



---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA DEL GÉNERO  
*PARAPHRYNUS* MORENO  
(ARACHNIDA: AMBLYPYGI: PHRYNIDAE)

# T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
(SISTEMÁTICA)

P R E S E N T A

JESÚS ALFONSO BALLESTEROS CHÁVEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. OSCAR FEDERICO FRANCKE BALLVÉ

MÉXICO, D.F.

ENERO 2010



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.



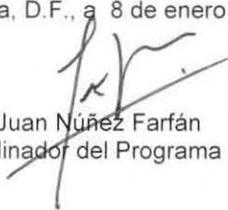
**Dr. Isidro Ávila Martínez**  
**Director General de Administración Escolar, UNAM**  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 28 de septiembre de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)** del alumno **BALLESTEROS CHÁVEZ JESÚS ALFONSO** con número de cuenta **507019435** con la tesis titulada "**SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA DEL GÉNERO PARAPHRYNUS (ARACHNIDA: AMBLYPYGI: PHRYNIDAE)**", realizada bajo la dirección del **DR. OSCAR FEDERICO FRANCKE BALLVÉ**.

Presidente: DR. HARRY BRAILOVSKY ALPEROWITZ  
Vocal: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI  
Secretario: DR. OSCAR FEDERICO FRANCKE BALLVÉ  
Suplente: DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH  
Suplente: DR. JAVIER PONCE SAAVEDRA

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

**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 8 de enero de 2010.

  
Dr. Juan Núñez Farfán  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, la oportunidad para la realización de estudios de posgrado cuya culminación es el presente trabajo de tesis.

Agradezco además al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología el otorgamiento de la beca, que permitió la realización de dichos estudios de posgrado.

Este proyecto gozó de los apoyos de la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) a través del Programa de Apoyo a Estudios de Posgrado (PAEP) y del American Museum of Natural History, New York a través del Theodore Roosevelt Memorial Fund, para la realización de una estancia de investigación.

Agradezco sensiblemente a los miembros de mi comité tutorial, por sus consejos, correcciones, enseñanzas y apoyo a lo largo de este proyecto:

Dr. Oscar F. Francke Ballvé

Dr. Harry Brailovsky Alperowitz

Dr. Javier Ponce Saavedra

## AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A los miembros del jurado revisor del trabajo de tesis, constituido por los miembros del comité tutorial mencionados en la página anterior, la Dra. Helga Ochoterena y el Dr. Juan José Morrone; por sus correcciones y sugerencias, que indudablemente mejoraron la calidad de este texto.

A la Colección Nacional de Arácnidos y la Colección Nacional de Ácaros del Instituto de Biología de la UNAM, por el apoyo en infraestructura, materiales y particularmente por la calidez y atenciones de las personas que ahí laboran: personal, estudiantes y agregados...

A las siguientes colecciones y sus respectivos curadores por el préstamo de algunos de los ejemplares empleados en el desarrollo de este proyecto:

Colección Aracnológica “Luis F. de Armas”, Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca, Oaxaca, México, a cargo del Ing. Marco Antonio Vázquez Dávila.

Invertebrate’s Collection of the Texas Memorial Museum, University of Texas at Austin, Texas, Estados Unidos de América, a cargo de James Reddell.

Invertebrates Zoology Collection (Arachnida), American Museum of Natural History, Nueva York, Nueva York, Estados Unidos de América, a cargo del Dr. Lorenzo Prendini.

Arachnid’s Collection of the Natural History Museum of London, Londres, Inglaterra, a cargo de Janet Beccaloni.

Si alguna virtud existe en este trabajo, lo dedico mi familia: personas notables, bondadosas y de una poco común calidad humana; con quienes poseo una deuda infinita ante la cual, lo único que puedo ofrecer es una inextinguible gratitud y admiración:

Daniel Ballesteros Castillo (mi padre)

Patricia Chávez Ávila (mi madre)

Daniel (mi hermano)

Mónica (mi hermana)

Belén (mi aliento...)



*Paraphrynus raptator* (Pocock)  
Foto: Ballesteros, 2005

## CONTENIDO

Resumen .....	1
Abstract.....	3
Introducción.....	5
Objetivos.....	7
Antecedentes.....	8
Materiales y métodos.....	16
Abreviaturas empleadas en el texto .....	16
Material biológico.....	17
Nomenclatura anatómica .....	17
Medidas.....	20
Análisis filogenético .....	20
Muestreo de terminales.....	24
Grupos externos .....	25
Distribución geográfica.....	27
Biogeografía histórica.....	28
Resultados y discusiones .....	31
Análisis con pesos iguales .....	31
Análisis con pesos implicados .....	44
Taxonomía .....	47
Clave dicotómica para la determinación de las especies de <i>Paraphrynus</i> Moreno.....	48
<i>Paraphrynus robustus</i> (Franganillo 1931) [T.N.V] .....	53
<i>Paraphrynus viridiceps</i> (Pocock 1894).....	55
<i>Paraphrynus</i> sp. nov. 1 .....	57

<i>Paraphrynus</i> sp. nov. 2 .....	63
<i>Paraphrynus aztecus</i> (Pocock 1894) [T. N. V.].....	68
<i>Paraphrynus cubensis</i> Quintero 1983 [T.N.V] .....	70
<i>Paraphrynus mexicanus</i> (Bilimek 1867) [T.N.V.].....	72
<i>Paraphrynus pococki</i> Mullinex 1975.....	75
<i>Paraphrynus</i> sp. nov. 3 .....	77
<i>Paraphrynus emaciatus</i> Mullinex 1975 .....	82
<i>Paraphrynus laevifrons</i> (Pocock 1894) .....	83
<i>Paraphrynus leptus</i> Mullinex 1975.....	85
<i>Paraphrynus macrops</i> (Pocock 1894).....	91
<i>Paraphrynus raptator</i> Pocock 1902.....	92
<i>Paraphrynus williamsi</i> Mullinex 1975.....	95
<i>Paraphrynus baeops</i> Mullinex 1975.....	97
<i>Paraphrynus chacmool</i> (Rowland 1973) .....	99
<i>Paraphrynus chiztun</i> (Rowland 1973) .....	101
<i>Paraphrynus</i> sp. nov. 4 .....	102
<i>Paraphrynus grubbsi</i> Cokendolpher y Sissom 2001.....	106
<i>Paraphrynus</i> sp. nov. 5 .....	107
<i>Paraphrynus reddelli</i> Mullinex 1979.....	112
<i>Paraphrynus velmae</i> Mullinex 1975.....	113
Nomina dubia .....	114
Biogeografía histórica.....	116
Conclusiones.....	124
Literatura citada.....	125

Apéndice I. Homología primaria y nomenclatura de las espinas en la familia Phrynidae .	134
Apéndice II. Argumentación y codificación de los caracteres .....	142
Apéndice III. Matriz y ejemplares depositarios.....	156

## RESUMEN

El género *Paraphrynus* Moreno (Arachnida: Amblypygi: Phrynidae), se distribuye en el continente americano, desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Sudamérica. Se describen cinco especies nuevas y se restituye a *Pa. leptus* Mullinex como especie válida, por lo que el número de especies conocidas para este género se eleva de 17 a 23. Para el resto de las especies se presentan diagnosis, notas y correcciones en caso de ser pertinentes, enlistando e ilustrando en mapas los registros geográficos de cada. Para las especies con suficientes registros (12 especies) se incluye la distribución potencial, inferida a partir de los registros disponibles y 20 variables ambientales.

Se generó una matriz de atributos morfológicos (29 x 177), para construir hipótesis filogenéticas de las especies de *Paraphrynus*, empleando como grupos externos a especies representativas de la subfamilia Phryninae: cuatro especies de *Phrynus* Lamarck y una de *Acanthophrynus* Kraepelin; los cladogramas se orientaron con una especie de *Heterophrynus* Pocock: *H. batesi* perteneciente a la otra subfamilia: Heterophryninae. La matriz se analizó empleando el criterio de parsimonia para elegir los árboles óptimos, y con los esquemas de pesos iguales y pesos implicados, empleando distintos valores de  $k$  para este último. La búsqueda de las hipótesis más parsimoniosas se realizó empleando los métodos tradicionales implementados en el programa TNT, se citan los valores de soporte de Bremer para el análisis de pesos iguales y el porcentaje de recuperación de nodos tras 10,000 replicaciones de Jackknife. Con el escenario de pesos iguales se recuperaron 12 hipótesis igualmente parsimoniosas, en cuyo consenso se recupera a *Paraphrynus* como un grupo monofilético. Dentro de este género se reconocen cuatro clados que son tratados como grupos de especies, denominándolos con el nombre de una especie representativa (*gpos. robustus, velmae, raptator y mexicanus*), sin embargo, dos especies: *Pa. pococki* y *Pa. laevifrons*, tienen una posición incierta respecto a su pertenencia a alguno de los grupos de especies. En lo que respecta a la relación de *Paraphrynus* con los grupos externos, las 12 hipótesis son incongruentes entre sí, algunas muestran a *Phrynus* como un grupo monofilético, mientras que en otras se recupera como un grupo parafilético con *Acanthophrynus* en distinta posición, por lo que el consenso muestra a las cinco terminales

del grupo externo colapsadas en la base cladograma. En el escenario de pesos implicados, la topología con el mayor ajuste se recuperó con un esquema de pesos débil ( $k \geq 14$ ). Esta topología forma parte de las 12 hipótesis igualmente parsimoniosas en el análisis con pesos iguales, por lo que este resultado puede emplearse como un criterio adicional para preferir esta topología sobre las 11 restantes. Esta topología recupera a *Phrynus* como un grupo monofilético, hermano de *Acanthophrynus* y el clado *Phrynus* + *Acanthophrynus* como el clado hermano de *Paraphrynus*. Esta topología resuelve también la ambigüedad en la ubicación filogenética de *Pa. pococki* y *Pa. laevifrons*, la primera es recuperada dentro del grupo *mexicanus* y *Pa. laevifrons* dentro del grupo *raptator*. En general las hipótesis filogenéticas recuperadas en ambos escenarios de pesado de caracteres, presentan altos índices de homoplasia y bajos valores de soporte. A pesar de esto, el nodo que soporta la monofilia del género *Paraphrynus* tiene el mejor valor de soporte en todos los análisis, por lo que es justo afirmar que constituye un grupo monofilético robusto. La adición de caracteres, reevaluación de los caracteres empleados y las hipótesis de homología podrían mejorar los índices y el soporte general de topologías que corroboren o refuten la hipótesis general aquí presentada.

La hipótesis biogeográfica implícita en la filogenia de las especies de *Paraphrynus* no es congruente con la mayoría de las hipótesis biogeográficas publicadas hasta el momento. Sin embargo, estas disimilitudes pueden atribuirse a las diferencias metodológicas de las hipótesis biogeográficas disponibles, particularmente a la delimitación de las áreas.

## ABSTRACT

The genus *Paraphrynus* Moreno (Arachnida: Amblypygi: Phrynidae) occurs in the American continent from the southern United States of America to northern South America. Five new species are described and *Pa. leptus* Mullinex is resurrected, thus the number of known species increases from 17 to 23. Diagnoses, notes, corrections and a list of geographic records are presented for all the known *Paraphrynus* species, and their geographic records plotted on a map. Potential distribution models, constructed from the locality records and 20 environmental variables are included for 12 species.

A morphological data matrix (29 x 177) was constructed for inferring a phylogenetic hypothesis for the species of *Paraphrynus*, using four species of *Phrynus* Lamarck and one species of *Acanthophrynus* Kraepelin as outgroups; and rooting the cladograms with one species of *Heterophrynus* (Pocock), *H. batesi* (Butler). The data were analyzed using parsimony as optimality criteria under both equal and implied weighting schemes, different values of  $k$  were explored in the implied weight analyses. The searches of cladograms were performed using the traditional search strategies implemented in the TNT program; Bremer support values are reported for the optimal hypothesis obtained under the equal weights scheme; also the nodes recuperation percentage after 10,000 replications of Jackknife resampling is reported for the hypothesis recovered under both equal and implied weighting schemes. Twelve equally parsimonious hypotheses were recovered under the equal weight scheme; its strict consensus tree recovers *Paraphrynus* as a monophyletic group. Four clades are recognized within the genus, which are here treated as species-groups, and are named after a representative species (*robustus*, *velmae*, *raptator* and *mexicanus* groups). However, two species: *Pa. pococki* and *Pa. laevifrons*, possess a doubtful position within any of those species-groups. Regarding the relationship of *Paraphrynus* with the outgroups, the twelve equally parsimonious hypothesis are not congruent with each other, some of them recover *Phrynus* as a monophyletic group, and others recover it as paraphyletic with *Acanthophrynus* in different positions, thus the consensus tree shows the outgroup terminals collapsed at the cladogram base. Under the implied weighting analyses, the fittest topology was recovered using a mild weighting scheme ( $k \geq 14$ ). The fittest topology was also recovered within the 12 equally parsimonious hypotheses under equal weights. Thus we could use the implied weighting result as a criterion for preferring one particular

topology. The fittest implied weight topology shows *Phrynus* as a monophyletic taxon and as the sister group *Acanthophrynus*, being the clade *Phrynus*+ *Acanthophrynus* the sister group of *Paraphrynus*; the position of *Pa. pococki* is solved as a basal taxon within the *mexicanus* species-group, and *Pa. laevifrons* within the *raptator* species-group. The phylogenetic hypotheses recovered under both equal and implied weighting schemes, show relatively high levels of homoplasy and low support values. Nevertheless, the node which constitutes the genus *Paraphrynus* is shown as one of the best supported in all the analyses essayed; thus the genus constitutes a robust monophyletic group. The addition of characters, the reevaluation of the characters and the homology hypotheses implied might improve the indexes and the general support of the topologies, corroborating or refuting the phylogenetic hypothesis herein recovered.

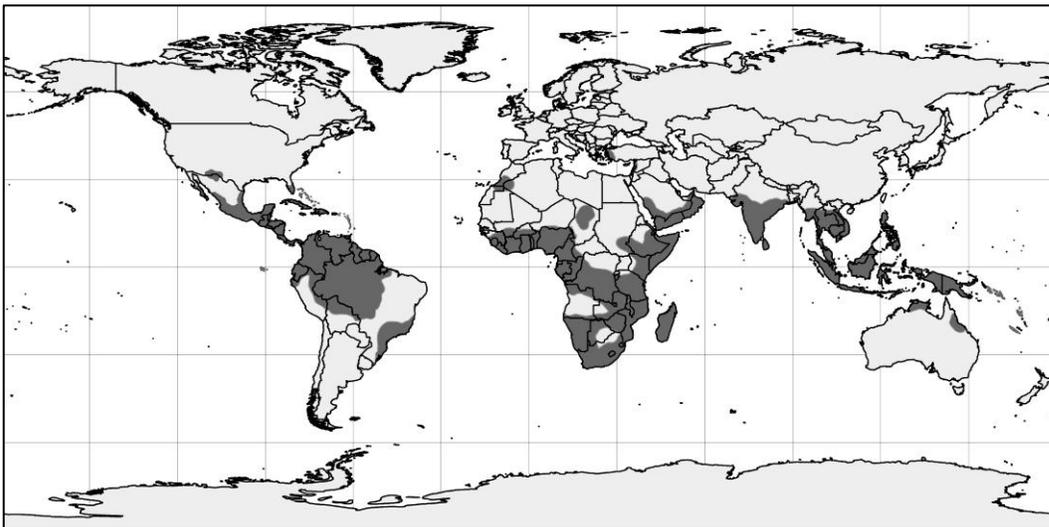
The biogeographical history of the areas implicit in the phylogeny of the species belonging to *Paraphrynus* is rather incongruent with some of the area relationships hypotheses published for the region. However such disparities might be explained by methodological discrepancies within the different biogeographical hypotheses, particularly in the delimitation of the terminal areas.

## INTRODUCCIÓN

Los ambliopípidos son arácnidos poco conocidos, aplanados dorsoventralmente, con pedipalpos raptos armados con numerosas espinas. A pesar de su aspecto amenazador y la fama generalizada de ser extremadamente ponzoñosos, son organismos completamente inocuos para el ser humano.

La relación de este orden con el resto de los órdenes de arácnidos es controversial. Algunos autores consideran que Amblypygi constituye el grupo hermano de las arañas verdaderas (orden Araneae), conformando el clado Labellata (Weygoldt 1998, 2000; Weygoldt y Paulus, 1979; Wheeler y Hayashi, 1998), mientras que otros consideran que son más afines filogenéticamente a los órdenes Uropygi y Schizomida, conformando juntos el clado denominado Pedipalpi (Giribet *et al.*, 2002; Shultz, 1990, 2007).

Actualmente, las 158 especies descritas del orden Amblypygi se dividen en cinco familias y 17 géneros (Harvey, 2007). Los ambliopípidos habitan en las regiones tropicales y húmedas del globo (fig. 1). Se les encuentra principalmente en selvas húmedas, aunque existen algunas especies que habitan zonas desérticas y semidesérticas. Son además un componente común de las comunidades que habitan en las cuevas, y algunas especies son habitantes obligados de este tipo de ambiente.



**Figura 1.** Distribución aproximada del orden Amblypygi en el mundo. El área oscura representa la distribución actual de los miembros de este orden, fue dibujada a mano a partir de la distribución de las especies citadas en Harvey (2003). Este mapa es sólo esquemático y no pretende ser exhaustivo o preciso.

En el continente Americano se encuentran tres de las cinco familias: Charinidae, Phrynichidae y Phrynidae. Los miembros de la familia Phrynidae se distribuyen principalmente en dicho continente, con la única excepción de una especie que habita en el sudeste asiático (Harvey, 2002b). La familia Phrynidae es la única que posee representantes distribuidos ampliamente en Centroamérica y Norteamérica; se divide a su vez en dos subfamilias, Heterophryninae, con un solo género, *Heterophrynus* Pocock, y Phryninae, con tres géneros, *Acanthophrynus* Kraepelin, *Phrynus* Lamarck y *Paraphrynus* Moreno.

El género *Paraphrynus* se distribuye en el continente americano desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte del Sudamérica, y en las Antillas mayores. Dentro de la familia Phrynidae, este género es el que agrupa el mayor número de especies troglobias (seis, de acuerdo con Cokendolpher y Sissom, 2001). Además de la existencia de las especies que actualmente constituyen el género, poco o nada se sabe sobre cualquier aspecto de la biología de estos organismos.

*Paraphrynus* y *Phrynus* son géneros muy similares morfológicamente y prácticamente comparten el mismo intervalo de distribución geográfica. Actualmente se emplea un sólo atributo para distinguir un género de otro: el número de espinas entre las dos espinas mayores del dorso de la patela de los pedipalpos (tibia *auctorum*), dos en *Paraphrynus* y una en *Phrynus*.

## OBJETIVOS

Los objetivos del presente trabajo son:

1. Revisar la taxonomía y distribución de las especies que constituyen el género *Paraphrynus*, realizando las adiciones y correcciones pertinentes.
2. A partir de evidencia morfológica poner a prueba la monofilia del género *Paraphrynus* y generar hipótesis de las relaciones filogenéticas entre sus especies.
3. Establecer las sinapomorfías del género *Paraphrynus* y las relaciones que sostienen entre sí las especies de este género, que pudieran justificar su división en grupos de especies.
4. Discutir las implicaciones biogeográficas de la filogenia de las especies de *Paraphrynus*.

## ANTECEDENTES

La historia taxonómica de *Paraphrynus* está íntimamente entrelazada con la de *Phrynus*. Este último nombre ha protagonizado una difícil y confusa historia nomenclatural que persiste hasta nuestros días (cf. Butler, 1873, 1879; Harvey, 2002a, 2002b; 2003; Karsch, 1879; Koch, 1850; Kraepelin, 1895, 1899; Pocock, 1894, 1900, 1902a, 1902b; Quintero, 1981, 1982; Rowland, 1973).

Desde finales del siglo XVIII y hasta finales del XIX, las especies de ambliopígidios americanos se describieron en combinación con alguno de los siguientes nombres: *Phalangium* L., *Tarantula* Fabricius, *Phrynus* Lamarck, *Admetus* Koch y *Neophrynus* Kraepelin. Dicha heterogeneidad y desacuerdo entre los autores tiene sus raíces en la identidad de *Phalangium reniforme* Linnaeus, en cuya descripción se establece que esta especie habita en América (Linnaeus, 1758).

La descripción original de *Phalangium reniforme* se basó en un ejemplar depositado en el “*Museum Ludovicae Ultricae*” (M. L. U.) y en la figura y descripción de una especie publicada en “*The civil and natural history of Jamaica*” (Browne, 1756, aunque de acuerdo con esta obra el ejemplar no proviene de Jamaica sino de la isla de Antigua). Hoy en día se considera que el ejemplar del M. L. U. examinado por Linnaeus es el tipo de *Phalangium reniforme* L., y es correspondiente con una especie que habita en India (Pocock, 1902a), actualmente denominada *Phrynichus ceylonicus* (Weygoldt, 2000). Linnaeus incluyó dentro de este género a *Phalangium opilio* L. y a *Phalangium caudatum* L., que actualmente se encuentran clasificadas en los ordenes Opiliones y Uropygi, respectivamente.

Posteriormente Olivier (1791), restringió el nombre *Phalangium* para los “*faucheurs*” (segadores, Opiliones), manifestando que el resto de los miembros de *Phalangium* “*auctorum*” debiesen ser separadas en dos géneros nuevos a los que informalmente refiere como “*galeodes*” y “*phrynes*” (Solifugae y Pedipalpi, respectivamente).

Poco después se publicó el nombre *Tarantula* Fabricius (Fabricius, 1793), y posteriormente *Phrynus* Lamarck (este último refiriendo la autoría del nombre a Olivier; Lamarck, 1801). Ambos autores incluyeron a *Phalangium reniforme* Linnaeus en sus géneros, y puesto que la designación de tipos nomenclaturales no era una práctica común en la época, la

interpretación de la identidad de estos géneros es controversial. De acuerdo con Pocock (1902a), errores de determinación de *Phalangium reniforme* se encuentran involucrados. Karsch (1879) designó subsecuentemente las especies tipo de *Tarantula*: *Tarantula pumilo* Koch (= *Phalangium reniformis* L. *sensu* Pallas 1772, no *Phalangium reniforme* L.) y de *Phrynus*: *Phalangium palmatum* Herbst. El siguiente género introducido para los ambliopígididos americanos fue *Admetus* Koch, 1850 (especie tipo *Phalangium palmatum* Herbst, por designación subsecuente de Simon, 1892) y por último *Neophrynus* Kraepelin, 1895 (especie tipo *Phalangium palmatum* Herbst, por designación original). Al estar basados en el mismo tipo nomenclatural, *Phrynus*, *Admetus* y *Neophrynus* constituyen sinónimos objetivos, debiendo considerarse válido el primero en apego al principio de prioridad. Sin embargo, el problema no culmina aquí, puesto que la identidad de *Phalangium palmatum* es también dudosa. Quintero (1981, 1982) concluyó que *Phalangium palmatum* correspondía con *Phrynus operculatus* Pocock, sometiendo una petición a la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica para la preservación de *Phrynus operculatus* contra la prioridad de *palmatum*. Actualmente se considera a *Phrynus operculatus* como la especie tipo de *Phrynus*.

Pocock (1894) dividió el género *Phrynus* (como *Tarantula*) con la introducción de dos nombres: *Heterophrynus* Pocock (especie tipo por designación original *Phrynus cheiracantus* Gervais), y *Phrynopsis* Pocock (especie tipo por designación original *Phrynopsis spinifrons* Pocock). Kraepelin (1895) sinonimizó *Phrynopsis spinifrons* con *Phrynus coronatus* Butler, y posteriormente descubrió que el nombre *Phrynopsis* se encontraba preocupado [Kraepelin 1899, *Phrynopsis* Fitzinger 1843(Reptilia)] proponiendo en sustitución el nombre *Acanthophrynus* Kraepelin.

A principios del siglo XX, *Phrynus* fue dividido de nuevo con la introducción de *Hemiphrynus* Pocock (Pocock 1902a). Este género incluía cuatro especies anteriormente descritas (Pocock, 1894), originalmente en combinación con *Tarantula*: *T. laevifrons* Pocock (especie tipo de *Hemiphrynus* por designación original), *T. azteca* Pocock, *T. macrops* Pocock y *T. viridiceps* Pocock. Ese mismo año, Pocock (1902b) describió una nueva especie: *Hemiphrynus raptator*, y señaló que *Phrynus fuscimanus* Koch (incluyendo

a *Phrynus mexicanus* Bilimek 1867 como su sinónimo) correspondía a *Hemiphrynus*, aunque su identidad específica era dudosa.

De acuerdo con Harvey (2003), Franganillo describió entre 1926 y 1936 las siguientes especies de *Hemiphrynus* de la isla de Cuba: *H. robustus* Franganillo 1931, *H. intermedius* Franganillo 1926, *H. nudus* Franganillo 1931 y *H. laevifrons* var. *subespinosus* Franganillo 1936. Además registró para Cuba la presencia de *H. aztecus* y *H. raptator* (Franganillo Balboa, 1935). Actualmente sólo *Paraphrynus robustus* es considerada válida. Aunque los ejemplares de la colección de Franganillo se conservan, aparentemente estos se encuentran asociados con un número cuyo catálogo se encuentra perdido, por lo que es imposible establecer con certeza cuáles son los ejemplares tipo de cada una de estas especies descritas por Franganillo (Mullinex, 1975; Quintero, 1983a; Armas, 1984).

Moreno (1940) descubrió que el nombre *Hemiphrynus* constituía un homónimo de un género de coleóptero con prioridad (*Hemiphrynus* Horn 1889), y propuso el nombre *Paraphrynus* para sustituirlo.

Dos especies posteriormente descritas, fueron erróneamente asociadas con *Paraphrynus*: *Hemiphrynus machadoi* Fage 1952 y *Hemiphrynus corderoi* Mello-Leitão 1946 (Harvey, 2003). *H. machadoi* fue posteriormente clasificada dentro del género *Phrynus* por Quintero (1983a); aunque la posición filogenética de esta especie es incierta (Weygoldt, 1999), es actualmente clasificada en la familia *Phrynichidae*, en un género exclusivo para esta especie: *Xerophrynus* Weygoldt. Por su parte, *H. corderoi* fue excluido de *Paraphrynus* por Mullinex (1975), considerando que esta especie correspondía con *Phrynus* y posteriormente fue sinonimizada con *Phrynus pulchripes* (Pocock) por Quintero (1981).

En 1973, Rowland describió dos especies troglófilas en el género *Tarantula* que poco después fueron reconocidas como correspondientes a especies de *Paraphrynus*.

El único tratado taxonómico que existe para el género, fue realizado por C. L. Mullinex (1975), reconociendo 13 especies, siete de las cuales fueron originalmente descritas en ese trabajo e incluye redescriptiones del resto de las especies a partir de los ejemplares tipo, o topotipos. Este trabajo es actualmente la principal fuente de referencia taxonómica para las especies de este género. Aunque Mullinex no examinó ni describió las especies descritas

por Rowland (1973), la autora reconoció que éstas eran especies válidas y congénicas con el resto de las especies de *Paraphrynus*.

Posterior al trabajo de revisión publicado por Mullinex, han sido pocas las contribuciones taxonómicas para este género. Mullinex (1979), publicó la descripción de una especie más. Ese mismo año, Quintero (1979) propuso a *Paraphrynus leptus* Mullinex, como sinónimo de *Paraphrynus emaciatus*, y en 1983a, este mismo autor colocó a *Paraphrynus astes* Mullinex, como sinónimo de *Paraphrynus robustus* (Franganillo) y elevó la “forma cubana” de *Paraphrynus mexicanus* al rango de especie, bajo el nombre de *Paraphrynus cubensis*. Cokendolpher y Sissom (2001), describieron *Paraphrynus grubbsi* de Oaxaca, este trabajo constituye la última adición taxonómica a este género.

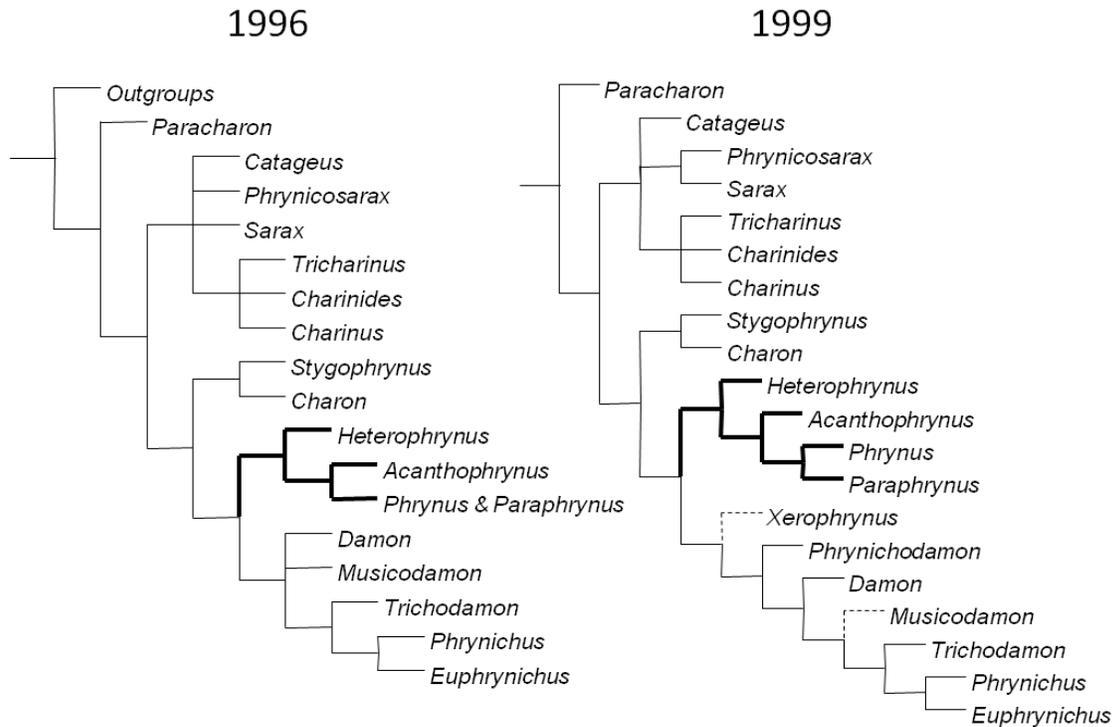
Otros trabajos publicados presentan listados de especies, notas y registros nuevos para algunas especies de *Paraphrynus* como parte de trabajos faunísticos de alguna región particular (Armas, 2003, 2006a, 2006b; Ávila-Calvo y Armas, 1997; Armas y Maes, 2000; Armas *et al.* 2004; Reddell, 1981; Viquez y Armas, 2006).

Aunque el cladismo es uno de los paradigmas centrales de la taxonomía moderna, no es sorprendente que existan pocos trabajos que incorporen los métodos de la sistemática filogenética en el estudio particular de este orden de arácnidos, por lo demás, poco estudiados (Harvey, 2002a, 2007).

Quintero (1986), presentó una hipótesis filogenética preliminar de los ambliopígididos “pulvinados” (pues comparten la presencia de una estructura denominada pulvilo, distal a las uñas de las patas ambulacrales), a los que concedió la categoría de suborden denominándolo Pulvillata, (géneros: *Charon*, *Stygophrynus*, *Sarax*, *Phrynichosarax* (= *Sarax*), *Charinus*, *Charinides* (= *Charinus*), *Tricharinus* (= *Charinus*), *Catageus* y *Paracharon*), empleando evidencia de 17 caracteres morfológicos. El autor no presenta una metodología detallada y se basa en la polarización *a priori* de los caracteres, el mismo autor señala al respecto: “Es una interpretación tentativa que sólo refleja mi estado actual de conocimientos,…”.

Weygoldt (1996) generó un cladograma con 18 terminales representando los géneros y el grupo externo, a partir de 29 caracteres morfológicos (fig. 2). Dicha hipótesis filogenética es la principal evidencia para el sistema de clasificación familiar actualmente en uso. La

principal diferencia entre este sistema de clasificación y los anteriormente empleados es el reconocimiento de que los amblipígididos que presentan pulvilo en las patas ambulacrales y que anteriormente constituían un suborden (Pulvillata, *sensu* Quintero, 1986) constituyen un grupo parafilético. En lo que respecta a Phrynidae, Weygoldt encontró que esta familia constituye un grupo natural, que junto con Phrynichidae constituyen la superfamilia Phrynoidea (=Apulvillata). Con respecto a la relación entre los géneros de Phrynidae, los resultados muestran que *Heterophrynus* constituye el grupo hermano de Phryninae (*Acanthophrynus*, *Phrynus*, *Paraphrynus*) y *Acanthophrynus* es a su vez el grupo hermano de *Phrynus* y *Paraphrynus*. Estos últimos fueron empleados en ese trabajo como el mismo taxón terminal (i. e. *Phrynus* + *Paraphrynus*), en la metodología dicho autor no explica si revisó material de ambos géneros, y se limita a indicar que algunos caracteres presentes en especies de los dos géneros, pueden sugerir que alguno de ellos, o ambos, sean parafiléticos. Finalmente el autor menciona al respecto *verbatim*: “*Phrynus* and *Paraphrynus* are two closely related genera the relationships of which are completely obscure” (p. 198, *op. cit.*). Weygoldt (1999, 2000) presentó otro cladograma (fig. 2), con las siguientes diferencias en los taxones terminales: *Paraphrynus* y *Phrynus* como terminales diferentes, e incluye a los géneros *Xerophrynus* Weygoldt y *Phrynicodamon* Weygoldt. El esquema general es el mismo, con sutiles diferencias dentro de Charinidae y Phrynichidae. Los trabajos publicados con hipótesis filogenéticas para la jerarquía de especies de Phrynidae son, como debe suponerse, aún más escasos. En un sentido estricto los esquemas filogenéticos de este tipo presentes en la literatura, carecen del rigor metodológico y resolución necesaria para justificar la monofilia de cualquiera de los géneros de Phrynidae o las relaciones interespecíficas.



**Figura 1.** Relaciones filogenéticas entre los géneros del orden Amblypygi (modificado de Weygoldt, 1996, 1999). Con ramas más gruesas se resalta el clado que constituye la familia Phrynidae, en líneas punteadas se representan los taxones cuya posición en el esquema filogenético es dudosa (ver Weygoldt, 1996 para detalles y sinapomorfías). Las diferencias topológicas entre ambas versiones son sutiles, principalmente debido a la adición de *Xerophrynus*, *Phrynichodamon* y *Paraphrynus* como terminales en la versión de 1999. Actualmente se considera que *Sarax* (= *Phrynichosarax*), y que *Charinus* (= *Tricharinus*, *Charinides*) (cf. Harvey, 2003).

Mullinex (1975) no aborda las relaciones filogenéticas entre las especies, sin embargo, menciona en sus discusiones que el género puede ser dividido de acuerdo a algunas similitudes morfológicas, en tres grupos a los que denominó por su especie representativa: grupo *laevifrons* (*Pa. laevifrons*, *Pa. astes*, *Pa. viridiceps*), grupo *aztecus* (*Pa. aztecus*, *Pa. velmae*, *Pa. baeops*, *Pa. mexicanus*, *Pa. pococki*) y grupo *raptator* (*Pa. raptator*, *Pa. macrops*, *Pa. williamsi*, *Pa. leptus*, *Pa. emaciatus*).

Quintero (1980a), en su revisión del género *Acanthophrynus*, presenta una breve discusión sobre las afinidades filogenéticas entre los ambliopígididos “carentes de pulvilo” (no pulvilados o apulvillata), que incluye las actuales familias Phrynidae y Phrynichidae. Dicha discusión se presume que se basó en el análisis de 35 caracteres y su distribución en todas las especies entonces válidas de ambliopígididos carentes de pulvilo, cuyos resultados serían presentados de manera más amplia en un trabajo posterior. Quintero menciona que *Phrynus*

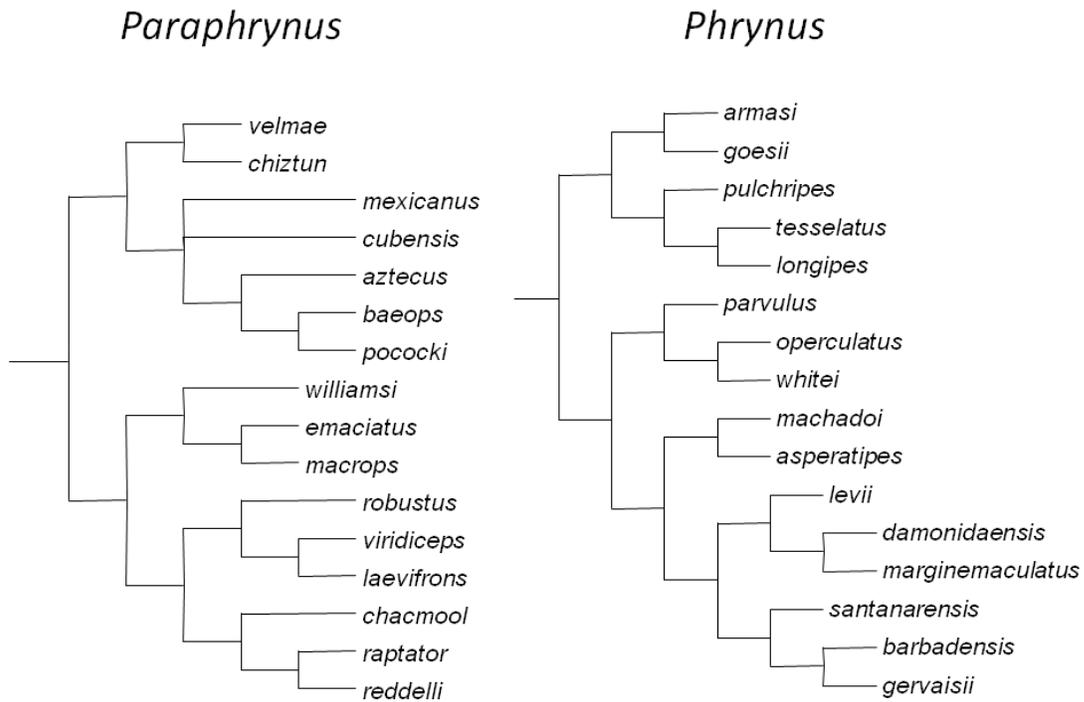
y *Paraphrynus* constituyen los géneros de ambliopígididos no pulvinados más “avanzados” y cercanamente relacionados. Menciona además que *Paraphrynus* posee una historia evolutiva más reciente que la de *Phrynus*. Dicha opinión se basa en la interpretación de que la proporción de estados de carácter apomórficos presentes en especies de cada género (mayor en *Paraphrynus* que en *Phrynus* para los tres estados citados) apuntan en el sentido antes mencionado. Poco después (Quintero, 1980b) apareció publicado un resumen que hace alusión a dichos resultados, o algunos similares puesto que estos se limitan a los ambliopígididos del continente Americano, sin embargo, este breve resumen no proporciona ningún resultado concreto.

En 1983a, Quintero esquematizó en dos cladogramas separados, las relaciones filogenéticas entre 16 especies de *Paraphrynus* y 16 de *Phrynus* (fig. 3). La metodología empleada por Quintero para la construcción de los cladogramas no es explícita, no presenta matriz ni listado de caracteres, pero a juzgar por el texto se basa en la distribución de 17 caracteres. El análisis presentado por este autor inicia con la “conveniente” (*sic*) suposición de que cada género constituye un grupo natural. Curiosamente, la dicotomía basal en los cladogramas de ambos géneros se basa en el mismo carácter: la presencia/ausencia de la espínula dorsal del tarso de los pedipalpos. Al respecto, Quintero discutió que puesto que no existía evidencia de que dicha espina fuese homóloga en ambos géneros, prefería asumir que habían adquirido dicha espínula de manera independiente.

Con respecto a *Paraphrynus*, se observa que el cladograma de Quintero (1983a) es bastante congruente con los grupos reconocidos por Mullinex (1975). La principal diferencia entre ambas propuestas, es que el grupo “*raptator*” sensu Mullinex se muestra parafilético, puesto que el grupo “*laevifrons*” se encuentra incluido dentro del primero.

La consideración de la evidencia que actualmente existe, y la carencia de hipótesis filogenéticas robustas y con la correcta resolución, plantea la posibilidad de que *Phrynus* o bien *Paraphrynus*, no constituyan géneros monofiléticos. El propósito principal del presente trabajo es poner a prueba si el género *Paraphrynus* constituye un grupo monofilético, definir cuáles son las sinapomorfías que lo caracterizan, las relaciones que sostienen las distintas especies que lo constituyen y sus implicaciones biogeográficas. Por último se discuten las perspectivas sobre el conocimiento de este grupo, las consecuencias

de los resultados en el sistema de clasificación actual y se exploran algunas propuestas para resolverlas.



**Figura 2.** Hipótesis de las relaciones filogenéticas de 16 especies de *Paraphrynus* y de 16 especies de *Phrynus* (modificadas de Quintero, 1983a). Nótese la presencia de la especie africana *Phrynus machadoi* (Fage), actualmente clasificada en el género *Xerophrynus* Weygoldt (Phrynichidae).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Abreviaturas empleadas en el texto

AMP = Árboles más parsimoniosos.

c. = Carácter.

cs. = Carácteres.

CINZ = Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, (ICZN, 1999).

ICZN= Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (por sus siglas en inglés).

T.N.V. = *Typus non vidi*, el ejemplar o ejemplares tipo no fue examinado.

*P.* = *Phrynus* (usado en combinación con epíteto específico)

*Pa.* = *Paraphrynus* (usado en combinación con epíteto específico).

