurs îles du Pacifique et des Indes-Occidentales, et d'Amérique du Nord (Insecta : Collembola). *Rev. suisse Zool.* 83(2):317-327.
- DECU, V. 1986. Some considerations on the bat guano synusia. *Trav. Inst. Spéol. Emile Racovitza*, 25:41-51.
- DEHARVENG, L. 1979. Chétotaxie sensillaire et phylogenese chez les Collemboles Arthropleona. *Univ. P. Sabatier, Lab. zool.* 1(3):1-15.

- , 1980. Contribution a la connaissance systématique, écologique et biogéographique des collemboles Neanurinae de Corse. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 17(3):419-435.
- , 1981 a. La chetotaxie dorsale de L'antenne et son intérêt phylogénétique chez les Collembola Neanuridae. *Nouv. Rev. Ent.* 11(1):3-13.
- , 1981 b. La famille des Odontellidae : Phylogenèse et taxonomie. *Travaux du Lab. d'Ecobiologie des Arthropodes Edaphiques, Toulouse*, 3(1):1-21.
- , 1982. Contribution à la connaissance taxonomique et phylogénétique des Neanuridae. 1. Le genre *Rusekella* n. g. et ses implications phylogénétiques. *Bull. Soc. Hist. Nat.*, 118:235-251.
- , 1986. Analyse phylogénétique du genre *Deutonura*. *2nd International Seminar on Apterygota*. 23-28.
- , 1989. The problem of Homoplasies in Neanurinae (Insecta : Collembola) : Microcomputer assisted phylogeny of the genus *Deutonura*. *University of Siena, Italy. 3rd International Seminar on Apterygota*. 183-193.
- , & A. BEDOS. 1991. Taxonomy and cladistic analysis of the Thai species of *Friesea* Dalla Torre 1895 (Collembola : Neanuridae). *Tropical Zoology*, 4:287-315.
- DENIS, J. R. 1947. Sur la faune française des Apterygotes. *BULL. sci. Bourgogne, suppl.* 1:1-12.
- ELLIOTT, W. R. & J. R. REDDELL. 1973. A check list of the cave fauna of Mexico. VI. Valle de los Fantasmas Region, San Luis Potos. *Bull. Ass. Mex. Cave Studies*, 5:191-201.
- ESQUIVEL, J. L. M. & H. G. COURT. 1992. A proposal for the classification of the terrestrial subsoil fauna in the Canary Islands. *Société de biospéologie. International Symposium of biospeleology*. 21-26.
- FARRIS, J. S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Sys. Zool.* 18:374-385.
- , 1974. Formal definition of paraphyly and polyphyly. *Syst. Zool.* 23:548-554.
- , 1989. The retention index and homoplasy excess. *Syst. Zool.*, 38(4):406-407.
- FOREY, P.L., HUMPHRIES, C. J., KITCHING, I. J., SCOTLAND, R. W., SIEBERT, D. J. and D. M. WILLIAMS. 1992. Cladistics. A practical Course in Systematics. *The Systematics Association, Caledon Press. Oxford*. 191 p.
- FROST, D. R. & R. ETHERIDGE. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of Iguanian lizards (Reptilia : Squamata). *Miscellaneous Publications*. 81:1-7.
- GISIN, H. 1960. Sur la faune européenne des collemboles III. *Revue suisse zool.* 67:309-322.
- GNASPINI-NETTO, P. 1989. Análise comparativa da fauna associada a depósitos de guano de morcegos cavernícolas no Brasil. *Revta. bras. Entomol.*, 33(2):183-192.

- . 1992. Bat guano ecosystems. A new classification and some considerations with special references to Neotropical data. *Mém. de Biospéol.*, Tome XIX.
- . & E. TRAJANO. 1994. Brazilian cave invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. *Revta. bras. Ent.* 38(3-4):549-584.
- HAMILTON-SMITH, E. 1971. The Classification of cavernicoles. *The National Speleological Society Bulletin*, 33(1):63-66.
- HARRIS, J. A. 1970. Bat-guano cave environment. *Science*, 169:1342-1343.
- HENNIG, W. 1966. Phylogenetic Systematics. *Univer. Ill. Press. Urbana*.
- HOFFMANN, A., J. G. PALACIOS-VARGAS & J. B. MORALES-MALACARA. 1986. Manual de Bioespeleología. (Con nuevas aportaciones de Morelos y Guerrero, México). *Dir. Gra. Publ. UNAM. México*. 274 pp.
- JOYSEY, K. A. and A. E. FRIDAY. 1982. Problems of phylogenetic reconstruction. *Systematics Association. Academy Press*. 22-73.
- KLASSEN, G. J., R. D. MOOI, AND A. LOCKE. 1991. Consistency indices and random data. *Syst. Zool.* 40(4):446-457.
- KLUGE, A. G. and J. S. FARRIS. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool.* 18:1-32.
- LAWRENCE, P. N. 1978. The terminology of terminalia and cartography of chaetotaxy in the Collembola, its evolutionary significance and systematic utility. *British Museum, Natural History. London, England*. 69-80.
- MADDISON, P. W.; M. J. DONOGHUE & D. R. MADDISON. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.*, 33(1):83-103.
- _____. and D. R. Maddison. 1992. Mac Clade version 3. Analysis of Phylogeny and character evolution. *Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts*, 01375 USA.
- MARI-MUTT, J. A. & P. F. BELLINGER. 1990. A catalog of the Neotropical Collembola. *Flora & Fauna Handbook Nº 5 Sandhill Crane Press*. 237 pp.
- MASSOUD, Z. 1976. Essai de synthèse sur la phylogénie des collemboles. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 13(1):241-252.
- MAYR, E. 1982. The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance. *The Belknap Press of Harvard University Press*. 974 p.
- MCCLURE, H. E.; B. L. LIM and S. E. WINN. 1967. Fauna of Batus cave, Kuala Lumpur, Malaysia. *Pacific Insects*. 9(3):399-428.
- MILLS, H. B. 1938. Collembola from Yucatan caves. *Carnegie Inst. Wash., Publ.*, 491:183-190.