CNAN = Colección Nacional de Arácnidos, Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, D. F., México.

CALFA = Colección Aracnológica “Luis F. de Armas”, Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca, Oaxaca, México.

TMM = Invertebrate Collection of the Texas Memorial Museum University of Texas at Austin, Texas, Estados Unidos de América.

AMNH = Invertebrate Zoology Collection (Arachnida), American Museum of Natural History, Nueva York, Nueva York, Estados Unidos de América.

NHML = Arachnid Collection of the Natural History Museum of London, Londres Inglaterra.

MCZ = Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachussets, Estados Unidos de América.

IES = Instituto de Ecología y Sistemática, La Habana, Cuba.

## Material biológico

Los análisis y registros de las especies aquí presentados parten de la revisión de ejemplares depositados en colecciones científicas. Se examinaron, separaron e identificaron ejemplares de *Paraphrynus* depositados en las siguientes colecciones: CNAN, CALFA, TMM, AMNH, NHML. De esta última institución sólo se examinó el acervo de ejemplares tipo. En el caso de ejemplares tipo no examinados se citan las siglas de la colección depositaria: MCZ, IES.

## Nomenclatura anatómica

La nomenclatura esquelética y apendicular sigue las propuestas de Snodgrass (1948) y Shultz (1990, 1999). A pesar de que en la literatura taxonómica de *Paraphrynus* es más común otro sistema de nomenclatura anatómica [vid Mullinex (1975, 1979), Quintero (1979, 1983a) y Weygoldt (2000)], se prefirió la propuesta de Shultz, porque considera la homología de los artejos apendiculares con el resto de los órdenes de arácnidos. Las principales diferencias con el sistema empleado por Mullinex (1975) son las siguientes (entre paréntesis se señala el nombre empleado por Mullinex): el primer artejo del pedipalpo en orden proximal-distal es la coxa (gnatocoxa), distal al fémur se encuentra la patela (tibia), seguida del basitarso (tibia). En las patas ambulacrales II y III, distal a la patela se encuentra la tibia que posee una sutura que la divide en dos, la basitibia (tibia) y la distibia (basitarso), la distibia es seguida por el basitarso (tarso I) y posteriormente por el telotarso que se encuentra dividido en tres tarsómeros (tarso 2-4), el último de los cuales presenta las uñas. En la pata IV la basitibia se encuentra su vez dividida en tres segmentos mediante dos suturas (tibia 1-3).

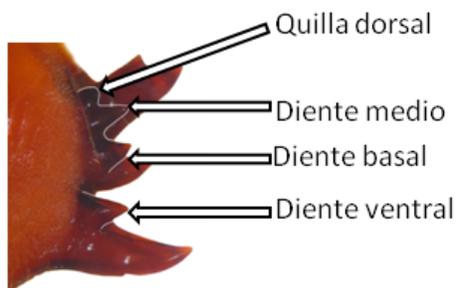
La nomenclatura de las numerosas espinas de los pedipalpos supone un caso de particular interés, pues el número, disposición y tamaño de estas espinas constituyen los principales caracteres diagnósticos en el orden Amblypygi. A pesar de ser uno de los atributos más explotados para diagnosticar especies, su uso en la construcción de hipótesis filogenéticas es bastante limitado; Weygoldt (1996) describe y codifica siete caracteres basados en las espinas de los pedipalpos, mientras que Prendini *et al.* (2005) emplean ocho caracteres de esta naturaleza. En este trabajo se emplea una modificación del sistema propuesto por Mullinex (1975). Por ser un tema de particular importancia, la homologación de estas

espinas se detalla en el Apéndice I. El término espínula es empleado únicamente para designar a la pequeña espina dorsolateral del tarso del pedipalpo que presentan algunas especies de Phrynidae.

Las distibias de las patas II-IV poseen en su superficie dorsal numerosas tricobotrias. El patrón general de la disposición de estas es constante dentro de Phrynidae (Weygoldt, 1996). Algunas tricobotrias, particularmente las de las series caudal y ventral, pueden variar entre especies, aunque debe tomarse en consideración que el número de estas puede variar durante el ciclo de vida (Weygoldt, 1970, 2000). Aunque en *Phrynus* se citan los números y posición relativa de cada tricobotria como carácter auxiliar en la determinación de especies (Quintero, 1981, 1983a), dichos caracteres, no han sido citados para las especies de *Paraphrynus*. De acuerdo con Quintero (1979) el número de tricobotrias en las especies de *Paraphrynus* varía entre poblaciones de la misma especie. Para el presente trabajo se exploró con poco éxito emplear el número y disposición de estas sedas. La principal dificultad radicó en el pobre tamaño de muestra disponible para la mayoría de las especies y el escaso conocimiento del ciclo de vida y la variación ontogenética de estos organismos.

De manera similar, no fue posible establecer si el número de segmentos tibiales y tarsales de la pata I es estable dentro de algún intervalo, o alguna jerarquía taxonómica. Aunado al bajo número de ejemplares disponibles de algunas especies, es común que dichos artejos se encuentren faltantes o fragmentados.

Los amblipígidos poseen dos series de dientes en el artejo basal del quelícero. Una serie prolateral (interna) y una serie retrolateral (externa). El número de dientes en la serie retrolateral del segmento basal de los quelíceros, es también uno de los atributos empleados en la distinción de las especies de *Paraphrynus*, y se ha sugerido que su relevancia en la taxonomía es mayor que la tradicionalmente atribuida (Brignoli, 1984). El número de dientes de la serie prolateral es conservativo en las especies de *Paraphrynus*, y está constituida por tres dientes, el dorsal es un diente bicúspide, mientras que los dos ventrales son cónicos. Los dientes de la serie retrolateral, varían en número en algunas especies. En trabajos previos (*e. g.* Mullinex, 1975; Quintero, 1983a) se ha citado la diferencia en el número de los dientes, para efectos de este trabajo se precisa qué dientes se encuentran presentes o ausentes en cada especie (fig. 4).



**Figura 1.** Detalle de la cara retrolateral del segmento basal del quelícero mostrando los tipos de dientes.

La abertura genital de los ambliplígidos, se localiza en el margen posterior del segundo esternito del opistosoma. Las hembras de la familia Phrynidae poseen dos escleritos en forma de uñas adheridos dorsalmente a la placa genital; carácter que constituye una de las principales sinapomorfías de la familia (Weygoldt 1996). Aunque Mullinex (1975) esquematizó la genitalia femenina de algunas especies como auxiliar para la determinación, este carácter ha sido poco explotado dentro de este género en la práctica. La forma de estos escleritos, es por primera vez evaluada en cuanto a su utilidad en la taxonomía de *Paraphrynus*.

Los machos, poseen un par apéndices suaves de ápice bífido. La función de estos no está del todo esclarecida pero se sabe que participan en la formación del espermatóforo. Weygoldt (1999, 2000) resaltó el potencial diagnóstico del espermatóforo, sin embargo, el estudio de esta estructura se ve limitado por la necesidad de obtener y aparear parejas de las especies. Dentro del órgano del espermatóforo, que es el nombre que recibe la base de dicha estructura, se encontró una estructura quitinizada y de alta complejidad estructural, aunque su naturaleza es incierta pues si bien podría tratarse de un espermatóforo preformado como el caso de los hemiespermatóforos de los escorpiones, también podría tratarse del molde del espermatóforo. Al respecto, Weygoldt (2000) comenta que no existe espermatóforo preformado, sin embargo es intrigante la similitud que esta estructura quitinizada presenta con los espermatóforos esquematizados en la literatura (Weygoldt, 1999, 2000).

Los escleritos femeninos de las especies con suficientes ejemplares disponibles (se prefirió no incluir ejemplares tipo) se disecaron y aclararon usando Pancreatina siguiendo el protocolo de Álvarez-Padilla y Hormiga (2008). En el caso de los machos se procedió de

manera similar tras separar completamente el órgano del espermatóforo del esclerito genital. En el caso de las hembras se incluyen caracteres basados en estas observaciones, sin embargo, puesto que no fue posible establecer el estado de estos caracteres para todas las especies, estos resultados deben interpretarse cuidadosamente. En el caso de los machos, aunque se observaron atributos potencialmente útiles en las estructuras internas de las especies disecadas, su utilidad diagnóstica se encuentra aún en fase exploratoria, por lo que no se incluyen caracteres basados en estas estructuras.

## **Medidas**

Existe poco acuerdo entre los autores sobre cuáles medidas deben citarse en la descripción de las especies. El sistema más ampliamente utilizado es el propuesto por Mullinex (1975), aunque sólo cita 12 medidas en la metodología, se refieren hasta 37 medidas en el texto. Mullinex (1975) sólo cita las medidas del ejemplar tipo, sin mencionar intervalos de variación por especie; Quintero (1979, 1983a) se limita a reportar la relación de tallas entre la longitud del carapacho *vs.* longitud de la patela, o ancho del carapacho *vs.* longitud del fémur.

Cokendolpher y Sissom (2001) siguieron los métodos de Mullinex, pero sólo citan las medidas de los ejemplares holotipo y alotipo, al señalar que puesto que los organismos siguen aumentando de talla indefinidamente, el uso de tallas como un atributo útil en la taxonomía era dudoso; enfatizando preferentemente atributos cualitativos o merísticos. Siguiendo este mismo criterio, se prefirió incluir sólo las siguientes medidas para las especies descritas como nuevas, por considerarlas útiles para referir la magnitud de los ejemplares: LC= longitud del carapacho; AC= ancho del carapacho; LP= longitud de la patela del pedipalpo; FI= longitud del fémur de la pata I; FII= longitud del fémur de la pata II; FIII= longitud del fémur de la pata III, y FIV= longitud del fémur de la pata IV. Las medidas citadas se expresan en milímetros (mm).

## **Análisis filogenético**

Se codificaron 177 caracteres morfológicos para 29 terminales, de los cuales 99 resultaron no informativos. Los caracteres, su codificación y la argumentación, se detallan en el apéndice II; la matriz empleada en los análisis se reproduce en el apéndice III. La edición

de la matriz, la configuración de los caracteres, así como la edición de los árboles se realizó en el programa WinClada v. 1.00.008 (Nixon, 1999-2002). Los caracteres no informativos permanecen en la matriz debido a su posible utilidad diagnóstica o filogenética tras la inclusión de más terminales, pero se excluyeron de todos los análisis, por lo que no contribuyen en los índices y medidas de soporte.

Los caracteres multiestado se optimizaron de manera no aditiva (Fitch, 1971), al no existir evidencia que soportara el ordenamiento en los caracteres de múltiples estados. Las optimizaciones ambiguas (cs. 9, 21, 24, 28, 29,30, 31, 32, 33, 34, 35, 39, 40, 41, 43, 45, 49, 51, 71, 75, 77, 78, 88, 93, 97, 103, 115, 117, 122, 127, 132, 143, 152, 155, 158, 169) se resolvieron con la optimización acelerada (ACCTRAN; Farris, 1970; Swofford y Maddison, 1987). De acuerdo con Agnarsson y Miller (2008), no existen argumentos para preferir algún algoritmo para resolver las optimaciones ambiguas. El empleo de ACCTRAN es por lo tanto arbitrario, y los caracteres con optimización ambigua se ilustran con el único propósito presentar una hipótesis sobre una probable resolución de dichas ambigüedades.

Dado que el número de terminales empleadas en este análisis imposibilita el uso de estrategias de búsqueda exactas, se emplearon estrategias heurísticas para hallar las hipótesis más parsimoniosas para el conjunto de datos contenidos en la matriz. Los procedimientos se llevaron a cabo en el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008b), los comandos empleados se indican entre corchetes. A pesar de que este programa fue diseñado para el análisis de matrices de gran tamaño (número de terminales mayor que 100), de acuerdo con los autores los algoritmos implementados en TNT funcionan de cinco a diez veces más rápido que los implementados en NONA (Goloboff, 1999) y PAUP (Swofford, 2002), este aspecto es además particularmente útil cuando se utilizan pesos diferenciales para los caracteres y para el cómputo de medidas de soporte de ramas que normalmente son tardadas computacionalmente.

La búsqueda de las hipótesis filogenéticas se llevó a cabo inicialmente bajo el esquema de pesos iguales. La estrategia se basó en utilizar 100 secuencias de adición al azar para construir diferentes árboles de Wagner, seguido de replicaciones de TBR, salvando hasta 10 árboles por replicación, [hold 100000; rseed =0; mult 100]. Al finalizar la búsqueda se

implementaron más movimientos de ramas en los árboles resultantes para asegurar que se constase con el conjunto completo de árboles óptimos [bbreak].

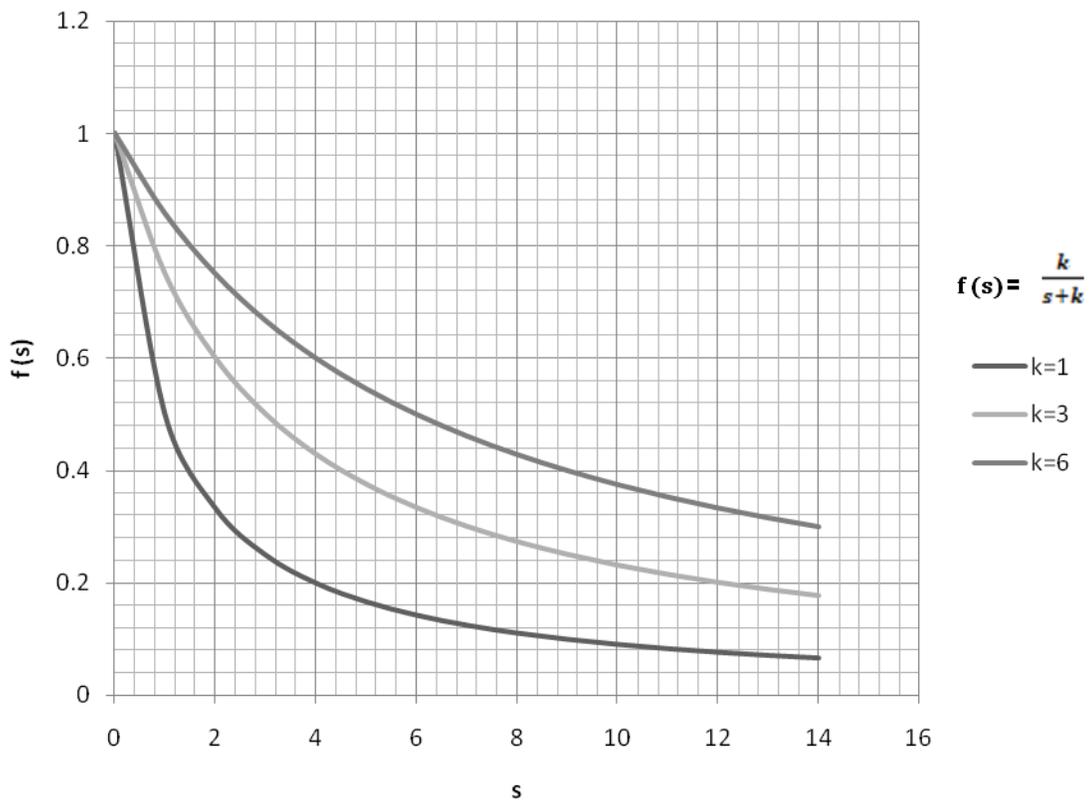
Posteriormente se realizaron búsquedas, con los mismos criterios, pero implementando pesos diferenciales, en su modalidad de pesos implicados (Goloboff, 1993) [piwe= 1, 2, 3,...]. Goloboff *et al.* (2008a), propusieron que el uso de pesos diferenciales mejora los resultados en matrices de datos morfológicos (en el sentido de que se recuperan mayor cantidad de grupos monofiléticos y, frecuentemente, con mejor soporte), particularmente para aquellas matrices con altos índices de homoplasia.

Aunque el uso de pesos es un tema controversial en la práctica taxonómica moderna (*cf.* Turner y Zazndee, 1995; Goloboff, 1995; Allard y Carpenter, 1996; Kluge, 1997) el uso de algún esquema de pesos nos permite acceder y evaluar topologías que resultan “óptimas” con el uso de un criterio distinto al de la parsimonia clásica. En el esquema de pesos implicados (Goloboff, 1993), se considera que la hipótesis más parsimoniosa es la que maximiza el “ajuste” de los caracteres en una topología dada, en vez del enfoque tradicional en el que se entiende que la hipótesis más parsimoniosa es la que minimiza la longitud total del árbol. La intención de usar pesos durante los análisis es acceder a distintas hipótesis alternativas y explorar sus implicaciones.

Se prefirió el uso de los esquemas de pesos implicados (Goloboff, 1993) para la asignación de peso a los caracteres. Este procedimiento posee ventajas metodológicas con respecto a otros esquemas de pesado de caracteres, *e. g.* el uso de pesos arbitrarios y pesos sucesivos (Farris, 1969). El primero se basa en asignar pesos a algunos caracteres, previo al análisis; los criterios para asignar estos pesos son como su nombre lo indica, arbitrarios. En el caso del esquema pesos sucesivos, al ser un método iterativo los resultados son afectados por los costos asignados inicialmente, por lo que distintos arreglos de pesos iniciales conllevan a resultados distintos (Goloboff, 1993).

En el esquema de pesos implicados los pesos de los caracteres son asignados durante la búsqueda de acuerdo con el valor de ajuste ( $f$ ) de cada carácter obtenido mediante una función de la homoplasia. La función asigna valores de ajuste más bajos a los caracteres que requieren mayor número de pasos en una topología dada. En este tipo de análisis se considera como óptima a la topología que maximiza el ajuste global de todos los caracteres,

prefiriéndose las topologías que poseen el valor máximo de la sumatoria del valor de ajuste individual de cada carácter o transformación ( $\sum f_{i,j}$ ). En la función de homoplasia interviene una constante arbitraria  $k$ , llamada también la constante de concavidad, porque de su magnitud depende el grado de excentricidad de la curva y por lo tanto la severidad con la que son evaluados los caracteres. En la figura 5, se muestra la función de concavidad empleada y su gráfica con distintos valores de la constante  $k$ . A valores altos de  $k$ , la función tiende a la linealidad, y los valores de ajuste de los caracteres se aproximan al valor de su índice de retención (Goloboff, 1993, 1995).



**Figura 2.** Gráfica de la función de ajuste  $f(s)$ , con distintos valores de la constante  $k$ . Nótese que valores menores de  $k$  aumentan la excentricidad de la curva, lo que produce que caracteres que requieren mayor número de pasos extra ( $s$ ) en una topología dada, obtienen un menor valor de ajuste, es decir, que se les adjudica menor peso.

Se realizaron numerosos análisis con el propósito de explorar el efecto del uso de distintos valores de la constante  $k$  en cada uno de los análisis. Las topologías más óptimas en cada esquema se comparan con los resultados del análisis de pesos iguales.

Para cada uno de los análisis se reportan la longitud (L) del conjunto de árboles óptimos [length], los índices de consistencia y retención ensamblados (Ci y Ri, respectivamente) [WSTATS]. Se reporta además el valor de ajuste (f) [fit \*] para los árboles obtenidos durante el uso de pesos implicados.

Como medida de soporte para los árboles obtenidos en el esquema de pesos iguales, se reportan valores absolutos de Bremer (Bremer, 1994) para soporte de ramas, obtenidos con ayuda de un “script” incluido en TNT [BREMER]. La búsqueda de árboles sub-óptimos se llevó a cabo con el uso de técnicas de búsqueda tradicional, guardando 100,000 árboles de hasta 5 pasos más largos que el árbol o conjunto de árboles más parsimonioso.

Como medida adicional del soporte de las ramas se reporta la frecuencia de recuperación de nodos en 10,000 replicaciones de Jackknife usando remuestreo simétrico ( $p_{up}=0.33 = p_{del}$ ), este procedimiento se realizó a través de la interfaz gráfica de TNT [Analyze/ resampling]. El remuestreo simétrico posee la propiedad de que sus resultados no son afectados por el peso de los caracteres (Goloboff *et al.*, 2003). En esta modificación se considera que los grupos con una recuperación igual o mayor al 50%, son grupos efectivamente soportados, sin embargo nodos con recuperación menor a esta cifra no necesariamente representan grupos con poco soporte, por lo que se retienen estos valores en los cladogramas que ilustran valores de soporte con fines informativos

## **Muestreo de terminales**

Se incluyen en este análisis 29 terminales, que representan las 23 especies de *Paraphrynus* y cinco especies de los grupos externos. El apéndice III indica los ejemplares examinados para la codificación y la construcción de la matriz. Se prefirió hacer esta precisión, muy común en el caso de estudios filogenéticos moleculares, debido al poco conocimiento que se posee sobre la variación intraespecífica en el grupo. Aunque se asume que los caracteres y estados de carácter codificados para cada especie son fijos para cada especie, no se examinó cuantitativamente dicha homogeneidad morfológica. Una de las ventajas de este enfoque es que posibles errores en la determinación, o futuros cambios en la nomenclatura

o la taxonomía (*e. g.* si una especie es dividida en dos o más especies) podrían ser fácilmente enmendados con la revisión directa del o los ejemplares codificados. En casos donde no se especifica directamente el ejemplar o ejemplares empleados para la codificación, estos errores conllevarían prácticamente a la invalidez de la hipótesis filogenética.

## **Grupos externos**

La orientación de los cladogramas y la polarización de la transformación de los caracteres están basadas en el criterio del grupo externo (Farris, 1982; Nixon y Carpenter, 1993). La selección del mismo es uno de los pasos críticos para asegurar la recuperación de grupos naturales y reconstrucciones de la transformación de los caracteres (optimización) fidedignos. La elección natural para el caso de *Paraphrynus* es su grupo hermano putativo: *Phrynus*. Éste es el género con mayor número de especies de Phrynidae y habita en virtual simpatria con algunas especies de *Paraphrynus* (28 spp., Cuadro 1). Puesto que no es posible, dado el objetivo y alcance de este trabajo, incluir todas las especies de *Phrynus*, se eligieron cuatro especies de *Phrynus* para su inclusión en el análisis, escogidas arbitrariamente por considerarse que con estas se abarca la diversidad morfológica que este género exhibe, y particularmente las especies que muestran mayor similitud con las especies de *Paraphrynus*.

Se incluye además a *Acanthophrynus coronatus* Butler, cuya relación con *Phrynus* y *Paraphrynus* es dudosa. Al respecto Quintero (1980a) menciona similitudes “curiosas” entre *Acanthophrynus coronatus* y *Phrynus asperatipes*; esta última especie es muy similar a *P. garridoi* Armas, que en ocasiones ha sido erróneamente determinada como *Paraphrynus* sp. (obs. pers.). Como grupo externo funcional se empleó a *Heterophrynus batesi* Butler, pues las sinapomorfias de este género, claramente apuntan a que constituye un grupo natural y es a su vez considerado el grupo hermano de Phryninae.

**Cuadro 1.** Distribución a nivel de país de las especies de *Phrynus* Lamarck, basada en Harvey, 2003, con excepción de las especies publicadas posterior al catálogo (*P. eucharis*, *P. pseudoparvulus*, *P. hoffmannae* y *P. decoratus*) cuyos registros provienen de los respectivos protólogos (Armas y Pérez, 2001; Armas y Viquez, 2001; Armas y Gadar, 2004 y Teruel y Armas, 2005).

<b>Especie</b>	<b>Distribución por País</b>
<i>Phrynus asperatipes</i> Wood 1863	México
<i>Phrynus barbadensis</i> (Pocock 1894)	Barbados, San Vicente, Granadas
<i>Phrynus cozumel</i> Armas 1995	México
<i>Phrynus damonidaensis</i> Quintero 1981	Cuba, Honduras
<i>Phrynus decoratus</i> Teruel & Armas 2005	República Dominicana
<i>Phrynus exsul</i> Harvey 2002	Indonesia
<i>Phrynus eucharis</i> Armas & Pérez 2001	República Dominicana, Haití, Puerto Rico
<i>Phrynus garridoi</i> Armas 1994	México
<i>Phrynus gervaisii</i> (Pocock 1894)	Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guyana, Panamá, Trinidad y Tobago, Venezuela.
<i>Phrynus goesii</i> Thorell 1889	Anguilla, Antigua y Barbuda, Dominica, Martinica, Monserrat, Nevis, San Bartolomé, San Eustaquio, San Martín, Islas Vírgenes
<i>Phrynus hispaniolae</i> Armas & Pérez 2001	República Dominicana
<i>Phrynus hoffmannae</i> Armas & Gadar 2004	México
<i>Phrynus kennidae</i> Armas & Pérez 2001	República Dominicana
<i>Phrynus levii</i> Quintero 1981	Jamaica
<i>Phrynus longipes</i> (Pocock 1894)	República Dominicana, Haití, Puerto Rico, Islas Vírgenes
<i>Phrynus maesi</i> Armas 1995	Nicaragua
<i>Phrynus marginemaculatus</i> Koch 1840	Antigua y Barbuda, Las Bahamas, Bermuda, Islas Caimán, Cuba, República Dominicana, E. U. A., Haití, Jamaica, Martinica, Puerto Rico
<i>Phrynus noeli</i> Armas & Pérez 1994	Cuba
<i>Phrynus operculatus</i> Pocock 1902	E. U. A., México, Guatemala, Venezuela
<i>Phrynus palenque</i> Armas 1995	Guatemala, México
<i>Phrynus parvulus</i> Pocock 1902	Belice, Costa Rica, Guatemala, México
<i>Phrynus pseudoparvulus</i> Armas & Viquez 2001	Costa Rica
<i>Phrynus pinarensis</i> Franganillo 1930	Cuba
<i>Phrynus pinero</i> Armas & Ávila-Calvo 2000	Cuba
<i>Phrynus pulchripes</i> (Pocock 1894)	Colombia, Trinidad y Tobago, Venezuela, Antillas Holandesas
<i>Phrynus santarensis</i> (Pocock 1894)	Brasil
<i>Phrynus tessellatus</i> (Pocock 1894)	Granada, Haití, Santa Lucía, San Vicente,
<i>Phrynus whitei</i> Gervais 1842	Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua

## Distribución geográfica

Los registros de distribución de las especies se basan principalmente en los ejemplares examinados. Para algunas especies pobremente representadas en las colecciones examinadas, se complementan con los registros considerados fidedignos presentes en la literatura. Se empleó el sistema coordenado geográfico (datum WGS84). Las coordenadas se expresan en formato decimal. La fuente de georreferencia primaria de los ejemplares es la etiqueta misma, que proviene de la lectura de dichas coordenadas durante el evento de colecta mediante un dispositivo geoposicionador satelital (GPS). Aquellas coordenadas expresadas originalmente en otros sistemas coordenados (por ejemplo coordenadas UTM) o basados en un datum distinto (*e. g.* NAD27), fueron convertidas al sistema geográfico con ayuda del programa Geotrans versión 2.4.2 (U. S. Army Topographic Engineering Center, Geospatial Information Division).

Sin embargo, puesto que la mayoría de los ejemplares depositados en las colecciones examinadas proceden de colectas históricas, acompañadas en el mejor de los casos de una breve descripción de la localidad de colecta, se procedió a asignar una referencia geográfica secundaria, es decir, una coordenada inferida a partir de la descripción original del sitio de colecta. Este proceso se llevó a cabo consultando bases de datos de localidades y empleando herramientas de georeferenciación, principalmente Biogeomancer Workbench v. 1.2.1 (<http://bg.berkeley.edu/latest/>); este mismo procedimiento se usó para asignar coordenadas a los registros provenientes de la literatura. El formato mediante el cual se citan los registros provenientes de ejemplares examinados es el siguiente:

**Siglas de la colección depositaria:** PAÍS: Estado: *Municipio*: Nombre de la localidad (lat: 0.0000°, long: 0.0000°), sexo y número de ejemplares; siguiente registro...

Para los registros obtenidos de la literatura el formato es el mismo, sólo que en vez de la colección depositaria, se cita el autor y el año de la fuente bibliográfica.

Con el objeto de representar las distribuciones geográficas de cada especie como áreas, y no como presencias puntuales en un mapa se generaron modelos de distribución potencial para las especies con más de cinco registros. Para las especies que no cumplen esta condición (al menos cinco registros fidedignos) se representan sólo sus localidades geográficas conocidas. Para la construcción de estos modelos se emplearon 19 capas de

variables ambientales (Bioclim; Hijmans *et al.*, 2005), con una resolución de 1 km<sup>2</sup> por píxel, más una capa de cobertura terrestre (Global Land Cover 2000 database; European Commission, Joint Research Centre, 2003). Los modelos se generaron con ayuda del programa Maxent con la configuración predeterminada (Philips *et al.*, 2006). Los modelos resultantes se editaron en ArcView 3.2 (ESRI, 1999), de modo que las áreas oscuras de las figuras representan las zonas geográficas en donde el modelo predice la presencia de la especie en cuestión con una probabilidad mayor al 33% (este último valor fue definido arbitrariamente). Cabe señalar que estos esquemas no pretenden ser exactos o definitivos, pues la producción de modelos de distribución más confiables, requeriría de colectas extensivas para cada especie, circunscritas en un intervalo temporal definido. La intención de los modelos presentados es la de ilustrar la probable distribución de cada especie con el uso de criterios explícitos y así facilitar las discusiones biogeográficas.

### **Biogeografía histórica**

Como parte de las discusiones sobre las implicaciones biogeográficas de las hipótesis filogenéticas recuperadas, se realizó una comparación de la topología resultante con algunos de los cladogramas generales de áreas publicados para el intervalo de distribución de las especies de *Paraphrynus*.

Tradicionalmente el método de la biogeografía cladística, implica tres pasos: a) analizar las filogenias de grupos taxonómicos variados, cuyas terminales han sido sustituidas por las regiones o provincias donde habitan sus contrapartes biológicas llamados cladogramas taxonómicos de áreas; b) resolver las incongruencias implícitas en los cladogramas taxonómicos de áreas, y así generar un conjunto de cladogramas resueltos de áreas, y c) a partir de la comparación de los cladogramas resueltos de áreas construir un cladograma general de áreas (Nelson y Platnick, 1981; Morrone y Crisci, 1995). Un análisis de dicha naturaleza sobrepasa los objetivos del presente trabajo.

Sin embargo, es posible establecer cuales son las relaciones biogeográficas implícitas en la filogenia de las especies de *Paraphrynus*. Con este objeto, se ilustra el cladograma taxonómico de áreas, sustituyendo los taxones terminales por la provincia biogeográfica que habitan. Las provincias empleadas para esta comparación corresponden con la regionalización propuesta por Morrone (2001).

Finalmente se comparan los resultados con algunas de las hipótesis biogeográficas propuestas para la misma región. Se consideraron para este estudio, cuatro cladogramas que representan distintas hipótesis de relación biogeográfica para el área de interés (Marshall y Liebherr, 2000; Flores-Villela y Goyenechea, 2001; Escalante *et al.*, 2007; Vázquez-Miranda *et al.*, 2007). A pesar de las discrepancias metodológicas, los resultados de estos trabajos son tratados como cladogramas generales de áreas. Para efectuar estas comparaciones el cladograma taxonómico de áreas de *Paraphrynus* es representado con la regionalización empleada en cada una de las hipótesis biogeográficas.

Puesto que generalmente los cladogramas taxonómicos de áreas presentan incongruencias (*i. e.* taxones con amplia distribución, lo que se traduce en dos áreas en una misma terminal; áreas redundantes; y áreas faltantes), es necesario resolver de alguna manera estas faltas de correspondencias y obtener un conjunto de hipótesis implícitas en un cladograma taxonómico de áreas en particular. En la biogeografía cladística, se emplean tres “supuestos” para resolver estas incongruencias:

“Supuesto 0” (Zandee y Roos, 1987): Este supuesto es empleado para resolver incongruencias debidas a taxones con amplia distribución. Considera que la presencia de un taxón en dos o más áreas indica que estas áreas constituyen áreas “hermanas” y por lo tanto monofiléticas.

“Supuesto 1” (Nelson y Platnick, 1981): Este supuesto es empleado para resolver incongruencias por taxones de distribución amplia y la presencia de áreas redundantes producido por taxones simpátricos. Este supuesto considera como posibles las soluciones implícitas en la incongruencia para cada una de las áreas terminales involucradas, lo que se traduce generalmente en una relación de parafilia entre las áreas involucradas. La aplicación de este supuesto incluye la solución considerada en el supuesto cero.

Supuesto 2” (Nelson y Platnick, 1981): Este supuesto es empleado, al igual que el supuesto 1, para resolver incongruencias por taxones de distribución amplia y la presencia de áreas redundantes producida por taxones simpátricos. En este supuesto considera que una de las soluciones implícitas es verdadera mientras, que el resto obtiene una solución incierta, flotando en todas las posiciones posibles. Las áreas involucradas dentro de la incongruencia presentan pues relaciones polifiléticas, parafiléticas o monofiléticas. Por lo tanto el conjunto

de las soluciones recuperadas con la aplicación del supuesto 2, incluye las soluciones obtenidas mediante de los supuestos cero y uno.

Las incongruencias encontradas en estos cladogramas taxonómicos de áreas (*i. e.* taxones con distribución amplia y áreas duplicadas) se resuelven empleando el “supuesto 2” (Nelson y Platnick, 1981). La elección de este supuesto obedece a la propiedad de que es el que produce el mayor número de hipótesis alternativas y por lo tanto proporciona mayor oportunidad de hallar coincidencias entre las distintas hipótesis evaluadas.

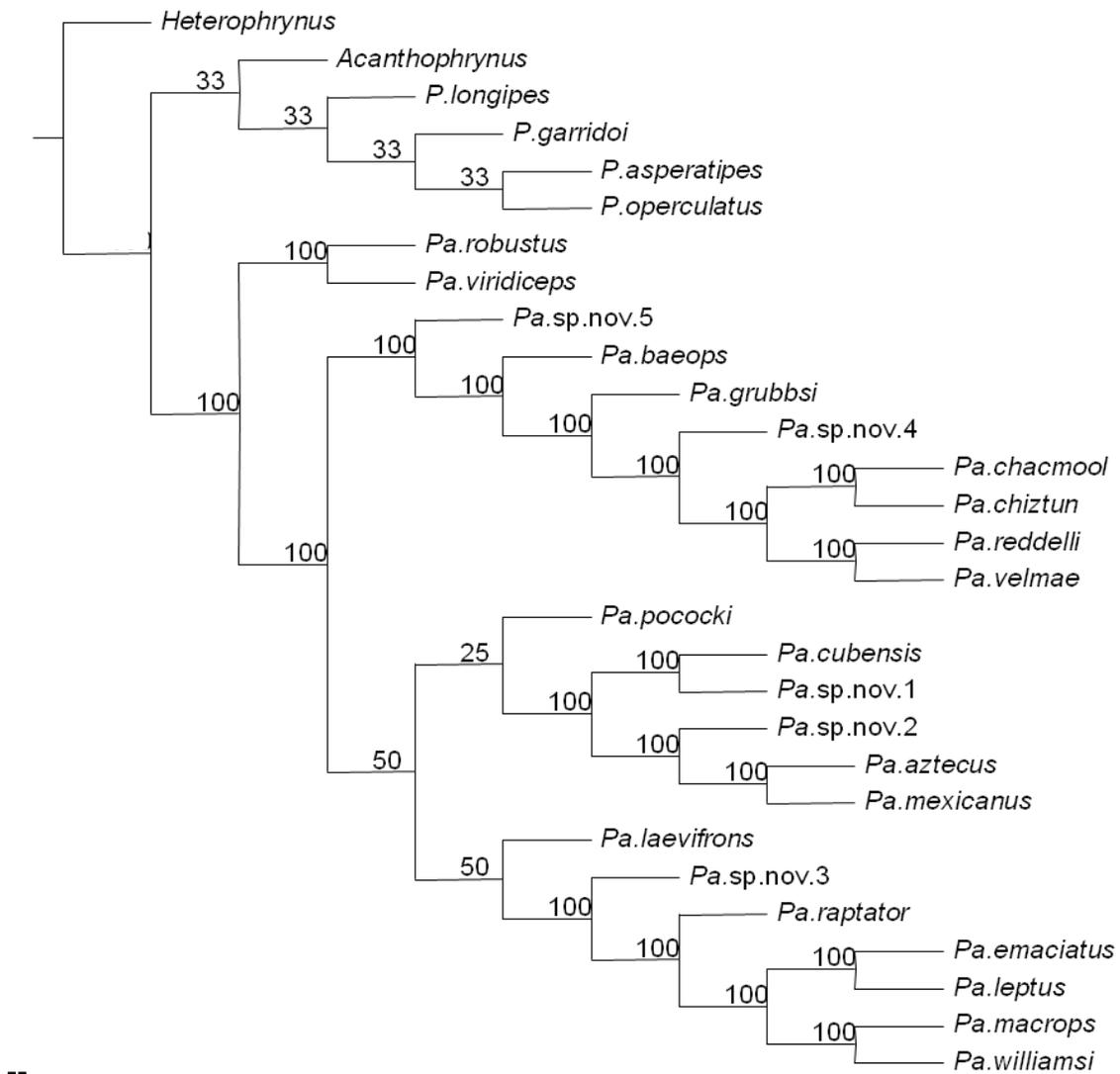
## RESULTADOS Y DISCUSIONES

### Análisis con pesos iguales

Se recuperaron 12 árboles igualmente parsimoniosos (*cf.* fig. 6, L= 316, Ci= 0.386, Ri= 0.569). El bajo índice de retención sugiere la posibilidad de que existan óptimos locales o “islas” (Maddison, 1991), por lo que se realizó una nueva búsqueda implementando el algoritmo “ratchet” (Nixon, 1999) durante la búsqueda [mult = ratchet]. Sin embargo, se recuperaron los mismos 12 árboles, por lo que es muy probable que estos 12 árboles representen las hipótesis más parsimoniosas para el conjunto de datos evaluados. El árbol de consenso estricto (fig. 7, L= 341, Ci= 0.358, Ri= 0.513) muestra que las especies que conforman el género *Paraphrynus* conforman un grupo monofilético en los 12 árboles recuperados. La posición de *Acanthophrynus* y de las especies de *Phrynus* varía entre las 12 hipótesis, de modo que en el árbol consenso los nodos se muestran colapsados en la base del cladograma. Con respecto al grupo interno, el árbol de consenso muestra una sola politomía (pentatomía), para la que existen cuatro resoluciones alternativas.

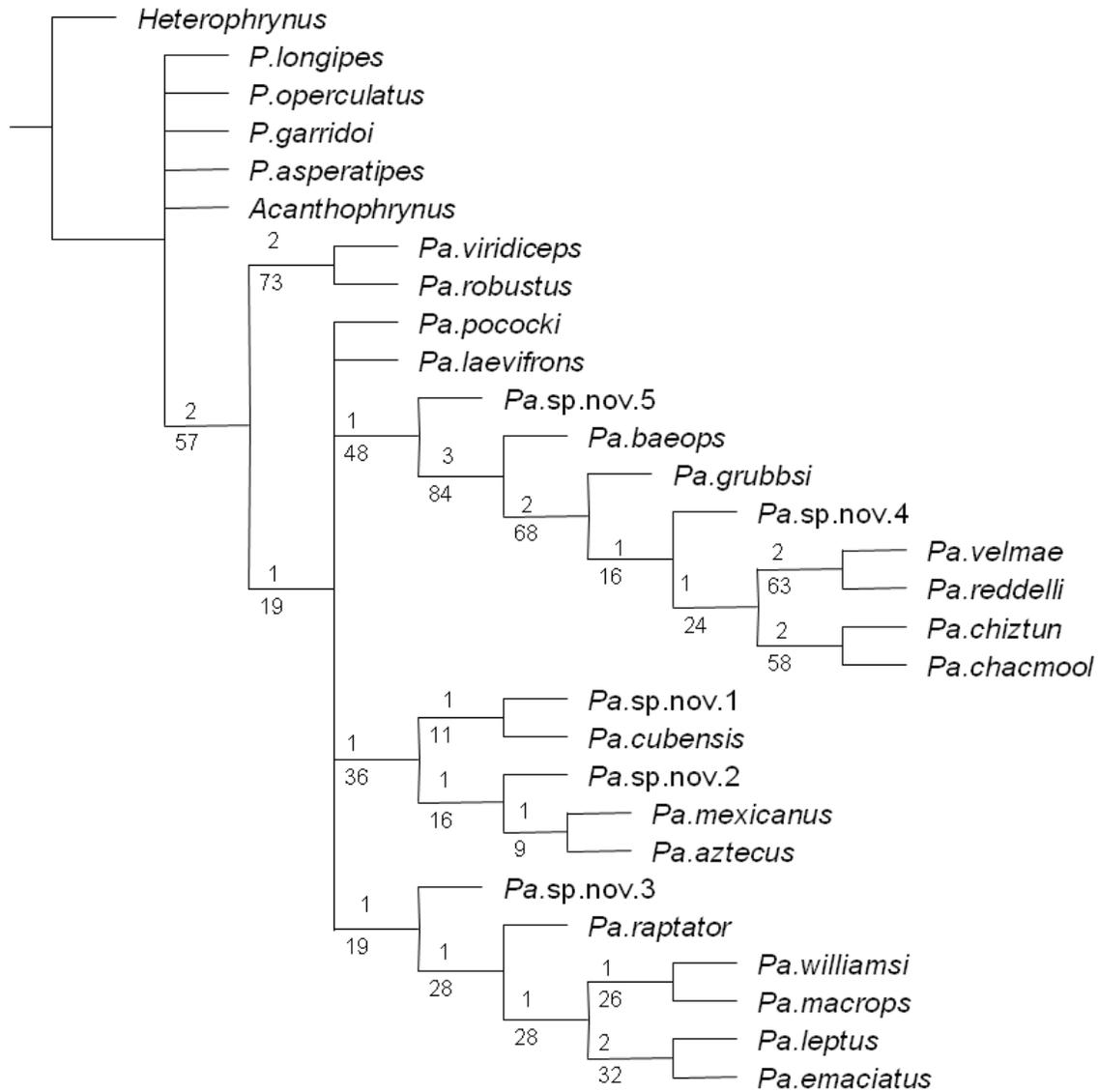
Dentro del grupo que constituye el género *Paraphrynus* se observa una dicotomía basal que separa a un primer grupo conformado por dos especies *Pa. viridiceps* y *Pa. robustus* (grupo *robustus*) del resto de las especies del género. El segundo grupo se encuentra a su vez dividido en tres subgrupos: [*Pa. cubensis*, *Pa. sp. nov. 1*, *Pa. sp. nov. 2*, *Pa. mexicanus*, *Pa. aztecus*], [*Pa. sp. nov. 3*, *Pa. raptator*, *Pa. williamsi*, *Pa. macrops*, *Pa. emaciatus*, *Pa. leptus*], y [*Pa. sp. nov. 5*, *Pa. baeops*, *Pa. grubbsi*, *Pa. sp. nov. 4*, *Pa. reddelli*, *Pa. velmae*, *Pa. chacmool*, *Pa. chiztun*]. Para facilitar la discusión denominaremos a estos grupos como *mexicanus*, *raptator* y *velmae* respectivamente. El orden de la dicotomía de estos grupos varía en las 12 hipótesis, la mitad de estas hipótesis muestra el siguiente arreglo (gpo. *velmae* (gpo. *mexicanus* + gpo *raptator*.), en tres se presenta el arreglo (gpo. *mexicanus* (gpo. *raptator* + gpo. *velmae*) y las tres restantes (gpo. *raptator*, (gpo. *velmae*+ gpo. *mexicanus*).