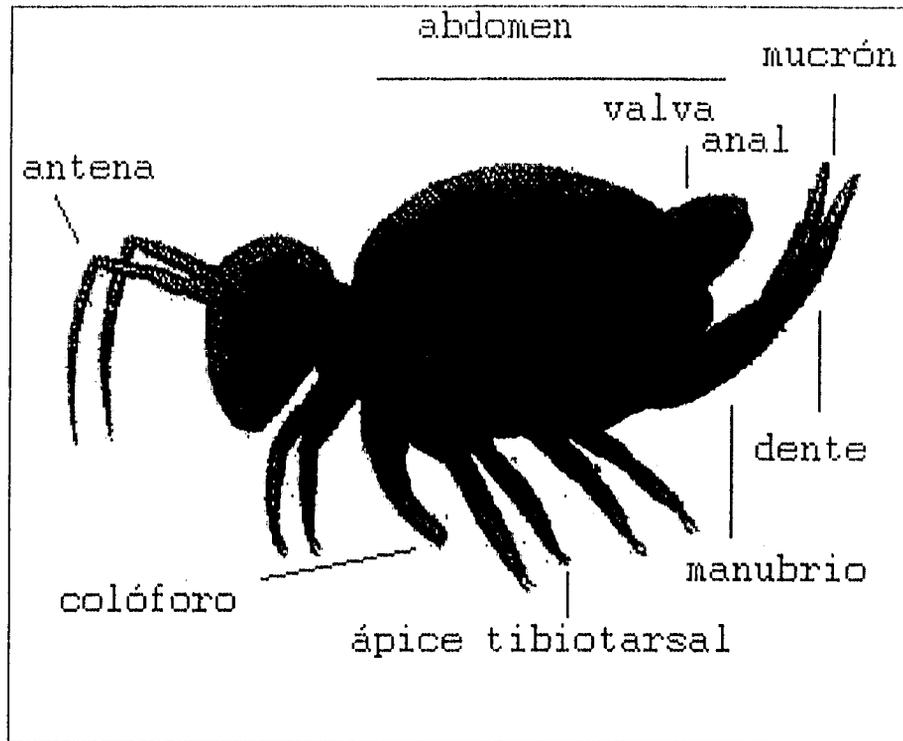
- NAJT, J. 1974. Sur un schéma évolutif du Genre *Triacanthella* (Insecta : Collembola). *Pedobiologia*, Bd. 14:285-291.
- NELSON, G. 1973. Monophyly again? A reply to P. D. Ashlock. *Syst. Zool.* 20:310-312.
- NELSON, G. & N. PLATNICK. 1981. Systematics and Biogeography : Cladistics and Vicariance. *Columbia University Press, England.* 403p.
- NIXON, K. C. and J. M. CARPENTER. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9:413-426.
- OJEDA, M. & J. G. PALACIOS-VARGAS. 1984. A new species of *Troglopedetes* (Collembola : Paronellidae) from Guerrero, Mexico. *Ent. News*, 95(1):23-26.
- OTTE, D. & J. A. ENDLER. 1989. Speciation and its consequences. *Library of Congress cataloging-in-Publication Data.* 679 p.
- PALACIOS-VARGAS, J. G. 1983. Collemboles cavernicoles du Mexique. *Pedobiologia*, 25:349-355.
- . 1989. New Records of cave Collembola from the Neotropical Region and notes on their origin and distribution. *Comunicaciones del Congreso Internacional de Espeleología*, 10, 3:734-739.
- . 1992. Nuevos datos sobre los colémbolos y ácaros en Argentina. Buenos Aires, Argentina. *Spelaion* 3(3):3-6.
- . 1994. In JUBERTHIE, C. ET V. DECU. 1994. Enciclopedia Biospeológica. Société de Biospéologie. *Imprimerie Fabbro, Saint-Girons. C.N.R.S. et L'INSTITUT DE SPEOLOGIE EMILE RACOVITZA.* Tome I. 834 pp.
- , M. OJEDA & K. A. CHRISTIANSEN. 1985. Taxonomía y Biogeografía de Troglopedetes (Collembola : Paronellidae) en América, con énfasis en las especies cavernícolas. *Folia Entomol. Mex.*, 65:3-35.
- , D. F. ZEPPELINI. 1994. A new species of *Troglobius* (Collembola, Paronellidae) from Brazil. *Int. J. Speleol.*, 23(2-3):173-177.
- , D. F. ZEPPELINI. 1995. Seven new *Arrhopalites* (Hexapoda : Collembola) from Brazilian and Mexican caves. *Folia Entomol. Mex.* 93:21-37.
- PATTERSON, C. 1982. Morphological characters and homology. In Problems in phylogenetic reconstruction (ed. K. A. Joysey and A. E. Friday), pp. 21-74. *Academic Press, London.*
- PLATNICK, N. I. 1977. Paraphyletic and polyphyletic groups. *Syst. Zool.* 26:195-200.
- REDDELL, J. R. 1981. A review of the cavernicole fauna of Mexico, Guatemala and Belize. *Texas Mem. Mus. Univ. Texas at Austin, Bull.*, 27:1-327.
- RICHARDS, W. R. 1968. Generic classification, evolution and biogeography of the Sminthuridae of the world (Collembola). *Memoirs of the Entomological Society of Canada.* 54 pp.

- SANDERSON, M. J. & M. J. DONOGHUE. 1989. Patterns of variation in levels of homoplasy. *Evolution*. 43(8):1781-1795.
- SILVA TABOADA, 1988. Sinopsis de la espeleofauna cubana. *Ed. Científico-Técnica, Ciudad de la Habana*. 144 p.
- STACH, J. 1945. The species of genus *Arrhopalites* Börn. occurring in European caves. *Nakladem Polskiej Akademii Umiejetnosci. Krakow*. 57 pp.
- , 1956. The Apterygotan Fauna of Poland in Relation to the World-Fauna of This Group of Insects. *Polska Akademia Nauk, Institut Zoologiczny Oddzial W. Krakowie*. 287 pp.
- SWOFFORD, D. L. 1991. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony version 3.0. *Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois*.
- , & W. P. MADDISON. 1987. Reconstructing ancestral character state under Wagner parsimony. *Math. Biosci.* 87:199-229.
- THIBAUD, J. M. 1986. Essai sur une classification biologique et ecophysiologique des collemboles (insectes) cavernicoles. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 303(3):65-67.
- , & L. DEHARVENG. 1994. In JUBERTHIE, C. ET V. DECU. 1994. Enciclopaedia Biospeológica. Société de Biospéologie. *Imprimerie Fabbro, Saint-Girons. C.N.R.S. et L'INSTITUT DE SPEOLOGIE EMILE RACOVITZA*. Tome I. 834 pp.
- TRAJANO, E. 1986. Vulnerabilidade dos troglóbios à perturbações ambientais. *Espeleo-Tema. SBE*. 15:19-24.
- . 1995. Evolution of tropical troglobites: applicability of the model of Quaternary climatic fluctuations. *Mém. Biospéol.*, 22:203-209.
- , & P. GNASPINI-NETTO. 1991. Notes on the food webs in caves of Southeastern Brazil. *Mém. Biospéol.*, 18: 75-79.
- , & L. E. SANCHEZ. 1994. In JUBERTHIE, C. ET V. DECU. 1994. Enciclopaedia Biospeológica. Société de Biospéologie. *Imprimerie Fabbro, Saint-Girons. C.N.R.S. et L'INSTITUT DE SPEOLOGIE EMILE RACOVITZA*. Tome I. 834 pp.
- TOSI, D., MARTINS, M., VILELA, C. R. & M. A. Q. R. PEREIRA. 1990. On a new cave-dwelling species of bat-guano-breeding *Drosophila* closely related to *D. repleta* Wollaston (Diptera, Drosophilidae). *Revta. bras. Genét.*, 13(1):19-31.
- WILEY, E. O. 1981. Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics. *New York, John Wiley & Sons*.
- , D. SIEGEL-CAUSEY, D. R. BROOKS & V. A. FUNK. 1991. The compleat cladist. A primer of phylogenetic procedures. *Museum of Natural History. Dyche Hall. The University of Kansas*. 158 p.
- YOSII, R. 1954. Höhlencollemboles Japans. *I. Kantyu*, 20(3-4):62-69.

IX - APENDICES

APENDICE I

Fig. 1. Morfología general de los colémbolos Symphypleona.



Modificado de "The new Grolier Multimedia Encyclopedia" versión 6.

APENDICE II

Lista de caracteres morfológicos empleados en la construcción de la matriz codificada.

CABEZA

01 - número de corneolas:

más de 02 corneolas en cada lado de la cabeza (0)

02 corneolas en cada lado de la cabeza (1)

01 corneola en cada lado de la cabeza (2)

00 corneolas en cada lado de la cabeza (3)

02 - número de subartejos del ANT IV (+ +):

no subdividido (0)

5 subartejos (1)

6 a 8 subartejos (2)

9 a 10 subartejos (3)

más de 10 subartejos (4)

03 - tamaño de las sedas más largas en relación con el diámetro del artejo (Ant IV):

menos de 2 veces el diámetro (0)

2 a 2.5 veces el diámetro (1)

más de 2.5 veces el diámetro (2)

04 - expansión basal del ANT III (+ +):

fuerte (0)

débil (1)

ausente(2)

15 - sedas de las series A, L e IL de la cabeza (+ +):

normales (0)

espiniformes (1)

16 - series A, L e IL (+ +):

completas (0)

reducidas en número (1)

APICE TIBIOTARSAL

05 - unguis anterior (+ +):

con diente interno (0)

sin diente interno (1)

17 - unguis anterior (+ +):

sin túnica (0)

con túnica (1)

06 - unguiculus anterior (+ +):

con diente empodial (0)

sin diente empodial (1)

07 - aguja apical del unguiculus anterior (+ +):

más larga que el unguis (0)

más corta que el unguis (1)

08 - unguiculus anterior (+ +):

delgado (0)

lanceolado (1)

09 - unguis posterior (+ +):

con diente interno (0)

sin diente interno (1)

10 - unguis posterior (+ +):

reforzado (0)

delgado (1)

11 - unguiculus posterior (+ +):

con diente empodial (0)

sin diente empodial (1)

12 - aguja apical del unguiculus posterior (+ +):

más corto que el unguis (0)

más largo que el unguis (1)