Dos especies, *Pa. laevifrons* y *Pa. pococki*, no se recuperan dentro de alguno de estos clados en el 100 por ciento de los árboles, ambos taxones flotan en distintos arreglos entre el grupo *mexicanus* y el grupo *raptator*.



**Figura 1.** Un árbol del conjunto de 12 árboles más parsimoniosos resultantes de la búsqueda heurística empleando el esquema de pesos iguales, sobre las ramas se indica la frecuencia relativa (%) de la recuperación de los nodos en los 12 árboles con respecto al árbol ilustrado.

En la figura 8 se ilustra el árbol de consenso estricto con los caracteres mapeados sobre las ramas, sin embargo debe considerarse este árbol de consenso los caracteres optimizados en las politomias pueden representar un artefacto producto de colapsar estos nodos. El clado que constituye el género *Paraphrynus* presenta las siguientes sinapomorfias: forma del borde anterior del carapacho bilobulado (0), el tamaño de Pd3 mayor que Pd4 (120), la espina Pv2 menor que Pv7 (153), la espina Pv3 mayor que la espina Pv4 (156) y la espina Pv4 menor que la Pv5 (163).



**Figura 2.** Árbol de consenso estricto construido a partir de 12 árboles más parsimoniosos. Sobre las ramas se señala el valor absoluto de Bremer, y bajo las ramas se muestra el valor de Jackknife.

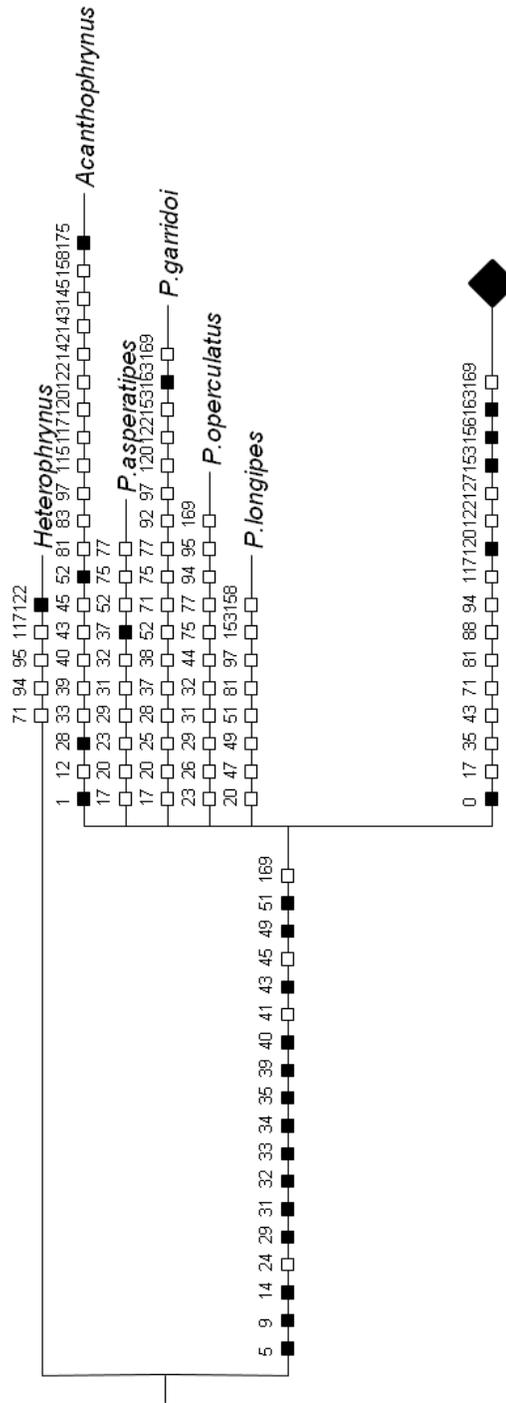
Aunque el carácter cero es considerado como una sinapomorfia, en el sentido que la mayoría sólo se presenta en el estado apomorfico en *Paraphrynus*, dos clados del grupo interno presentan paralelamente el estado homoplástico de este carácter (*i. e.* el borde del carapacho recto, en vez de bilobulado). Puesto que algunas especies de *Phrynus* no incluidas en el análisis filogenético presentan el borde anterior del carapacho bilobulado, es

probable que el estatus de este carácter, en los términos que está planteado, no se soporte como una sinapomorfia del género tras la inclusión de mayor número de terminales.

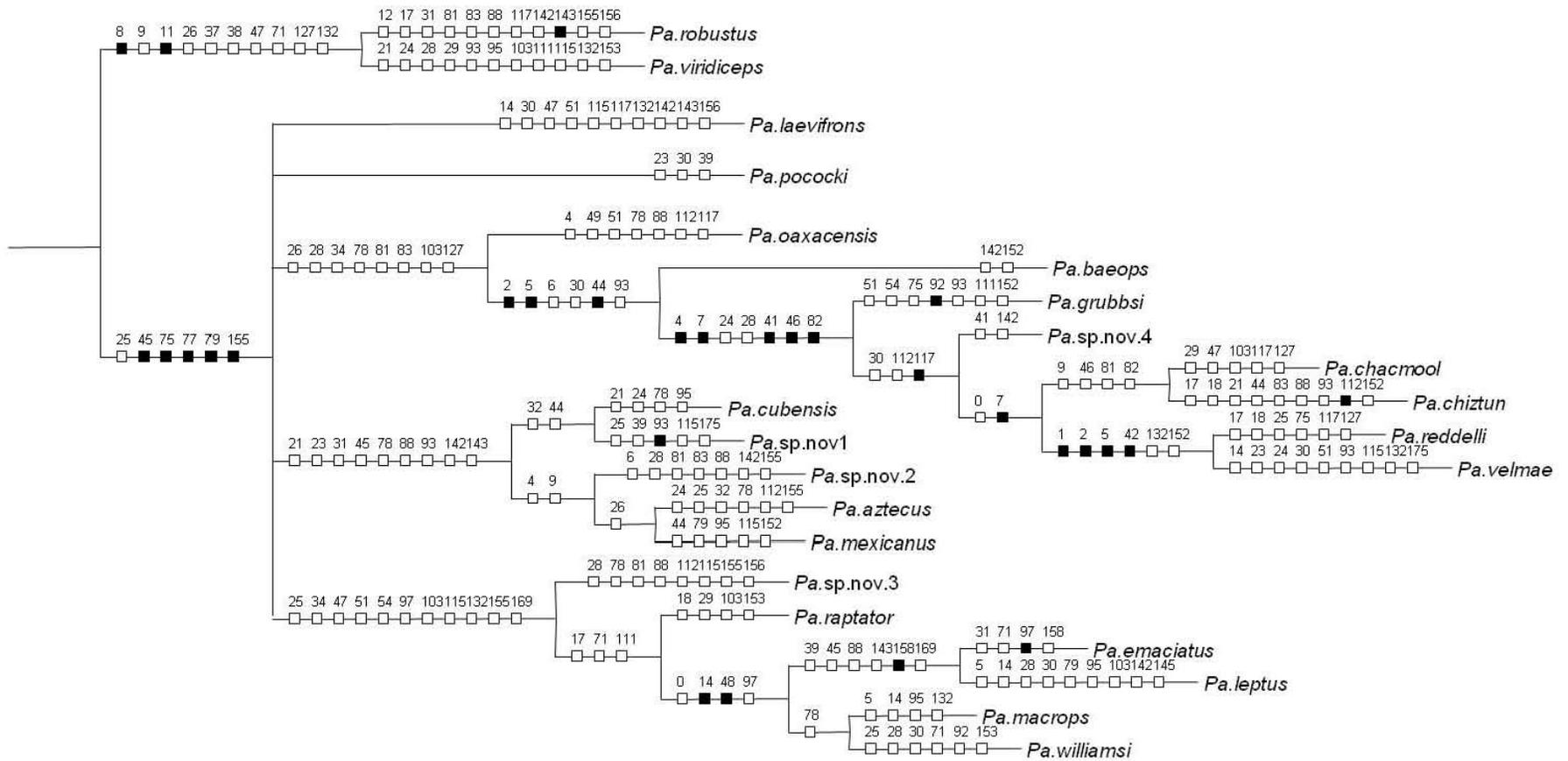
El carácter 120, el tamaño relativo de la espina Pd3 con respecto a la espina Pd4, es el carácter que representa la diagnosis clásica de *Paraphrynus* con respecto a *Phrynus*. Tradicionalmente este carácter es planteado como que entre las dos espinas mayores se presentan dos de menor tamaño en *Paraphrynus*, y sólo una en *Phrynus*, esta diferencia en realidad estriba en que en la mayoría de las especies de *Phrynus* la espina Pd3 es menor que Pd4 (En algunas otras estas dos espinas son aproximadamente del mismo tamaño), por lo que las dos espinas mayores del pedipalpo son Pd4 y Pd6, mientras que en *Paraphrynus* las dos mayores son Pd3 y Pd6. La interpretación de que la diferencia entre la espinación dorsal de las patelas de *Phrynus* y *Paraphrynus* estriba esencialmente en el tamaño relativo de una sola espina (Pd3) y no en diferencias en el número de espinas, es citada por Harvey (2002b).

Los caracteres 153, 156, 163 se refieren a espinas del margen ventral de la patela. Ésta es la primera vez que caracteres de la serie ventral de la patela son citados como característicos de este género. En las especies de *Paraphrynus*, la espina Pv2 es menor que la Pv7 (carácter 153), en la mayoría de las especies del grupo externo muestreadas Pv2 es mayor que Pv7, en *Phrynus garridoi* y *Phrynus longipes* Pv2 y Pv7 son aproximadamente del mismo tamaño, este estado se presenta de manera paralela en *Pa. viridiceps*, *Pa. raptator* y *Pa. williamsi*. La espina Pv3 es mayor que Pv4 en las especies del grupo externo, mientras que en *Paraphrynus* esta relación es inversa; sin embargo, puesto que en muchas de las terminales este carácter es inaplicable por la ausencia de alguna de las espinas involucradas, el estatus de este carácter como una sinapomorfia confiable debe interpretarse con reservas. Esta última consideración es también válida para el carácter 163, Pv3 es menor que Pv6 en las especies de *Paraphrynus* y viceversa en las especies del grupo externo.

La monofilia del género es además soportada por varios caracteres homoplásticos (cs. 17, 35, 43, 71, 81, 88, 94, 117, 122, 127, 169). De entre estos, vale la pena resaltar, por su utilidad diagnóstica, los caracteres 35 y 43. El primero se refiere a la posición de la espina Td1, que las especies de *Phrynus* se encuentra en posición ventro-lateral con respecto a



**Figura 3.** Árbol de consenso estricto de 12 AMP de pesos iguales mostrando los caracteres sobre las ramas, los cuadros oscuros indican sinapomorfias y los blancos homoplasias, las optimizaciones ambiguas se resolvieron con ACCTRAN (continua en la página siguiente a partir del nodo marcado con un rombo y que representa el nodo que constituye el género *Paraphrynus*).



Td2, esta espina es además pequeña y, en los terminales del grupo externo muestreados, no sobrepasa el borde dorsal de la tibia en vista prolateral; en *Paraphrynus* en cambio, la espina Td1 es siempre una espina conspicua en posición proximal a Td2 y sobrepasa el margen dorsal del artejo. El carácter 43, expresa en términos generales el tamaño relativo de la espina Td2. Esta espina es la de mayor talla de este artejo en los miembros de la familia Phrynidae, pero de manera particular las especies muestreadas de *Phrynus* poseen esta espina comparativamente más larga que en especies de otros géneros. El carácter es expresado por el tamaño comparativo de Td2 con respecto a Tv2, ya que en *Phrynus* esta espina es casi del doble del tamaño que Tv2. Estos caracteres aparecen como homoplásicos porque las especies del grupo interno comparten el mismo estado con *Heterophrynus*, probablemente la inclusión de más terminales de *Phrynus* demuestre que estos caracteres constituyen sinapomorfías para este último género.

Dentro de *Paraphrynus* el clado que constituye el grupo *robustus*, es de los que presentan mejor soporte (*cf.* valores de Bremer y Jackknife en la figura 7), y representan el grupo hermano del resto de las especies de *Paraphrynus*. Las dos sinapomorfías que lo caracterizan (fig. 8) son caracteres de la dentición de los quelíceros. El carácter 8, representa la presencia del diente ventral, y el carácter 11 la presencia de un diente basal en la serie retrolateral. Entre los caracteres homoplásicos que soportan este clado y que pueden ser útiles como caracteres diagnósticos se encuentra la presencia de pequeñas espinas intermedias entre Td2 y Td3 que se extienden hacia el margen proximal de Td3 (c. 37 y 38), su naturaleza homoplásica se debe a que *Phrynus garridoi* exhibe un estado de carácter similar.

El clado que soporta al resto de las especies de *Paraphrynus*, presenta relativamente poco soporte (fig. 7, J= 19%). Esta rama es soportada por seis caracteres de los cuales cinco son sinapomorficos (fig. 8): la espina Tv3 es conspicua (c. 45), la espina Fv4 de tamaño mayor que Fv5 (c. 75), Fv4 mayor que Fv7 (c. 77), Fv4 mayor que Fv9 (c. 79), y Pv2 menor que Pv9 (c. 155). En la mayoría de las terminales de este clado las espinas ventrales de la patela se distribuyen uniformemente a lo largo de la patela, empleando a la espina Pv6 como referencia (c. 25); en esta rama este carácter es recuperado como un carácter homoplásico, pues *Phrynus garridoi* exhibe este mismo estado.

Los clados que constituyen los grupos de especies *mexicanus*, *raptator* y *velmae* son soportados sólo por homoplasias (fig. 8). Esto dificulta la caracterización de estos grupos a partir de los caracteres empleados en la reconstrucción filogenética, puesto que en cada caso, los caracteres que soportan la rama basal de cada grupo, se encuentran presentes en especies de otros grupos. Sin embargo, es importante discutir con mayor detalle los caracteres que soportan a cada uno de los grupos. Es probable que la adición de otros caracteres permita definir las sinapomorfias que soporten este arreglo, o que proporcionen hipótesis alternativas.

La rama que conforma el grupo *mexicanus* es soportada por presentar los siguientes caracteres:

- La espina Fv1 es curva (c. 21). Este carácter es homoplástico para las especies del grupo *mexicanus*, pues *Pa. viridiceps* y *Pa. chiztun* exhiben un estado de carácter similar. La curvatura de esta espina en estas especies es bastante similar en cuanto a su excentricidad; acaso la espina de *Pa. chiztun* presenta una curvatura más pronunciada, por el momento este carácter puede ser sólo interpretado como convergente. Dentro del grupo *mexicanus*, *Pa. cubensis* es la única que posee la espina Fv1 recta, aunque esto no compromete la robustez del grupo *mexicanus*.
- Las espinas de la patela relativamente cortas (c. 23). Dentro del género *Paraphrynus*, todas las especies del grupo *mexicanus* y *Pa. pococki* presentan este estado de carácter, que también se presenta en *Phrynus operculatus* y *Phrynus asperatipes*. Este carácter favorece la hipótesis de que *Pa. pococki* es un miembro basal del grupo *mexicanus*.
- Ausencia de una espina intermedia entre Pv7 y Pv8 (c. 31). Este carácter es compartido por todas las especies del grupo *mexicanus*, *Pa. robustus*, *Pa. emaciatus*, *Phrynus asperatipes* y *Phrynus operculatus*. La naturaleza homoplástica del carácter puede ser explicada en el sentido de que la ausencia de un atributo, no es indicativa de similitud.
- La espina Tv3 inconspicua (c. 45). Este carácter resulto muy plástico en diversos niveles del cladograma. En la base del cladograma la presencia de una espina pequeña es la norma, por lo que este carácter está presente en este estado en las especies del grupo externo, exceptuando a *Acanthophrynus*. La transición de una

espina pequeña a una espina conspicua se presenta dentro de *Paraphrynus* en el clado hermano del grupo *robustus*, y se revierte hacia la presencia de una espina pequeña en todas las especies del grupo *mexicanus* y en *Pa. emaciatus* y *Pa. leptus*.

- La espina Fv4 igual que Fv8 (c. 78). Dentro del grupo *mexicanus*, este carácter no es compartido por *Pa. cubensis* que presenta Fv4 mayor que Fv8, y *Pa. aztecus*, que presenta Fv4 menor que Fv8. Estas dos espinas son de igual tamaño en *Pa. macrops*, *Pa. williamsi* y *Pa. sp. nov. 5*.
- La espina Fv7 menor que Fv9 (c. 88). Este estado se presenta en la mayoría de las especies de este grupo con la excepción de *Pa. sp. nov. 2* donde Pv7 es mayor. El estado de carácter es homoplásico porque es compartido con todas las especies del grupo externo y con *Pa. robustus*, *Pa. emaciatus*, *Pa. leptus* y *Pa. sp. nov. 5*.
- La espina Fd1 mayor que la Fd5 (c.93). Este estado de carácter se presenta en casi todas las especies del grupo *mexicanus*, salvo *Pa. sp. nov. 1*, y en algunas de las especies del grupo *velmae*.
- La espina Pv1 de igual tamaño que Pv3 (c. 142), estado que se presenta en la *Pa. aztecus* y *Pa. sp. nov. 1*, y fuera de este grupo por *Pa. robustus* y *Pa. baeops*; *Pa. cubensis* y *Pa. mexicanus* carecen de Pv3.
- La espina Pv1 mayor que Pv4 (c. 143). La optimización de este carácter es ambigua, debido en gran medida a que es inaplicable en varias terminales. En el grupo *mexicanus* sólo *Pa. sp. nov. 1* exhibe este estado de carácter, pero se optimiza aceleradamente en la rama que soporta todo el grupo. Este estado se presenta también en *Pa. leptus*, y en *Acanthophrynus*. Si la presencia de las espinas Pv3 y Pv4 dependen de la edad de los organismos, es probable que se corrobore la presencia de este estado para el resto de las especies del grupo.

La rama que conforma en grupo *raptator* es a su vez soportada por los siguientes caracteres (fig.8):

- Las espinas ventrales de la patela desplazadas distalmente (c. 25). Este estado se presenta en las especies del grupo externo, y en *Paraphrynus* en el grupo *robustus*, en *Pa. cubensis*, en *Pa. aztecus* y en *Pa. reddelli*.

- La espina Td1 bien desarrollada, mayor que la mitad de la longitud de Td2 (c. 34). Este carácter es también compartido por las especies del grupo *velmae* y este carácter soporta la hipótesis de que los grupos *velmae* y *raptator* son grupos hermanos. La naturaleza homoplástica de este carácter se debe a que el estado alternativo constituye una sinapomorfía para la subfamilia Phryninae.
- La presencia de una espina dorsolateral en el tarso del pedipalpo (c. 47), presente en todos los miembros de este grupo. Este carácter es compartido además por las especies del grupo *robustus*, *Pa. chacmool*, y *Pa. longipes* en el grupo externo.
- Las especies de este grupo presentan las patas ambulacrales relativamente largas (c. 51), este estado de carácter se presenta también en *Pa. sp. nov. 5*, *Pa. grubbsi*, *Pa. laevifrons* y en el grupo externo en *P. longipes*. El estado alternativo (*i. e.* patas relativamente cortas) constituye una sinapomorfía para la subfamilia Phryninae.
- Las especies de este grupo presentan la espina Fv2 aproximadamente del mismo tamaño que Fv1 (c. 54), este estado lo presenta también *Pa. grubbsi*. Es probable que el estado presente en *Pa. grubbsi* no sea homólogo, puesto que esta última especie presenta una curvatura en forma de gancho en Fv1 que podría explicar que Fv1 sea del mismo tamaño que Fv2, lo que significaría que este carácter es una sinapomorfía del grupo *raptator* (*cf. c. 21*)
- Sólo *Pa. sp. nov. 3*, y *Pa. raptator* presentan la espina Fd2 de mayor tamaño que Fd5 (c. 97), el resto de las especies de *Paraphrynus* presentan la condición contraria. Este carácter presenta optimización ambigua, si la ambigüedad se resuelve de manera lenta (DELTRAN), este carácter se optimiza en las ramas terminales de *Pa. sp. nov. 3* y *Pa. raptator*. En el grupo externo este estado se presenta en *Acanthophrynus*, *P. garridoi* y *P. longipes*.
- *Pa. sp. nov. 3*, *Pa. macrops*, *Pa. williamsi* y *Pa. emaciatatus* presentan la espina Fd4 de mayor talla que la Fd6 (c. 103), sin embargo, al igual que en el caso anterior este carácter presenta optimización ambigua, y este estado se presenta también en el grupo *velmae*, y en *Pa. viridiceps*.
- Las especies de este grupo presentan la espina Pd2 mayor que la Pd5, (c. 115). Este carácter se presenta también en *Pa. laevifrons*, *Pa. viridiceps*, *Pa. velmae* y en *Acanthophrynus*.

- La mayoría de las especies de este grupo presentan la espina Pd5 de tamaño similar a Pd7 (c. 132), con la excepción de *Pa. macrops* que presenta Pd5 menor que Pd7.
- En la mayoría de las especies de este grupo la espina Pv2 es mayor que la Pv9 (c. 155), con excepción de *Pa. sp. nov. 3*. Este estado de carácter se presenta también en *Pa. aztecus* y *Pa. viridiceps*, además en todas las especies del grupo externo.
- La espina Pv5 de igual tamaño que la Pv8 (c. 169), este estado se presenta también en *P. longipes*, *P. asperatipes* y *Acanthophrynus*.

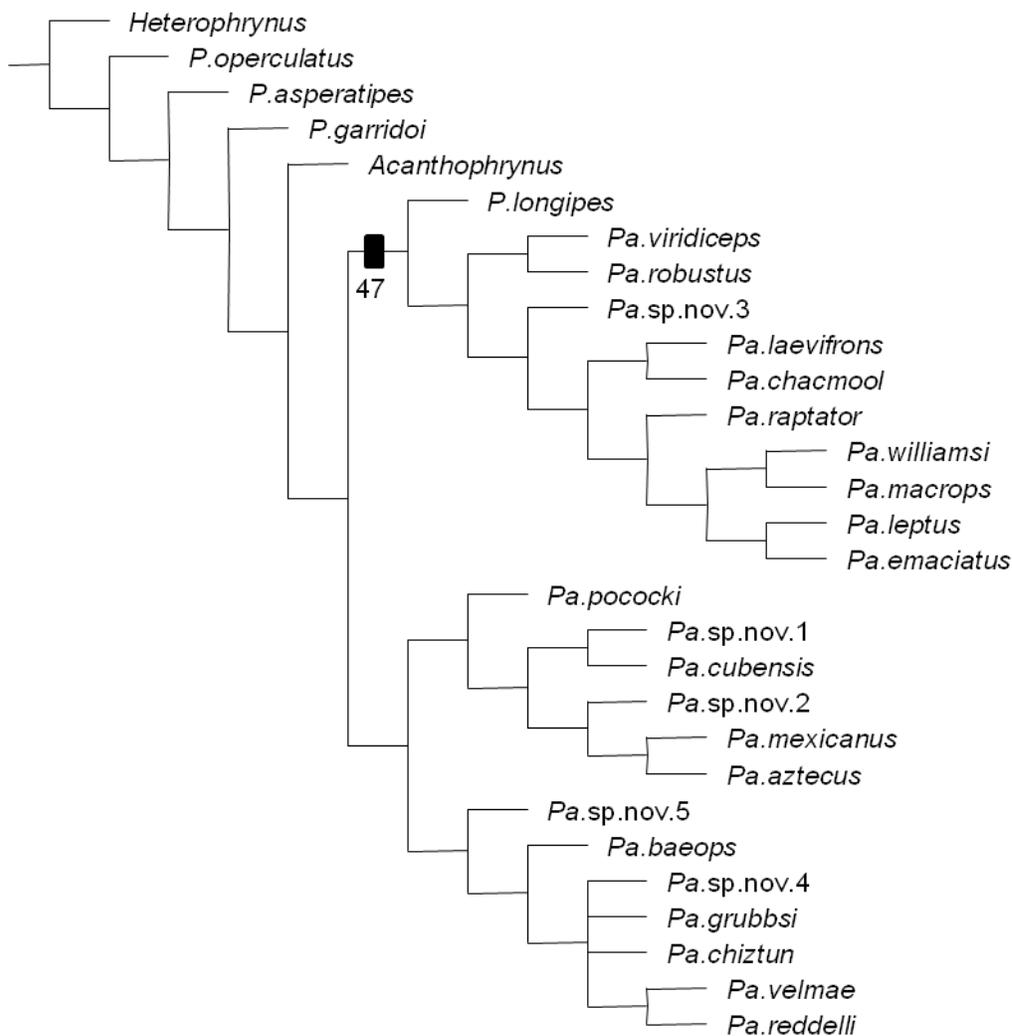
La rama que constituye el grupo *velmae* es de las más robustas en las topologías recuperadas (fig. 7, J = 48). Dentro del grupo *velmae* se encuentran las especies que exhiben el mayor grado de modificaciones hacia los ambientes subterráneos (v. g. ausencia y reducción de ojos). Uno de los aspectos interesantes es que entre los caracteres que soportan esta rama, no se encuentran atributos que tradicionalmente se asocien con adaptaciones a la vida troglófila, lo que robustece la hipótesis de que estas especies no están asociadas sólo por similitudes adaptativas. La rama que soporta al grupo *velmae* presenta los siguientes caracteres:

- Las especies de este grupo presentan la espina Pv9 recta (c. 26), este estado se presenta también en *Pa. aztecus* + *Pa. mexicanus*, en las dos especies del grupo *robustus*, y en *Phrynus operculatus*.
- La presencia de una espina intermedia entre Pv1 y Pv2 (c. 28) es uno de los caracteres más homoplásticos. Presenta optimización ambigua en la rama del grupo *velmae*, y con optimización lenta, se mapea en las ramas terminales, en el grupo *velmae* sólo se presenta en *Pa. sp. nov. 5* y *Pa. baeops*, el resto de las especies del grupo carecen de esta espina. Fuera del grupo se presenta de manera paralela en al menos una de las especies de cada grupo de especies de *Paraphrynus* y en *P. garridoi*.
- Presentan la espina Td1 bien desarrollada (c. 34). Este carácter es también compartido por las especies del grupo *raptator* y este carácter soporta la hipótesis de que los grupos *velmae* y *raptator* son grupos hermanos.
- La mayoría de las especies de este grupo presentan la espina Fv4 mayor que la Fv8 (c. 78), aunque se optimiza de manera ambigua porque en *Pa. sp. nov. 5* estas

espinas son del mismo tamaño. Fuera de este grupo, este estado de carácter se presenta en *Pa. cubensis* y *Pa. sp. nov. 3*.

- En la mayoría de las especies de este grupo la espina Fv5 es mayor que la Fv7 (c. 81), con la excepción de *Pa. chacmool* y *Pa. chiztun*. Este estado se presenta fuera del grupo *velmae* en *P. sp. nov. 2*, *Pa. sp. nov. 3*, y *Pa. robustus*, y en el grupo externo en *P. longipes* y *Acanthophrynus*.
- La mayoría de las especies presentan la espina Fv5 mayor que Fv9 (c.83), este estado se presenta también en *Pa. sp. nov. 2* y *Pa. robustus*; y en *Acanthophrynus* en el grupo externo.
- En este grupo la espina Fd4 es de mayor talla que la Fd6 (c. 103), con la excepción de *Pa. chacmool*. Se presenta también en varias especies del grupo *raptator*, y en *Pa. viridiceps*.
- La mayoría de las especies de este grupo exhiben la espina Pd4 de tamaño similar a Pd6 (c. 127), con la excepción de *Pa. reddelli* y *Pa. chacmool*. Este estado también se presenta en el grupo *robustus*.

La presencia de una espínula dorsolateral en el tarso del pedipalpo (c. 47) era uno de los caracteres que por encontrarse en miembros de *Phrynus* y *Paraphrynus* planteaban la posibilidad de que alguno de estos o ambos no fueran monofiléticos. Este carácter sin embargo, fue optimizado como un carácter homoplástico, no sólo a nivel genérico, pues esta espina se presenta en *Phrynus longipes*, sino que incluso dentro de *Paraphrynus* fue adquirido independientemente por las especies del grupo *raptator* (incluyendo a *Pa. laevifrons*), en el grupo *robustus*, y en *Pa. chacmool*. A diferencia de hipótesis previas (cf. Quintero, 1983a), este carácter no es una sinapomorfía para ningún grupo dentro de *Paraphrynus*. Fue necesario otorgar un peso arbitrario de magnitud 13 al carácter 47, para que el árbol de consenso estricto de los árboles recuperados (199 AMP, L= 354), colapsara el nodo que soporta a *Paraphrynus* y, aún en estas condiciones, en la mayoría de los árboles



**Figura 4.** Árbol de consenso estricto de cuatro AMP (L= 357), en el que se le atribuyó al carácter 47, la presencia de la espínula dorsolateral del tarso, un peso arbitrario de 15.

el clado que constituye *Paraphrynus* se sostiene como monofilético, pues sólo dos árboles carácter 47, la totalidad de los árboles recuperados (4 AMP, L= 357), muestran a *Phrynus longipes* dentro del clado de *Paraphrynus*. La topología recuperada en este escenario arbitrario donde la presencia de esta espina recibe un peso tan alto (fig. 9), es más congruente con la ilustrada por Quintero (1983a), sin embargo, es difícil justificar el uso de un esquema de pesos arbitrarios, y más aún con un valor tan alto. La naturaleza homoplásica del carácter 47 dentro de Phrynidae no es sorprendente pues en otras familias, Charinidae por ejemplo, se ha reportado la presencia de una o más espínulas en este mismo artejo (Weygoldt, 2000).

## Análisis con pesos implicados

**Cuadro 1.** Resumen de las hipótesis filogenéticas recuperadas en los análisis de pesos iguales y pesos implicados con distintos valores de  $k$ , empleando TNT.

Análisis	AMP	Longitud	Ajuste (fit)	Ci	Ri	Estatus de <i>Paraphrynus</i>
Pesos iguales	12	316	-	0.386	0.569	Monofilético
Pesos implicados ( $k = 1$ )	1	330	33.592	0.370	0.538	Monofilético
Pesos implicados ( $k = 2$ )	2	322	42.591	0.379	0.556	Monofilético
Pesos implicados ( $k = 3$ )	1	322	48.326	0.379	0.556	Monofilético
Pesos implicados ( $k = 4$ )	1	319	52.403	0.382	0.562	Monofilético
Pesos implicados ( $k = 6$ )	1	317	57.863	0.385	0.567	Monofilético
Pesos implicados ( $k = 12$ )	1	317	65.655	0.385	0.567	Monofilético
Pesos implicados ( $k = 14$ )	1	316	67.056	0.386	0.569	Monofilético
Pesos implicados ( $k = 15$ )	1	316	67.645	0.386	0.569	Monofilético

Bajo este escenario se obtuvieron un menor número de hipótesis alternativas en cada uno de los análisis con distintos valores de  $k$ . Como tendencia general se observó que el ajuste global mejoró cuando los caracteres homoplásticos se pesaron menos severamente.

De los distintos valores de la constante  $k$  explorados ( $k = \{1, 2, 3, \dots, 15\}$ ) la topología con el mayor ajuste global se obtuvo con valores de  $k \geq 14$  (Fig. 10, L = 316, Ci= 386, Ri=569). Este árbol fue también recuperado entre los 12 árboles más parsimoniosos el análisis de pesos iguales (cf. fig. 6), por lo que lo que los agrupamientos son congruentes con los observados en el árbol de consenso estricto del análisis anterior.

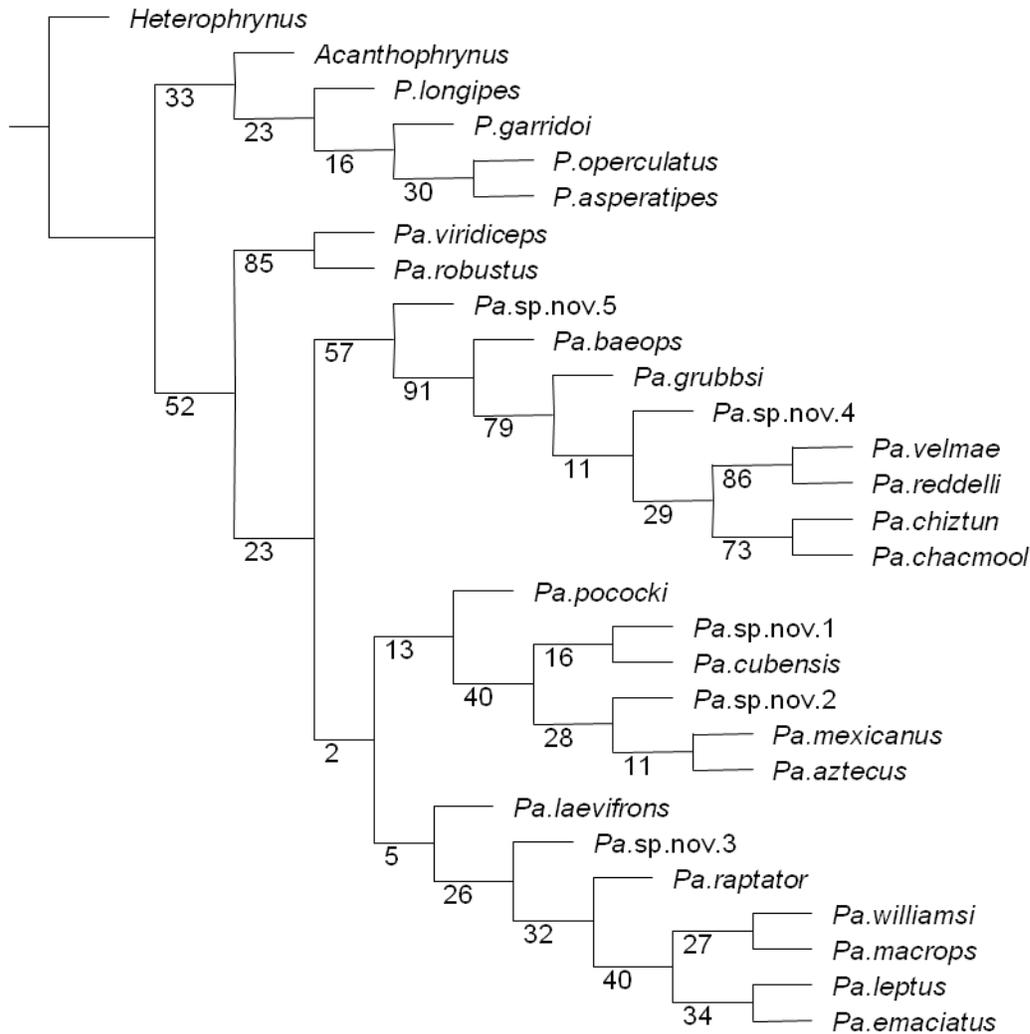
El árbol  $k \geq 14$ , presenta a el clado conformado por *Acanthophrynus*+ *Phrynus* como el grupo hermano de *Paraphrynus*; y tanto *Phrynus* como *Paraphrynus* son recuperados como grupos monofiléticos.

Dentro de *Paraphrynus*, el grupo formado por *Pa. viridiceps* + *Pa. robustus* es el grupo hermano del resto de las especies de *Paraphrynus*. El orden de las dicotomías de los grupos de especies se resuelve de la siguiente manera, ((gpo. *velmae* (gpo. *mexicanus*, gpo. *raptator*)). La posición de *Pa. pococki* y *Pa. laevifrons* se resuelve con su inclusión en alguno de los grupos, *Pa. pococki* se incluye como taxón basal en el gpo. *mexicanus* y *Pa. laevifrons*, como basal dentro del gpo. *raptator*.

Los valores de recuperación de algunos los nodos de Jackknife son ligeramente menores que los recuperados en el análisis de pesos iguales. De entre estos vale la pena destacar el valor de soporte de la rama que justifica la monofilia de *Paraphrynus*, que disminuyó de J

= 57% a  $J = 52\%$ , aunque se mantiene como una rama robusta en la prueba de remuestreo ( $J > 50\%$ ); no así la rama que soporta a *Phrynus*, que presenta una recuperación de  $J = 23\%$ . En general los grupos de especies *robustus* y *velmae* presentan un alto valor de soporte, pero los grupos *mexicanus* y *raptator* presentan un bajo valor de soporte.

-



**Figura 5.** Árbol obtenido implementando pesos implicados durante la búsqueda con  $k=14$ . Se reportan los valores de Jackknife bajo las ramas.

El árbol de máximo ajuste no es necesariamente parte de los árboles más cortos, de hecho es frecuente que el árbol con el máximo ajuste sea unos pasos más largos que el árbol más corto (Turner y Zandee, 1995; Goloboff, 1995). Aunque el propósito del uso de pesos implicados es acceder a topologías distintas de las recuperadas en los análisis de pesos

tradicionales (Goloboff, 1995), el resultado recuperado nos proporciona un criterio para preferir una de entre las 12 hipótesis óptimas en el esquema de pesos iguales.

Los resultados obtenidos con los esquemas de pesos iguales y los de pesos implicados, permiten justificar que las especies de *Paraphrynus* constituyen un taxón monofilético. Con respecto al grupo hermano de este género es difícil establecer con certeza si el grupo hermano lo constituye *Phrynus* o el clado *Acanthophrynus*+ *Phrynus*; de hecho algunas de las topologías óptimas sugieren que *Phrynus*, del modo actualmente definido, no constituye un grupo monofilético, sin embargo, es imposible arrojar conclusiones al respecto debido al limitado muestreo de las especies de este género. La inclusión de más terminales y de caracteres presumiblemente informativos para las especies de este género (*e. g.* número de tarsómeros y tibiómeros I), permitirán esclarecer la relación que sostienen las especies actualmente incluidas en *Phrynus* con el resto de los miembros de esta familia.

El alto índice de homoplasia, puede poseer distintas explicaciones. Una posible explicación es que la hipótesis de homología representada en el carácter sea incorrecta (homología secundaria, *sensu* De Pinna, 1991), y por lo tanto nuevas modificaciones en la codificación y argumentación de los caracteres sean necesarias. Otra posible explicación es que los estados de caracteres no sean fijos para los taxones, y la posesión de un estado u otro se deba a variaciones ontogénicas o poblacionales. Una tercera explicación es que la codificación de los caracteres no sea excluyente de otros estados y que dos o más estados distintos se exhiban grados de traslapamiento. Este es el caso de los caracteres que implican tamaños relativos entre dos estructuras, como las espinas de los pedipalpos, pues el estado de que una espina sea mayor que otra, puede adquirirse por la el aumento en talla de la primera de las espinas o bien por la reducción de la segunda.

Por último, la presencia de caracteres homoplásticos es recurrente en todos los análisis filogenéticos, tanto en los estudios que parten de evidencia morfológica como molecular y sus combinaciones y variantes. En otras palabras, la homoplasia es un fenómeno inherente de la reconstrucción filogenética. En grupos poco estudiados como el aquí tratado, el desconocimiento general de la anatomía y su variación, contribuye a la inclusión de caracteres que parcial o totalmente, no cumplen con las propiedades deseables en los caracteres filogenéticamente informativos: independientes, fijos a nivel de las terminales y

mutuamente exclusivos. Este desconocimiento se traduce en altos índices de homoplasia y en otros casos en la pobre resolución del cladograma.

## **Taxonomía**

En el siguiente apartado se presenta el compendio de la taxonomía y distribución de las especies de *Paraphrynus*. Se ofrece una clave dicotómica nueva, que pretende incluir caracteres distintos a los empleados en trabajos precedentes. Esta clave incluye además, y a diferencia de las disponibles en la literatura, la totalidad de las especies conocidas hasta el momento. Para las especies nuevas se presenta una descripción preliminar, mientras que para las especies previamente descritas se ofrecen diagnósis, registros de distribución, las anotaciones y correcciones pertinentes. Las especies se presentan dentro de su respectivo grupo de especies. Los grupos de especies se presentan en orden filogenético de acuerdo al cladograma de consenso de los 12 AMP recuperados en el análisis de pesos iguales (fig. 8), y los grupos de especies que comparten un nodo se presentan en orden alfabético. Las especies *Pa. laevifrons* y *Pa. pococki*, se incluyeron dentro del grupo en el que se recuperaron en el análisis de pesos implicados  $k = 14$  (gpo. *raptator* y gpo. *mexicanus*, respectivamente).