14 - unguis posterior (+ +):

normal (0)

largo (1)

18 - unguis posterior (+ +):

sin túnica (0)

con túnica (1)

PIGMENTO DEL CUERPO

13 - pigmento:

presente (0)

reducido (1)

APENDICE SUBANAL DE LAS HEMBRAS

19 - apéndice subanal de las hembras (+ +):

ramificado (0)

simple (1)

20 - apéndice subanal de las hembras (+ +):

liso (0)

aserrado (1)

21 - apéndice subanal (+ +):

curvo (0)

recto (1)

22 - cuando simple (+ +):

con el ápice acuminado (0)

expandido (1)

23 - cuando ramificado (+ +):

palmado o pectinado (0)

bífido (1)

TENACULUM

26 - corpus del tenaculum:

con 1 seda (0)

con 2 sedas (1)

MUCRON Y QUETOTAXIA DEL DENTE DE LA FURCULA

27 - superficie dorsal del dente (+ +):

seda L_4 presente (0)

ausente (1)

28 - seda L_3 (+ +):

setiforme (0)

espiniforme (1)

29 - seda L_1 (+ +):

setiforme (0)

espiniforme (1)

30 - seda ld_3 (+ +):

presente (0)

ausente (1)

31 - seda E_7 (+ +):

ausente (0)

presente (1)

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

32 - seda E_3 (+ +):

setiforme (0)

espiniforme (1)

33 - seda ve_5 (+ +):

ausente (0)

presente (1)

72 - ápice del mucrón:

acuminado (0)

expandido (1)

73 - seda ve_1 :

normal (0)

espiniforme (1)

80 - fórmula de las sedas ve :

3:2:1:1(0)

3:2:2:1 (1)

3:2:1:1:1 (2)

3:2:2:1:1 (3)

3:2:2:2:1 (4)

VALVA ANAL

24 - las sedas circunanales en relación al apéndice subanal son:

más gruesas (0)

más delgadas (1)

25 - válvulas anales:

sin espinas (0)

con espinas (1)

34 - seda A_7 :

presente (0)

ausente (1)

35 - seda A_8 :

ausente (0)

presente (1)

36 - seda A_9 :

presente (0)

ausente (1)

- 37 - seda B₂:
 presente (0)
 ausente (1)
- 38 - seda B₃:
 ausente (0)
 presente (1)
- 39 - seda B₄:
 ausente (0)
 presente (1)
- 40 - seda B₅:
 ausente (0)
 presente (1)
- 41 - seda B₇:
 ausente (0)
 presente (1)
- 42 - seda B₁₁:
 presente (0)
 ausente (1)
- 43 - seda C₁:
 bifurcada (0)
 simple (1)
- 44 - Serie C:
 algunas sedas más gruesas que las sedas normales (0)
 todas de grosor normal (1)
- 45 - serie C:
 con C₂ presente (0)
 con C₂ ausente (1)
- 46 - seda C₉:
 presente (0)
 ausente (1)
- 47 - seda C₁₀:
 presente (0)
 ausente (1)
- 48 - seda C₁₁:

- ausente (0)
- presente (1)
- 49 - seda D₁:
 - presente (0)
 - ausente (1)
- 50 - seda D₂:
 - presente (0)
 - ausente (1)
- 51 - seda D₃:
 - presente (0)
 - ausente (1)
- 52 - seda D₄:
 - ausente (0)
 - presente (1)
- 53 - seda D₅:
 - presente (0)
 - ausente (1)
- 54 - seda D₆:
 - presente (0)
 - ausente (1)
- 55 - seda D₇:
 - presente (0)
 - ausente (1)
- 56 - seda D₈:
 - presente (0)
 - ausente (1)
- 57 - seda D₉:
 - presente (0)
 - ausente (1)
- 58 - seda D₁₀:
 - presente (0)
 - ausente (1)
- 59 - seda D₁₁:
 - presente (0)

- ausente (1)
- 60 - seda E₁:
presente (0)
ausente (1)
- 61 - seda E₂:
presente (0)
ausente (1)
- 62 - seda E₃:
presente (0)
ausente (1)
- 63 - seda E₄:
presente (0)
ausente (1)
- 64 - seda E₅:
presente (0)
ausente (1)
- 65 - seda E₆:
presente (0)
ausente (1)
- 66 - seda E₇:
presente (0)
ausente (1)
- 67 - seda E₈:
presente (0)
ausente (1)
- 68 - seda E₉:
presente (0)
ausente (1)
- 69 - seda E₁₀:
presente (0)
ausente (1)
- 70 - seda E₁₁:
presente (0)
ausente (1)

71 - seda F₅:

ausente (0)

presente (1)

ORGANO SENSORIAL DEL ANT. III

74 - seda Aai *:

1 (0)	2 (1)	
3 (2)	4 (3)	
5 (4)	6 (5)	7 (6)

75 - seda Api *:

4 (0)	3 (1)	
2 (2)	1 (3)	
7 (4)	6 (5)	5 (6)

76 - seda Ai *:

5 (0)	6 (1)	
7 (2)	1 (3)	
2 (4)	3 (5)	4 (6)

77 - seda Ape *:

4 (0)	3 (1)	
2 (2)	1 (3)	
7 (4)	6 (5)	5 (6)

78 - seda Ae *:

5 (0)	4 (1)	
3 (2)	2 (3)	
1 (4)	7 (5)	6 (6)

79 - seda Ap *:

5 (0)	4 (1)	
3 (2)	2 (3)	
1 (4)	7 (5)	6 (6)

* . 1- seda roma, cilíndrica, menos de dos veces la seda más larga del órgano sensorial.

2- seda roma, cilíndrica, más de dos veces la seda más larga del órgano sensorial.

3- seda acuminada, menos de dos veces la seda más larga del órgano sensorial.

4- seda acuminada, más de dos y menos de tres veces la seda más larga del órgano sensorial.

5- seda acuminada, más de tres veces la seda más larga del órgano sensorial.

6- seda cilíndrica, acuminada apenas en el ápice, menos de dos veces la seda más larga del órgano sensorial.

7- seda cilíndrica, acuminada apenas en el ápice, más de dos veces la seda más larga del órgano sensorial.

Matriz codificada de caracteres, de las especies del grupo interno y externo.

elegans
000000000000000011001?00000000000000000000001001000000000110001000010000000010
radiculus
0000001001000000001000?100000000000000000010001000000000000000000010000002010
quadrimaculatus
00000000000000000000?00010000000000100000010000011000101100000000000001100000
latimaculatus
00000000000000000000?00010001000000000000000000000000000010001100000110000000000
coecus
2002000000011010011011?011011001100001010010000110010000001111000011000110200001
gnaspinius
200200000001010011011?01101100110000010101000101001000000111000011110110201002
amorimi
101200000001010111011?011011001101000000110011010010000001111001101110110201003
aegla
2002000000011110011011?01101100110000000011001101001000001111011101110110001002
vazquezae
2012000000011010111011?01101100010000000001001111001000111101100100000110101002
lawrencei
2002000000011010011011?011111001100000000010011110010001111011001000001110301002
microphthalmus
200100100000?010001000?01111100110010000101000000001000?10?001100000?011?????1
diversus
2001001000001010011000?10?001001001100001110000010010101?11?010110101?000?????0
wallacei
2422101011101110001000?10101111100011000011111010011010011111001010000002303002
bonito
3302010001101111001000?10101101110000100011101111001100111100000000000003004102
christianseni
1312010001001110001011?001011010100011000010010100001000010001010111100003304222
hennigius
1312110011001110001000?101111010000011000011010100111001101001011001001003304210
pygmaeus
2122000000000000000011?0001111011000001000110011011010001111100000000011000001000
altus
232210010101110000000?110110100101010100000000110010001?11?111010111?000?????0
clarus
2222001101000100011011?001011010010101000000001110010011?11?111010111?0000000000
hirtus
220200000111000000010?000110100101010100000001110010000?00?111010101?0000001010
jax
122200000101001000011?000110100101010100000001110010000?00?111010101?0000001000
texensis
2222000001010011011111?00110100101010100000000110010000?00?111010101?0000304000
benitus
21120100001000000000?000111111000011000110000000010000?00?000000011?0000001000