Puesto que Harvey (2003) y Armas (2004, 2006a, 2006b) presentan un listado muy completo de las sinonimias y citas en la literatura taxonómica de cada especie, se citan sólo las adiciones y correcciones a estas obras. Sólo las especies descritas son totalmente ilustradas y medidas. Para el resto de las especies se presentan figuras de los caracteres diagnósticos utilizados y aquellos cuya comparación sea necesaria para la comprensión y reconocimiento de los caracteres.

### **Clase** Amblypygi Thorell

#### **Familia** Phrynidae Blanchard

#### **Subfamilia** Phrininae Blanchard

#### **Género** *Paraphrynus* Moreno 1940

*Hemiphrynus* Pocock 1902 (homónimo subsecuente de *Hemiphrynus* Horn 1889, Coleoptera y de *Hemiphrynus* Fritsch 1899, Arachnida).

Especie tipo por designación original (Pocock, 1902a): *Tarantula laevifrons* Pocock.

Diagnosis: Margen dorsal de la patela de los pedipalpos con al menos ocho espinas. La espina Td3 es mayor que la espina Td4, de modo que entre las espinas de mayor talla en este artejo (Td3 y Td6), se observan dos espinas de menor tamaño (Td4 y Td5). En *Paraphrynus* la espina Td1 se localiza en posición proximal a Td2, mientras que en *Phrynus* esta espina es ventrolateral a Td2. La espina Td2 de *Paraphrynus* es de talla media, menor que el doble de la talla de Tv2 en vista frontal, mientras que en *Phrynus* Td2 es relativamente larga, aproximadamente del doble de la talla de Tv2.

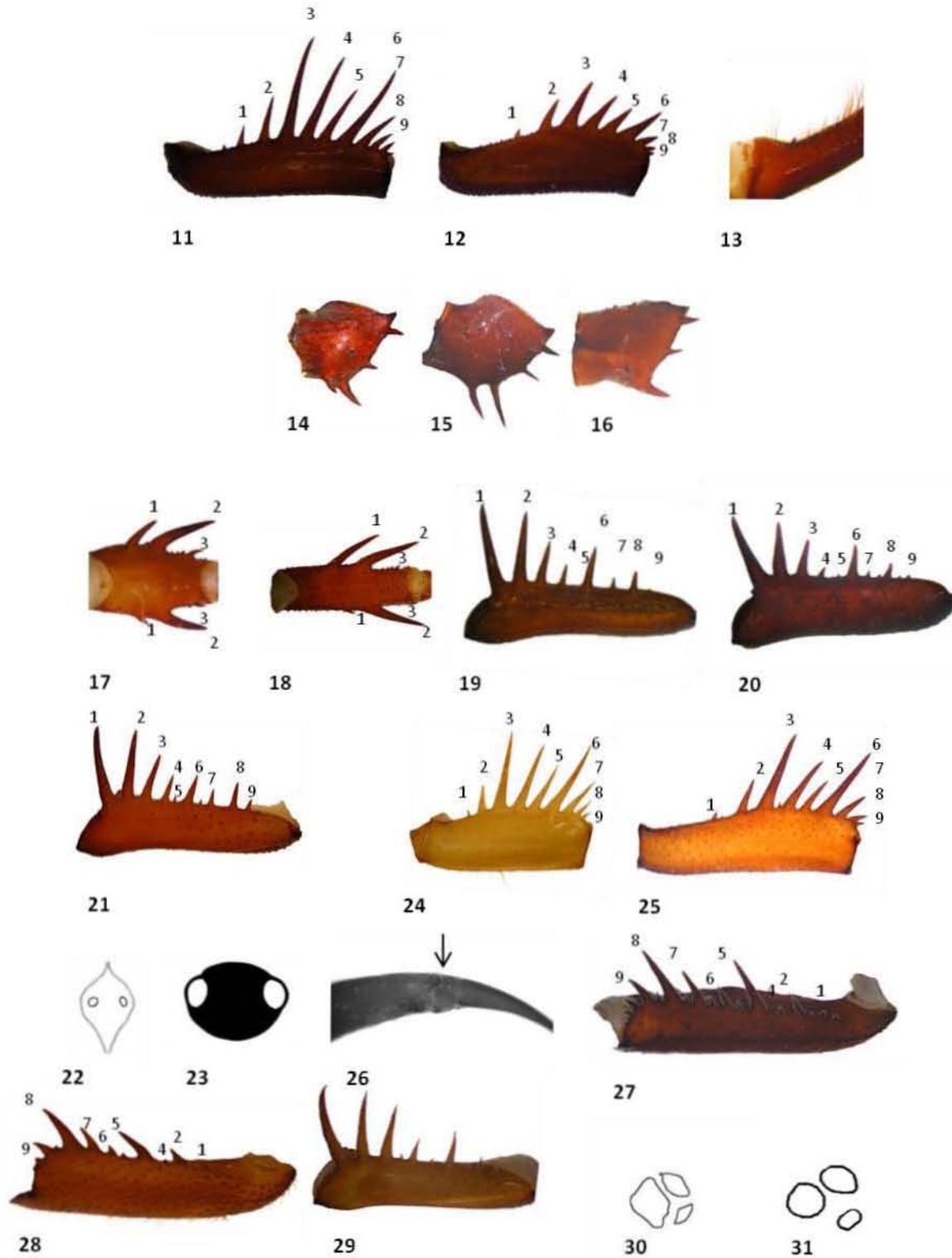
### **Clave dicotómica para la determinación de las especies de *Paraphrynus***

#### **Moreno**

- 1a. Espinas dorsales de la patela del pedipalpo relativamente largas, la longitud de la espina Pd3 es mayor que la altura del artejo (fig. 11) ----- 2
- 1b. Espinas dorsales de la patela del pedipalpo relativamente cortas, la longitud de la espina Pd3 es menor que la altura del artejo (fig. 12) ----- 18
- 2a. Tarso del pedipalpo armado de una pequeña espina dorsolateral (fig. 13) ----- 3
- 2b. Tarso del pedipalpo inerme, sin espinas----- 12
- 3a. Segmento basal del quelícero con un diente ventral y con un diente basal en la cara retrolateral (fig. 4) ----- 4
- 3b. Segmento basal del quelícero carente de un diente ventral y un diente basal en la cara retrolateral ----- 5
- 4a. Cara prolateral del segmento basal del quelícero con sedas robustas en forma de bastón -----*Paraphrynus robustus* (Franganillo)
- 4b. Cara prolateral del segmento basal del quelícero con sedas delgadas y acuminadas-----*Paraphrynus viridiceps* (Pocock)
- 5a. Cara frontal del trocánter del pedipalpo armado con una espina central (fig. 14) o un tubérculo setífero central prominente (fig. 15) ----- 6

5b. Cara frontal de trocánter del pedipalpo liso (fig. 16) o con pequeños tubérculos setíferos

9



**Figuras 11-31.** 11, patela del pedipalpo en vista dorsal de *Pa. baeops*; 12, patela del pedipalpo en vista dorsal de *Pa. cubensis*; 13, detalle del tarso del pedipalpo de *Pa. laevifrons* en vista dorsal; 14, vista frontal del trocánter del pedipalpo de *Pa. laevifrons*; 15, vista frontal del trocánter del pedipalpo de *Pa. emaciatus*; 16, vista frontal del trocánter del pedipalpo de *Pa. leptus*; 17, vista frontal de la tibia del pedipalpo de *Pa. williamsi*; 18, vista frontal de la tibia del pedipalpo de *Pa. emaciatus*; 19, fémur del pedipalpo de *Pa. macrops* en vista ventral; 20, fémur del pedipalpo de *Pa. laevifrons* en vista ventral; 21, fémur del pedipalpo de *Pa. williamsi* en vista ventral; 22, esquema del tubérculo ocular y ojos medios de *Pa. chacmool*; 23, esquema del tubérculo ocular y ojos medios de *Pa. aktún*; 24, patela del pedipalpo en vista dorsal de *Pa. chacmool*; 25, patela del pedipalpo en vista dorsal de *Pa. sp. nov. 3*; 26, detalle del tarso de *Pa. leptus* en vista dorsal, la flecha señala la posición de la sutura; 27, patela del pedipalpo de *Pa. baeops* en vista ventral; 28, patela del pedipalpo de *Pa. aztecus* en vista ventral; 29, fémur del pedipalpo de *Pa. chiztun* en vista ventral; 30, esquema del grupo de ojos laterales derechos de *Pa. grubbsi*; 31, esquema del grupo de ojos laterales derechos de *Pa. sp. nov. 4*.

- 6a. Espina Td3 bien desarrollada y distintiva de las espinas intermedias entre Td2 y Td3 (fig. 17) ----- 7
- 6b. Espina Td3 reducida y e indistinta de la serie de espinas intermedias entre Td2 y Td3 (fig. 18) ----- *Paraphrynus emaciatus* Mullinex
- 7a. Espina Fv4 relativamente grande, mayor que la mitad de la longitud de Fv3 (fig. 19) ----  
----- 8
- 7b. Espina Fv4 relativamente pequeña, menor que la mitad de la longitud de la Fv3 (fig. 20)  
----- *Paraphrynus laevifrons* Pocock
- 8a. Espina Fv9 relativamente pequeña, menor que la mitad de la espina Fv7 (fig. 19) -----  
----- *Paraphrynus macrops* Pocock
- 8b. Espina Fv9 relativamente grande, aproximadamente del mismo tamaño que Fv7 (fig. 21) ----- *Paraphrynus williamsi* Mullinex
- 9a. Carapacho de color claro, manchado sólo en el margen posterior; los fémures de las patas ambulacrales no están bandeados, ni en los ejemplares juveniles----- 10
- 9b. Carapacho de color oscuro, manchado y rayado; los fémures de las patas ambulacrales, bandeados ----- 11
- 10a. Tubérculo ocular central y ojos reducidos (fig. 22), la espina Pd2 es menor que la espina Pd5 (fig. 24) ----- *Paraphrynus chacmool* (Rowland)
- 10b. Tubérculo ocular central y ojos bien desarrollados (fig. 23), la espina Pd2 mayor o igual que la espina Pd5 (fig. 25) ----- *Paraphrynus sp. nov. 3*

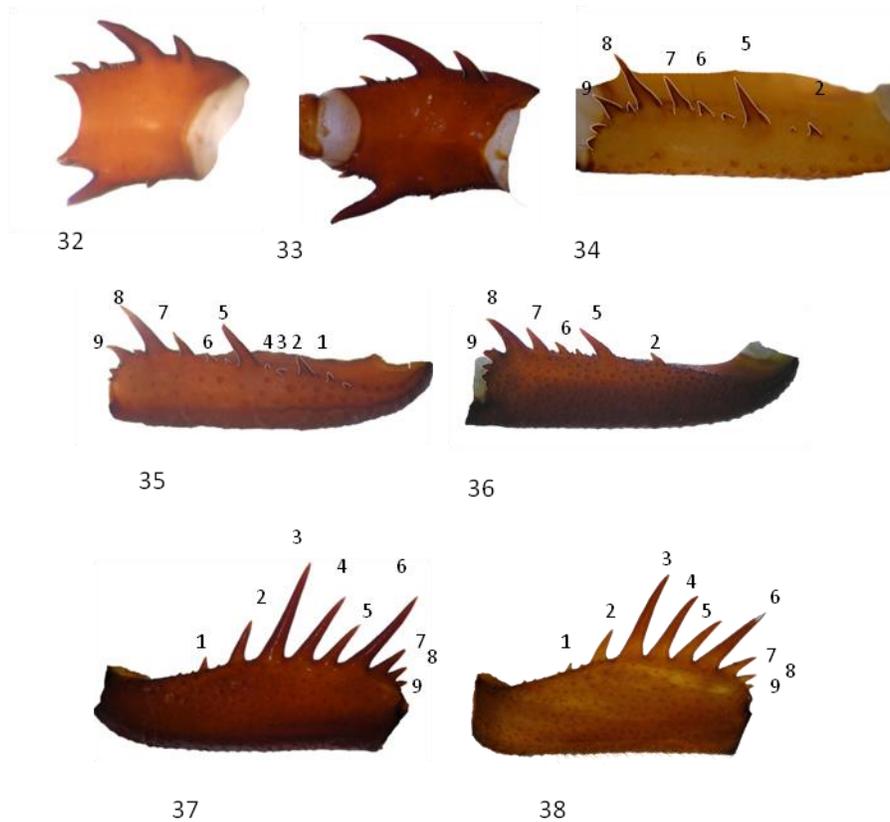
- 11a. El tarso y el apotele del pedipalpo se encuentran divididos por una sutura aparente en vista dorsal (fig. 26) -----*Paraphrynus leptus* Mullinex
- 11b. El tarso y el apotele completamente fusionados, en vista dorsal no es distinguible ninguna sutura----- *Paraphrynus raptator*
- 12a. Patela del pedipalpo con una quilla ventrocaudal que divide longitudinalmente a este artejo, la cara ventral de la patela es plana (fig. 27) ----- 13
- 12b. Patela del pedipalpo sin una quilla ventrocaudal que divide longitudinalmente a este artejo, la cara ventral de la patela es convexa (fig. 28) ----- 15
- 13a. Ojos centrales ausentes ----- *Paraphrynus velmae* Mullinex
- 13b. Ojos centrales presentes----- 14
- 14a. Fémur de la pata anteniforme relativamente corto, menor o igual que el ancho del carapacho----- *Paraphrynus baeops* Mullinex
- 14b. Fémur de la pata anteniforme relativamente largo, mayor que el ancho del carapacho----- *Paraphrynus* sp. nov. 5
- 15a. Espina Fv1 recta ----- 16
- 15b. Espina Fv1 curva (fig. 29) ----- *Paraphrynus chiztun* (Rowland)
- 16a. Espina intermedia entre Pd6 y Pd7 ausente, con ojos laterales -----17
- 16b. Espina intermedia entre Pd6 y Pd7 presente; sin ojos laterales -----  
-----*Paraphrynus reddelli* Mullinex
- 17a. Ápice de la espina Fv1 en forma de gancho; el ojo interior de la serie de ojos laterales de mayor tamaño que el ojo frontal (fig. 30) -----  
----- *Paraphrynus grubbsi* Cokendolpher y Sissom
- 17b. Ápice de la espina Fv1 recto; el ojo interior de la serie de ojos laterales del mismo tamaño que el ojo frontal (fig. 31) -----*Paraphrynus* sp. nov. 4
- 18a. Sin espinas entre Tv2 y Tv3 (fig. 32) -----19
- 18b. Con una a tres espinas pequeñas entre Tv2 y Tv3 (fig. 33) -----21

19a. Textura de la cara ventral de la patela de los pedipalpos lisa, cubierta por pequeños tubérculos esparcidos o sedas (fig. 34) ----- *Paraphrynus mexicanus* (Bilimek)

19b. Textura de la cara ventral de la patela de los pedipalpos rugosos, cubierta densamente por tubérculos prominentes (figs. 35, 36) -----20

20a. Espina Fd1 del mismo tamaño que Fd5, la espina Fv 4 del mismo tamaño que Fv8, presenta una quilla ventrocaudal en la patela del pedipalpo, la cara ventral de este artejo es plana (fig. 35) ----- *Paraphrynus* sp. nov. 1

20b. Espina Fd1 menor que la espina Fd5, la espina Fv4 mayor que la Fv8, carece de una quilla ventrocaudal en la patela del pedipalpo, la cara ventral de este artejo es convexa (fig. 36) -----*Paraphrynus cubensis* Quintero



**Figuras 32-38.** 32, tibia del pedipalpo de *Pa.* sp. nov. 1 en vista frontal; 33, tibia del pedipalpo de *Pa. pococki* en vista frontal; 34, patela del pedipalpo de *Pa. mexicanus* en vista ventral; 35, patela del pedipalpo de *Pa. sp. nov. 1* en vista ventral; 36, patela del pedipalpo de *Pa. cubensis* en vista ventral; 37, patela del pedipalpo de *Pa. pococki* en vista dorsal 38; patela del pedipalpo de *Pa. aztecus* en vista dorsal.

- 21a. Espina Pd2 aproximadamente del mismo tamaño que la espina Pd5 (fig. 37) -----  
-----*Paraphrynus pococki* Mullinex
- 21b. Espina Pd2 menor que la espina Pd5 (fig. 38) ----- 22
- 22a. Cara prolateral de la patela del pedipalpo cubierta por numerosas sedas muy densas  
(fig. 38), la patela carece de una quilla ventrocaudal longitudinal (fig. 28) -----  
-----*Paraphrynus aztecus* (Pocock)
- 22b. Cara prolateral de la patela del pedipalpo cubierta por algunas sedas esparcidas, la  
patela posee una quilla ventrocaudal longitudinal (fig. 27). -----  
----- *Paraphrynus* sp. nov. 2

#### GRUPO *ROBUSTUS*

*Paraphrynus robustus* (Franganillo) y *Paraphrynus viridiceps* (Pocock)

Este grupo de especies está constituido por dos especies que se distinguen del resto por presentar una espínula dorsolateral en el tarso del pedipalpo y la cara retrolateral del quelícero armada con una quilla dorsal poco elevada, un diente medio, un diente basal y un diente ventral. La distribución de las especies de este grupo se restringe a las islas Bahamas y Cuba.

#### ***Paraphrynus robustus* (Franganillo 1931) [T.N.V]**

Figura 39.

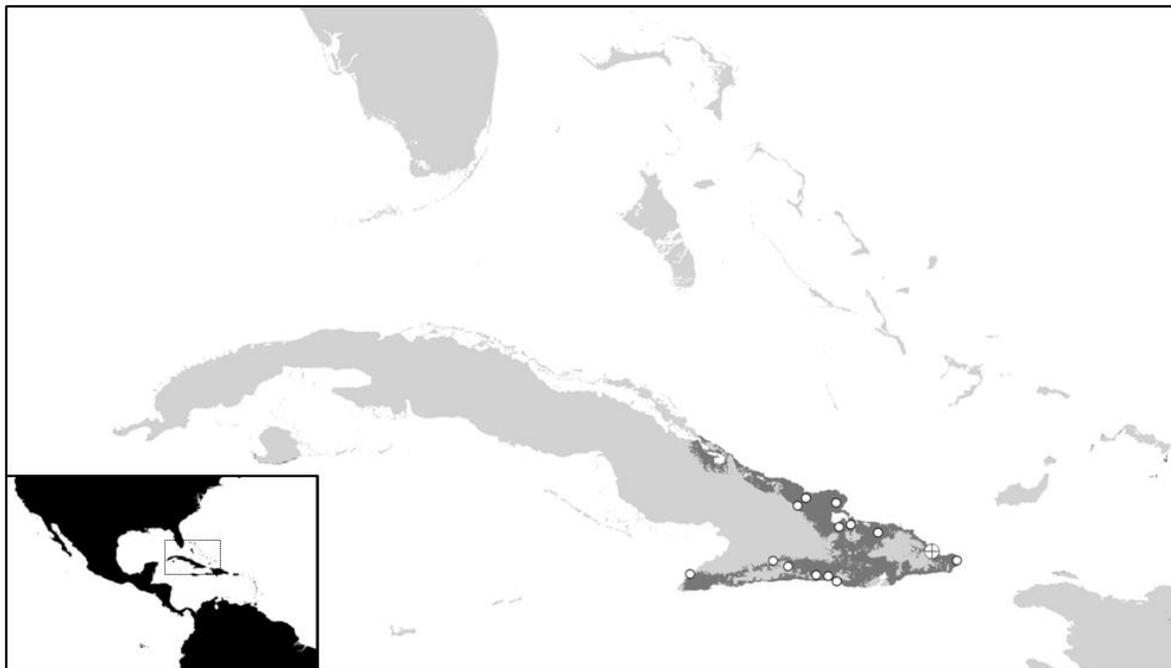
Diagnosis: Se distingue del resto de las especies de *Paraphrynus* por presentar una serie de sedas claviformes, presumiblemente estridulatorias en la porción proximal de la cara interna del segmento basal del quelícero. La dentición retrolateral está constituida por un diente ventral, un diente basal y una quilla dorsal. Estos dos caracteres los comparte con *Pa. viridiceps*. Presenta además un tubérculo setífero prominente en posición dorsolateral del segmento basal del quelícero.

Localidad tipo: **IES**: CUBA: Guantánamo: *Baracoa*: Baracoa (20.3425182, -74.4968228), 1♂.

Registros:

**AMNH:** CUBA: Guantánamo: Cueva de las Cucarachas (20.22583,-74.1752678), 1♂.

**Quintero, 1983a:** CUBA: Granma: Cueva del Fustete; Cueva grande de pilón; Montes de Guisa (20.2216101,-76.521492); Niquero (20.0500002, -77.5833282); Guantánamo: Cueva de las cucarachas (20.22583,-74.1752678); Cueva de la Majana (20.3066664,-74.4266701); Cueva de la Patana (20.22583,-74.1752678); Loma de la California; Holguín: Cerro de los Berros (20.9622192, -75.7186127); Cerro las tinajitas (21.02361111, -76.10166667); Cueva Bariay (20.922321, -76.2080383); Cueva de Aguas Gordas (20.9622192, -75.7186127); Cueva de cañones (20.6541662, -75.681942); Cueva de las cuatrocientas rozas; Nicaro (20.6833324, -75.5333366); Río Toa (20.583333, -75.1833305); Sancti Spíritus: Cueva Atabex (21.8333333, -79.931181); Santiago de Cuba: *Santiago de Cuba*: Las lomas de El cobre (20.03861111, -75.97055556); Cueva de Banega (20.1500006, -76.3333282); Cueva de la Virgen (19.9602785, -75.7080574); Cueva de los Majaes (19.9602785, -75.7080574); Santiago de Cuba (20.0247221, -75.8219452); Segunda Cueva Siboney (19.9602785, -75.7080574); Siboney laboratory (19.9602785, -75.7080574).



**Figura 39.** Distribución conocida de *Pa. robustus*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. El área gris oscura representa el área de distribución potencial de esta especie. Los registros se indican con un círculo (○), y la localidad tipo con un círculo cruzado (⊕).

Notas: El único ejemplar examinado de esta especie fue el holotipo de *Paraphrynus astes* Mullinex. Esta especie fue sinonimizada con *Pa. robustus* por Quintero (1983a). Quintero identificó los ejemplares del frasco No. 664 de la Colección de Franganillo, como los sintipos de esta especie y Armas (1984) designó de entre estos al lectotipo.

La función estridulatoria de las sedas claviformes de los quelíceros de esta especie ha sido sugerida por distintos autores (Mullinex, 1975; Quintero, 1983; Armas, 2006a). Un carácter similar se presenta en *Acanthophrynus coronatus* Kraepelin y en varias especies de *Phrynichus* Karsch y *Euphrynichus* Weygoldt (Phrynichidae) con diferencias en el número, forma y disposición (Weygoldt, 2000). Las sedas estridulatorias en *Acanthophrynus coronatus* son de cuatro formas distintas, mientras que las presentes en *Paraphrynus robustus*, son sólo de una.

### ***Paraphrynus viridiceps* (Pocock 1894)**

Figura 40.

Diagnosis: Se distingue de la gran mayoría de las especies de *Paraphrynus* por presentar el segmento basal del quelícero armado de un diente ventral en la cara retrolateral. Este carácter se presenta también en *Pa. robustus*, de la que se separa dado que *Pa. viridiceps* carece de sedas modificadas en la cara interna del segmento basal del quelícero. Estas sedas en *viridiceps* son delgadas y uniformes.

Localidad tipo: **NHML:** BAHAMAS: Nassau: *New Providence*: Government House (25.075772, -77.344544), 1♂.

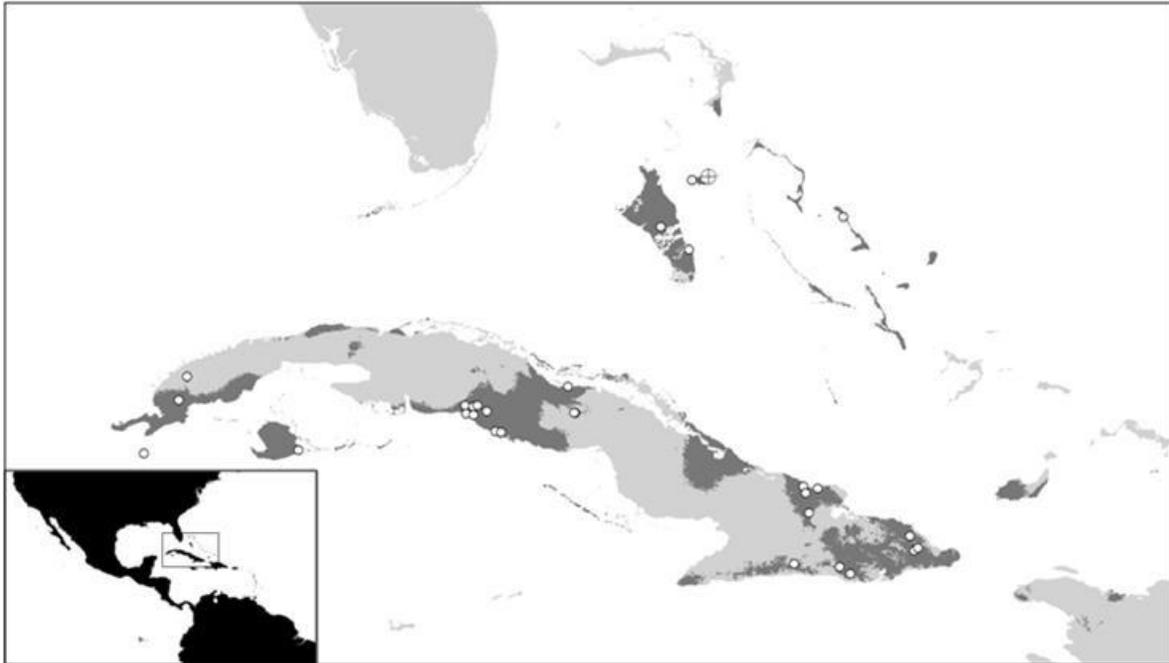
Registros:

**CNAN:** CUBA: Sancti Spiritus: *Trinidad*: Trinidad (21.8019447, -79.9837171), 2♀♀.

**AMNH:** BAHAMAS: New Providence: Nr. East end light house (25.029543, -77.55216), 1♂; Andros Island: London ridge, 4♀♀, 3♂♂; CDC Farm, 1♀; South side of S. Bight, 3♀♀; New Providence: Huerto Cave (25.0422078, -77.3951197), 5♀♀, 3♂♂, 2 juvs.; Nassau (25.066034, -77.339736), 1 ♀, 1♂; CUBA: Santa Clara: Sierra de Jaitibonoco, 2♀♀.

**TMM:** BAHAMAS: Cat Island: Caves in Bennets Harbour (24.559431, -75.626038) 1♀.

**Quintero, 1983a:** BAHAMAS: Central Andros: Andros I (24.4333324, -77.9500008); Mangrove Cay: S side of S Bight (24.140206, -77.590015); New Providence: Huerto Cave (25.0422078, -77.3951197); Nassau (25.066034, -77.339736); CUBA :Isla de la Juventud (Isla de Pinos): Entrada de la Cueva No. 6 (21.5737791, -82.5623853); Cienfuegos: Central Soledad (22.1333351, -80.3333282); Cienfuegos (22.1441708, -80.4400024); La Legua (22.0193468, -80.3345256); Mina Carlota (22.0666676, -80.1666718); Rancho Luna (22.038888, -80.4272194); Soledad (22.1274996, -80.3372269); Soledad (22.; 1441708, -80.2839939); Holguín: Cueva de los Panaderos (21.1081565, -76.1318017); Sancti Spíritus: Las Cuevas (21.8019409, -79.984169); Cueva de Colón (22.3851134, -79.1323877); Cueva de las Columnas (21.8130789, -80.0542963); Hills (22.0447214, -79.0386195); Sabanas de San Felipe (22.0522464, -79.0508656).



**Figura 40.** Distribución conocida de *Pa. viridiceps*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. El área gris oscura representa el área de distribución potencial de esta especie. Los registros se indican con un círculo (○), y la localidad tipo con un círculo cruzado (⊕).

Notas: La interpretación de la localidad tipo, sigue la precisión hecha por Armas (2006a).

#### GRUPO *MEXICANUS*

*Paraphrynus* sp. nov. 1, *Paraphrynus* sp. nov. 2, *Paraphrynus aztecus* (Pocock), *Paraphrynus cubensis* Quintero, *Paraphrynus mexicanus* (Bilimek) y *Paraphrynus pococki* Mullinex.

Las especies de este grupo presentan las espinas dorsales de la patela relativamente cortas, la espina Td3 es menor o igual que la altura del artejo. La cara retrolateral del quelícero armada con un diente medio y algunas especies presentan una quilla dorsal de altura variable. Las especies de este grupo carecen de la espínula dorsolateral del tarso del pedipalpo.

### ***Paraphrynus* sp. nov. 1**

Figuras 41-49.

*Paraphrynus mexicanus* Bilimek (en parte “Arizona form”): Mullinex, 1975.

*Paraphrynus neomexicanus* Wissman, 1999 (*non vidi*), declarada *nomen nudum* por Armas 2004.

Diagnosis: Especie de espinas cortas, con el tarso y postarso fusionados y carente de la espínula dorsolateral del tarso. Se distingue de *Pa. mexicanus*, porque *Pa. sp. nov. 1* presenta invariablemente un solo diente frontal en la serie externa del quelícero, sin presencia de una quilla dorsal. La cara ventral de la patela del pedipalpo ornamentada con numerosas escamas setíferas gruesas y prominentes, mientras que *Pa. mexicanus* presenta pocas de estas escamas, y las presentes son de baja altura. El tubérculo ocular central de *Pa. sp. nov. 1* es claramente semiesférico, mientras que en *Pa. mexicanus* es ovalado.

Ejemplares potencialmente tipo: Hembra holotipo, dos machos y dos juveniles paratipos con los siguientes datos: Zara 721-México: Sonora: Hermosillo: Cueva de Santa Marta. 26 –Feb-2006 NAD27 12 505423 3215099 (29.06419, -110.94429), elev. 211 m. Peter Sprouse, Jean Krejca.

Descripción de la hembra holotipo: Carapacho rojo oscuro y concoloro. Tubérculo ocular central semiesférico, oscuro, sobre una depresión ligera del carapacho, ojos centrales laterales al tubérculo, ojos laterales bien desarrollados, con los septos que separan los ocelos del mismo color que el carapacho, margen anterior del carapacho ligeramente

bilobulado y con pequeños tubérculos setíferos de ápice romo esparcidos, el carapacho cubierto por numerosas granulaciones y tubérculos setíferos redondeados y aplanados que radian del sulcus y que poseen sedas de ápice agudo.

Quelíceros del mismo color que el carapacho, cara prolateral del segmento basal con sedas delgadas y de ápice aguzado en su porción proximal, dorsolateralmente el segmento basal está armado de dos tubérculos setíferos romos, el externo ligeramente más alto que el interno, la cara retrolateral armada con un diente medio.

Coxa de los pedipalpos rojo oscuro, lisa en casi toda su superficie, las sedas concentradas en el margen interno de la zona esclerosada y posee una banda blanca ancha entre el margen esclerosado interno de la coxa de los pedipalpos y la primera serie de sedas transversas.

Trocánter armado dorsalmente de una serie de tubérculos setíferos, cara frontal casi lisa, con una serie de tubérculos setíferos de poca altura que corre de la esquina dorso-proximal hacia el centro del trocánter y este artejo se encuentra armado de cuatro espinas cónicas, localizadas en los márgenes ventral y distal, ordenadas en talla de mayor a menor:  $Tr2 > Tr1 > Tr4 > Tr3$ .

Fémur armado dorsalmente de seis espinas conspicuas (Fd1-Fd6), que ordenadas de la mayor a la menor exhiben el siguiente orden:  $Fd3 > Fd2 > Fd1 > Fd5 > Fd6 > Fd4$ , no se observan espinas intermedias entre las seis espinas principales, sin embargo el fémur se encuentra ornamentado dorsalmente con numerosos tubérculos setíferos espiniformes, algunos de ápice agudo; en posición próximo ventral a Fd1, se presentan dos espinas subiguales, y distales a Fd6 se presentan dos pequeñas espinas, que se confunden con algunos tubérculos setíferos espiniformes. Ventralmente el fémur está armado por catorce espinas conspicuas, las espinas principales, exhiben el siguiente orden de tallas:  $Fv1 > Fv2 > Fv3 > Fv5 > Fv6 > Fv4 > Fv7$ . En la base próximo lateral de Fv1, se presenta un tubérculo setífero de ápice romo, entre Fv4 y Fv5 se presentan dos espinas intermedias de las cuáles la proximal es mayor que la distal, entre Fv5 y Fv6 se presentan otras dos espinas intermedias, en este caso la distal mayor que la proximal, entre Fv6 y Fv7 se presenta una sola espina intermedia y posterior a Fv7 se observan cuatro espinas más, siendo la segunda mayor.

La patela es relativamente corta y ancha, con una quilla o doblez ventrocaudal, de modo que la cara ventral de este artejo es más o menos plana y está armada dorsalmente por ocho espinas principales, que exhiben el siguiente orden de tallas: Pd3 > Pd6 > Pd4 > Pd5 > Pd2 > Pd7 > Pd8 > Pd1. La Pd5 es sólo ligeramente mayor que Pd2. Proximal a Pd1, se presentan dos pequeñas espinas subiguales entre sí. Presenta también una espina intermedia entre Pd1 y Pd2. Distal a Pd8 se observa una espina, ventralmente, este artejo exhibe hasta 12 espinas, las espinas principales se ordenan en talla del siguiente modo: Pv5 > Pv2 > Pv4 > Pv6 > Pv3 > Pv1. Proximal a Pv1 se encuentra una espina pequeña, así mismo se observa la presencia de espinas intermedias entre Pv1 y Pv2 (1) y entre Pv2 y Pv3 (1), distales a Pv6 se observan tres espinas, la proximal es también la mayor, seguida en talla por la última que es además de ápice romo, cara ventral de la patela con numerosos tubérculos setíferos en forma de escamas semiesféricas cuyas sedas se orientan en posición lateral hacia el ápice o la cara caudal del artejo, estas ornamentaciones se encuentran distribuidas homogéneamente en toda el área de la cara ventral del artejo.

Tibia robusta, globosa y armada dorsalmente por cinco espinas, las tres principales exhiben el siguiente orden de tallas: Td2 > Td1 > Td3. Entre Td2 y Td3 se presentan dos espinas intermedias, de las cuáles la distal es la mayor, en aproximadamente la misma proporción que la espínula distal guarda con la espina Td3, ventralmente se reconocen sólo cuatro espinas y algunos tubérculos setíferos de ápice romo, la espina Tv2 es la mayor y las espinas Tv1 y Tv3 son aproximadamente del mismo tamaño, la espina Tv1 presenta una curvatura en su base de modo que el ápice de esta apunta hacia el margen distal del artejo, se observa además la presencia de una espínula intermedia entre Tv2 y Tv3. Tv3 conspicua y orientada hacia el margen distal del artejo.

El tarso y postarso no están separados por una sutura aparente, y no se presenta una espínula dorsolateral.

Coxas de todas las patas con un tubérculo rugoso distal sobre la cara frontal de dicho artejo, coxa de las patas II con sedas de ápice agudo en el margen frontal, concentradas en la porción proximal del artejo y en el resto de las patas la superficie ventral y frontal más bien glabra, con algunas sedas sobre los tubérculos frontales, fémures rojo oscuro y concoloros, sin manchas ni bandas y cubiertos por escamas setíferas de ápice aguzado homogéneamente

distribuidas, primer tarsómero de las patas ambulacrales carente de una línea clara transversa.

Terguitos abdominales de color amarillo-anaranjado, sin presentar un patrón de manchado, puntuaciones y escamas setíferas pequeñas distribuidas homogéneamente sobre la superficie de los tergutitos, esternitos amarillo pálido y cubierto con algunas sedas de ápice agudo delgadas y esparcidas.

Borde posterior del esternito genital ligeramente redondeado. Los escleritos genitales con forma de garras, relativamente delgadas, ápice agudo y base ancha. Las garras ligeramente curvadas hacia la región ventro medial; estas emergen de una base muscular ancha y el ápice de las garras genitales no sobrepasa el borde posterior del carapacho.

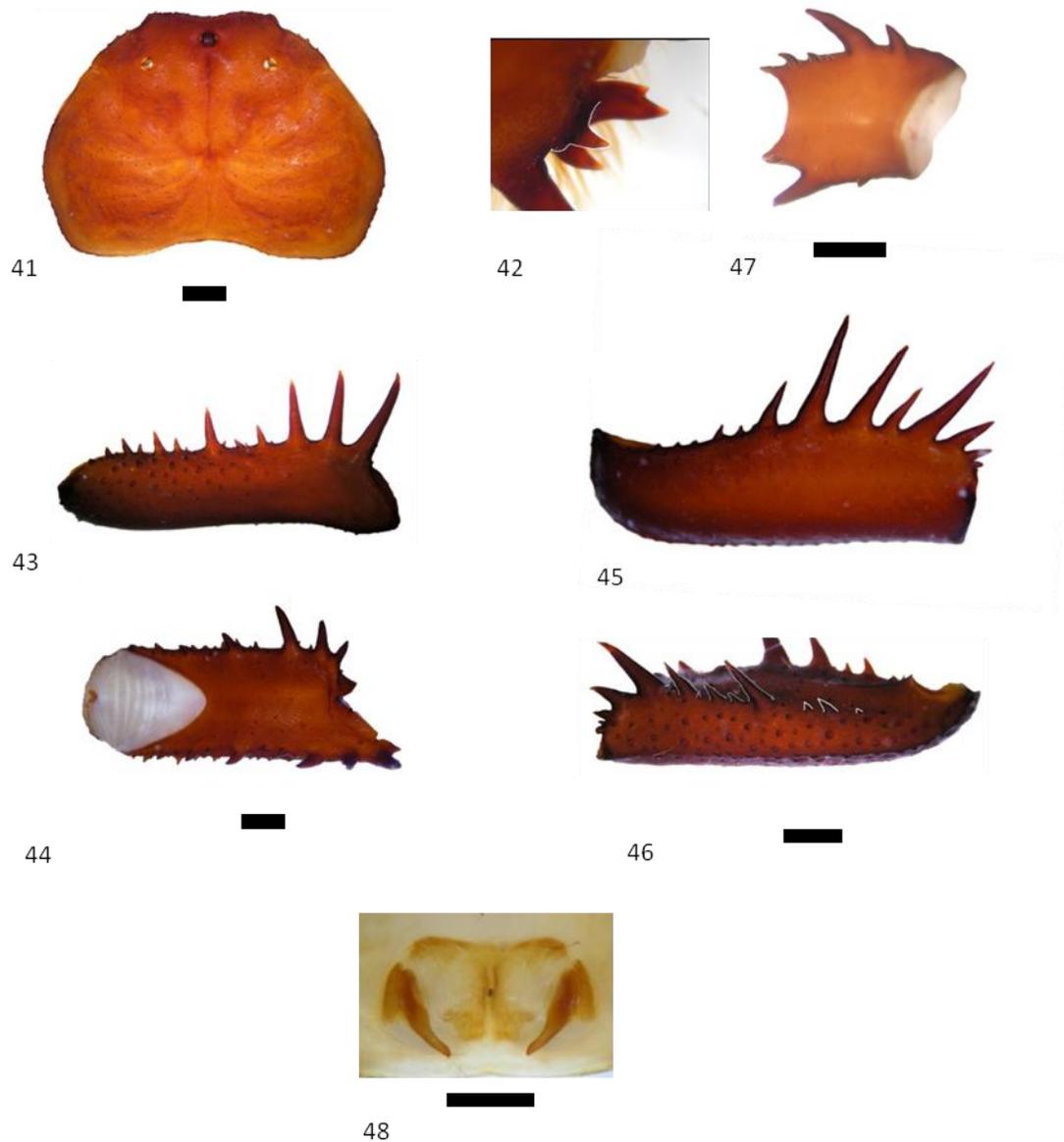
Paratipos: Mismos caracteres que el Holotipo hembra. Pedipalpos de los machos ligeramente más largos que en las hembras. Los ejemplares juveniles son de color más pálido y los pedipalpos no tan densamente rugosos.

Medidas: Holotipo , LC : 5.4, Pp: 5.3, Tp: 2.1, FI:14.5 FII: 9.8, FIII:10.7 FIV:9.0. Paratipos, LC: 6.3, 4.5, 3.6, 3.7; Pp: 8.0, 4.5, 3.4, 3.0, Tp: 2.7, 1.7, 0.9, 1.0; FI: 14.5, 17.3, 13.0, 8.6, 8.5; FII: 12.0, 9.4, 6.3, 5.7; FIII: 13.0, 10.0, 7.0, 6.3; FIV: 10.0, 8.7, 6.2, 5.6.