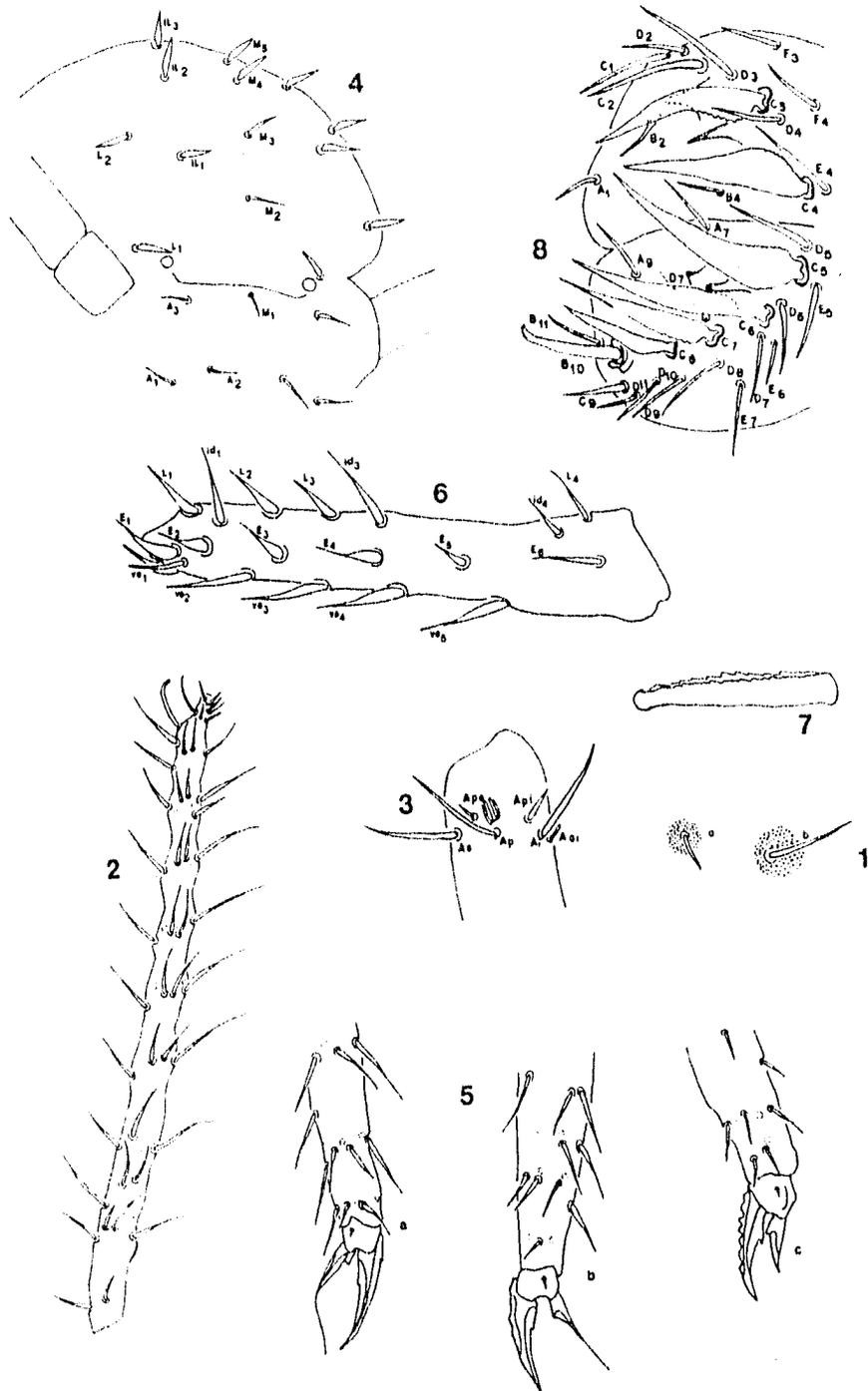
APENDICE III

CLAVE DE IDENTIFICACIÓN PARA LAS ESPECIES NEOTROPICALES DEL GÉNERO *Arrhopalites*.

- 1 - Valva anal con sedas fuertes y anchas y 4-5 espinas, Ant. IV indistintamente subdividido. (sub-género *Arrhopalites*)..... 5
- 1' - Valva anal con sedas normales y sin espinas, Ant. IV distintamente subdividido (sub-género *Novarrhopalites*)..... 2
- 2 - Ant. IV con 11 subartejos, 1 + 1 ojos..... *A. wallacei*.
- 2' - Ant. IV con menos de 11 subartejos..... 3
- 3 - Ant. IV con 10 subartejos, 0+0 ojos, seda suplementar en el órgano sensorial del Ant. III..... *A. sp. 1 Bonito*.
- 3' - Ant. IV con 9 subartejos, 2+2 ojos..... 4
- 4 - Antena 2 veces el largo de la cabeza, Ant. IV tres veces el Ant. III. *A. hennigius*.
- 4' - Antena 1,6 veces el largo de la cabeza, Ant. IV 2,5 el Ant. III..... *A. christianseni*.
- 5 - Valva anal con cuatro espinas, 1 + 1 ojos..... 6
- 5' - Valva anal con cinco espinas..... 8
- 6 - Unguis I con túnica..... *A. vazquezae*.
- 6' - Unguis I sin túnica..... 7
- 7 - Sedas E del dente espiniformes, órgano sensorial del Ant. III con sedas Ape y Api cortas..... *A. gnaspinius*..
- 7' - Sedas E del dente normales..... *A. lawrencei*.
- 8 - 2+2 ojos, 3:2:2:2:1 sedas ventrales en el dente, apéndice empodial del unguis III con filamento apical corto..... *A. amorimi*.
- 8' - 1+1 ojos, 3:2:1:1:1 sedas ventrales en el dente, apéndice empodial del unguis III con filamento apical largo..... sp. 2 *Aegla*.

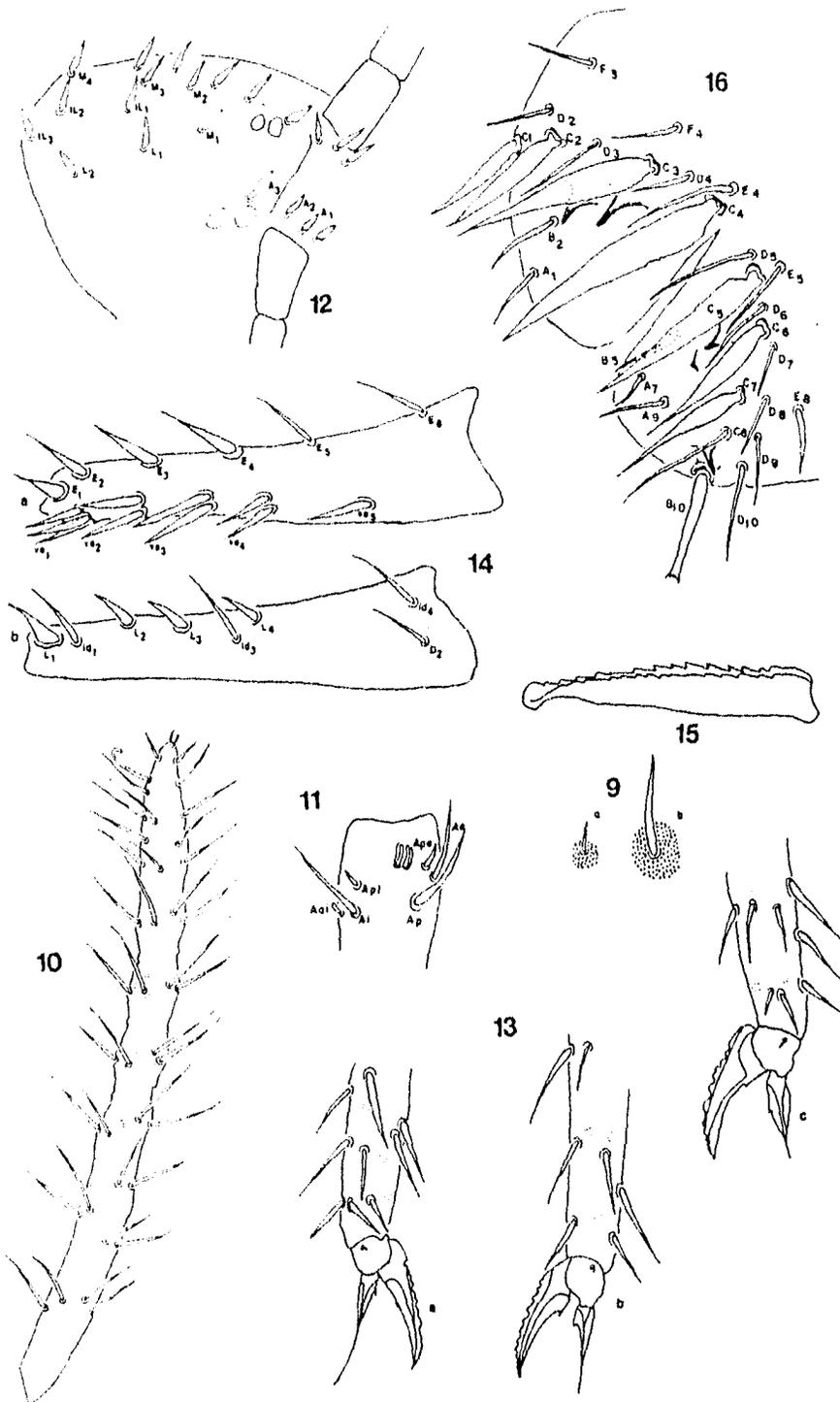
APENDICE III

Figuras 1 - 71, se representan aquí las ilustraciones de las especies descritas en los resultados de este trabajo.



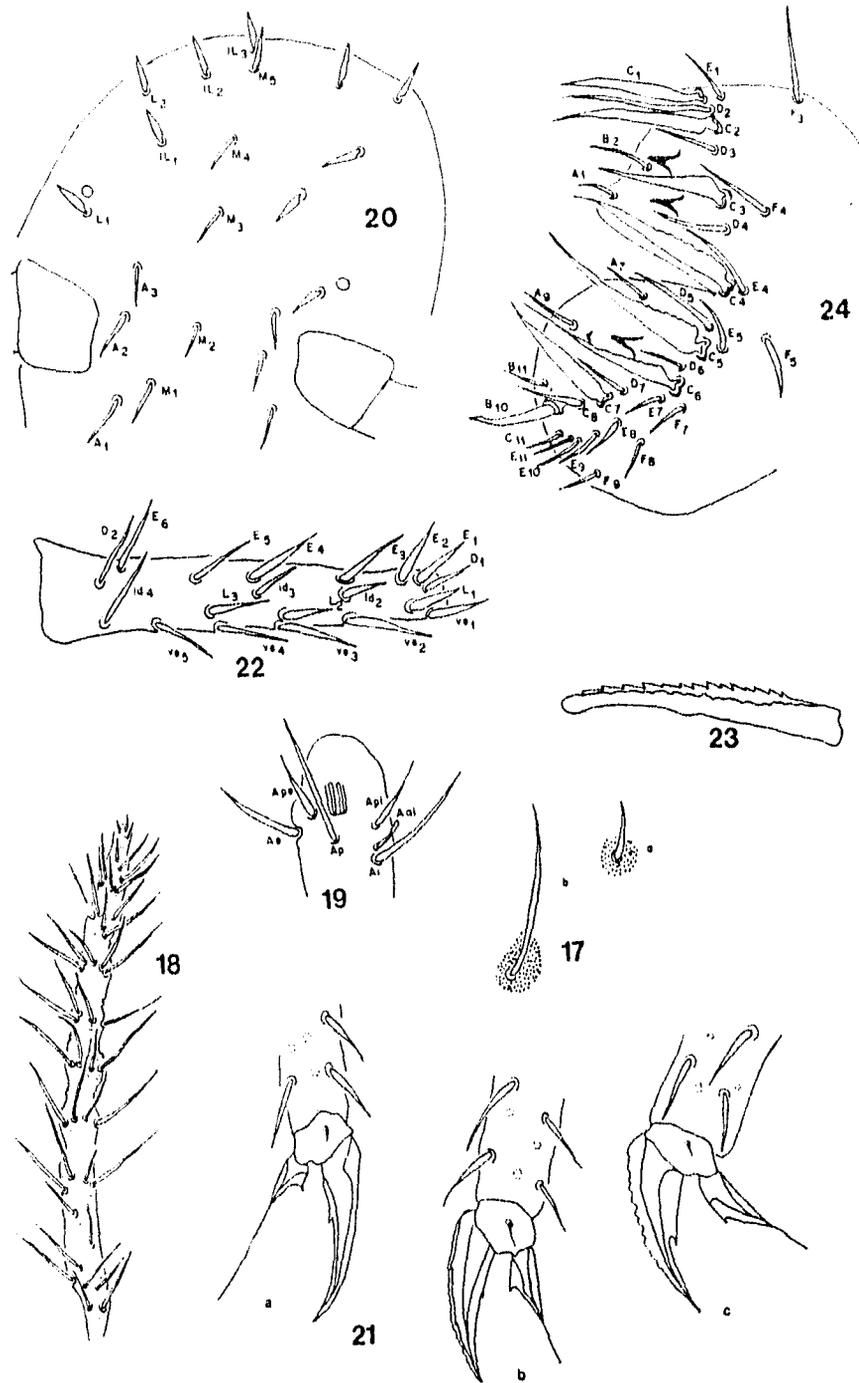
Figs. 1-8. *A. gnaspinius*

1) Sedas del cuerpo: a- parte anterior del grande abdomen, b- parte posterior del grande abdomen; 2) Ant. IV; 3) Organo sensorial del Ant. III; 4) Quetotaxia cefálica dorsal; 5) Tibiotarso: a- pata I, b- pata II, c- pata III; 6) Quetotaxia dental, vista lateral; 7) Mucrón, vista lateral; 8) Quetotaxia de la valva anal, vista lateral.