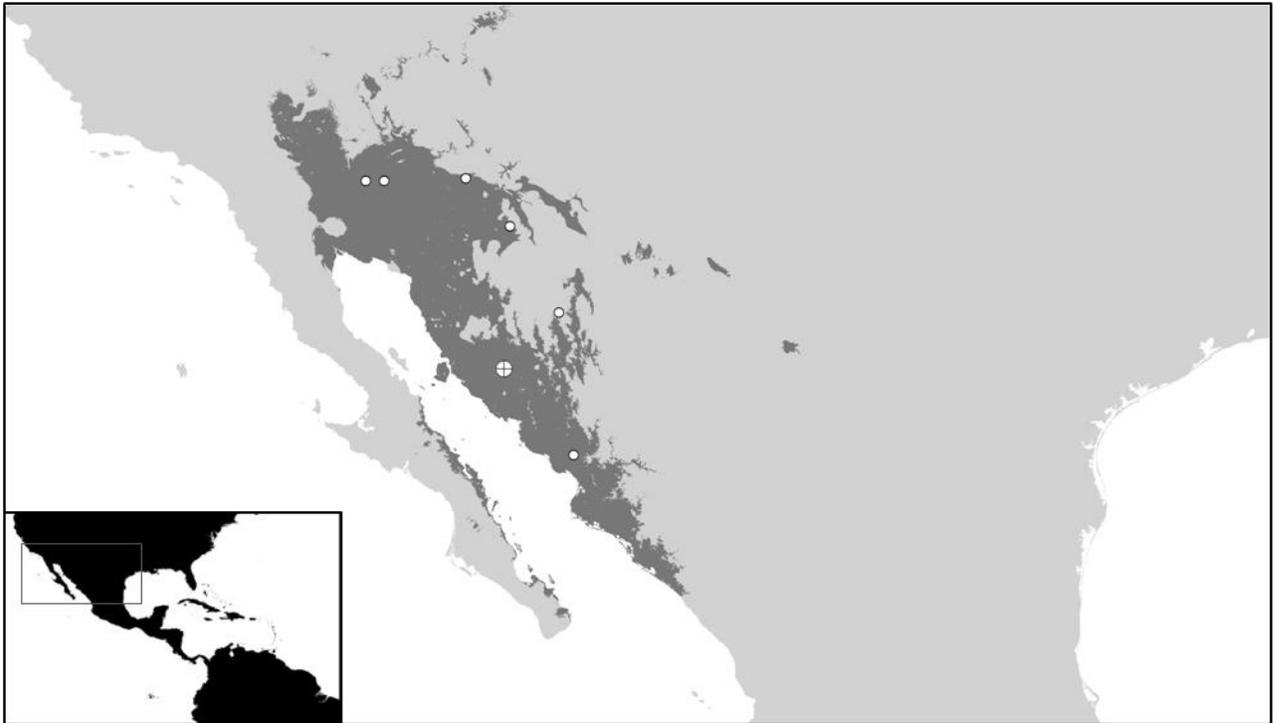
Registros:

**CNAN:** MÉXICO: Sonora: *Navojoa*: 6 km E de Navojoa (27.0810261, -109.3484225) 2♀♀; *Nacozari*: 7 mi S Nacozari (30.3483815, -109.6833305) 2♀♀; *Hermosillo*: Cueva de Santa Marta (29.06419, -110.94429) 1♀.

**AMNH:** ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA: Arizona: *Maricopa*: Mesa (33.4222698, -111.8226433) 1♀; *Tucson*: Sabino Canyon, Santa Catalina Mountains (32.322297, -110.809814) 2♀♀; *Yuma*: Hovatter Ranch, Little Horn Mountains (33.3636436, -113.6860428) 1♂; Palm Canyon (33.3594761, -114.1063271) 1♀.



Figuras 41-48. *Paraphrynus sp. nov. I sp. nov.* 41, vista dorsal del carapacho; 42, detalle de la cara retrolateral del segmento basal del quelícero; 43, vista ventral del fémur del pedipalpo; 44, vista dorsal del fémur del pedipalpo; 45, vista dorsal de la patela del pedipalpo; 46, vista ventral de la patela del pedipalpo; 47, vista frontal de la tibia del pedipalpo; 48, detalle de los escleritos genitales.



**Figura 49.** Distribución conocida de *Pa. sp. nov. 1*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. El área gris oscura representa el área de distribución potencial de esta especie. Los registros se indican con un círculo (○), y la localidad tipo con un círculo cruzado (⊕).

Notas: Mullinex (1975), distinguió tres “formas” de *Paraphrynus mexicanus* Bilimek: “Cacahuamilpa” (la forma típica) “Arizona” y “Cubana”. Esta última fue reconocida como una especie distinta, nombrada *Paraphrynus cubensis* por Quintero en 1983a. La forma de “Arizona” corresponde con la especie aquí descrita y tratada ahora en la categoría de especie. Este nuevo estatus jerárquico había sido previsto por otros autores (Quintero, 1983a; Armas, 2006b). Wissman (1996 non vidi, *fide* Armas 2006b) denominó a esta especie *Paraphrynus neomexicanus* pero sin cumplir con las condiciones estipuladas por el CINZ para constituir un nombre publicado, por lo que es considerado un *nomen nudum*.

Mullinex (1975), menciona que la forma “Arizona” se distingue de la forma típica en la textura de los pedipalpos, más rugosos por la primera y por que el tubérculo setífero dorsolateral externo del quelícero es prominente en la forma de Arizona mientras que es suave en la forma típica. Este último carácter no pudo ser corroborado en los ejemplares examinados, por lo que probablemente se trate de un carácter variable dentro de una o ambas especies, posiblemente relacionado con la edad relativa de los ejemplares.

## ***Paraphrynus* sp. nov. 2**

Figuras 50-59.

*Paraphrynus azteca* “Atoyac form” (Pocock 1874) (en parte): Mullinex, 1975; Ávila-Calvo y Armas 1997 (en parte); Armas 2006b (en parte).

Diagnosis: Se distingue de la mayoría de sus congéneres por presentar las espinas del pedipalpo relativamente cortas, y el segmento basal del quelícero armado de un diente y una quilla dentiforme en la serie retrolateral de dientes frontales del segmento basal del quelícero. Se separa de *Pa. aztecus* (Pocock 1894), porque no presenta los pedipalpos densamente cubiertos por sedas acuminadas. Las coxas de las patas de los pedipalpos de *Pa.* sp. nov. 2 están uniformemente cubiertos por sedas, mientras que *Pa. aztecus* se encuentran sólo en el margen anterior. Se distingue de *Pa.* sp. nov. 5 porque el fémur de la pata anteniforme (pata I) de *Pa. aztecus*, no sobrepasa la longitud total del cuerpo.

Ejemplares potencialmente tipo: holotipo macho con los siguientes datos Grutas de Atoyac, Veracruz México, 29-III-66. Paratipo hembra: Atoyac, Veracruz, México, 3-XI-1944. C. Bolívar & F. Bonet.

Localidad tipo: CNAN: MÉXICO: Veracruz: Atoyac: Grutas de Atoyac (18.915556, -96.7766647), 1♂.

Descripción: Carapacho anaranjado y sin patrón aparente de machas o rayas, tubérculo ocular central ovalado de color oscuro, sobre una depresión ligera del carapacho; ojos bien desarrollados, y laterales al tubérculo ocular, ojos laterales bien desarrollados, con los septos que separan los ocelos del color negro, margen anterior del carapacho bilobulado y con pequeños tubérculos setíferos de ápice romo esparcidos, carapacho cubierto por numerosas granulaciones y tubérculos setíferos redondeados y aplanados que radian del sulcus y que poseen sedas de ápice agudo.

Quelíceros del mismo color que el carapacho, cara prolateral del segmento basal cubierta por sedas delgadas y de ápice aguzado, cara dorsolateral del segmento basal armado con dos tubérculos setíferos romos, el externo ligeramente más pronunciado que el interno. La serie retrolateral de dientes frontales conformada por un diente medio y una quilla dorsal elevada, sin diente basal.

Coxa de los pedipalpos cubierta por sedas que se concentran hacia los márgenes laterales del área esclerosada de este artejo, careciendo de la banda blanca ancha entre la serie de sedas internas ventrales y con el margen esclerosado de la coxa de los pedipalpos, es decir la primera serie de sedas transversas en la cara frontal de la coxa casi toca el margen del área esclerosada, el trocánter se encuentra armado dorsalmente con una serie de tubérculos setíferos, con la cara frontal casi lisa y con una serie de tubérculos setíferos de poca altura que corre de la esquina dorso-proximal hacia el centro del trocánter, este artejo se encuentra armado de cuatro espinas cónicas, localizadas en los márgenes ventral y distal, ordenadas en talla decreciente:  $Tr2 > Tr1 > Tr4 > Tr3$ .

Fémur armado dorsalmente de seis espinas conspicuas (Fd1-Fd6) que de mayor a menor exhiben el siguiente orden:  $Fd3 > Fd2 > Fd1 > Fd5 > Fd6 > Fd4$ , no presenta espinas intermedias entre las seis espinas principales, en posición próximo-ventral a Fd1 presenta una espínula, ventralmente el fémur está armado con once espinas conspicuas; las espinas principales, exhiben el siguiente orden decreciente de tallas:  $Fv1 > Fv2 > Fv3 > Fv5 > Fv6 > Fv4 > Fv7$ . En la base próximo lateral de Fv1, se presenta un tubérculo setífero de ápice romo, entre Fv4 y Fv5 se presentan dos espinas intermedias de las cuáles la proximal es mayor que la distal, entre Fv5 y Fv6 se presentan otras dos espinas intermedias, en este caso la distal mayor que la proximal; entre Fv6 y Fv7 se presenta una sola espina intermedia y distal a Fv7 se observan cuatro espinas más, siendo la segunda mayor.

La patela relativamente corta y ancha, con una quilla o doblez ventrocaudal, de modo que la cara ventral de este artejo es más o menos plana y armada dorsalmente con ocho espinas principales, que exhiben el siguiente orden decreciente de tallas:  $Pd3 > Pd6 > Pd4 > Pd5 > Pd2 > Pd7 > Pd8 > Pd1$ . La Pd5 es sólo ligeramente mayor que Pd2, proximal a Pd1 presenta dos espinas subiguales entre sí, y también una espina intermedia entre Pd1 y Pd2. Distal a Pd8 se observa una espínula, ventralmente, este artejo exhibe hasta 12 espinas, las espinas principales se ordenan en talla decreciente del siguiente modo:  $Pv5 > Pv2 > Pv4 > Pv6 > Pv3 > Pv1$ . Proximal a Pv1 se presenta una espínula, se observa además la presencia de una espina intermedia entre Pv1 y Pv2 y una entre Pv2 y Pv3, distales a Pv6 se observan tres espinas, la más proximal es la mayor, seguida en talla por la distal que es de ápice romo, la cara ventral de la patela con numerosos tubérculos setíferos en forma de escamas

semiesféricas, estas ornamentaciones se encuentran distribuidas homogéneamente en toda el área de la cara ventral del artejo.

Tibia robusta globosa armada dorsalmente con cinco espinas; las tres principales en orden decreciente son:  $Td2 > Td1 > Td3$ , entre  $Td2$  y  $Td3$  se presentan dos espinas intermedias, de las cuáles la distal es la mayor, en aproximadamente la misma proporción que la espina distal guarda con la espina  $Td3$ , ventralmente se reconocen cuatro espinas y algunos tubérculos setíferos de ápice romo, la espina  $Tv2$  es la mayor y las espinas  $Tv1$  y  $Tv3$  aproximadamente del mismo tamaño, la espina  $Tv1$  presenta una curvatura en su base de modo que el ápice de esta apunta hacia el margen distal del artejo, se observa la presencia de una espínula intermedia entre  $Tv2$  y  $Tv3$ .

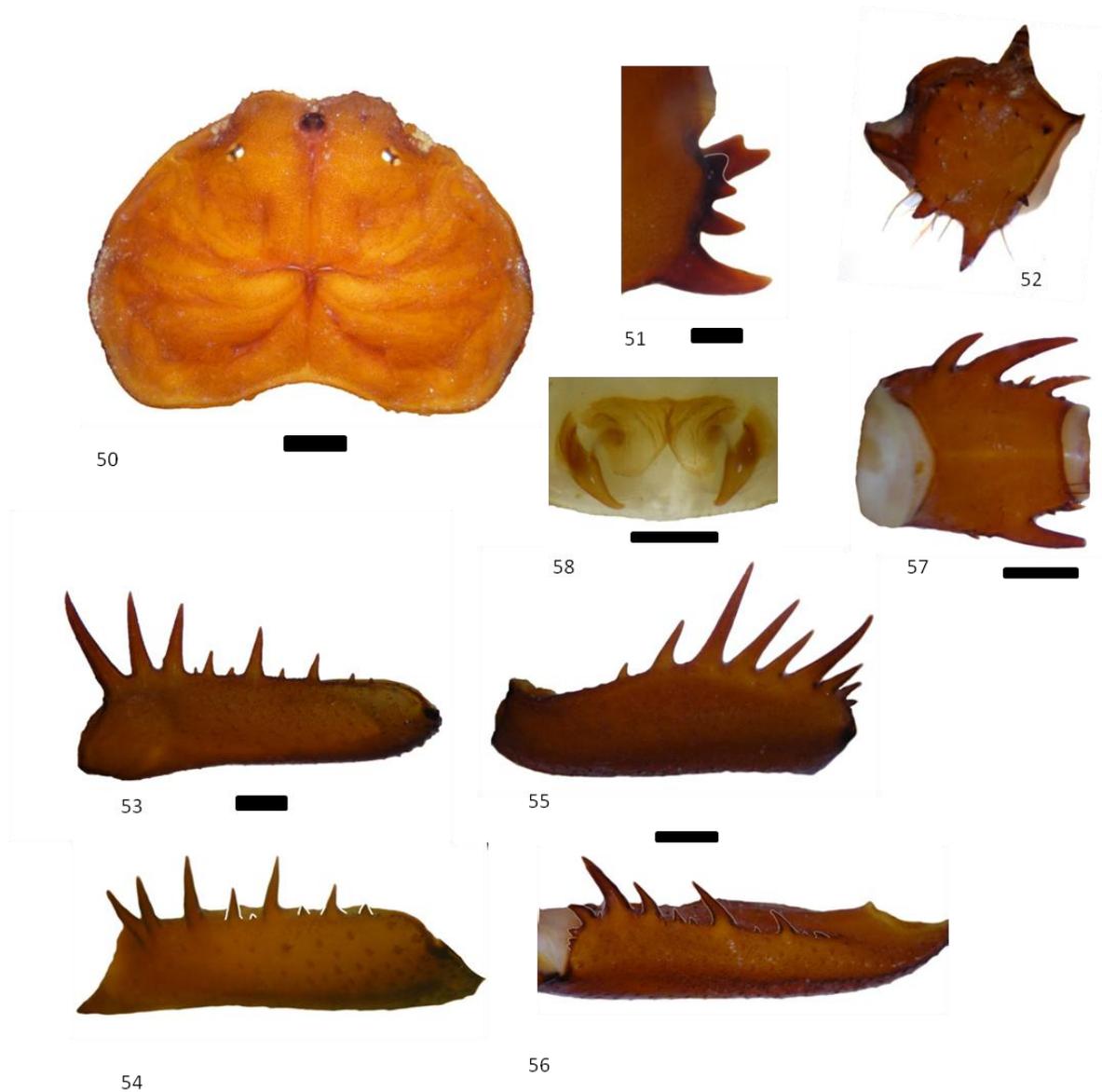
El tarso y apotele no se encuentran separados por una sutura aparente, y no se presenta una espínula dorsolateral.

Coxas de todas las patas con un tubérculo liso en posición distal sobre la cara frontal, coxa de las patas II con sedas de ápice agudo en el margen frontal, concentradas en la porción proximal del artejo; en el resto de las patas las superficies ventral y frontal son más bien glabras, con algunas sedas sobre los tubérculos frontales, fémures rojo oscuro y concoloros, sin manchas ni bandas, cubiertos por escamas setíferas, de ápice aguzado y homogéneamente distribuidas, primer tarsómero de las patas ambulacrales con una línea clara transversa.

Paratipo hembra: mismos caracteres que el holotipo excepto los referentes a la genitalia.

Esternito genital de con el borde posterior redondeado. Los escleritos genitales en forma de garra, relativamente gruesos, con ápice agudo y base ancha; las garras emergen de una base muscular ancha y estas no sobrepasan en longitud el borde posterior del esternito genital.

Medidas: Holotipo: LC:5.5 Pp:5.4 Tp:3.2 FI:19.4 FII:13.0 FIII:14.9 FIV: 11.6; Paratipo: LC: 7.7 Pp: 8.9 Tp 2.6 : FI 17.4 : FII:14.5 FIII:15.0 FIV: 11.0.



**Figuras 50-58.** *Paraphrynus* sp. nov. 2 sp. nov. 50, vista dorsal del carapacho; 51, detalle de la cara retrolateral del segmento basal del quelícero; 52, vista frontal del trocánter del pedipalpo; 53, vista ventral del fémur del pedipalpo; 54, vista dorsal del fémur del pedipalpo; 55, vista dorsal de la patela del pedipalpo; 56, vista ventral de la patela del pedipalpo; 57, vista frontal de la tibia del pedipalpo; 58, detalle de los escleritos genitales de una hembra paratipo.

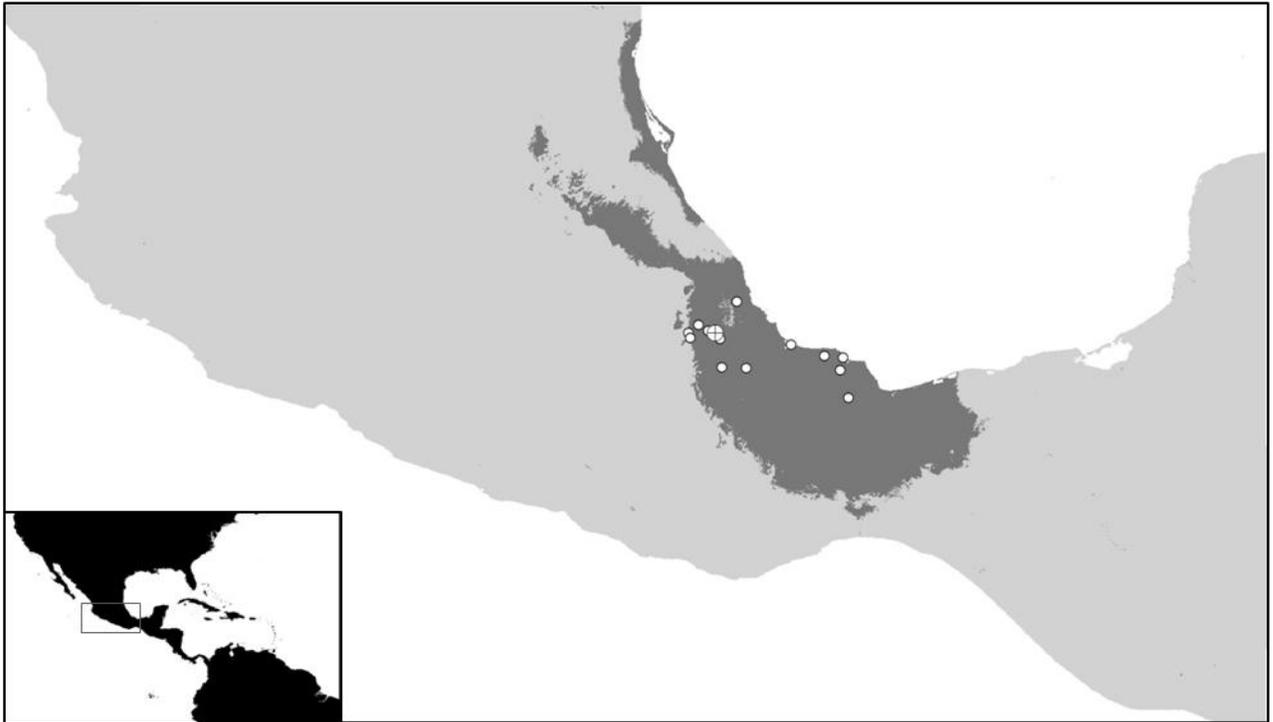
**Registros:**

**CNAN:**MÉXICO: Veracruz: *Acayucan*: Cabañas (18.0528405, -95.0030173) 1♂, 1♀;

*Alvarado*: Montepío (18.7580704, -95.7668686), 2♂♂; *Atoyac*: Grutas de Atoyac

(18.915556, -96.7766647), 2♀♀, 1♂; *Catemaco*: Estación de Biología Los Tuxtlas

(18.5843, -95.07485) 4♀♀, 2♂♂; *Paraje Nuevo*: Cueva Ojo de Agua de Tlilapan, (18.9265, -96.8759) 1♀; *Orizaba*: Orizaba (18.8497219, -97.1036148) 1♀; *Puente Nacional*: Puente Nacional (19.3269444, -96.4833298) 1♀; *Planta Chilapa* (18.419445, -95.1136093) 1♂.



**Figura 59.** Distribución de *Pa. sp. nov. 2*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. El área gris oscura representa el área de distribución potencial de esta especie. Los registros se indican con un círculo (○), y la localidad tipo con un círculo cruzado (⊕).

**AMNH:** MEXICO: Oaxaca: *Acatlán*: Cueva de la Laguna Verde (18.4576, -96.6858), 4 ♀♀; Veracruz: *Atoyac*: Grutas de Atoyac, (19.0202778, -96.99583) 10♀♀, 20 ♂♂, 4 juvs.; *Chiconamel*: La Buenaventura (21.491961, -98.191093) 8♀♀, 3 ♂, 5 juvs; *Orizaba*: Cueva de Chicahuaxtla (18.8632, -97.0193), 1♂; Cueva de Ojo de Agua de Tlilapan (18.9265, -96.8759) 10♀. 9 ♂♂, 3 juv.; *Santiago Tuxtla*: Carretera a el Cerro del Vigía, (18.6094333, -95.3224667), 2♂♂, 1♀; *Tierra Blanca*: Tierra Blanca (18.4477787, -96.3605576), 2 ♂♂; *Yanga*: Cueva de Sala de Agua Grande (18.833333, -96.7083826) 1♀;

**TMM:** MEXICO: Veracruz: *Atoyac*: Grutas de Atoyac, (19.0202778, -96.99583) 7♀♀, 11♂♂, 3 juvs; *Paraje Nuevo*: Cueva de Ojo de Ojo de Agua Grande (18.9261051, -96.917577), 1♂; *Potrero Viejo*: Cueva del nacimiento del Río Atoyac (18.9417835, -

96.8660127), 1♀; *Yanga*: Cueva de Sala de Agua Grande (18.833333, -96.7083826) 4♀♀, 5♂♂; *Tequila*: Szontecomostoc, (18.7769525, -97.0666695), 1juv.

Notas: Mullinex (1975), distinguió dos formas de *Paraphrynus aztecus*. La forma del norte de Veracruz y de los alrededores de Córdoba, a la que denominó “forma de Atoyac”, es aquí elevada al rango de especie, restringiendo el uso de *aztecus* a la forma típica.

### ***Paraphrynus aztecus* (Pocock 1894) [T. N. V.]**

Figura 60.

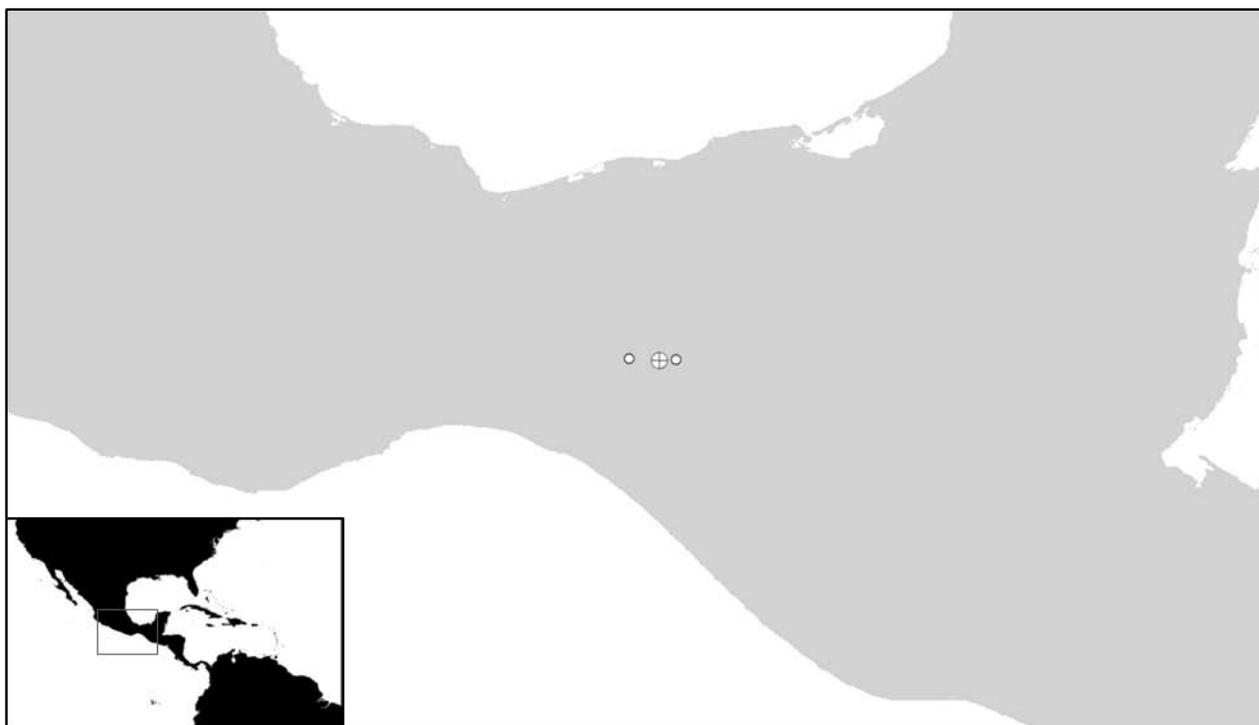
Diagnosis.-Se distingue de la mayoría de las especies del género por presentar las espinas del pedipalpo relativamente cortas, es decir la longitud de la espina Pd3 no rebasa la altura del artejo. La serie externa de dientes frontales del segmento basal del quelícero está armado de dos cúspides, un diente y una quilla dorsal de aproximadamente la misma altura. Se distingue de *Pa. sp. nov. 2*, por presentar la superficie del pedipalpo ornamentada con numerosas sedas delgadas, uniformemente distribuidas que no nacen de un tubérculo o escama setífera. *Pa. aztecus* carece de una quilla ventrocaudal en la patela del pedipalpo, y la cara ventral de la patela es convexa, en tanto que *Pa. sp. nov. 2* presenta dicha quilla y la cara ventral de la patela plana. El margen anterior del carapacho de esta especie es claramente bilobulado, mientras que en *Pa. sp. nov. 5* y *Pa. mexicanus* es sólo ligeramente bilobulado.

Localidad tipo: **NHML** (ver notas): MÉXICO: Chiapas: *Tuxtla Gutiérrez*: Tuxtla (16.749999, -93.1166649).

Registros:

**CNAN**: MÉXICO: Chiapas: *Chiapa de Corzo*: Cascada el Chorreadero, (16.755182, -92.973730) 1♀, Cueva Minanuca (16.760866, -92.16760866941288) 2♂♂; *La Independencia*: San Antonio Buenavista, (16.1527777, -91.6416702) 1juv; *Tuxtla Gutiérrez*: Tuxtla (16.749999, -93.1166649) 1♀; *Ocozocuaula*: Fosa Cotorras (16.7666664, -93.3666649), 1♀.

**AMNH**: MEXICO: Chiapas: *Tuxtla Gutiérrez*: Tuxtla (16.7250039, -93.058326). Cueva de Cerro Hueco (16.7308304, -93.0967699), 2♀♀.



**Figura 60.** Distribución de *Pa. aztecus*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. Los registros se indican con un círculo (○), y la localidad tipo con un círculo cruzado (⊕).

Notas: Se restringe la connotación de *Paraphrynus aztecus* a la forma típica (*isthmus form*, sensu Mullinex, 1975). La localidad de procedencia del ejemplar tipo, es citada en el protólogo simplemente “Tuxtla”. Existen varias localidades en México con ese nombre en los estados de Chiapas, Veracruz y Puebla, sin embargo la interpretación que aquí se presenta, es la que corresponde con Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, que a finales del siglo XIX era el poblado más importante con este nombre (*vide* Archivo Histórico de Localidades; INEGI, 2009). Ejemplares examinados de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, corresponden con las descripciones y figuras proporcionados por Pocock (1894, 1902) y concuerdan con la interpretación de la forma “típica” proporcionada por Mullinex (1975).

El ejemplar tipo designado por Pocock (1894) se encuentran perdido. El autor menciona haber revisado cuatro ejemplares de Tuxtla, de entre los cuáles especificó que el tipo es el mayor. Los ejemplares adicionales citados por Pocock provenientes de “Oaxaca” y “Mexico” (*sic*), e interpretados por Mullinex (1975) como paratipos de esta especie, carecen de estatus de tipo puesto que la mención explícita de un ejemplar particular como el tipo de la especie en la publicación original, excluye al resto de los ejemplares citados de

la serie tipo (CINZ, 1999: Art. 72.4.6). Quintero (1983b), incluye en una gráfica un punto coordinado que representa las medidas de longitud del carapacho y la patela de “un ejemplar de la serie sintipo (Tuxtla, Chiapas, México)” (*sic*). La interpolación de las medidas implícitas en esta gráfica corresponde con las ofrecidas por Pocock para el ejemplar tipo, desafortunadamente Quintero no menciona si las medidas y los datos que menciona provienen de la revisión directa del ejemplar, lo que corroboraría a Tuxtla Gutiérrez como la localidad tipo, o de los datos ofrecidos en el protólogo.

El nombre de esta especie ha sido citado por Mullinex (1975), Quintero (1983a), Ávila-Calvo y Armas (1997), Armas (2004, 2006b) como *Paraphrynus azteca* (*sic*), ignorando la disposición estipulada en los artículos 31.2 y 34. 2 del CINZ que establece el epíteto específico, cuando se trate de un adjetivo latino o latinizado, debe corresponder con el género gramatical del género con el que se encuentre combinado. Armas (2004) argumenta que el tratamiento del nombre *azteca* como femenino es erróneo, indicando que el género gramatical del vocablo es, a pesar de su terminación, neutro. Aunque Pocock (1894) no estableció explícitamente la naturaleza gramatical del epíteto específico, su intención de tratar el epíteto específico como un adjetivo latino es evidente en *Biologia Centrali Americana* (Pocock, 1902b), donde al transferir la especie de su basiónimo *Tarantula* (f.) a su nueva combinación con *Hemiphrynus* (m.), cambia la terminación del epíteto específico para concordar gramaticalmente con la nueva combinación: *Hemiphrynus aztecus*. Esta misma interpretación se encuentra en el catálogo publicado por Harvey (2003).

### ***Paraphrynus cubensis* Quintero 1983 [T.N.V]**

Figura 61.

Diagnosis: Se distingue de la mayoría de las especies por presentar las espinas del pedipalpo relativamente cortas, es decir la longitud de la espina Pd3, no sobrepasa la altura del artejo. Se separa de *Pa. mexicanus* por presentar la superficie de los pedipalpos fuertemente ornamentada con numerosas escamas espiniformes, dándole un aspecto rugoso. En *Pa. sp. nov. 1* también se observan estas ornamentaciones cuticulares, aunque comparativamente las escamas de *Pa. sp. nov. 1* son más anchas. Esta última especie se diferencia además por presentar el tubérculo ocular medio en forma semiesférica, mientras

que *Pa. cubensis* presenta dicho tubérculo en forma ovalada. *Pa. cubensis* es conocida sólo de la isla de Cuba y se distingue de las otras dos especies cubanas por carecer de la espínula dorsolateral del tarso.

Localidad tipo: **MCZ**: CUBA: Cayanas (*sic*), ¿2♀♀?

Registros:

**AMNH**: CUBA: Habana: Habana: E. I. A., (23.1319456, -82.3641701), 1♀.

**Armas, 2003**: CUBA: *San Antonio de los Baños*: Casa de Luis F. de Armas (22.89083333, -82.50194444).

**Quintero 1983a**: CUBA: *San Antonio de los Baños*: Laguna de Ariguanibo (22.939264, -82.519772), *San Antonio de los Baños* (22.889208, -82.503894).



**Figura 61.** Registros conocidos de *Pa. cubensis*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. Los registros se indican con un círculo (○),

Notas: Bajo el encabezado de “Type data”, Quintero (1983a) cita como sintipos de esta especie a los dos ejemplares examinados por Mullinex y referidos como *Paraphrynus*

*mexicanus* “cuban form” colectados por N. Banks en “Cayanas, Cuba” y depositados en el Museum of Comparative Zoology (MCZ), Harvard University, Boston, E. U. A (Mullinex, 1975). En esta misma sección, menciona dos ejemplares a los que designó homotipos de la especie: una hembra con localidad “Laguna de Arugunabo (*sic*), Habana”, depositado en la Academia de Ciencias de Cuba, La Habana, Cuba; y un macho con localidad “Reparto Atabex, Mariano, La Habana”, depositado en el NHML (*non vidi*), Londres, Inglaterra.

Armas (1984) corrigió la autoría de la especie y designó como el lectotipo de la especie a la hembra homotipo citada por Quintero en 1983a. Esta designación o la interpretación de la localidad tipo como la de procedencia del lectotipo aparecen en varias publicaciones posteriores (Ávila Calvo y Armas, 1997; Harvey, 2003; Armas, 2004; Armas, 2006a).

Sin embargo, el CINZ (artículo 74. 1) establece que el ejemplar lectotipo puede ser elegido de alguno de los ejemplares que componen la serie sintipo (con la sola excepción de los hapantotipos), y que cuando se demuestre que el ejemplar lectotipo no fue elegido de entre los sintipos, este pierde su estatus (artículo 74.2). Una interpretación posible sería la de considerar a los homotipos como parte de la serie tipo, sin embargo, al respecto el código expresa que cuando el autor de un taxón nominal del grupo de especie denomina expresamente “sintipos” y lista otros ejemplares, estos últimos son excluidos de la serie tipo (artículo 72.4.6).

En apego a lo establecido por el código, el tipo de esta especie está constituido por los dos ejemplares designados por Quintero (1983) como “sintipos” y depositados en el MCZ. El ejemplar designado por Armas (1984) carece de estatus de tipo y por lo tanto se aplica la corrección a la cita de la localidad tipo de esta especie.

### ***Paraphrynus mexicanus* (Bilimek 1867) [T.N.V.]**

Figura 62.

Diagnosis.- Esta especie se distingue de la mayoría por poseer espinas relativamente cortas, tubérculo ocular oval y ojos laterales agrupados y formando un tubérculo lateral prominente cuyos septos son de color oscuro, la cara retrolateral del quelícero está armada con un solo diente (el diente medio), pero acompañado de una quilla dorsal que a menudo se confunde con la quilla dentiforme que se observa en *Pa. aztecus*, *Pa. sp. nov. 2*, *Pa. sp. nov. 5*, y *Pa.*

*chacmool*. Se distingue de *Pa. aztecus* por el tamaño del tubérculo de los ojos laterales, y porque la cara externa del pedipalpo esta ornamentada con escamas setíferas suaves y esparcidas, ausentes en *Pa. aztecus*. Se distingue de *P. sp. nov. 1* por la textura de los pedipalpos, rugosos en *Pa. sp. nov. 1*, y por la forma del tubérculo ocular medio, que es semiesférica en *Pa. sp. nov. 1*.

Localidad tipo: MÉXICO: Guerrero: *Pilcaya*: Grutas de Cacahuamilpa (18.6680565,-99.5086136).

Registros:

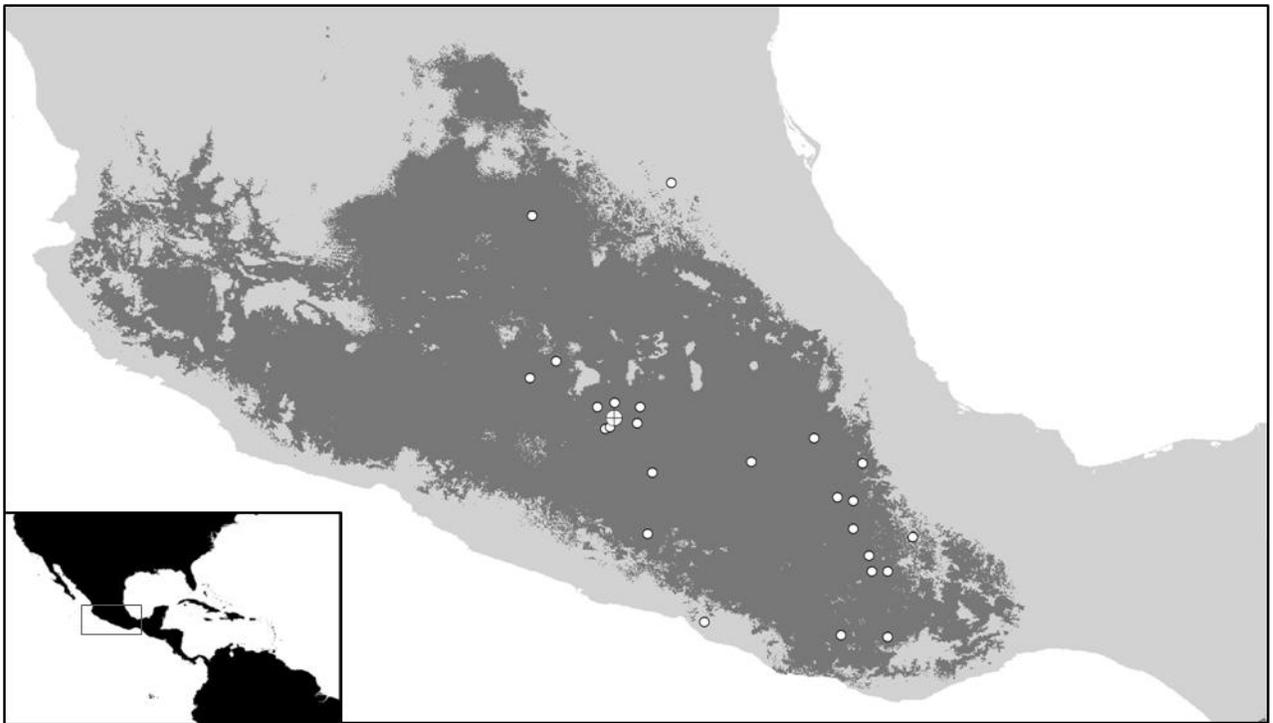
**CNAN:** MÉXICO: Estado de México: *Tonatico*: Grutas de la Estrella, (18.7833338, -99.6833305), 3♀♀; *Valle de Bravo*: Río Tilostoc, (19.0916667, -100.40000), 1♂; Guerrero: *Atenango del Río*: Cerro de la Víbora (18.083333, -99.1000023), 2♀♀, 1♂; *Quechultenango*: Grutas de Juxtlahuaca (17.4333324, -99.1499977), 2♀♀, 2♂♂; *Teloloapan*: Yerbabuena (16.4958324, -98.5494423), 1♂; *Taxco*: Grutas de Acuitlapán (18.5666676, -99.5499992), 2♀♀, 2♂♂, 4 juvs.; *Pilcaya*: Grutas de Cacahuamilpa (18.6619169, -99.5049828) 2♀♀, 4♂♂, 2 juvs., . Hidalgo: *Chapulhuacán*: Chapulhuacán (21.1663395, -98.8999977) 1 juv.; Morelos: Cueva Chachahuacán (17.7833338, -96.9666634) 1♀; *Cuautla*: Cuautla (18.8116665, -98.9547195) 1♀, 1♂; *Cuernavaca*: Cuernavaca (18.9186115, -99.234169), 1 juv.; *Tepoztlán*: Tepoztlán (18.9824672, -99.1000023), 2♀♀; *Xochitepec*: Xochitepec (18.7816658, -99.2297211) 1♂; Oaxaca: Cueva Eloxochistlán (18.1819173, -96.8666649) 1♀, 2♂♂; *Cuicatlán*: 33 km al S de Cuicatlán (17.4851714, -96.9666634) 1♀; *Puerto Escondido*: km 137 carretera Puerto Escondido (16.35544, -97.096693) 1♀; *Santo Domingo*: Gruta de Santo Domingo, (17.4000006, -96.3333282), 1♀, 2 juvs.

**TMM:** MÉXICO: Guerrero: *Pilcaya*: Grutas de Cacahuamilpa (18.6680565,-99.5086136), 7 ♀♀, 6 ♂♂, 4juv; *Quechultenango*: Grutas de Juxtlahuaca (17.4333324, -99.1499977), 5♀♀, 2♂♂;

**AMNH:** MEXICO: Estado de México: *Tonatico*: Grutas de la Estrella, (18.7833338, -99.6833305) 2♂♂, 1♀; *San José Villa de Allende*: Parque Nacional Bosencheve, (19.27000, -100.12000), 1 juv.; Guerrero: *Pilcaya*: Grutas de Cacahuamilpa (18.6680565,-99.5086136), 9 ♀♀, 6 ♂♂, 1 juv.; Grutas del Mogote, (18.8287266, -99.4999962), 1♂;

*Quechultenango*: Grutas de Juxtlahuaca (17.4333324, -99.1499977) 2♂♂; *Taxco*: Taxco (18.5500002, -99.6000023) 2♀♀; Morelos: *Jojutla*: Tequesquitengo, (18.6111107, -99.2597198), 1♀; Oaxaca: *Huautla de Jiménez*: Milliped Cave, (17.8227032, -97.1333351), 2 ♂♂, 1 juv.; *Santa Cruz Xoxocotlan*: Monte Albán (17.0333338, -96.7666702), 1♂; *San Pedro Jaltepetongo*: 10 mi al S de Tomellín (18.6680565, -99.5086136) 4♀♀; Puebla: *Acatlán de Osorio*: Acatlán (18.1999998, -98.0499992) 1♀; *Tehuacan*: Tehuacan (18.4499998, -97.3833351), 2♂♂, 1 juv.; Querétaro: *Querétaro*: Montañas al NE de Querétaro, (20.814962, -100.375914), 1♂.