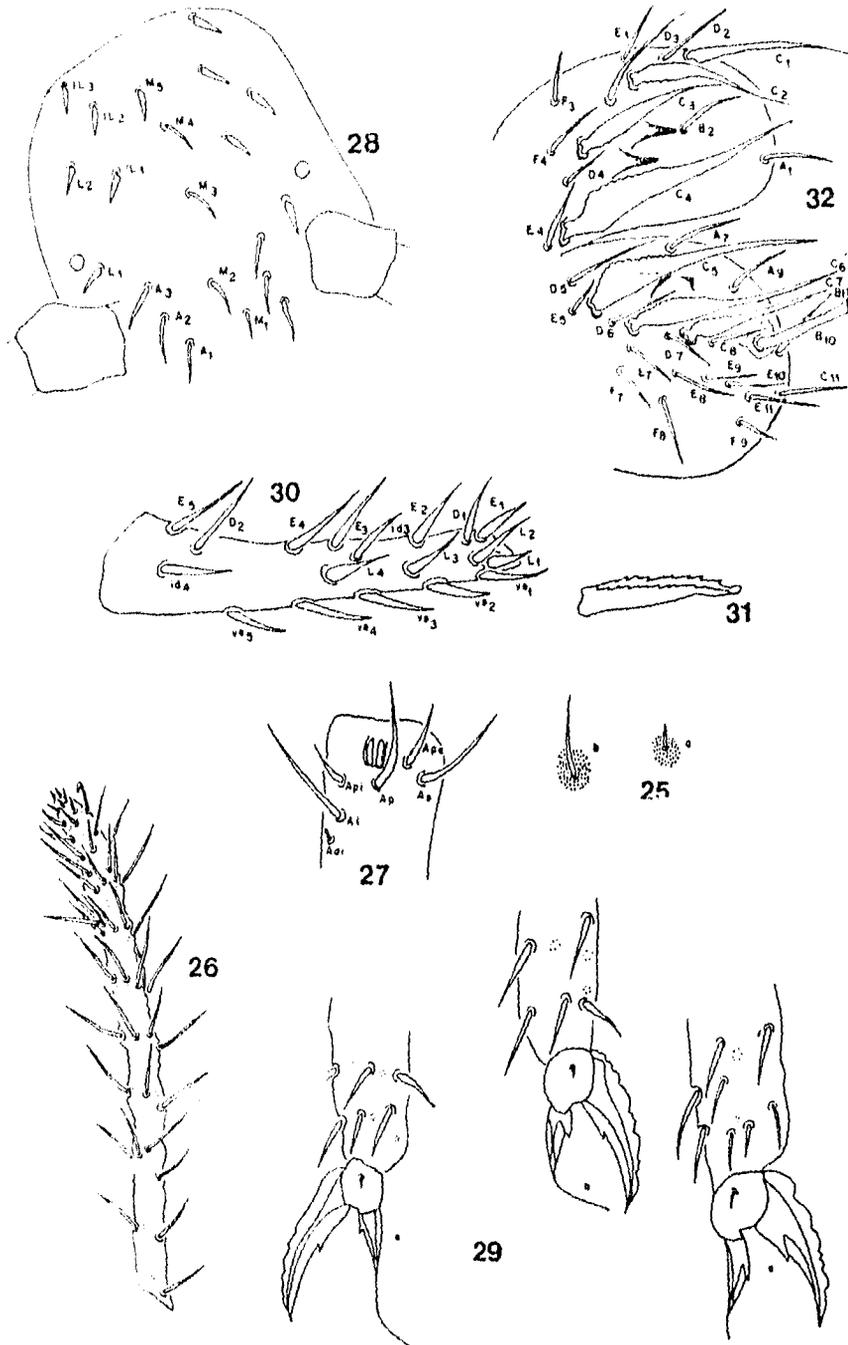
Figs. 9-16. *A. amorimi*

9) Sedas del cuerpo: a- parte anterior del grande abdomen, b- parte posterior del grande abdomen; 10) Ant. IV; 11) Organó sensorial del Ant. III; 12) Quetotaxia cefálica dorsal; 13) Tibiotarso: a- pata I; b- pata II, c- pata III; 14) Quetotaxia del dente: a- sedas ventrales y dorsales externas, b- sedas dorsales laterales y medianas; 15) Mucrón, vista lateral; 16) Quetotaxia de la valva anal, vista lateral.



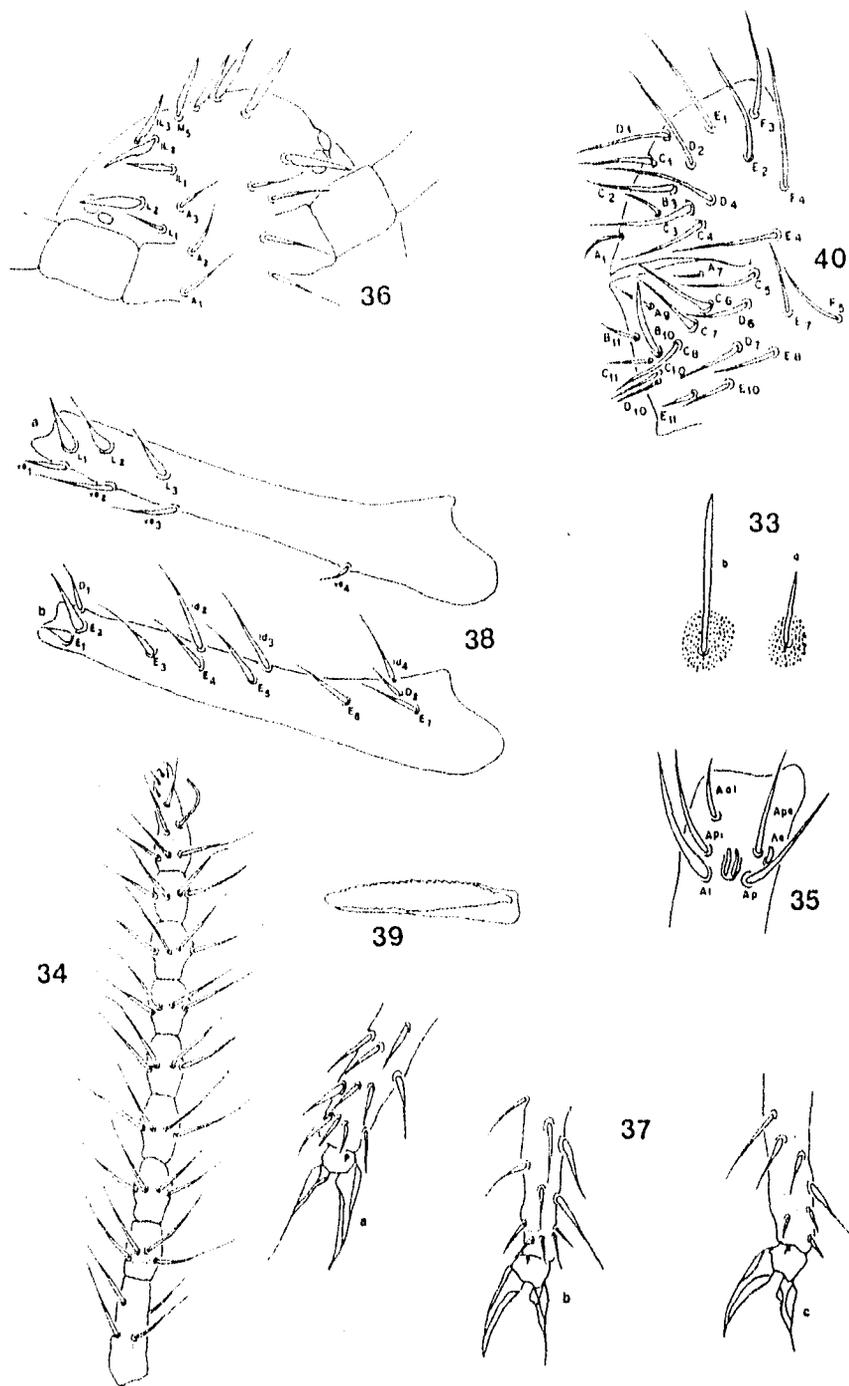
Figs. 17-24. *A. lawrencei*

17) Sedas del cuerpo: a- parte anterior del grande abdomen, b- parte posterior del grande abdomen; 18) Ant. IV; 19) Organo sensorial del Ant. III; 20) Quetotaxia cefálica dorsal; 21) Tibiotarso: a- pata I, b- pata II, c- pata III; 22) Quetotaxia del dente, vista lateral; 23) Mucrón, vista lateral; 24) Quetotaxia de la valva anal, vista lateral.