**CALFA:** MÉXICO: Oaxaca: *Etla*: Etla (17.1999998, -96.7999992) 2♀♀. 1♂; *Miahuatlan de Porfirio Díaz*: Miahuatlan (16.3333333, -96.6000023) 2♀♀, *Oaxaca de Juárez*: Oaxaca, (17.0333338, -96.7333336) 1♀, 1♂; *Pueblo Nuevo*: San Juan Lachao (16.1630564, -97.1319466), 1♂, 1 juv.



**Fig. 62.** Distribución conocida de *Pa. mexicanus*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. El área gris oscura representa el área de distribución potencial de esta especie. Los registros se indican con un círculo (○), y la localidad tipo con un círculo cruzado (⊕).

Notas: De acuerdo con Mullinex, el ejemplar tipo de *Phrynus mexicanus* se encuentra perdido. Sin embargo, su localidad tipo: “grutas de Cacahuamilpa”, es una localidad

conocida con varias colectas, por lo que de confirmarse que el tipo se encuentra perdido, sería relativamente sencillo designar un neotipo.

Mullinex reconoció tres formas de esta especie, la forma típica *Paraphrynus mexicanus*, la forma “cubana”, descrita por Quintero (1983) como *Paraphrynus cubensis*, y la tercera forma “Arizona”, que es descrita aquí como una especie nueva. Además, empleó la presencia de una línea transversa clara en el primer tarsómero de las patas ambulacrales como carácter diagnóstico de esta especie, sin embargo se observó que dicho carácter es variable en esta especie, por lo que no se considera más parte de los caracteres diagnósticos.

### ***Paraphrynus pococki* Mullinex 1975**

Figura 63.

Diagnosis.- Se distingue de la mayoría de las especies de este género por presentar espinas relativamente cortas, y con un solo diente en la serie en la cara retrolateral del segmento basal del quelícero sin quillas accesorias, que lo distingue de *Pa. sp. nov. 2*, *Pa. aztecus* y *Pa. mexicanus*.

Localidad tipo: **AMNH:** MÉXICO: Tamaulipas: *Ciudad Mante*: Cueva de la Florida (22.6305735, -99.0774448) 1 ♀.

**CNAN:** MÉXICO: Hidalgo: *Tutotepec*: San Bartolo (20.416667, -98.2000008) 1 ♀; San Luis Potosí: Cueva chica El Pujal (21.8499994, -98.9166718), 2 ♀♀; *Ciudad Valles*: Cueva Chica (21.9833345, -99.0166702) 1 ♀, 4 ♂♂; Cueva de Taninal (21.9833345, -99.0166702) 1 ♂; Tamaulipas: *El Mante*: Cueva del Abra (23.333333, -98.7333336) 1 ♂, 1 juv.

**AMNH:** MEXICO: Hidalgo: Jacala (21.0053825, -99.1900482), 2 juvs.; San Luis Potosí: *El Mante*: Cueva de la Florida (22.6305735, -99.0774448) 4 ♀♀, 6 ♂♂; Cueva de Quintero (22.665272, -99.0333366) 1 ♂; Sótano de la Tinaja (21.4837132, -98.9500427), 1 ♂; *Ciudad Valles*: Ciudad Valles (21.9823208, -99.009819) 2 ♀♀; Cueva de Taninul, (21.9823208, -98.8695711), 1 ♂; Cueva de los Sabinos (21.8898274, -99.1089893), 1 ♂, Hotel Covadonga (21.9823208, -99.009819) 1 ♀; *Venado*: Sótano de Yerbaníz (21.35000, 99.183333) 3 ♂♂, 1 juv. Tamaulipas: Cueva de la Florida (22.6305735, -99.0774448) 1 ♀. Cueva de Quintero (22.665272, -99.0333366) 1 ♀;

**TMM:** San Luis Potosí: *Huehuetlán*: Cueva del Nacimiento del Río Frío, (21.4837132, -98.9500427), 1♀; *Valles*: Sótano del Tigre (22.086105, -98.9064802) 3♂♂; Cueva de Valdosa, (21.9833345, -98.8920045) 1♀; Hidalgo: Cueva de El Tenengo (21.1333351, -98.7000008), 1♀; Sótano de Pichijumo, (22.0552738, -98.9395372), 1♂; Tamaulipas: *ElMante*: Cueva de la Florida (22.6305735, -99.0774448) 1♀. Cueva de Quintero (22.665272, -99.0333366) 1♀;



**Fig. 63** Distribución de *Pa. pococki*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. El área gris oscura representa el área de distribución potencial de esta especie. Los registros se indican con un círculo (○), y la localidad tipo con un círculo cruzado (⊕).

Notas: Mullinex (1975) diagnosticó esta especie por presentar un área desprovista de sedas en el margen interno de la superficie ventral esclerosada de las coxas de los pedipalpos. Incluyó en esta especie a tres formas distintas. La forma típica a la que denominó de “*short spined form*”, una forma de espinas largas “*long spined form*” y una tercera a la que llamó de “*small medial ocular tubercle form*”. Aunque es difícil establecer asociaciones, es probable que las dos últimas formas correspondan con *Paraphrynus baeops*. Si bien el ejemplar tipo y varios otros ejemplares presentan esta área desprovista de sedas, la

variación de este carácter debe evaluarse. Se prefirió por lo tanto diagnosticar esta especie en función de otros atributos morfológicos.

Este grupo de especies, constituyen un claro ejemplo de simpatria virtual entre especies relativamente cercanas. Las similitudes en la distribución geográfica y la similitud morfológica fueron los criterios que empleó Mullinex para distinguirlos como “formas” en vez de especies distintas.

#### GRUPO *RAPTATOR*

*Paraphrynus* sp. nov. 3, *Paraphrynus laevifrons* (Pocock), *Paraphrynus leptus* Mullinex, *Paraphrynus emaciatus* Mullinex, *Paraphrynus macrops* (Pocock), *Paraphrynus raptator* (Pocock) y *Paraphrynus williamsi* Mullinex.

Las especies de este grupo se distinguen por presentar una espínula dorsolateral en el tarso del pedipalpo; las espinas del pedipalpo relativamente largas y la espina Pd5 relativamente pequeña, esta última usualmente menor o igual que la espina Pd2. Las especies de este grupo poseen la cara retrolateral del quelícero armada con sólo el diente medio y si se presenta una quilla dorsal esta es de poca altura.

#### ***Paraphrynus* sp. nov. 3**

Figuras 64-72.

*Paraphrynus raptator* (Pocock) (en parte): Mullinex 1975.

Diagnosis: Esta especie es muy similar en casi todos sus atributos externos a *Pa. raptator*. Se distingue por presentar los fémures de las patas de color anaranjado amarillento y concoloras, incluso en los ejemplares juveniles, mientras que en *Pa. raptator* las patas están bandeadas, y de manera particular los ejemplares juveniles o recién mudados presentan mayor contraste en su patrón de manchado. El tubérculo ocular de *Pa. raptator* es mayor que el de *Pa. sp. nov. 3*. *Pa. raptator*, presenta además la cara frontal de la tibia del pedipalpo rugosa por la presencia de numerosos tubérculos y estos, aunque presentes, son menos densos en *Pa. sp. nov. 3*, concentrándose principalmente en los márgenes dorsal y ventral.

Ejemplares potencialmente tipo: Holotipo macho con los siguientes datos, MEXICO: Yucatán: Cueva del Pozo de Ku Uicab, 0.5 Km N Quintana Roo plaza UTM WGS84: 330137, 2308711292 (20.87080, -88.63285) March 2007. J Fant, R. Reddell, M. Reyes. Paratipo hembra: MEXICO: Yucatán: Cueva de Agua Escondida, 2 km S Muchucuxcah, 28 dec. 2001. J. Reddell, M. Reyes.

Descripción del Holotipo: Carapacho amarillo-rojizo con manchas blancuzcas marginales en la región posterior del mismo, el margen anterior ligeramente bilobulado y ornamentado por numerosos tubérculos romos, el tubérculo ocular central, de color oscuro, ovalado y bien desarrollado, ojos laterales agrupados, formando tubérculos laterales de poca altura y los septos que dividen los ojos son oscuros, formando una “Y”, carapacho cubierto por numerosas granulaciones y tubérculos setíferos redondeados y aplanados que radian del sulcus y que poseen sedas de ápice agudo.

Quelíceros rojizos, más oscuros que el carapacho, cara prolateral del segmento basal con sedas delgadas y de ápice aguzado en su porción proximal, la cara dorsolateral del segmento basal armado de dos tubérculos setíferos romos, el externo ligeramente más pronunciado que el interno, cara retrolateral del quelíceros armada con un solo diente y con una quilla dorsal de poca altura.

Coxa de los pedipalpos cubierta por sedas que se concentran hacia los márgenes laterales del área esclerosada de este artejo, careciendo de la banda blanca ancha entre el margen esclerosado interno de la coxa de los pedipalpos, es decir la primera serie de sedas transversas en la cara frontal de la coxa es adyacente al margen del área esclerosada de la cara ventral de la coxa, trocánter armado dorsalmente con una serie de tubérculos setíferos, cara frontal casi lisa, con una serie de tubérculos setíferos de poca altura que corre de la esquina dorso-proximal hacia el centro del trocánter, este artejo se encuentra armado con cuatro espinas cónicas, localizadas en los márgenes ventral y distal, ordenadas en talla:  $Tr2 > Tr1 > Tr4 > Tr3$ .

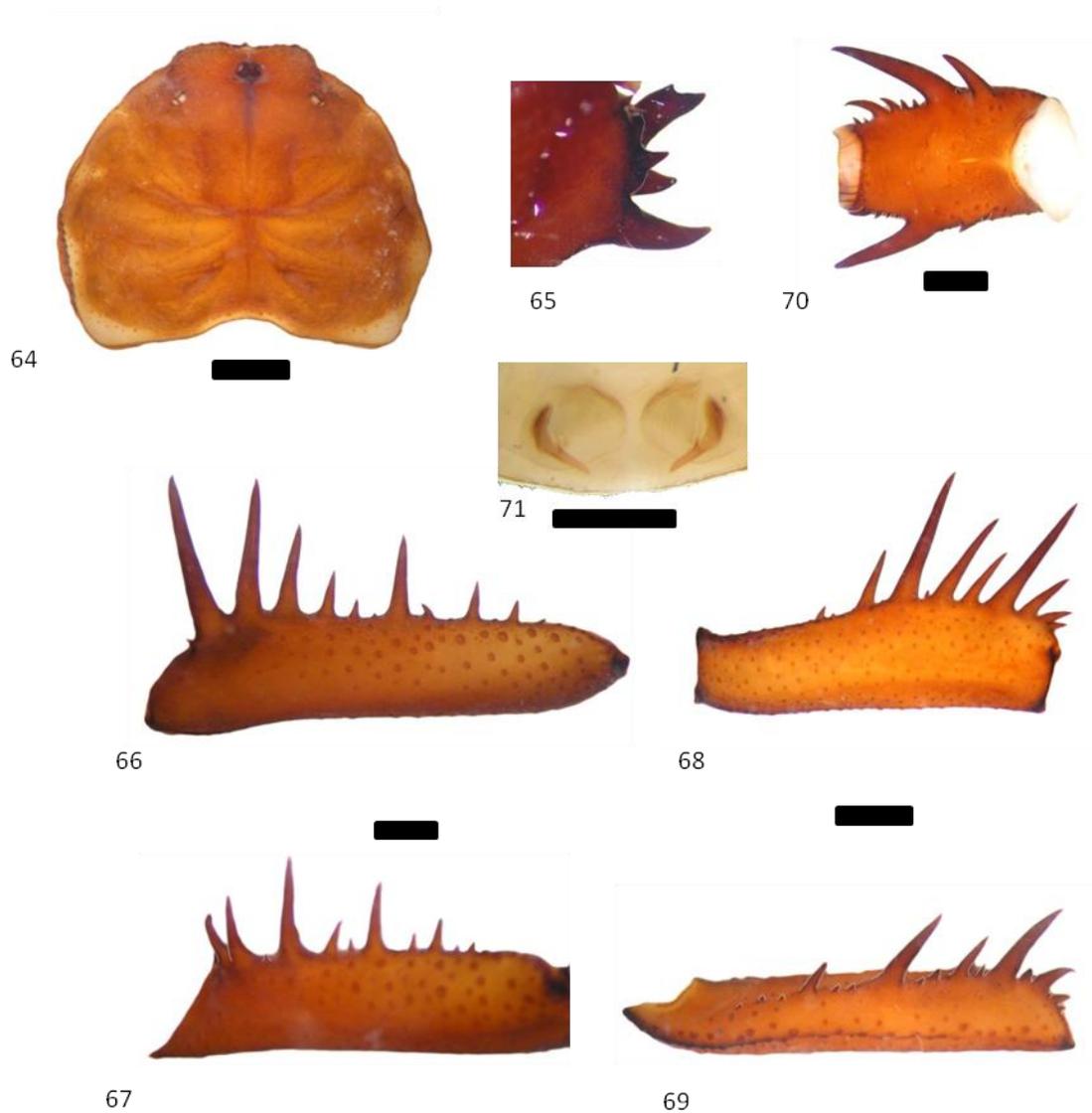
Fémur armado dorsalmente con seis espinas conspicuas (Fd1-Fd6) que ordenadas de la mayor a la menor exhiben el siguiente orden:  $Fd3 > Fd5 > Fd2 > Fd1 > Fd4 > Fd6$ , presentando espinas intermedias entre las espinas Fd2 y Fd3, Fd4 y Fd5, Fd5 y Fd6, distal a Fd6 se presentan dos espinas, ventralmente el fémur está armado con once espinas

conspicuas; las espinas principales, exhiben el siguiente orden de tallas:  $Fv1 > Fv2 > Fv3 > Fv6 > Fv4 > Fv7 > Fv5$ , en la base próximo lateral de  $Fv1$ , se presenta un tubérculo setífero de ápice romo y se observan espinas intermedias entre  $Fv5$  y  $Fv6$ ,  $Fv6$  y  $Fv7$  y dos espinas distales a  $Fv7$ .

Patela relativamente corta y ancha con una quilla o doblez ventrocaudal, de modo que la cara ventral de este artejo es más o menos plana, patela armada dorsalmente con nueve espinas principales, que exhiben el siguiente orden de tallas:  $Pd3 > Pd6 > Pd4 > Pd5 > Pd2 > Pd7 > Pd8 > Pd9 > Pd1$ , la  $Pd5$  es sólo ligeramente mayor que  $Pd2$  y no se observan espinas proximales a  $Pd1$ , se presenta una espina intermedia entre  $Pd1$  y  $Pd2$ , y una espina intermedia entre  $Pd3$  y  $Pd4$ , las espinas principales se ordenan en talla del siguiente modo:  $Pv5 > Pv2 > Pv4 > Pv1 > Pv6 > Pv3$ , y proximal a  $Pv1$  se observa una espina, se presentan espinas intermedias entre  $Pv1$  y  $Pv2$  (1) y entre  $Pv2$  y  $Pv3$  (1). Distales a  $Pv6$  se observan tres espinas, la proximal es la mayor, seguida en talla por la última que es además de ápice romo, cara ventral de la patela con numerosos tubérculos setíferos en forma de escamas semiesféricas cuyas sedas se orientan en posición lateral hacia el ápice o la cara caudal del artejo, estas ornamentaciones se encuentran distribuidas homogéneamente en toda el área de la cara ventral del artejo.

Tibia armada dorsalmente por nueve espinas, las tres espinas principales exhiben el siguiente orden de tallas:  $Td2 > Td1 > Td3$ , entre  $Td1$  y  $Td2$  se presenta una espina intermedia, y entre  $Td2$  y  $Td3$  tres espinas intermedias, que incrementan en talla de acuerdo a su orden próximo-distal, ventralmente se reconocen sólo cuatro espinas y algunos tubérculos setíferos de ápice romo, la espina  $Tv2$  es la mayor y las espinas  $Tv1$  y  $Tv3$  son aproximadamente del mismo tamaño, la espina  $Tv1$  presenta una curvatura en su base de modo que el ápice de esta apunta hacia el margen distal del artejo, entre  $Tv2$  y  $Tv3$  se encuentra una espina intermedia.

El tarso y apotele no están separados por una sutura aparente, y se presenta una espínula dorsolateral.



**Figuras 64-71.** *Paraphrynus* sp. nov. 3 64, vista dorsal del carapacho; 65, detalle de la cara retrolateral del segmento basal del quelícero; 66, vista ventral del fémur del pedipalpo; 67, vista dorsal del fémur del pedipalpo; 68, vista dorsal de la patela del pedipalpo; 69, vista ventral de la patela del pedipalpo; 70, vista frontal de la tibia del pedipalpo; 71, detalle de los escleritos genitales de una hembra paratipo.

Coxas de todas las patas con un tubérculo liso en posición distal sobre la cara frontal de dicho artejo, coxa de las patas II con sedas de ápice agudo en el margen frontal, concentradas en la porción proximal del artejo y en el resto de las patas la superficie ventral y frontal más bien glabra, con algunas sedas sobre los tubérculos frontales, fémures rojo oscuro y concoloros, sin manchas ni bandas, y cubiertos por escamas setíferas, de ápice aguzado homogéneamente distribuidas, primer tarsómero de las patas ambulacrales con una línea clara transversa.

Descripción del Paratipo hembra: Mismos caracteres que el holotipo, con la excepción de los caracteres de la genitalia.

El esternito genital presenta el margen posterior redondeado; los escleritos genitales en forma de garra son relativamente delgados, con ápice aguzado y base delgada. Las garras emergen de una base muscular ancha, son rectas en su porción distal y no sobrepasan el margen posterior del esternito.

Medidas: Holotipo, LC: 7.8, Pp: 8.3, Tp: 3.3, F1: 29.2, FII, 16.0, FIII: 19.0, FIV: 14.4.

Paratipo, LC: 5.5, Pp: 5.4, Tp: 3.2, FI: 19.4, FII: 13.0, FIII: 14.9, FIV: 11.6.

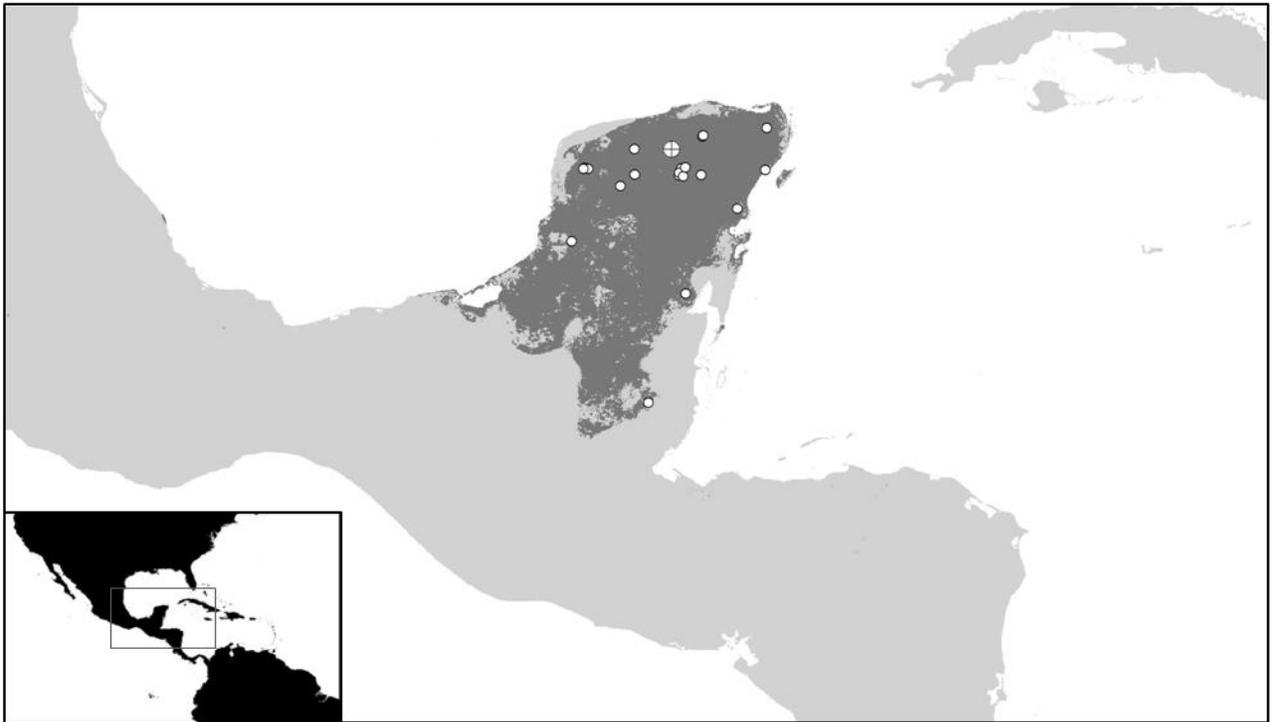
Registros:

**CNAN:** Campeche: *Hopelchén*: Grutas Xtacumbilxunan (19.4499998, -90.1666718), 1♀; Quintana Roo: *Lázaro Cárdenas*: Laguna Chunyaxché, (19.9499998, -87.6166649), 2♀♀; *Solidaridad*: Xcaret, (20.5500002, -87.1833305), 1♂.

**AMNH:** BELICE: Cayo: Augustine Cave, (16.9666691, -88.9833298), 1♂; Río Frío Cave (16.9666662, -88.9833336), 1♀, 1♂, 2 juv.; Caves Branch near St. Herman's Cave (17.144865, -88.689947), 1♂; MEXICO: Yucatán: *Maxcanú*: Actún Chunup (20.583333, -89.9641501) 2♂♂, 1 juv.; *Hoctún*: Cenote de Hoctún (20.8666649, -89.2000008), 1♀; *Opichén*: Xkyc Cave, (20.5666676, -89.9127808), 1♀; *Oxkutzcab*: Actun Loltun, (20.3000002, -89.4166718), 1♂.

**TMM:** MÉXICO: Quintana Roo: *Bacalar*: Cenote Azul (18.64687, -88.41259) 1♀; *Lázaro Cárdenas*: Reserva Ecológica El Edén (21.19611, -87.16618), 1♂; Yucatán: Afuera de la Cueva Actún Chacal-Has (21.06132, -88.15337), 2♂♂; Cenote Chac-Ha (21.07787, -88.14108) 1♀, 2 juvs.; Laguna Chunyaxché (20.472516, -88.1754227); 1♀. Actun Xalau; Actun Xpujil; Cenote Sihunchen; *Chankom*: Actun Olem (20.57133333, -88.47716667) 2♀♀; Actun Taakbeha (20.46358333, -88.51691667) 1♂, 2 juvs.; Cenote Xtoc (20.50186111, -88.51086111), 1♂; Cueva de Agua Escondida (20.448601, -88.4500008), 1♂; *Hoctún*: Cenote de Hoctún (20.8666649, -89.2000008), 2♀♀; *Kaua*: Cueva Escondida (20.5850514, -88.4166718), 1♂; *Maxcanú*: Actun Chukum (20.5652681, -89.9833336),

1♂; *Mayapán*: Cenote Ch'en Mul (20.474749, -89.196073), 1♀, 1♂.



**Figura 72.** Distribución de *Pa. sp. nov. 3*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. El área gris oscura representa el área de distribución potencial de esta especie. Los registros se indican con un círculo (○), y la localidad tipo con un círculo cruzado (⊕).

### ***Paraphrynus emaciatatus* Mullinex 1975**

Figura 73.

Diagnosis: Se distingue de la mayoría de sus congéneres por presentar una espínula dorsolateral en el tarso de los pedipalpos y el tarso separado del apotele por una sutura dorsal. Se distingue de *Pa. macrops* y *Pa. leptus*, con quienes comparte estos primeros caracteres, por presentar el tubérculo ocular pequeño en comparación a estos últimos.

Localidad tipo: **AMNH**: GUATEMALA: Alta Verapaz: *Lanquín*: Cemetery Cave (15.5666676, -89.9666663), 1♂.

Registros:

**CNAN**: Chiapas: *Berriozabal*: Cueva de Rausel (16.8000002, -93.2666702), 2♂♂; *La Independencia*: San Antonio Buenavista (16.1527777, -91.6416702), 1♀, 3♂♂.

**AMNH:** GUATEMALA: Alta Verapaz: *Chahal*: Seamay Cave (15.7666664, -89.5666695), 2♀♀; Gruta de Lanquín (15.5666676, -89.9666634) 4♀♀, 1♂, 2 juvs.; Huehuetenango: *Santa Ana Huista*: Cueva de Agua Escondida (15.7618714, -91.8219716), 2♀, 1♂; MEXICO: Chiapas: *La Trinitaria*: Gruta del Soldado (16.1061115, -91.707222), 1♂.



**Fig. 73** Distribución de *Pa. emaciatius*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. Los registros se indican con un círculo (○), y la localidad tipo con un círculo cruzado (⊕).

Notas: Se excluye a *Pa. leptus* de la sinonimia propuesta por Quintero (1979). Ver notas bajo *Pa. leptus*. En el mapa se muestran únicamente registros, los puntos de estos resultaron poco discriminantes en la construcción de un modelo de distribución potencial.

### ***Paraphrynus laevifrons* (Pocock 1894)**

Figura 74.

Diagnosis: Se distingue de la gran mayoría de las especies del género por exhibir una espina central en la cara frontal del trocánter de los pedipalpos. La única especie con la que comparte este carácter es *Pa. macrops*. *Pa. williamsi* y *Pa. emaciatius* presentan un tubérculo setífero distintivo en la misma posición y probablemente sea homólogo con esta espina, pero claramente es de ápice romo. Se distingue de *Pa. macrops* por que la espina

Td1 es pequeña, menor a Td3, mientras que *Pa. macrops* exhibe la condición contraria. La espina Pd2 es sólo ligeramente mayor a Pd5 en *Pa. laevifrons*, mientras que en *Pa. macrops* la espina Pd5 es significativamente menor a Pd2.

Localidad tipo: Costa Oeste de América, probablemente Ecuador o Colombia (*sic in* Pocock, 1894).

Registros:

**AMNH:** COSTA RICA: Alajuela: *Heredia*: Alajuela (10.0166702, -84.21266672) 1♀; Guanacaste: *La Cruz*: Port Parker (10.9333334, -85.8166695) 1♀, 1♂, 3 juvs; Puntarenas: *Aguirre*: Cueva de las Damas (9.4833336, -84.2166634), 2♂♂; Manuel Antonio National Park (9.4016455, -84.147377), 1♀, 1♂; ECUADOR: Guayas: *Guayaquil*: Guayaquil (-2.1541859, -79.9777221), 1♀; GUATEMALA: Santa Rosa: *Taxisco*: El Papayo (14.1380833, -90.5643889), 2♀♀ 1♂; NICARAGUA: Chinandega: *El Viejo*: Hacienda Cosiguina (12.9091667, -87.5111111), 1♀, 3♂♂; Granada: *Granada*: Laguna de Apoyo (11.9416667, -86.0447222), 1♀; León: *La Paz Centro*: Volcán Momotombo (12.4158333, -86.488), 1♀; *Quezalguaque*: Barrio El Porvenir (12.53055556, -86.896), 1♂; *Telica*: Carretera a San Isidro (12.528, -86.854) 1♂; PANAMÁ: Colón: *Colón*: Fort Sherman (9.3475831, -79.9682072), 1♀; Panamá: *Arraiján*: 3 mi SW Arraiján (8.9191327, -79.6810411), 1♀; *Panamá*: Balboa (8.39008, -78.9088), 1♂; Barro Colorado (9.1576883, -79.8453712), 5♀♀, 2 juvs.; El Valle de Antón (8.616663, -80.1333351), 2♀♀; Old Panama City (9.0048183, -79.4836656), 1♀; Veraguas: *San Francisco*, Potrerillos (8.33333, -80.9333305), 2 juvs.

Notas: La localidad tipo es imprecisa y la mayoría de los ejemplares colectados de esta especie provienen de Centro América, particularmente de Costa Rica y Panamá. Sin embargo, se examinó un ejemplar colectado en Ecuador perteneciente a esta especie y correspondiente con los atributos citados para esta especie así como con otros ejemplares asociados con ésta. Este hallazgo permite acotar la probable localidad tipo del ejemplar y ampliar el intervalo de distribución conocido de esta especie hacia el norte de Sudamérica.

Mullinex (1975) reconoció cuatro formas de esta especie, sin embargo puesto que Viquez (com. pers.) se encuentra trabajando con esta especie con el objeto de esclarecer su

taxonomía y en apego a las sugerencias éticas del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (1999), *Pa. laevifrons* es interpretado *sensu lato*.



**Figura 74.** Distribución de *Pa. laevifrons*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. El área gris oscura representa el área de distribución potencial de esta especie. Los registros se indican con un círculo (○).

Se incluyen en el mapa los registros proporcionados por el Instituto de Biodiversidad de Costa Rica (INBIO) a través del portal GBIF (Biodiversidad de Costa Rica, consultado en línea a través del portal de datos de GBIF, <http://data.gbif.org/datasets/resource/33305/03/2009>).

### ***Paraphrynus leptus* Mullinex 1975**

Figura 75.

*Paraphrynus emaciatus* Mullinex (en parte): Reddell, 1981; Cokendolpher y Sissom (2001); Harvey, 2003; Viquez y Armas (2006).

Diagnosis: Se diferencia de la mayoría de las especies del género por presentar una espínula dorsolateral en el tarso del pedipalpo, y el tarso separado del postarso por una sutura. Se

distingue de *Pa. emaciatus*, *Pa. williamsi* y *Pa. macrops*, con los que comparte estos dos caracteres, por presentar la cara frontal del trocánter del pedipalpo liso; *Pa. macrops* presenta una pequeña espina central, *Pa. emaciatus* y *Pa. williamsi* exhiben por su parte un tubérculo setífero central prominente. La espina Td3 en *P. leptus* es distintiva, al menos dos veces mayor que la espina intermedia a Td2-Td3 adyacente, mientras que en *Pa. emaciatus* la espina Td3 es pequeña, y parece parte de la serie de espinas intermedias entre Td2 y Td3.

Localidad tipo: **AMNH**: GUATEMALA: Chimaltenango: *Yepocapa*: Yepocapa (14.5041676, -90.9569435), 1♂.

Registros:

**AMNH**: GUATEMALA: Sacatepéquez: *Santa Ana*: Finca Chicanoa (14.54933333, -90.71347222), 3♀♀, 2♂♂; *Yepocapa*: Yepocapa (14.5041676, -90.9569435), 1♀.



**Figura 75.** Distribución de *Pa. leptus*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. Los registros se indican con un círculo (○), y la localidad tipo con un círculo cruzado (⊕).

Notas: Esta especie, aquí revalidada formalmente, fue considerada un sinónimo subjetivo posterior de *Paraphrynus emaciatus* Mullinex (Quintero, 1979). Después de la proposición, esta sinonimia fue aceptada por autores posteriores (Reddell, 1981; Cokendolpher y Sissom

2001; Harvey, 2003; Viquez y Armas, 2006). En los catálogos de Ávila-Calvo y Armas (1997) y de Armas (2004) se enlista esta especie como válida, incluyendo la sinonimia con *Pa. emaciatus* como una anotación, pero no se presentan argumentos sobre la validez de la especie o acto formal de resurrección. Viquez y Armas (2006) señalan que la revisión de ejemplares adicionales los convenció de la validez de la sinonimia de estos dos nombres.

Mullinex describió *Pa. emaciatus* a partir de un solo ejemplar colectado al norte de Guatemala (*vid* bajo *Paraphrynus emaciatus*), y a *Pa. leptus* a partir de dos ejemplares del sureste de Guatemala (Yecopan en la etiqueta del Holotipo, interpretado aquí como un error tipográfico por Yecocapa, localidad del paratipo). Mullinex (1975) diagnosticó estas especies por los siguientes caracteres:

1. La talla de *Pa. emaciatus* mayor a la de *Pa. leptus*.
2. Patas y pedipalpos anormalmente largos y delgados en *Pa. emaciatus*, mientras que *Pa. leptus* no presentaba dicho alargamiento.
3. *Pa. emaciatus* presentaba la longitud de la patela al menos ocho veces más larga que ancha, mientras que esta relación es menor en *Pa. leptus*.
4. Longitud del fémur del pedipalpo mayor a la anchura del carapacho en *Pa. emaciatus* y menor que el ancho de carapacho en *Pa. leptus*.
5. Las espinas Pd2 y Pd3 separadas por al menos el doble de la distancia correspondiente a la anchura basal de Pd3. Mientras que en *Pa. leptus* la distancia que separa ambas espinas es aproximadamente igual a la anchura basal de Pd3.

Partiendo de que todos estos caracteres eran consecuencia del alargamiento de los pedipalpos durante el ciclo de vida, Quintero (1979) basó la propuesta de que ambos nombres denotaban una misma especie en el análisis de la relación morfométrica entre la longitud del carapacho con la longitud de la patela (tibia) y la anchura del carapacho comparada la longitud del fémur en dos muestras (una de cada especie). De acuerdo a la interpretación que Quintero dio a los resultados, ambas muestras se comportaban de manera similar y las diferencias que presentaban los ejemplares de *Pa. emaciatus* (particularmente el macho holotipo) con respecto a el de *Pa. leptus* se debían a dimorfismo sexual, manifiesto en el alargamiento de los pedipalpos de los machos.

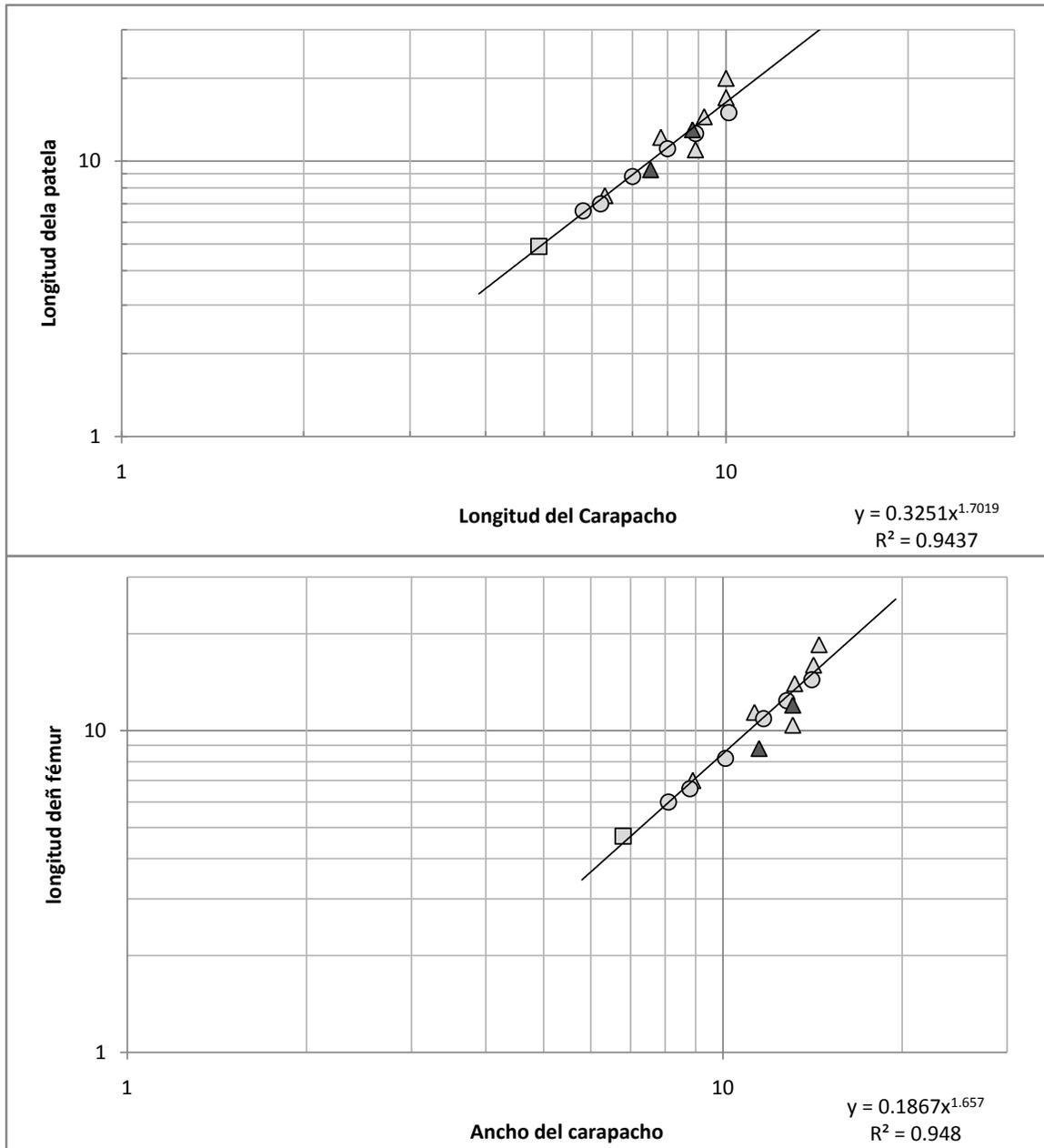
Tanto los métodos como la interpretación que dio Quintero a los resultados (1979) son criticables:

1. Quintero no examinó directamente los ejemplares tipo de estas especies, las medidas de los tipos que cita en dicho trabajo provienen de las descripciones originales de las especies.
2. El tamaño de las muestras a las que tentativamente separó como “*emaciatius*” y “*leptus*” es bastante pobre, sin incluir los tipos, incluyó medidas de ejemplares de *leptus* que provienen de un sólo ejemplar, y las de *emaciatius*, de doce ejemplares.
3. Quintero no menciona o discute el estado de otros caracteres en estos ejemplares y menciona que la asociación de estos a su respectiva muestra se realizó con base en la afinidad de la distribución geográfica: *Pa. emaciatius* para los ejemplares colectados en la mitad norte de Guatemala, y *Pa. leptus* para los colectados en la mitad sur y diferencias sutiles en la coloración (más oscura para *emaciatius* y más clara para *leptus*).
4. Aunque la mayoría de los caracteres citados por Mullinex se pueden interpretar como consecuencia de la longitud de los pedipalpos, en un sentido estricto, Quintero se enfoca en refutar sólo uno de los cinco caracteres diagnósticos mencionados por Mullinex (1975): la longitud del fémur con respecto a la anchura del carapacho.
5. Quintero emplea un modelo lineal para explicar la relación entre los parámetros comparados, cuando esta relación es mejor representada por un modelo potencial (Weygoldt, 1970, 2000; Quintero, 1980a, 1983a).

Las gráficas presentadas por Quintero *op. cit.* (fig. 76) muestran que en los ejemplares de *P. emaciatius* la relación entre el fémur y el ancho del carapacho es alométrica positiva. La pendiente de la línea de tendencia es mayor a  $45^\circ$  ( $m > 1$ ), indicando que el fémur (o la patela) aumenta en longitud en proporción ligeramente mayor a lo que el ancho del carapacho (o la longitud del carapacho). Un sólo individuo (el ejemplar tipo de *Pa. emaciatius*), el de mayor talla en el extremo derecho de la gráfica, se desvía claramente de la línea de tendencia trazada por el autor. Este ejemplar exhibe un cambio abrupto en la pendiente de la curva, que fue interpretado por Quintero como evidencia de que dicha disparidad era debida al dimorfismo sexual, manifiesto en un crecimiento alométrico mayor en la última etapa del ciclo de vida de los machos. Los puntos correspondientes a la

muestra de *Pa. leptus* caen entre los puntos de *Pa. emaciatus* y cerca de la línea de tendencia. Quintero interpretó que esto indicaba que ambas muestras presentaban el mismo comportamiento y que “no había caracteres útiles que ayudaran a distinguir entre una u otra especie”, procediendo a proponer la sinonimia.

En lo que respecta al modelo matemático que explica estas relaciones morfométricas, Quintero (1979) aparentemente usó un modelo lineal. Aunque no indica la ecuación de dicho modelo, las graficas están representadas en escala lineal y con los puntos cortados por el trazo de una línea recta. Weygoldt (1970) encontró que la relación entre la longitud de la patela y la longitud del carapacho de *Phrynus marginemaculatus* Koch, está representada por la siguiente función potencial:  $P_{(c)} = aC^n$ , en donde “P” es la longitud de la patela, “C” es la longitud del carapacho, “a” y “n” son factores que determinan la excentricidad de la curva y por consiguiente proporción con que aumenta la longitud de la patela con respecto a la longitud del carapacho. Este modelo ha sido probado en otras especies de distintas familias del orden [*Phrynus marginemaculatus* (Weygoldt, 1970), *Acanthophrynus* (Quintero, 1980) y para varias especies de *Paraphrynus*, *Phrynus* y *Charinus* (Charinidae) (Quintero, 1983a) y *Damon diadema* y *Phrynichus exophthalmus* (Phrynichidae) (Weygoldt, 2000)], con el resultado de que esta relación representa el modelo general de crecimiento de los pedipalpos con respecto a la longitud del carapacho. Este modelo se ajusta mejor que el lineal a los datos observados por Quintero (1979). Posteriormente, Quintero (1983a) reportó esta relación, esta vez empleando el modelo potencial, sin embargo menciona que al comparar las relaciones entre especies, no encontró algún patrón, citando literalmente al autor: “It appears that different rates in elongation of pedipalps... had occurred at random”. Más aún, Quintero cita que la relación de la longitud de la patela en función de la longitud del carapacho, encontrada por él mismo para *Phrynus marginemaculatus* es diferente de la reportada por Weygoldt (1970), Quintero atribuye esta disparidad a diferencias metodológicas, pero este caso ejemplifica la dificultad en interpretar la utilidad taxonómica de la similitud o diferencia de estas relaciones morfométricas de las estructuras involucradas.



**Figura 76.** Gráficas de la longitud de la patela y el fémur en función de la longitud media del carapacho, (modificadas de Quintero, 1979). Los cuadros representan ejemplares juveniles, los círculos hembras, y los triángulos, machos. Los puntos claros pertenecen a *Pa. emaciatum* y los dos oscuros a *Pa. leptus*.

La interpretación de los datos es, en mi opinión, errónea. Los datos muestran similitud en el comportamiento de las medidas de estas dos especies sólo en el intervalo de largo o ancho de carapacho representados por los dos puntos de la muestra de *Pa. leptus*, sin embargo, no

implica que el comportamiento se conserve fuera de este intervalo, y aún menos que el comportamiento observado en los machos de la muestra de *Pa. emaciatus* hacia el extremo superior derecho de la gráfica se repita para *Pa. leptus*. Nuestro conocimiento sobre el crecimiento los amblopígididos de la familia Phrynidae es aún precario y es posible que existan diferencias inter e intra específicas en las relaciones morfométricas de los pedipalpos u otras estructuras en las especies de Phrynidae. Sin embargo, por el momento, no existe evidencia que apunte hacia un dimorfismo sexual como el observado en algunas especies de otras familias (e. g., Phrynichidae). Los datos disponibles no contradicen la hipótesis nula de que en Phrynidae no existe dicho dimorfismo sexual aparente en la longitud de los pedipalpos.

Existe además la posibilidad de que dentro de la muestra determinada como *Pa. emaciatus* por Quintero, se encuentren ejemplares determinados erróneamente, probablemente correspondientes con *Pa. williamsi* Mullinex. Esta última especie presenta un patrón de distribución que es virtualmente simpátrico con el área de distribución conocida de *Pa. emaciatus*. Aun cuando *Pa. leptus* y *Pa. emaciatus* mostrasen un comportamiento similar en cuanto a los tamaños relativos de las estructuras en cuestión invalidando la diagnosis proporcionada en la descripción original, esto no excluye que existan otros caracteres diagnósticos. La revisión de los tipos y algunos ejemplares adicionales de ambas especies, permiten restablecer a *Paraphrynus leptus* como una especie válida.

### ***Paraphrynus macrops* (Pocock 1894)**

Diagnosis: Se distingue de la mayoría de sus congéneres por la posesión de una espínula dorsolateral del tarso del pedipalpo, y la presencia de una sutura tarso-apotele. La presencia de un tubérculo ocular particularmente prominente es el carácter empleado por revisores anteriores para diagnosticar esta especie. Este carácter es, sin embargo, compartido con *Pa. leptus* Mullinex. Aunque *Pa. macrops* y *Pa. leptus*, presentan el margen anterior del carapacho recto, la longitud del margen frontal es comparativamente mayor en *Pa. macrops* que en *Pa. leptus*. Además *Pa. macrops* presenta una espina central en la cara frontal del trocánter, como en *Pa. laevifrons*, dicha espina no se presenta en *Pa. leptus*.

Localidad tipo: **NHML**: Sudamérica, 1 ♀.

Notas: Este especie es conocida únicamente del ejemplar tipo. En las colecciones examinadas no fue posible encontrar algún ejemplar que correspondiese con la descripción proporcionada o con el ejemplar tipo de la misma, por lo cual de esta especie tenemos limitado conocimiento sobre donde pueda distribuirse. La otra especie conocida de Sudamérica, es *Paraphrynus laevifrons*, de la que difiere en numerosos caracteres (sutura tarso-apotele del pedipalpo, tamaño del tubérculo ocular, tamaño relativo de las espinas del pedipalpo, etc.). Aun aceptando la hipótesis de un error en la etiqueta sobre la procedencia del ejemplar, la ausencia de ejemplares adicionales imposibilita asociar esta especie a alguna región geográfica en particular.

### ***Paraphrynus raptator* Pocock 1902**

*Nec Paraphrynus raptator* (Pocock): Armas, 2006 (vid *Paraphrynus* sp. nov. 3).

Figura 77.

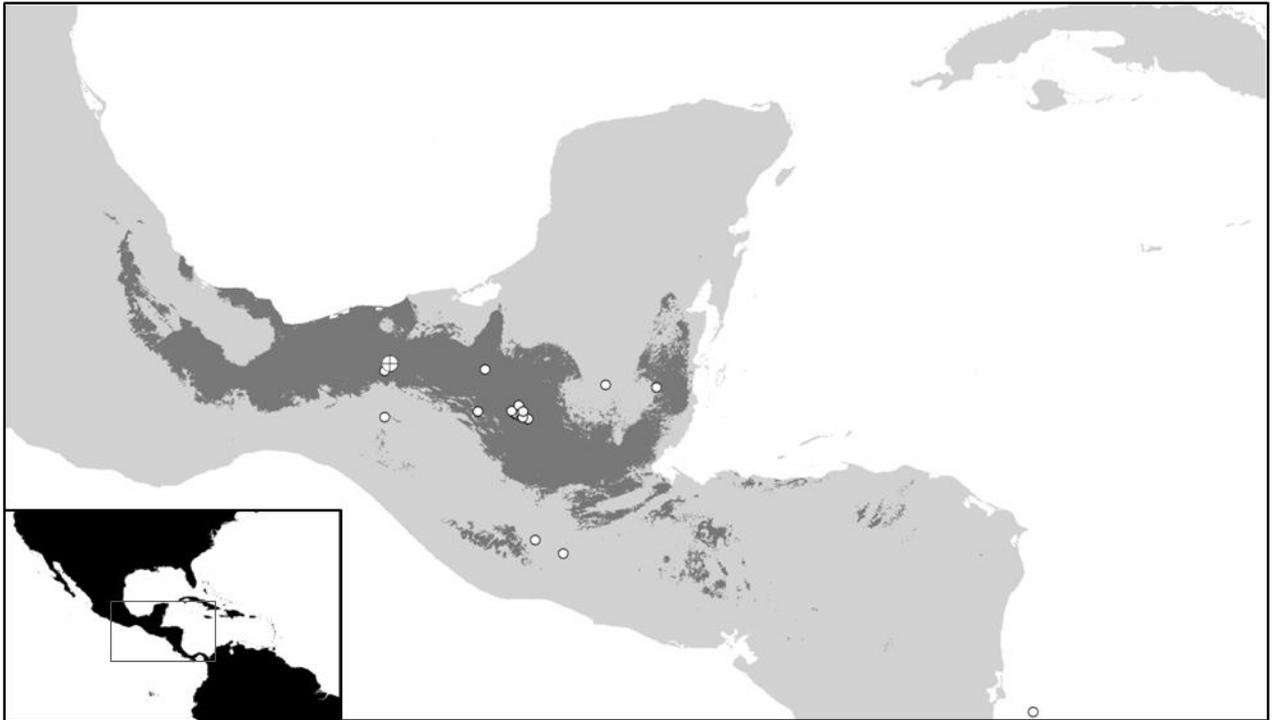
Diagnosis: Se distingue de la mayoría de sus congéneres por presentar una espínula dorsolateral en el tarso del pedipalpo. A diferencia de *Pa. williamsi*, *Pa. emaciatus*, *Pa. leptus* y *Pa. macrops*, en *Pa. raptator* se presentan fusionados el tarso y el apotele, sin sutura aparente entre estos dos artejos. Es muy parecida a *Pa. sp. nov. 3*, de la que difiere por la coloración, oscura en *raptator*, frecuentemente con manchas en o rayas en el carapacho y los fémures de las patas ambulacrales con bandas, mientras que en *Pa. sp. nov. 3* el carapacho y los fémures de las patas son de color claro.

Localidad tipo: **NHML**: MÉXICO: Tabasco: *Teapa*: Teapa (17.5480556 -92.9501818), 1♂.

**CNAN**: Chiapas: Orilla de la presa de Malpaso, (16.717653, -93.0304), 1♀, *Solosuchiapa*: Mineral del Cobre (17.428333, -93.029444), 1 juv.; *Ocosingo*: Reserva Comunal Sierra de la Cojolita (16.6911111, -90.8238889), 132♀♀, 87♂♂, 57 juvs.

**AMNH**: BELICE: Belmopan (17.174961, -88.847036), 1♂. GUATEMALA: Guatemala: Km 200 carretera Flores-Guatemala, (14.828314, -90.713615), 1♀, 1♂; *Petén*: Petén (14.6166658, -90.2833366), 1♀; Tikal (17.2166662, -89.6333351), 2♀♀, 1 juv. MEXICO: Tabasco: *Tenosique*: Boca del Cerro (17.4524687, -91.4833336), 1♂. NICARAGUA: Atlántico Sur: Isla del Maíz (12.175747, -83.052550), 1♀;

NHML: Tabasco: *Teapa*: Teapa (17.5480556 -92.9501818), 1♂.



**Fig. 77.** Distribución de *Pa. raptator*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. El área gris oscura representa el área de distribución potencial de esta especie. Los registros se indican con un círculo (○), y la localidad tipo con un círculo cruzado (⊕).

Notas: Pocock describió esta especie en *Biología Centrali Americana* designando como tipo a dos ejemplares colectados en Teapa, en el estado de Tabasco, México; y estableció que extendía su distribución en México en el estado de Yucatán y en Guatemala (Ruinas de Tikal). Pocock señaló además que los caracteres de los 27 ejemplares examinados por él eran constantes a lo largo del intervalo de distribución, sexos y edades. En la descripción original, Pocock establece que el color del carapacho es pardo oscuro, con cuatro manchas rojizas marginales y mismo número de rayas rojizas radiando de la depresión central y respecto a los fémures de las patas ambulacrales dice que estos son concoloros o a lo más, ligeramente manchados.

El vial con el ejemplar tipo posee dos ejemplares machos que comparten la misma etiqueta: uno etiquetado tipo, y un ejemplar paratipo designado por Mullinex (en un sentido estricto el ejemplar etiquetado “holotipo” constituye el lectotipo y el “paratipo” un paralectotipo). El lectotipo es el ejemplar ilustrado por Pocock, en *Biología Centrali Americana*

posteriormente redescrito e ilustrado por Mullinex (1975) y fácilmente identificable porque en el pedipalpo derecho la espina Fv1 es anormalmente pequeña, menor que Fv2 y Fv3 (de tamaño normal en el pedipalpo izquierdo que se encuentra disecado).

Los registros citados por Mullinex (1975) incluyen localidades en Estados Unidos (Florida), el sureste de México y Honduras. Mullinex distinguió dos formas: “típica” y “península de Yucatán”. La forma típica era correspondiente con los ejemplares de Honduras, y de Florida mientras que la forma de la península de Yucatán habitaba en los estados de Campeche, Yucatán y Quintana Roo. Las dos formas diferían en la coloración, oscura en la típica y clara en la forma peninsular, la prominencia del tubérculo setífero del segmento basal del quelícero y el tamaño relativo de algunas espinas entre una y otra forma que se presentaban más largas en la forma peninsular. Mullinex sugiere la presencia de una tercera variante observada en un sólo ejemplar de Tabasco similar a la forma típica pero, que presenta los fémures bandeados.

Los ejemplares citados por Mullinex como *Paraphrynus raptator* de Estados Unidos fueron colectados en los Cayos de Florida (Florida Keys) y muy probablemente se trate de los ejemplares determinados por Muma (1967) como *Tarantula fuscimana* (Koch), que poseen los mismos datos de colecta que los citados por Mullinex (cf. Muma, 1967 vs. Mullinex, 1975). Muma comenta que esta especie es poco común y que los únicos ejemplares conocidos provienen de Key West. Aunque la diagnosis ofrecida por Muma es pobre, indica que la coloración de los ejemplares es concolora tanto en el carapacho como en las patas y en el abdomen. Vale la pena señalar que Muma cita como referencia de estas especies a Koch (1847) y a Kraepelin (1899) y la interpretación de *Tarantula fuscimana* de Kraepelin, incluye en sus sinónimos a *Phrynus mexicanus* Bilimek, *Tarantula azteca* Pocock, *Tarantula laevifrons* Pocock, *Tarantula macrops* Pocock y *Tarantula viridiceps* Pocock. Mullinex no ofrece ilustraciones de los ejemplares de Florida, pero Muma (1967) incluye una ilustración de la patela en el que se observa la disposición y tamaño de las espinas dorsales de este artejo. El dibujo muestra que la espina Pd2 es igual o ligeramente mayor en talla a la espina Pd5; y Pd5 claramente mayor a Pd7. Mientras que en *Paraphrynus raptator*, incluyendo el ejemplar tipo en la ilustración de Mullinex, presenta Pd2 notablemente mayor que Pd5 y esta última menor o aproximadamente del mismo tamaño que Pd7. El patrón de espinación de la patela ilustrada por Muma corresponde con

el que se presenta en *Paraphrynus viridiceps* que habita en Las Bahamas y en Cuba. La cercanía con la distribución geográfica conocida de *Pa. viridiceps* y la similitud en el patrón de espinación de la patela sugieren la posibilidad de que el registro *Pa. raptator* de Florida se trata de un error de determinación con *Pa. viridiceps*. Otra evidencia a favor de esta interpretación, proviene de la biogeografía: *Phrynus marginemaculatus* habita en simpatria con *Paraphrynus viridiceps* en Cuba (Armas *et al.* 2004) y *P. marginemaculatus* es además una especie común en Florida (Muma, 1967).

Aunque no se examinaron directamente los ejemplares citados por Mullinex (1975) o Muma (1967) (depositados en la colección del Florida Department of Agriculture and Consumer Services, FDA) u otros ejemplares de *Paraphrynus* colectados en Florida, la evaluación de la evidencia disponible, justifica excluir estos registros de la distribución de *Paraphrynus raptator* y plantear la posibilidad de que dichos ejemplares hayan sido erróneamente determinados, y en realidad correspondan a *Paraphrynus viridiceps* o a un taxón no descrito.

### ***Paraphrynus williamsi* Mullinex 1975**

Figura 78.

Diagnosis.- Esta especie es muy parecida a *Pa. emaciatus* y a *Pa. leptus*. Se separa de *Pa. leptus* porque en que esta última la cara frontal del trocánter del pedipalpo es lisa, mientras que *Pa. williamsi*, exhibe un tubérculo central bien desarrollado. Se distingue de *Pa. emaciatus* porque los ejemplares frescos de ésta presentan el carapacho manchado y con bandas oscuras en las patas, mientras que en *Pa. emaciatus* estas estructuras son concoloras y oscuras. Además la espina Td3 se encuentra bien desarrollada, mientras que en *P. emaciatus* es sólo ligeramente mayor que las espinas intermedias entre Td2 y Td3.

Localidad tipo: **AMNH:** MÉXICO: Chiapas: *La Trinitaria*: Grutas de Zapaluta (16.0755306, -92.0074469), 1♀.

**AMNH:** GUATEMALA: Alta Verapaz: *Lanquín*: Grutas de Lanquín (15.5666676, -89.9666634), 2♀♀, 3♂♂; Huehuetenango: *Santa Ana Huista*: Cueva de Agua Escondida (15.7618714, -91.8219716) 3♀♀, 1 juv.; MÉXICO: Chiapas: *Comitán de Domínguez*:

Cueva Chica del Hunchabien (16.264542, -92.1333351), 1♀. *La Trinitaria*: Grutas de Zapaluta (16.0755306, -92.0074469), 3 juv.

**CALFA**: MEXICO: Oaxaca: *Matías Romero*: Colonia Cuahutemoc (16.886749, -95.025212), 1♂.

**CNAN**: MEXICO: Chiapas: Berriozabal: Cueva de Rausel (16.8000002, -93.2666702), 1 juv.; *La Independencia*: San Antonio Buenavista (16.1527777, -91.6416702), 1♀, 1♂.



**Figura 78.** Distribución de *Pa. williamsi*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. Los registros se indican con un círculo (○), y la localidad tipo con un círculo cruzado (⊕).

Notas: En el mapa se muestran únicamente registros, los puntos de estos resultaron poco discriminantes en la construcción de un modelo de distribución potencial

## GRUPO VELMAE

*Paraphrynus baeops* Mullinex, *Paraphrynus chacmool* (Rowland), *Paraphrynus chiztun* (Rowland), *Paraphrynus* sp. nov. 4, *Paraphrynus grubbsi* Cokendolpher y Sissom, *Paraphrynus* sp. nov.5, *Paraphrynus reddelli* Mullinex y *Paraphrynus velmae* Mullinex.

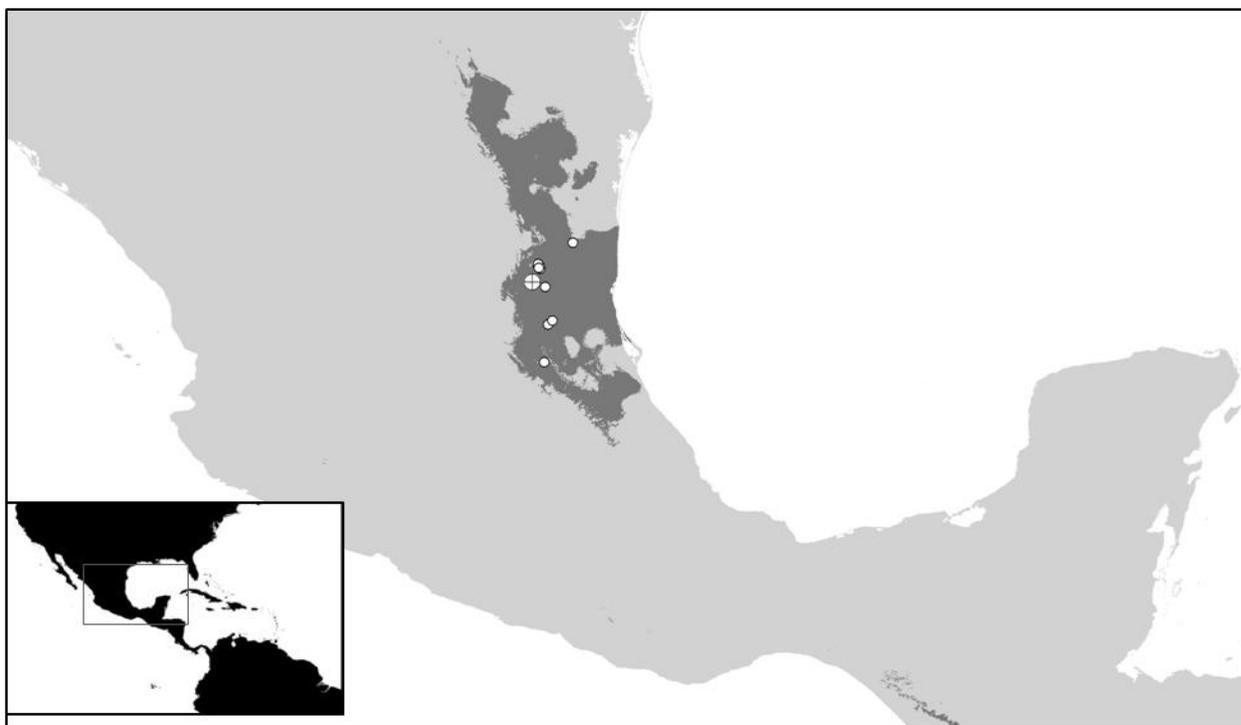
Este grupo contiene a especies troglobias o troglófilas. Estas especies en general exhiben algún grado en la reducción del tubérculo ocular medio y/o de los ojos. Con la excepción de *Pa. chacmool*, las especies del grupo *velmae* carecen de la espínula dorsolateral del tarsos del pedipalpo. Las espinas de la patela y de la tibia del pedipalpo son relativamente largas y las espinas intermedias entre Td2 y Td3 son relativamente largas, de modo que la espina intermedia adyacente a Td3 es mayor que la mitad de esta última.

### ***Paraphrynus baeops* Mullinex 1975**

Figura 79.

Diagnosis: Especie con las espinas largas y el color del carapacho oscuro con las orillas del borde posterior más claros. Tubérculo ocular medio reducido, pero bien definido, de forma semiesférica. Se distingue de *Pa. pococki*, por el tamaño del tubérculo ocular, que es mayor en *Pa. pococki*. Las espinas de *Pa. baeops* son relativamente largas, la altura de la espina Pd3 es mayor que la altura del pedipalpo, mientras que *Pa. baeops* presenta la condición contraria. Las espinas intermedias entre Td2 y Td3 de *Pa. baeops*, son relativamente mayores y más numerosas que en *Pa. pococki*. Se distingue de *Pa. velmae*, por tener los ojos y el tubérculo ocular medio, de los cuáles carece *Pa. velmae*.

Localidad tipo: **AMNH**: MÉXICO: Tamaulipas: *Ocampo*: Sótano de Vázquez (22.7694811, -99.2644416), 1♀.



**Figura 79.** Distribución de *Pa. baeops*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. El área gris oscura representa el área de distribución potencial de esta especie. Los registros se indican con un círculo ( $\circ$ ), y la localidad tipo con un círculo cruzado ( $\oplus$ ).

Registros:

**AMNH:** MEXICO: San Luis Potosí: *Valles*: Cueva de Puente de Dios (21.7330286, -99.1278354), 1♀; Sótano de Montecillos (22.0152638, -98.9824358), 1 juv. Sótano del Tigre, (22.086105, -98.9064802), 3♂♂; *Xilitla*: Cueva de Potrerillos, (21.3448867, -99.0527903), 2♀♀; Tamaulipas: *Ocampo*: Cueva de Tres Manantiales (22.8667417, -99.1701831), 3♂; *El Mante*: Cueva de Quintero (22.6833324, -99.0333366), 2♀; *Soto la Marina*: 30 mi SW de Soto la Marina (23.4596353, -98.5428799), 1♂, 3 juvs.; Sótano de Vázquez (22.7694811, -99.2644416), 4♀♀, 3♂♂.

**CNAN:** Tamaulipas: *El Mante*: Cueva de Quintero (22.6833324, -99.0333366), 1♀; *Gómez Farias*: Cueva del Nacimiento del Río Frío (22.9977638, -99.1184033), 2♀, 1♂, 1 juv. Cueva del Ojo de Agua (23.0394706, -99.1296081) 1♂; Sótano de las Espinas (23.08649056, -99.16178889), 2♀♀; Sótano del Plan, (23.06631083, -99.16295611), 1♀, 1 juv.; Sótano del Fin, (23.08496083, -99.16014111), 2 juvs.; Cueva del León (23.01672944, -99.14320361), 1♀, 1♂.

**TMM:** Tamaulipas: *Ocampo*: Cueva de Tres Manantiales (22.8667417, -99.1701831), 2♂; *El Mante*: Cueva de Quintero (22.6833324, -99.0333366), 2♀♀; *Soto la Marina*: 30 mi SW de Soto la Marina (23.4596353, -98.5428799), 1♂; Sótano de Vázquez (22.7694811, -99.2644416), 2♀♀, 1♂.

Notas: La aseveración de que esta especie carece de tubérculo ocular es falsa (Mullinex, 1975; Armas, 2006b). La revisión del ejemplar tipo permitió corroborar la presencia del tubérculo ocular de los ojos medios, y de forma semiesférica. Si bien este tubérculo ocular es pequeño en comparación con el que se presenta en otras especies (*e. g.*, *Pa. pococki*). El tubérculo ocular medio de *Pa. baeops* es mayor que el de *Pa. chacmool*, al que Armas (2006b) se refiere como presente pero reducido. Armas (2006b) menciona además que el color del carapacho es “castaño claro”. El ejemplar holotipo y los demás ejemplares asociados con esta especie, son de color rojo oscuro, de tono más claro, amarillento, en los márgenes laterales y posteriores del carapacho. Aunque el color es uno de los caracteres más difíciles de describir con precisión, el carapacho, quelíceros, pedipalpos y fémures de las patas de *Pa. baeops* exhiben indudablemente un tono oscuro en vez de un tonó pálido o claro. Mullinex (1975) distinguió esta especie de *Paraphrynus pococki* por la coloración de dicho tubérculo, negro en *Pa. pococki* y concoloro con el resto del carapacho en *Pa. baeops*. Si bien el ejemplar holotipo presenta el tubérculo concoloro con el resto del carapacho, la utilidad diagnóstica de este carácter es difícil de evaluar, pues es probable que otros factores, incluyendo la preservación, influyan en la coloración del tubérculo ocular u otras estructuras esqueléticas. En atención a esto último, la especie es diagnosticada por otros caracteres cualitativos.

### ***Paraphrynus chacmool* (Rowland 1973)**

Figura 80.

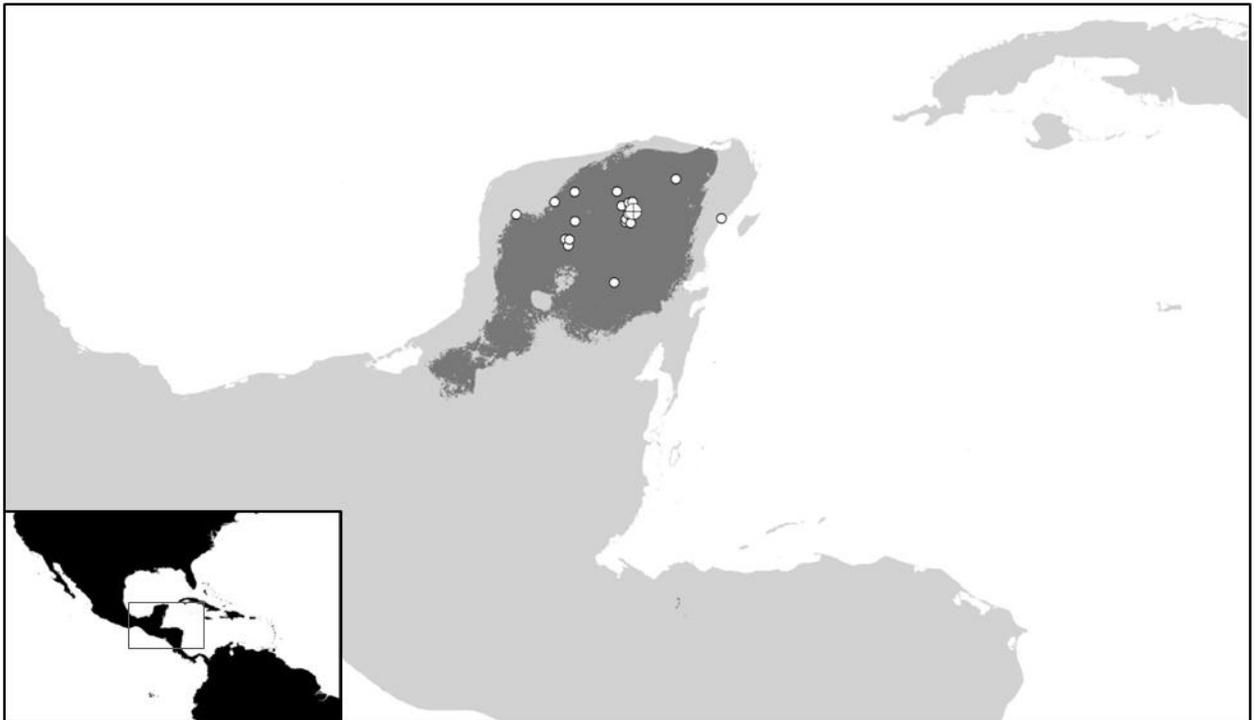
Diagnosis: Se distingue de la mayoría de las especies por presentar el tubérculo ocular medio y los ojos reducidos. Del resto de especies de ojos reducidos se distingue por presentar una espínula dorsolateral en el tarso del pedipalpo. Presenta además una quilla dorsal dentiforme en la serie externa de dientes frontales del segmento basal del quelíceros.

El margen anterior del carapacho de *Pa. chacmool* es recto, mientras que en *Pa. chiztun*, el margen anterior es bilobulado.

Localidad tipo: **AMNH**: MÉXICO: Yucatán: *Kaua*: Actun Kaua (20.6076325, -88.4166718), 1♂.

Registros:

**AMNH**: MÉXICO: Yucatán: *Kaua*: Actun Kaua (20.6076325, -88.4166718), 1♀, 2♂♂.



**Fig. 80.** Distribución de *Pa. chacmool*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. El área gris oscura representa el área de distribución potencial de esta especie. Los registros se indican con un círculo (○), y la localidad tipo con un círculo cruzado (⊕).

**TMM**: MÉXICO: Yucatán: *Kaua*: Actun Kaua (20.6076325, -88.4166718), 2♀♀.

Quintana Roo: *Cozumel*: Gruta de los Aluxes, gruta sur (20.510621, -87.234006), 1♂; José

*María Morelos*: Cenote de las Ruinas (19.6511005, -88.6705865), 1♀, 1 juv.; *Chankom*:

Actun Olem (20.57133333, -88.47716667), 2♀♀, 1♂; Actun Taakbeha (20.46358333, -

88.51691667), 1♀, 1♂; Cenote Xtoc (20.50186111, -88.51086111), 1♀; Cueva de Agua

Escondida (20.448601, -88.4500008), 6♀♀, 2♂♂, 4 juvs.; *Chemax*: Actun Xalau

(20.678011, -88.006832) 1♀, *Hoctún*: Cenote de Hoctún (20.8666649, -89.2000008), 8

♂♂, 1 juv.; *Kaua*: Cueva Escondida (20.5850514, -88.4166718) 2♀♀, 1 juv.; *Maxcanú*:

Actun Chukum (20.5652681, -89.9833336) 3♀♀, 3♂♂; *Mayapán*: Cenote Ch'en Mul (20.474749, -89.196073) 2♂♂; *Quintana Roo*: Cueva del Pozo Ku Uicab (20.871181, -88.6333351), 1♂, 2 juvs. ; *Tecoh*: Grutas Tzab-Nah (20.7319344, -89.4666634), 2 juvs; *Tekax*: Actun Sabaca (20.1458026, -89.2833366) 1♂; Cenote Calchum (20.2333345, -89.321292) 3♀♀; Sistema Ca' Akal Chen (20.2287422, -89.2695538), 4♀♀, 2♂♂, 4 juvs; *Tinúm*: Actun Bek (20.68672222, -88.44563889), 1♀; Actun Isban (20.69169444, -88.46494444), 2♀♀; Actun Pom (20.72405556, -88.47194444), 1♂, 1 juv.; Cueva Bolonchen (20.680353, -88.568981), 1♀, 1♂.

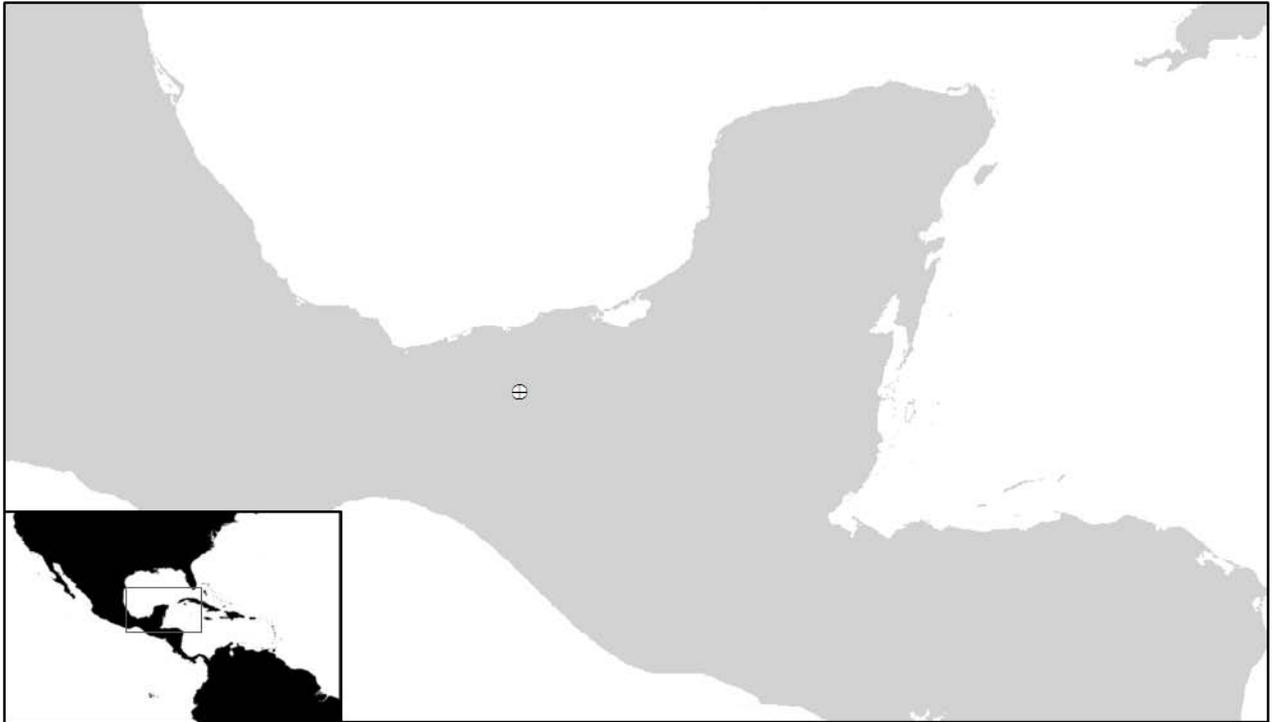
Notas: Cokendolpher y Sissom (2001) mencionan la presencia de un diente ventral en el tarso de los pedipalpos en esta especie. Los ejemplares examinados, incluyendo los tipos, presentan sólo una espínula dorsal, pero no ventral. Ninguna de las especies conocidas presenta dicho estado de carácter, por lo que dicha aseveración es errónea.

### ***Paraphrynus chiztun* (Rowland 1973)**

Figura 81.

Diagnosis: Especie troglobia de color ocre pálido, se distingue de la mayoría de sus congéneres por presentar el tubérculo ocular y los ojos asociados a este, reducidos pero presentes. El tubérculo ocular es de muy baja altura y su forma no es definida sobre todo en los márgenes frontal y caudal. A diferencia de *Pa. grubbsi*, *Pa. chiztun* posee el ojo lateral interno de tamaño similar a los dos restantes. Se distingue de otros ambliopígididos con reducción de ojos centrales por presentar el borde anterior del carapacho claramente bilobulado (recto en *Pa. chacmool* y ligeramente bilobulado en *Pa. grubbsi*) y carecer de la espínula dorsolateral en el tarso (presente *Pa. chacmool*), los ojos laterales se encuentran presentes, pero no forman un tubérculo y los septos son concoloros con el carapacho. La espina Fv1 de *Pa. chiztun* es ligeramente curva en toda su longitud, con su ápice apuntando hacia el margen distal del artejo, y presenta una espina intermedia entre Fd2 y Fd3. Se distingue además por presentar sólo el diente medio en la serie retrolateral de dientes del segmento basal del quelíceros, mientras que *Pa. chacmool* y *Pa. grubbsi*, presentan una quilla dorsal elevada y el diente medio.

Localidad tipo: **AMNH**: MÉXICO: Tabasco: *Teapa*: Grutas de Coconá (17.56388889, -92.92833333), 1♂.



**Figura 81.** Distribución de *Pa. chiztun*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. Los registros se indican con un círculo (○), y la localidad tipo con un círculo cruzado (⊕).

Notas: Esta especie es conocida sólo del ejemplar Holotipo.

#### ***Paraphrynus* sp. nov. 4**

Figuras 82-90.

Diagnosis: Se distingue de la mayoría de las especies del género por presentar el tubérculo ocular medio y los ojos reducidos. Se distingue de *Paraphrynus grubbsi* y *Pa. chiztun* por presentar la espina Fv1 recta con el ápice recto, mientras que *Pa. grubbsi* presenta el ápice de esta espina en forma de gancho y *Pa. chiztun* presenta esta espina curvada en toda su longitud.

Ejemplares potencialmente tipo: Holotipo macho y dos hembras paratipos con los siguientes datos. Sumidero de Atichayan (Sur), Cuetzalan, Puebla, México. 20 de Enero de 1981. Joseph Lieber.

Descripción del macho holotipo: Carapacho amarillo-rojizo, sin patrón aparente de manchas o rayas, superficie del carapacho densamente ornamentada con puntuaciones que radian del sulcus, y escamas setíferas más esparcidas, margen anterior del carapacho ligeramente bilobulado, con tubérculos setíferos romos esparcidos en el borde, tubérculo ocular medio reducido e inconspicuo, pero aparentemente de forma elíptica, ojos centrales reducidos. Ojos laterales presentes, bien delimitados de forma redonda, no agrupados formando un tubérculo y los septos son concoloros con el resto del carapacho.

Quelíceros del mismo color que el carapacho, cara interna del segmento basal con sedas delgadas y de ápice aguzado en su porción proximal, segmento basal armado dorso-lateralmente de dos tubérculos setíferos romos, ambos inconspicuos. La serie frontal de dientes externos conformada sólo por el diente medio.

La coxa de los pedipalpos cubierta ventralmente, por numerosas sedas, las cuales se concentran en el margen interno de la zona esclerosada de la coxa; la primera serie de sedas de la cara interna de la coxa en contacto con la región esclerosada oscura, de modo que no se presenta una banda blanca ancha en esta área.

Trocánter armado de cinco tubérculos setíferos dorsales, cara frontal con una serie transversa de tubérculos setíferos de poca altura, con cuatro espinas marginales, dos en el margen distal y dos ventralmente; de mayor a menor  $Tr_2 > Tr_1 > Tr_3 > Tr_4$ .

Fémur del pedipalpo armado dorsalmente con seis espinas conspicuas, ordenadas de mayor a menor exhiben el siguiente orden:  $Fd_3 > Fd_2 > Fd_1 > Fd_5 > Fd_4 > Fd_6$ , no se aprecian espinas intermedias; en el margen ventral, se presentan siete espinas principales, ordenadas de mayor a menor:  $Fv_1 > Fv_2 > Fv_3 > Fv_6 > Fv_5 > Fv_4 > Fv_7$ , proximal a  $Fv_1$  se aprecia la presencia de un tubérculo setífero, se presentan espinas intermedias entre  $Fv_5$  y  $Fv_6$ ,  $Fv_6$  y  $Fv_7$  y una más distal a  $Fv_7$ , la espina  $Fv_1$  es ligeramente curva en toda su longitud, y el ápice agudo.

La patela es relativamente corta y ancha, las espinas dorsales de tamaño relativamente largo, dorsalmente se observan nueve espinas principales, que ordenadas de mayor a menor presentan el siguiente patrón:  $Pd_3 > Pd_6 > Pd_4 > Pd_5 > Pd_2 > Pd_7 > Pd_8 > Pd_9 > Pd_1$ , no se observan espinas intermedias; ventralmente se observan seis espinas principales que presentan el siguiente orden de tallas:  $Pv_5 > Pv_2 > Pv_4 > Pv_6 > Pv_3 > Pv_1$ , proximal a  $Pv_1$  se

presenta una espina pequeña, se observan espinas intermedias entre Pv1 y Pv2, Pv2 y Pv3, Pv4 y Pv5, Pv5 y Pv6, distales a Pv6 se encuentran tres espinas más; la patela carece de quilla ventroposterior, de modo que ventralmente no presenta un área aplanada, cara ventral de la patela ornamentada con numerosas escamas setíferas aplanadas y puntuaciones homogéneamente distribuidas en su superficie.

Tibia armada dorsalmente con siete espinas, las tres principales son las de mayor tamaño con el siguiente orden  $Td2 > Td1 > Td3$ , con dos espinas intermedias entre Td2 y Td3, la distal bien desarrollada y mayor a la mitad de la longitud de Td3, distalmente a Td3 se presentan dos espinas, de las cuales la proximal es la mayor, ventralmente se cuentan hasta nueve espinas, las tres principales son las de mayor talla:  $Tv2 > Tv3 > Tv1$ , la espina Tv1 es corta, de base muy ancha, entre Tv1 y Tv2 se encuentra una espina, en posición dorsolateral a la base Tv2, entre Tv2 y Tv3 se encuentran tres espinas intermedias, de las cuales la central es mayor a las dos adyacentes, distal a Td3 se presentan dos espinas, de las cuales la terminal es la mayor.

El tarso y apotele no se encuentran separados por una sutura aparente, y no presenta una espínula dorsolateral.