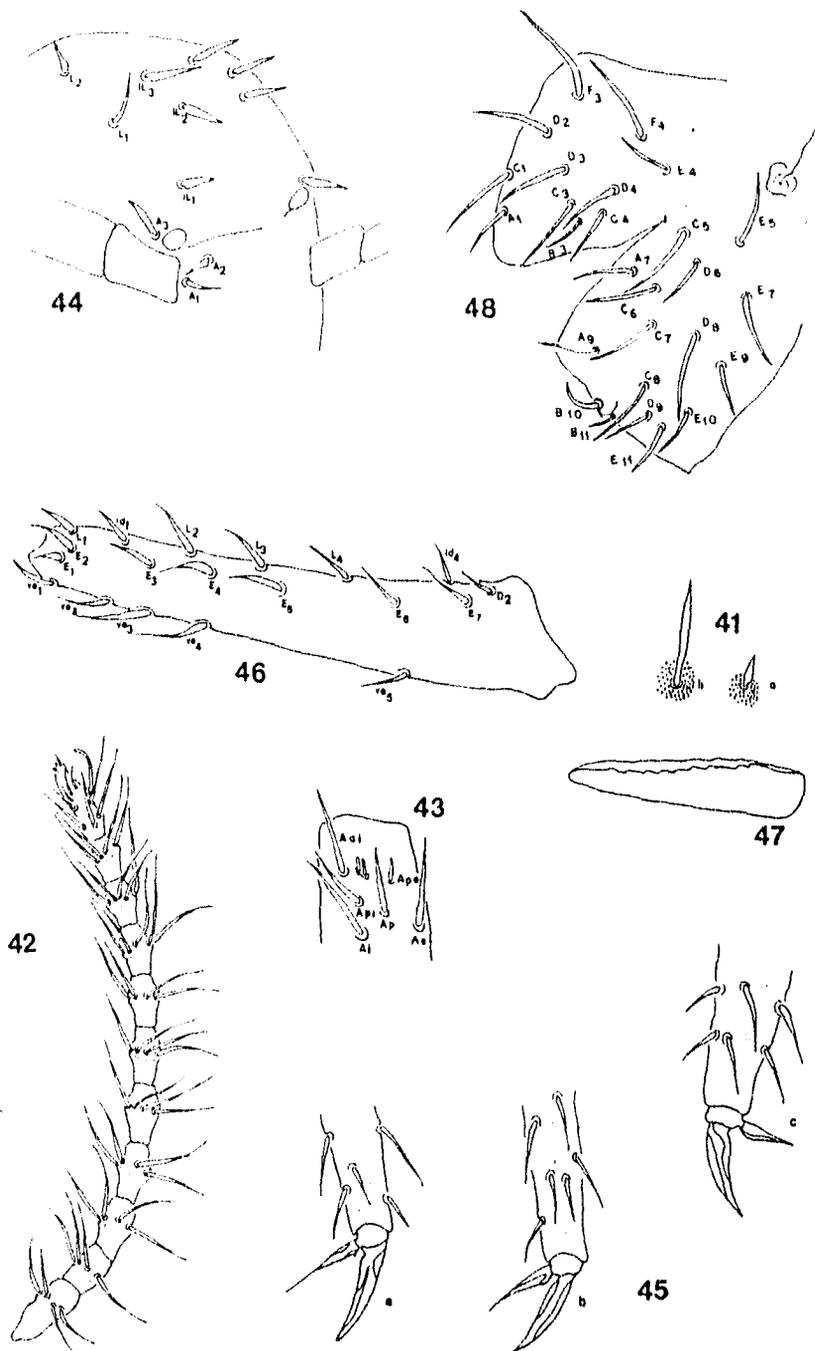
Figs. 25-32. *A. vazquezae*

25) Sedas del cuerpo: a- parte anterior del grande abdomen, b- parte posterior del grande abdomen; 26) Ant. IV; 27) Organo sensorial del Ant. III; 28) Quetotaxia cefálica dorsal; 29) Tibiotarso: a- pata I, b- pata II, c- pata III; 30) Quetotaxia del dente, vista lateral; 31) Mucrón, vista lateral; 32) Quetotaxia de la valva anal, vista lateral.



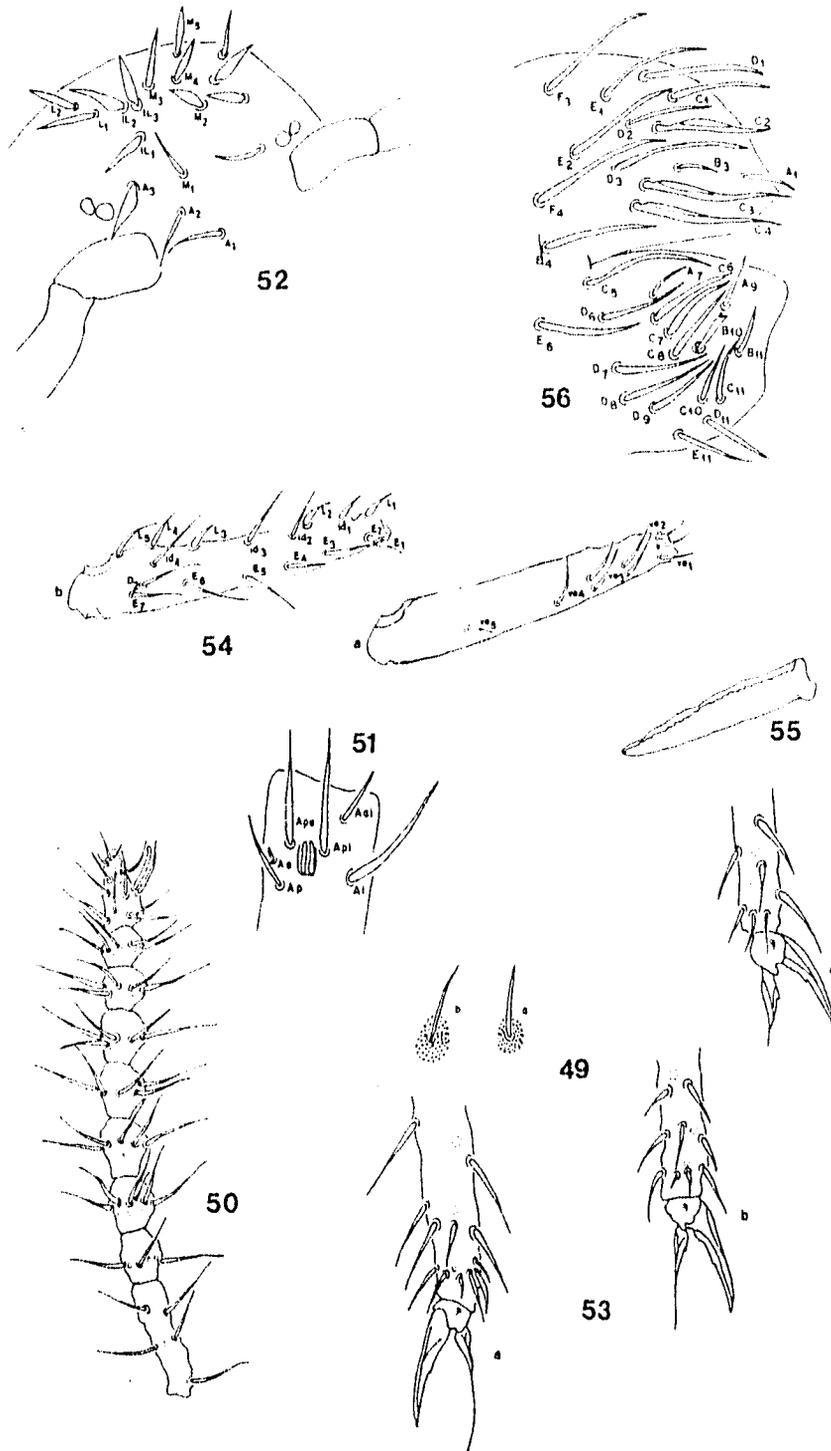
Figs. 33-40. *A. hennigi*

33) Sedas del cuerpo: a- parte anterior del grande abdomen, b- parte posterior del grande abdomen; 34) Ant. IV; 35) Organo sensorial del Ant. III; 36) Quetotaxia cefálica dorsal; 37) Tibiotarso: a- pata I, b- pata II, c- pata III; 38) Quetotaxia del dente: a- sedas ventrales y dorsales laterales, b- sedas dorsales externas y medianas; 39) Mucrón, vista dorsolateral; 40) Quetotaxia de la valva anal, vista lateral.



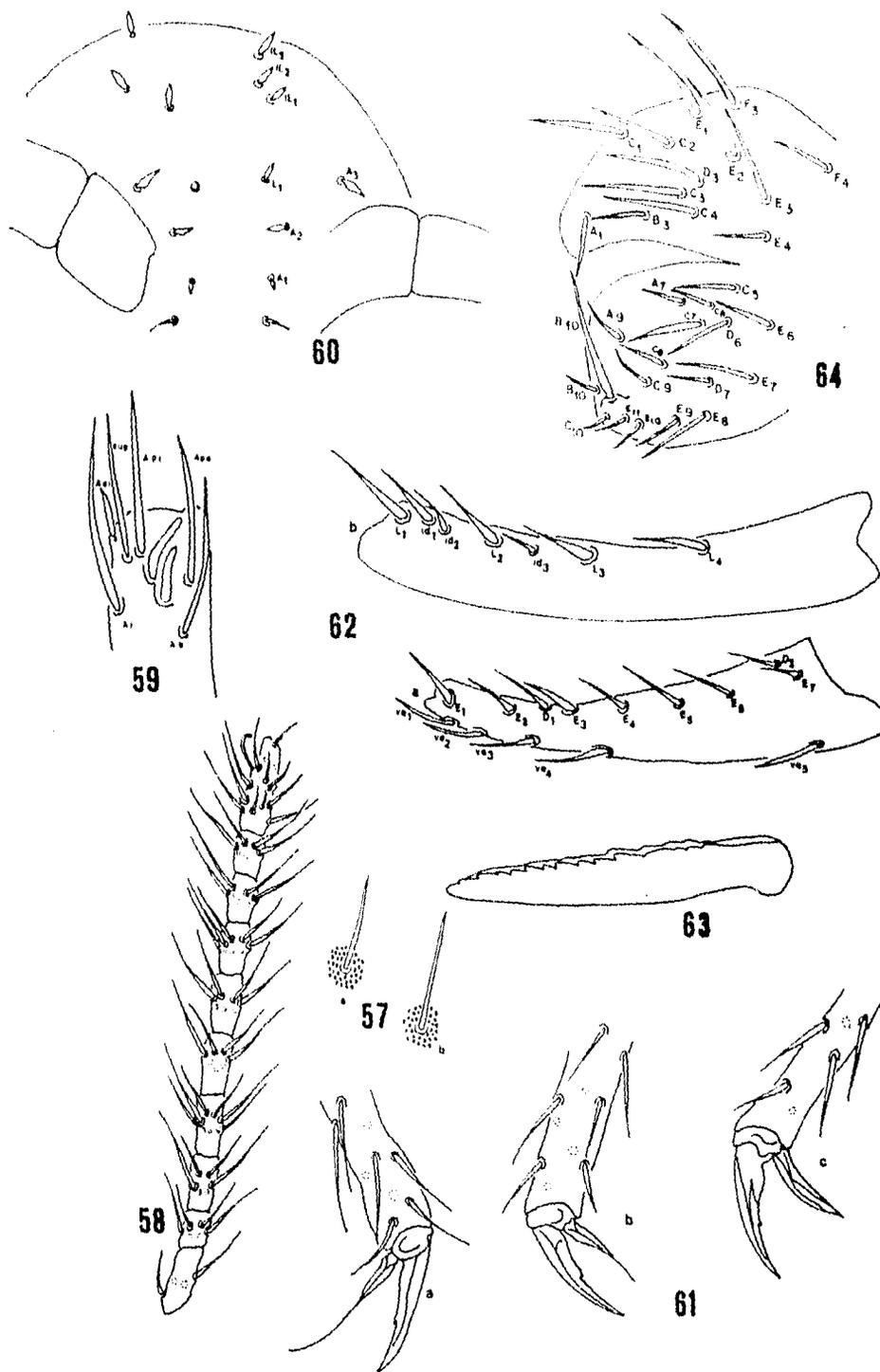
Figs. 41-48. *A. wallacei*

41) Sedas del cuerpo: a- parte anterior del grande abdomen, b- parte posterior del grande abdomen; 42) Ant. IV; 43) Organo sensorial del Ant. III; 44) Quetotaxia cefálica dorsal; 45) Tibiotarso: a- pata I, b- pata II, c- pata III; 46) Quetotaxia del dente, vista lateroventral; 47) Mucrón, vista lateral; 48) Quetotaxia de la valva anal, vista lateral.



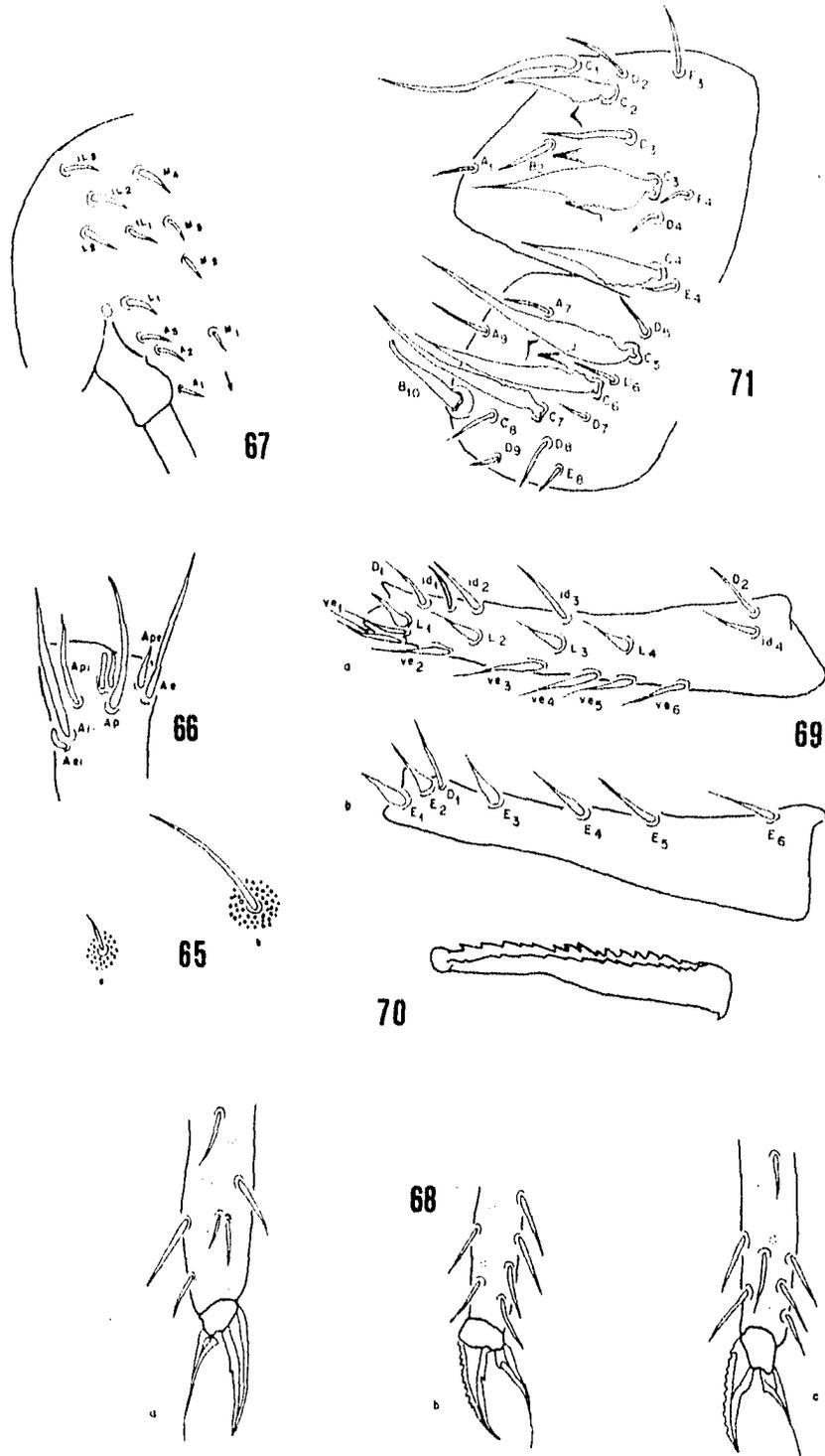
Figs. 49-56. *A. christianseni*

49) Sedas del cuerpo: a- parte anterior del grande abdomen, b- parte posterior del grande abdomen; 50) Ant. IV; 51) Organo sensorial del Ant. III; 52) Quetotaxia cefálica dorsal; 53) Tibiotarso: a- pata I, b- pata II, c- pata III; 54) Quetotaxia del dente: a- sedas ventrales, b- sedas dorsales; 55) Mucrón, vista lateral; 56) Quetotaxia de la valva anal, vista lateral.



Figs. 57-64. Sp. 1 Bonito.

57) Sedas del cuerpo: a- parte anterior del grande abdomen, b- parte posterior del grande abdomen; 58) Ant. IV; 59) Organo sensorial del Ant. III; 60) Quetotaxia cefálica dorsal; 61) Tibiotarso: a- pata I, b- pata II, c- pata III; 62) Quetotaxia del dente: a- sedas dorsales externas y ventrales, b- sedas dorsales; 63) Mucrón, vista lateral; 64) Quetotaxia de la valva anal, vista lateral.



Figs. 65-71. Sp. 2 *Aegla*.

65) Sedas del cuerpo: a- parte anterior del grande abdomen, b- parte posterior del grande abdomen; 66) Organo sensorial del Ant. III; 67) Quetotaxia cefálica dorsal; 68) Tibiotarso: a- pata I, b- pata II, c- pata III; 69) Quetotaxia del dente: a- sedas laterodorsales y ventrales, b- sedas dorsales externas; 70) Mucrón, vista lateral; 71) Quetotaxia de la valva anal, vista lateral.