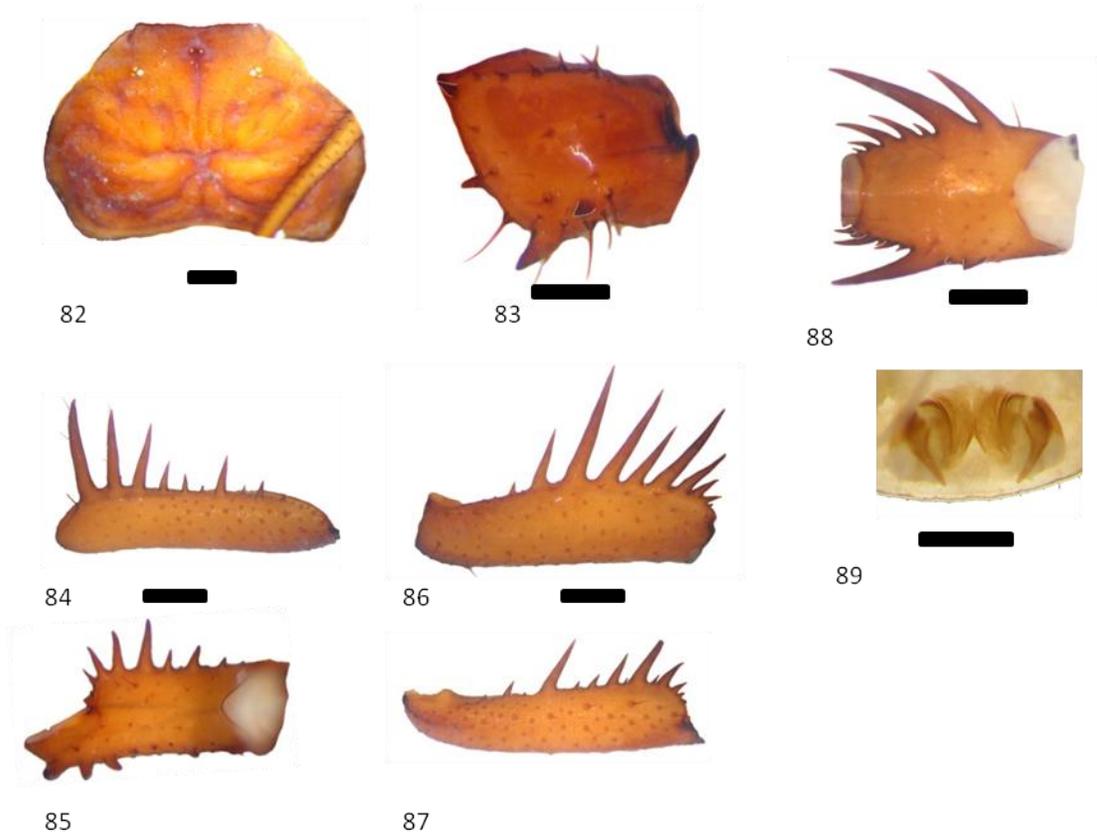
Coxas de todas las patas con un tubérculo rugoso en posición distal sobre la cara frontal de dicho artejo, coxa de las patas II-IV con sedas de ápice agudo en el margen frontal, concentradas en la porción proximal del artejo, patas de color amarillo, de tono más claro que el carapacho, y sin un patrón de manchado o bandeado en los fémures, primer tarsómero de las patas ambulacrales con una línea clara transversa.

Terguitos abdominales de amarillos, sin un patrón de bandeado o manchado, superficie de los terguitos con pequeñas puntuaciones y algunas sedas.

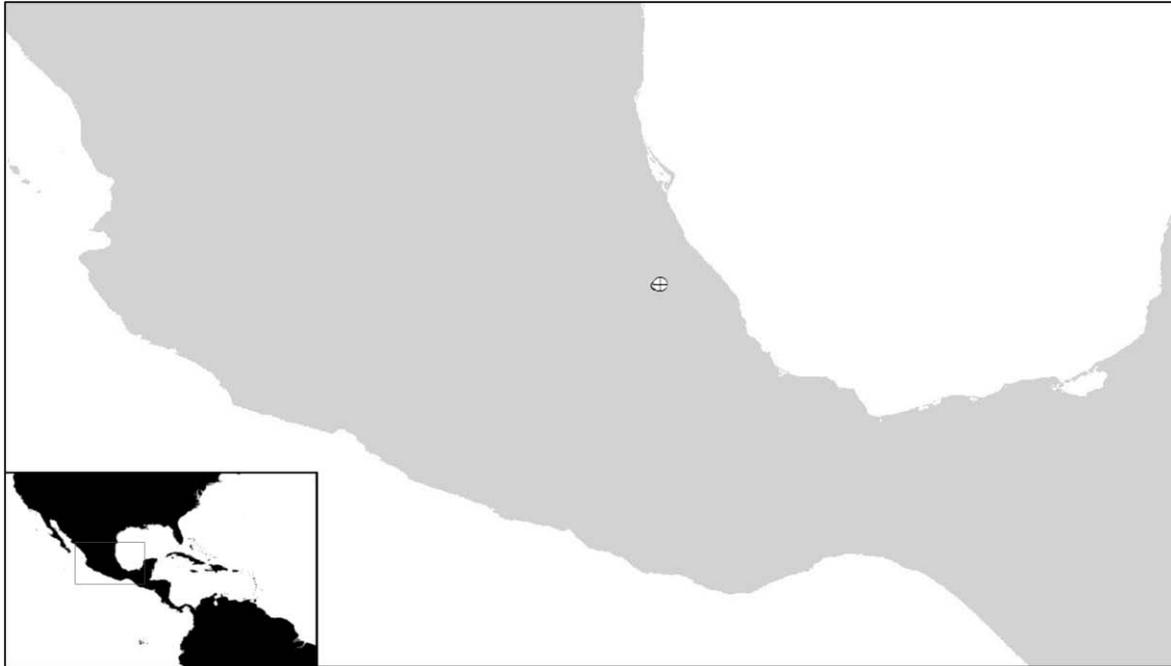
Paratipos hembras: Mismos caracteres que el holotipo excepto en lo que respecta a la genitalia. El esternito genital de una de las hembras paratipo, muestra el borde posterior ligeramente curvo, los escleritos genitales en forma de garras, con el ápice agudo, relativamente gruesas con base ancha, las garras emergen de una base muscular ancha y no sobrepasan el borde posterior del esternito.

Medidas: Holotipo. LC: 5.5; Pp: 6.0; Tp: 2.9; FI: 18; FII: 12; FIII: 14; FIV: 11. Paratipos. LC: 5.1, 4.2; Pp: 5.5, 4.0; Tp: 2.5, 2.0; FI: 17, 14; FII: 11, 9; FIII: 12, 10.5; FIV: 10.5, 8.3.

Registros: **TMM: MÉXICO: Puebla: Cuetzalan del Progreso: Grutas de Jonotla** (19.9886225, -97.5639796) 2♀♀, Sumidero de Jonotla (19.9918162, -97.5606004), 3♀♀ 1♂♂.



**Figuras 82-89.** *Paraphrynus* sp. nov. 4. 82, vista dorsal del carapacho; 83, detalle de la cara frontal del trocánter; 84, vista ventral del fémur del pedipalpo; 85, vista dorsal del fémur del pedipalpo; 86, vista dorsal de la patela del pedipalpo; 87, vista ventral de la patela del pedipalpo; 88, vista frontal de la tibia del pedipalpo; 89, detalle de los escleritos genitales de una hembra paratipo.



**Figura 90.** Distribución de *Pa. sp. nov. 4*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. Los registros se indican con un círculo (○), y la localidad tipo con un círculo cruzado (⊕).

### ***Paraphrynus grubbsi* Cokendolpher y Sissom 2001**

Figura 91.

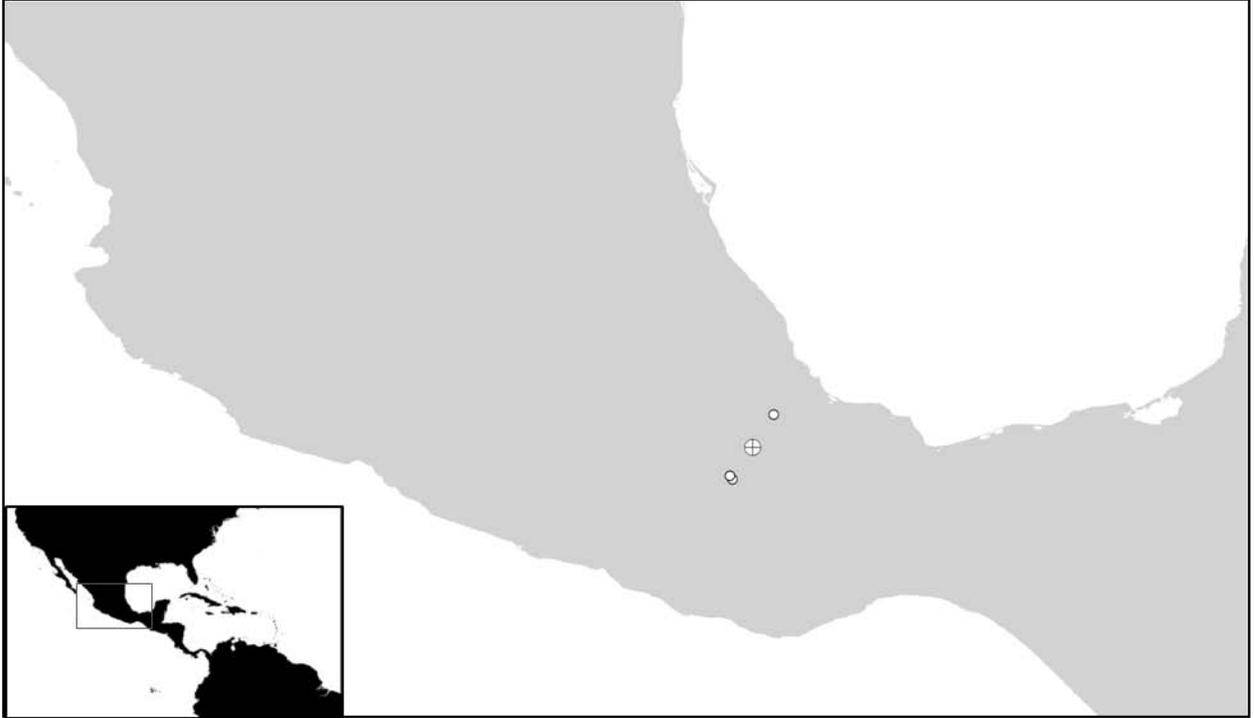
Diagnosis: Especie de espinas relativamente largas, Fv1 recta o ligeramente curva en casi toda su longitud, y el ápice curvo en forma de gancho, ojos centrales muy pequeños, y frecuentemente asimétricos, tubérculo ocular ausente; ojos laterales bien desarrollados pero no sobre un tubérculo y en particular el ojo interno, es mayor que el frontal y el externo, y relativamente grande en comparación con el que se observa en sus congéneres. Td1 y Tv1, con una espínula basal cercana al margen proximal, pero independiente.

Localidad tipo: **AMNH:** MÉXICO: Oaxaca: *Huautla de Jiménez*: Nita Lajao (18.136169, -96.841423), 1♂.

Registros:

**AMNH:** MÉXICO: Oaxaca: *Huautla de Jiménez*: Cueva Bonita del Presidente (17.7645398, -97.1333351), 1♂; Cueva cerca del puente sobre el río Huautla (18.123402, -96.849969), 1♀

**TMM:** MEXICO: Oaxaca: *Huautla de Jiménez* Sótano de San Agustín (17.7180545, -97.0999977), 2♀♀; *Teotitlán*: Cueva del Escorpión (18.136169, -96.841423), 1♀; *Tuxtepec*: Cueva de las Maravillas (18.5611867, -96.5634335), 1♂.



**Figura 91.** Distribución de *Pa. grubbsi*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. Los registros se indican con un círculo (○), y la localidad tipo con un círculo cruzado (⊕).

Notas: uno de los ejemplares examinados carece de los ojos centrales, pero coincide en los demás atributos. Se observó que los ojos medios varían en tamaño entre distintos ejemplares y comúnmente los ojos son asimétricos.

### ***Paraphrynus* sp. nov. 5**

Figuras 92-99.

Diagnosis: Dentro de las especies que constituyen el grupo *velmae*, *Pa.* sp. nov. 5 es la única que presenta el tubérculo ocular medio y los ojos bien desarrollados. Similar a *Pa. aztecus* y *Pa.* sp. nov. 2 distinguiéndose de estas por el tamaño relativo de sus patas que son comparativamente más largas en *Pa.* sp. nov. 5, donde el fémur de la pata I sobrepasa la longitud total del cuerpo, mientras que en *Pa. aztecus* y *Pa.* sp. nov. 2 las patas son cortas. Las espinas de los pedipalpos en esta especie son además relativamente largas, en donde la

espina Pd3 sobrepasa la altura del artejo, mientras que *Pa. aztecus* y *Pa. sp. nov.* 2 presentan espinas relativamente cortas, en donde la espina Pd3 no sobrepasa la altura del artejo. Además la espina Fv1 es curva en toda su longitud en *Pa. aztecus*, mientras que la misma espina es recta en *Pa. sp. nov.* 5.

Ejemplares potencialmente tipo: Holotipo hembra con los siguientes datos: 1001-Martín Regalado C. N. 6-mzo-05 San José Tenango, Teotitlán Cañada Oaxaca. En la Cueva. Macho Paratipo: 728- Gómez Díaz J. 6 –maz-05 Tenango, Teotitlán, Cañada, Oaxaca. Paratipo hembra: 595-Santibañez López, C. E. 10-sep-05. San José Tenango, Teotitlán, Cañada, Oaxaca, en la cueva. Hembra Paratipo: 727- Santos Daniel, 12-mzo-05, San José Tenango, Teotitlán Cañada Oaxaca en la Cueva.

Descripción del holotipo hembra: Carapacho rojizo sin machas o rayas, de tono más claro cercano al margen posterior, borde anterior del carapacho ligeramente bilobulado y casi liso, con algunos tubérculos marginales, tubérculo ocular central bien desarrollado, semiesférico y color oscuro, ojos laterales agrupados formando un tubérculo lateral de poca altura y los septos que separan los ojos de color oscuro, la superficie del caparazón cubierta con numerosas escamas y puntuaciones que radian del sulcus central.

Quelíceros del mismo color que el carapacho, cara interna del segmento basal con sedas delgadas y de ápice agudo, tubérculos setíferos dorso laterales inconspicuos, serie de dientes prolaterales constituida por el diente medio y una quilla dorsal elevada.

Coxa de los pedipalpos cubierta por sedas que se concentran hacia los márgenes laterales del área esclerosada de este artejo, carece de la banda blanca ancha en el margen esclerosado interno de la coxa de los pedipalpos, es decir que la primera serie de sedas transversas en la cara frontal de la coxa casi toca el margen del área esclerosada del área ventral.

Trocánter se armado dorsalmente de una serie de tubérculos setíferos de poca altura, cara frontal casi lisa, con una serie de tubérculos setíferos de poca altura que se distribuyen de la esquina dorso-proximal hacia el centro del trocánter, este artejo se encuentra armado de cuatro espinas cónicas, localizadas en los márgenes ventral y distal ordenadas en talla: Tr2 > Tr1 > Tr3 > Tr4.

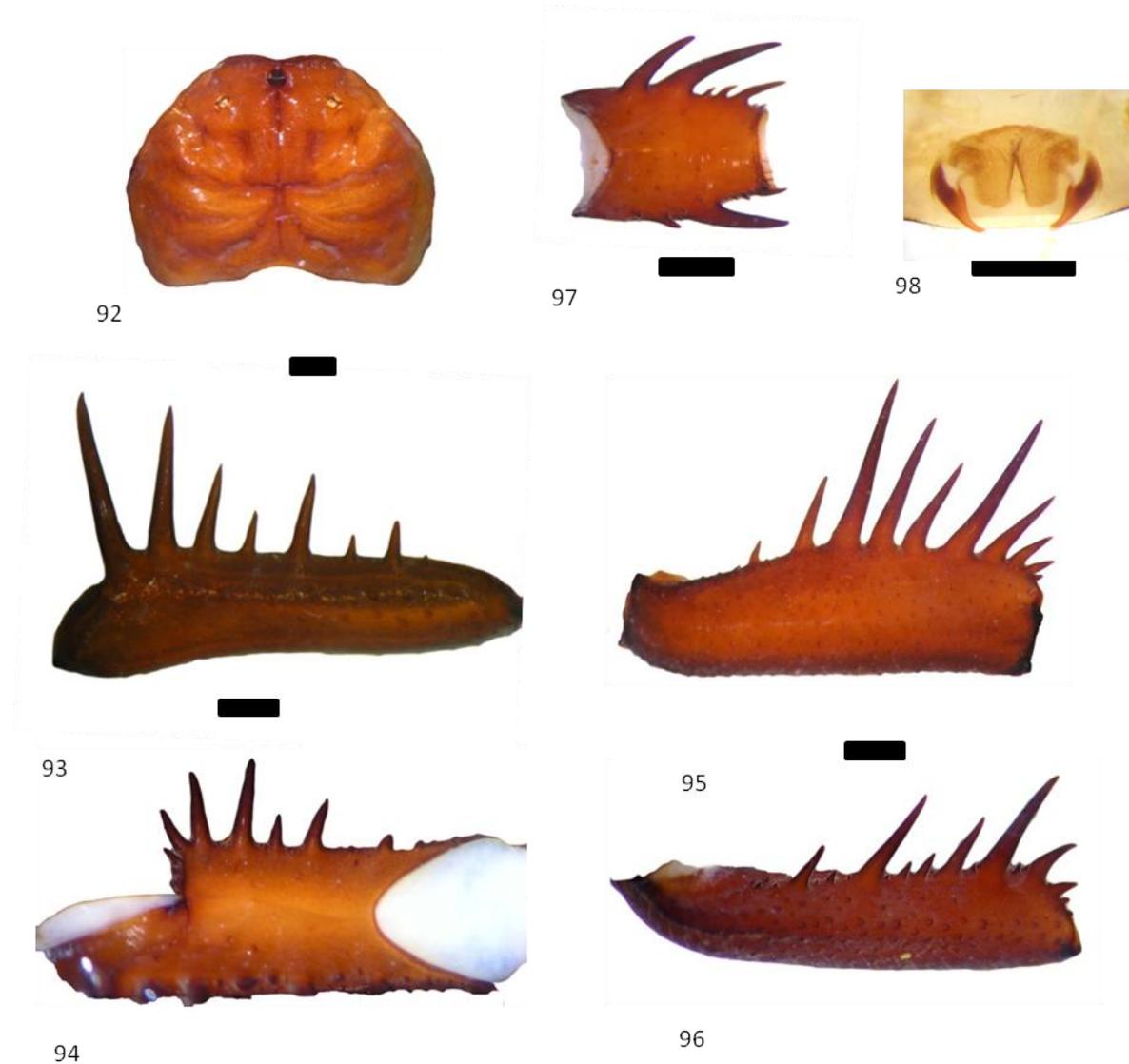
Fémur armado dorsalmente de seis espinas conspicuas (Fd1-Fd6) que ordenadas de la mayor:  $Fd3 > Fd2 > Fd1 > Fd5 > Fd4 > Fd6$ , no se observan espinas intermedias entre las seis espinas principales, se presenta una espina pequeña próximo-ventral a Fd1, ventralmente el fémur está armado por once espinas conspicuas, las espinas principales, exhiben el siguiente orden de tallas:  $Fv1 > Fv2 > Fv3 > Fv5 > Fv6 > Fv4 > Fv7$ ; en la base próximo lateral de Fv1, se observa un tubérculo setífero de ápice romo, entre Fv4 y Fv5 se presentan dos espinas intermedias de las cuáles la proximal es la mayor, entre Fv5 y Fv6 se presentan otras dos espinas intermedias, en este caso la distal es la mayor, entre Fv6 y Fv7 se presenta una sola espina intermedia y distal a Fv7 se observan cuatro espinas más, siendo la segunda, en orden próximo distal, la mayor.

Patela relativamente corta y ancha, armada dorsalmente por ocho espinas, que exhiben el siguiente orden de tallas:  $Pd3 > Pd6 > Pd4 > Pd5 > Pd2 > Pd7 > Pd8 > Pd1$ , la Pd5 es sólo ligeramente mayor que Pd2. Proximal a Pd1, se presentan dos espinas subiguales entre sí. Presenta también una espina intermedia entre Pd1 y Pd2. Distal a Pd8 se observa una espina pequeña, presenta una quilla o doblez ventrocaudal, de modo que la cara ventral de este artejo es más o menos plana; ventralmente este artejo exhibe hasta 12 espinas. Las espinas principales se ordenan en talla decreciente del siguiente modo:  $Pv5 > Pv2 > Pv4 > Pv6 > Pv3 > Pv1$ , proximal a Pv1 se observa una espina, entre Pv1 y Pv2 se presenta una espina intermedia y una espina intermedia más entre Pv2 y Pv3, distales a Pv6 se observan tres espinas pequeñas, la proximal es también la mayor, seguida en talla por la última que es de ápice romo, cara ventral de la patela con numerosos tubérculos setíferos en forma de escamas, estas ornamentaciones se encuentran distribuidas homogéneamente en toda el área de la cara ventral del artejo.

Tibia robusta y globosa, armada dorsalmente con cinco espinas, las tres espinas principales exhiben el siguiente orden de tallas:  $Td2 > Td1 > Td3$ , entre Td2 y Td3 se presentan dos espinas intermedias, de las cuales la distal es la mayor, en aproximadamente la misma proporción que la espínula distal guarda con la espina Td3, ventralmente se aprecian sólo cuatro espinas y algunos tubérculos setíferos de ápice romo, espina Tv2 es la mayor y las espinas Tv1 y Tv3 son aproximadamente del mismo tamaño, la espina Tv1 presenta una curvatura en su base de modo que el ápice apunta hacia el margen distal del artejo, entre

Tv2 y Tv3 se presenta una espina intermedia, la espina Tv3 es conspicua y se encuentra orientada hacia el margen distal del artejo.

El tarso y apotele no se encuentran separados por una sutura aparente, y no presenta una espínula dorsolateral.



**Figuras 92-98.** *Paraphrynus* sp. nov. 5 sp. nov. 92, vista dorsal del carapacho; 93, vista ventral del fémur del pedipalpo; 94, vista frontal del fémur del pedipalpo; 95, vista dorsal de la patela del pedipalpo. 96, vista ventral de la patela del pedipalpo; 97, vista frontal de la tibia del pedipalpo; 98, detalle de los escleritos genitales de una hembra paratipo.

Las coxas de todas las patas con un tubérculo liso en posición distal sobre la cara frontal de dicho artejo, coxa de la pata II con sedas de ápice agudo en el margen frontal, concentradas

en la porción proximal del artejo, en el resto de las patas las superficies ventral y frontal son más bien glabras, con algunas sedas sobre los tubérculos frontales. Las patas presentan los fémures amarillo concoloros y sin manchas ni bandas, superficie de los fémures cubierta por escamas setíferas, de ápice aguzado homogéneamente distribuidas, primer tarsómero de las patas ambulacrales con una línea clara transversa, no completa, que sólo divide la mitad ventral de dicho podomero.

El esternito genital presenta el margen posterior ligeramente curvo, los escleritos genitales en forma de garra con el ápice agudo, relativamente gruesos y de base ancha; los escleritos emergen de una base muscular ancha, son curvados hacia la posición ventro medial y sobrepasan ligeramente el margen posterior del esternito genital.

Medidas: Holotipo. CL: 7.7, Pp: 8.1 Tp: 4.2, FI: 31 FII: 20 FIII: 23 FIV: 19. Paratipos. CL: 6.6, 8.0, 6.9 Pp: 6.5, 8.9, 7.2, Tp: 2.9, 3.6, 3.2 FI: 31, 27.0, 33.0, 27.4 FII: 20, 17.5, 21.0, 20.0 FIII: 20.0, 24.0, 21.4 FIV: 16.0, 19.0, 16.2.



**Figura 99.** Distribución de *Pa. sp. nov. 5*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. La localidad tipo se indica con un círculo cruzado (⊕).

Registros:

**CNAN:** MEXICO: Oaxaca: *Teotitlán de Flores Magón*: San José Tenango (18.1500006, -96.7333336), 1♀.

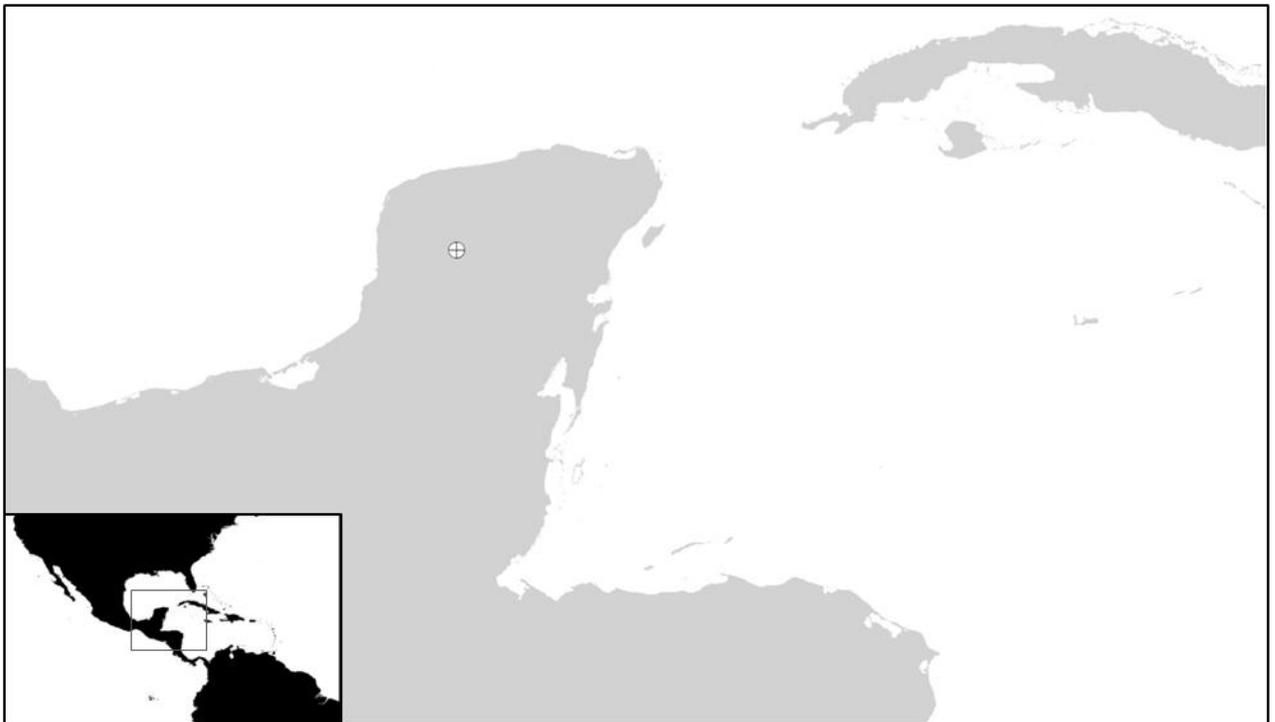
**CALFA:** MEXICO: Oaxaca: *Teotitlán de Flores Magón*: San José Tenango (18.1500006, -96.7333336), 1♀, 1♂.

Notas: Las coordenadas de la localidad tipo fueron calculadas a partir de la descripción dada en la etiqueta. Esta especie es conocida sólo de la localidad tipo.

### ***Paraphrynus reddelli* Mullinex 1979**

Figura 100.

Diagnosis: Esta especie se distingue por ser la única que carece tanto de ojos centrales como laterales. Sin vestigios del tubérculo o de machas oculares. El borde anterior del carapacho es recto, armado sólo de sedas delgadas. Carece de la espina Pd1, y presenta espinas intermedias entre Fv2-Fv3, Fd2-Fd3, Pd3-Pd4, Pd6-P7, Td1-Td2, Tv1-Tv2. Se distingue además de las otras especies presentes en la península de Yucatán: *Paraphrynus chacmool* y *Pa. sp. nov. 3*, por carecer de la espínula dorsolateral del tarso del pedipalpo.



**Figura 100.** Distribución de *Pa. reddelli*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. La localidad tipo se indica con un círculo cruzado (⊕).

Registros:

Localidad tipo: **AMNH**: MÉXICO: Yucatán: *Oxkutzcab*: Actún Loltún (20.2415839,-89.442319), 1 ♀.

**AMNH**: Yucatán: *Oxkutzcab*: Actún Loltún (20.2415839,-89.442319), 1 ♀.

Notas: Los únicos ejemplares examinados de esta especie son los tipos hembras (holotipo y paratipo). Mullinex (1979) menciona la presencia de otros dos ejemplares inmaduros de esta especie. Armas (2004), menciona en sus notas que esta especie se conoce sólo de la localidad tipo, con ejemplares de ambos sexos y numerosas colectas, pero posteriormente menciona que sólo se conocen una hembra y dos inmaduros de esta especie (Armas, 2006b). Armas menciona además, que la especie posee espinas supernumerarias en el tarso, esta afirmación es incorrecta y probablemente se trate de un error al citar el tarso en vez de la tibia, a pesar de que en la metodología el autor establece el uso de la terminología esquelética de Snodgrass (1948), Shultz (1999) y Harvey (2002b).

### ***Paraphrynus velmae* Mullinex 1975**

Figura 101.

Diagnosis: Esta especie es diagnosticada por carecer de ojos centrales, carácter que comparte sólo con *P. reddelli*, pero a diferencia de esta última *P. velmae* presenta ojos laterales (ausentes en *P. reddelli*).

Localidad tipo: **AMNH**: MÉXICO: San Luis Potosí: *Xilitla*: Sótano de Tlamaya (21.1833324, -98.8833351), 1 ♀.

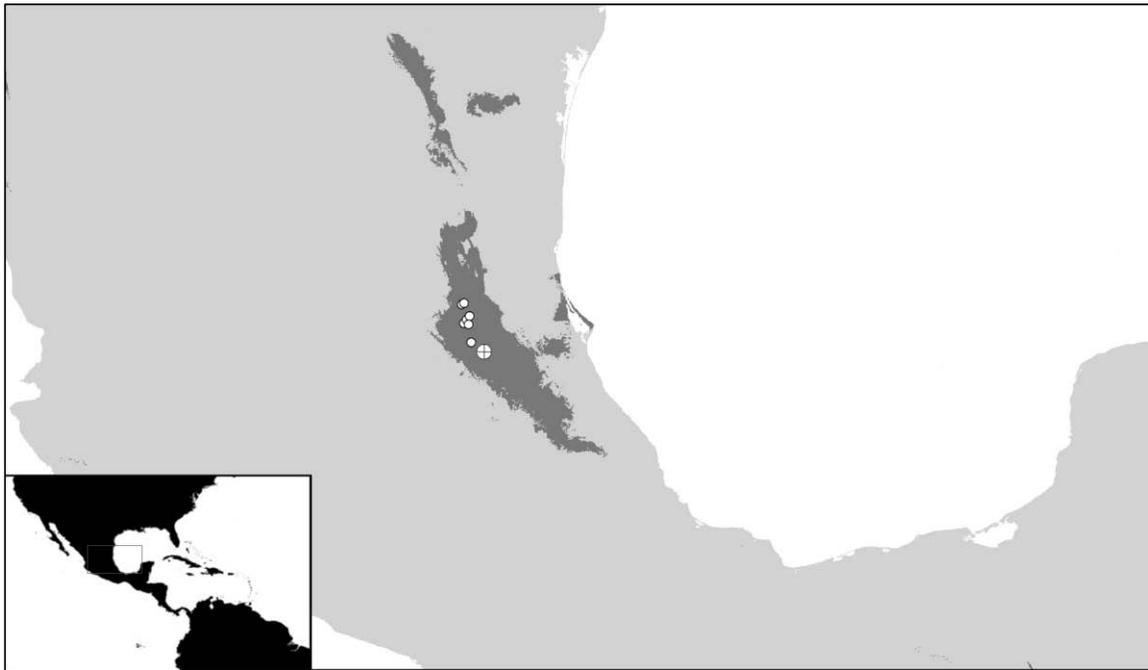
Registros:

**AMNH**: MEXICO: San Luis Potosí: *Xilitla*: Sótano de Huitzimolotitla (21.1705595, -98.8969539) 1 ♂, Sótano de Potrerillos (21.3166676, -99.065511), 2 ♀♀, 3 ♂

♂, Sótano de Tlamaya (21.1833324, -98.8833351), 1 ♂. Cueva de Poca Ventana, (21.3864937, -98.999992), 1 ♂.

**TMM**: San Luis Potosí: *Aquismon*: Cueva Oxtaljá (21.583333, -99.1666718) 3 ♀♀, 1 ♂; Sótano de las Golondrinas (21.6333351, -99.1299312), 1 ♀; Sótano de Maldonado

(21.8499994, -99.2000008), 1♀; Sótano Tampemache (21.6844242, -99.0879787), 1♂; Cueva de San Rafael (21.5694738, -99.1016393), 1♀; Sótano de la Araña Blanca (21.8666649, -99.1664572) 1♂, *Xilitla*: Sótano de Huitzimolotitla (21.1705595, -98.8969539), 1♀; Sótano de Potrerillos (21.3166676, -99.065511), 1♀, 1♂; Sótano de Tlamaya (21.1833324, -98.8833351), 1♀.



**Figura 101.** Distribución de *Pa. velmae*. En la esquina inferior izquierda se señala con un rectángulo la región detallada. El área gris oscura representa el área de distribución potencial de esta especie. Los registros se indican con un círculo (○), y la localidad tipo con un círculo cruzado (⊕).

### ***Nomina dubia***

#### *Paraphrynus fuscimanus* (Koch 1847)

Especie descrita en el volumen XV de la serie “Die Arachniden” (Koch, 1847), en donde se establece que habita en Norteamérica. Butler (1873), en su revisión del género *Phrynus*, incluye a *Phrynus fuscimanus* e ilustra únicamente el quelícero, indicando que esta especie es parecida a *Phrynus palmatus* (Herbst) de la que se distingue por exhibir las patas bandeadas. El único ejemplar citado por Butler, indica a Colombia como lugar de procedencia. Kraepelin (1895) cita a *fuscimanus* en combinación con el género *Neophrynus* Kraepelin, y posteriormente con *Tarantula* en *Das Tierreichs* (Kraepelin, 1899) pero citando a las siguientes especies como sus sinónimos: *Phrynus mexicanus* Bilimek,

*Tarantula azteca* Pocock, *Tarantula laevifrons* Pocock, *Tarantula macrops* Pocock y *Tarantula viridiceps* Pocock. Posteriormente Pocock (1902b), discute la identidad de esta especie con respecto a las especies conocidas de *Hemiphrynus* concluyendo que la revisión del ejemplar tipo, al que no tuvo acceso, sería necesaria para establecer si era con-específica con alguna de las especies de *Hemiphrynus* conocidas para entonces. Mello-Leitão (1931) cita esta especie como válida en el género *Hemiphrynus*, citando a *Hemiphrynus raptator* Pocock como un probable sinónimo y aparentemente, la ilustración ofrecida para *Hemiphrynus fuscimanus* es una reproducción de la presentada para *H. raptator* por Pocock en *Biologia Centrali Americana* (Pocock, 1902b). La especie es citada como válida por Muma (1967), quien la registra de Florida, E.U.A. (ver notas bajo *Paraphrynus raptator*). Rowland (1973), menciona también esta especie como válida y discute su relación con *Tarantula chacmool* Rowland, mencionando que ambas especies viven en virtual simpatria en cuevas y cenotes de Yucatán, México. Mullinex (1975) declaró a esta especie como dudosa, indicando que el tipo no ha sido localizado y probablemente se halle perdido o destruido; Mullinex indica además que el último autor en examinar directamente el tipo fue Kraepelin, pero la descripción ofrecida por este autor no ofrece pistas útiles sobre su identidad específica.

Harvey (2003) cita este nombre específico como dudoso en combinación con *Phrynus*. Aunque la identidad específica de esta especie se mantiene como dudosa, la interpretación de que el ejemplar tipo es congénico con el resto de las especies de *Paraphrynus* es respaldada por las similitudes que presenta con miembros de este género, discutidas por Mullinex (1975) a partir de la ilustración ofrecida junto con la descripción original, y por que la diagnosis para esta especie ofrecida por Kraepelin (1899), el último revisor del tipo según Mullinex (1975), especifica claramente: “Tibia del maxipalpo con nueve espinas, siendo la tercera y la sexta las más largas.” Sin embargo su identidad específica no puede ser determinada a partir de las ilustraciones y descripciones disponibles.

*Paraphrynus intermedius* (Franganillo 1926)

Designado como *nomen dubium* por Quintero (1983a), quien discutió que la identidad de esta especie probablemente correspondía con *Pa. raptator*. Mullinex (1975) citó a esta especie como válida, aunque no es incluida en su clave ni redescrita, y planteó la

posibilidad de que *intermedius* y la forma cubana de *Paraphrynus mexicanus* (ver *P. cubensis*) fuesen sinónimos. Esta misma interpretación es sostenida por otros autores (Armas y Ávila-Calvo, 2001; Armas, 2004; Armas, 2006a), sin embargo coinciden en que puesto que no existe ejemplar tipo y que la asociación de *P. intermedius* y *P. cubensis* es sólo una especulación, con el propósito de mantener la estabilidad nomenclatural, es preferible mantener a *Paraphrynus intermedius* como un nombre dudoso.

*Paraphrynus laevifrons subspinosus* (Franganillo 1936)

Designada *nomen dubium* por Quintero (1983a). Quintero señaló que con seguridad se trataba de un error de determinación con alguna de las otras especies, aunque no establece cual pudiese ser la especie por la que fue confundida. Esta misma interpretación es sostenida por Armas (2006a).

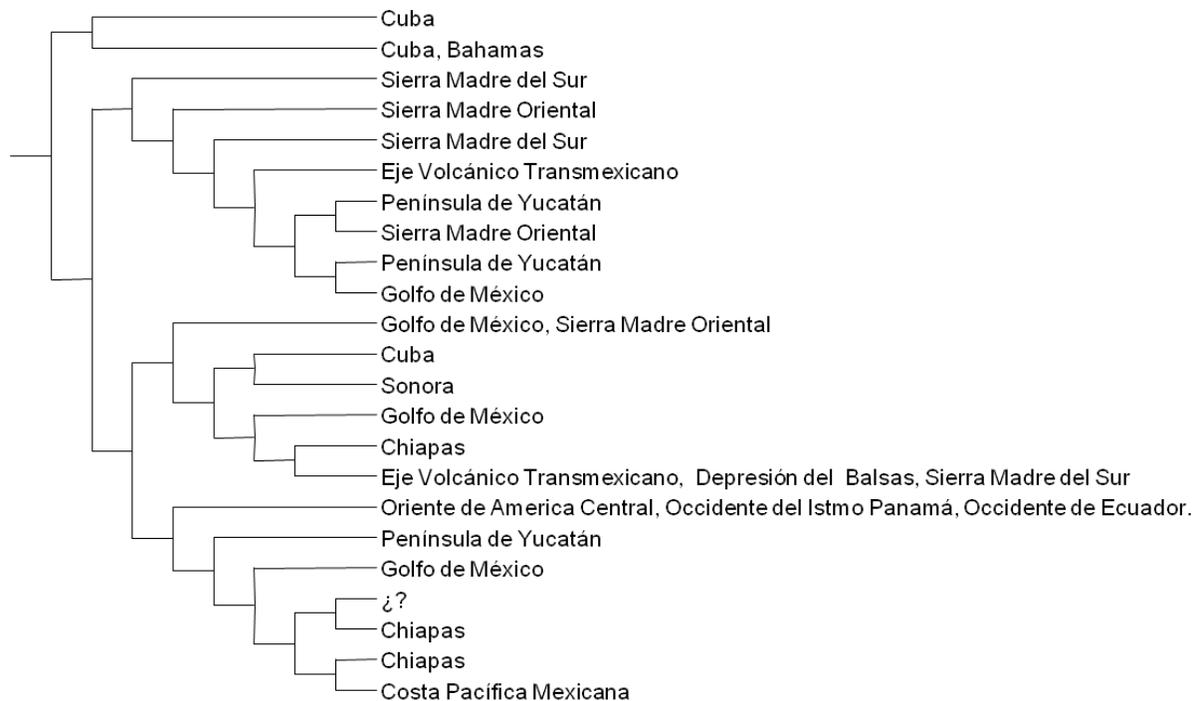
### **Biogeografía histórica**

De acuerdo con la regionalización propuesta por Morrone (2001) para América Latina, casi la totalidad de las especies del género *Paraphrynus* se encuentra circunscrita dentro de la región Neotropical y la subregión Caribeña; con excepción de *Pa. sp. nov. 1* que se incluye en la región Neártica en la provincia del desierto de Sonora.

En la figura 102, se esquematiza el cladograma taxonómico de áreas (CTA), producto de la sustitución de las especies terminales por la provincia biogeográfica que ocupa cada especie. Aunque la mayoría de las especies se circunscribe dentro de una sólo de estas provincias, *Pa. viridiceps*, *Pa. pococki*, *Pa. mexicanus* y *Pa. laevifrons* son taxones ampliamente distribuidos. Este CTA presenta también numerosas redundancias de áreas, que representan áreas de simpatría (Sierra Madre del Sur con dos especies; Cuba con tres spp.; Sierra Madre Oriental con dos spp.; Golfo de México con 3 spp.; Eje Volcánico Transmexicano con 2 spp.; Península de Yucatán con tres spp.).

Entre las numerosas incongruencias vale la pena resaltar el caso de *P. cubensis*. En la isla de Cuba, habitan tres especies de *Paraphrynus*: *Pa. viridiceps*, *Pa. robustus* y *Pa. cubensis*. Las dos primeras son especies hermanas, sin embargo, *P. cubensis* pertenece a un grupo distinto. La especie hermana de *Pa. cubensis* es *Pa. sp. nov. 1* que habita en el desierto de Sonora y parte de la Sierra Madre Oriental. Por lo que el CTA plantea la hipótesis de que

Cuba representa el área hermana del resto de las áreas representadas en el CTA, y/o una relación en entre el desierto Sonorense y Cuba. Sin embargo, debe considerarse el pobre soporte de esta rama (fig. 10, *Pa. sp. nov. 1 + Pa. cubensis*,  $J= 16 \%$ ), por lo que esta relación de *P. cubensis* con esta especie en particular es puesta en duda por las relaciones biogeográficas implícitas. Podemos sin embargo extender la relación de *P. cubensis* a todas las especies del grupo *mexicanus*, que aunque por el momento no existe evidencia que soporte la relación biogeográfica de Cuba con alguna de las áreas que ocupan este grupo de especies, Escalante *et al.* (2007) sugieren que la relación Golfo de México-Antillas, es una posibilidad.

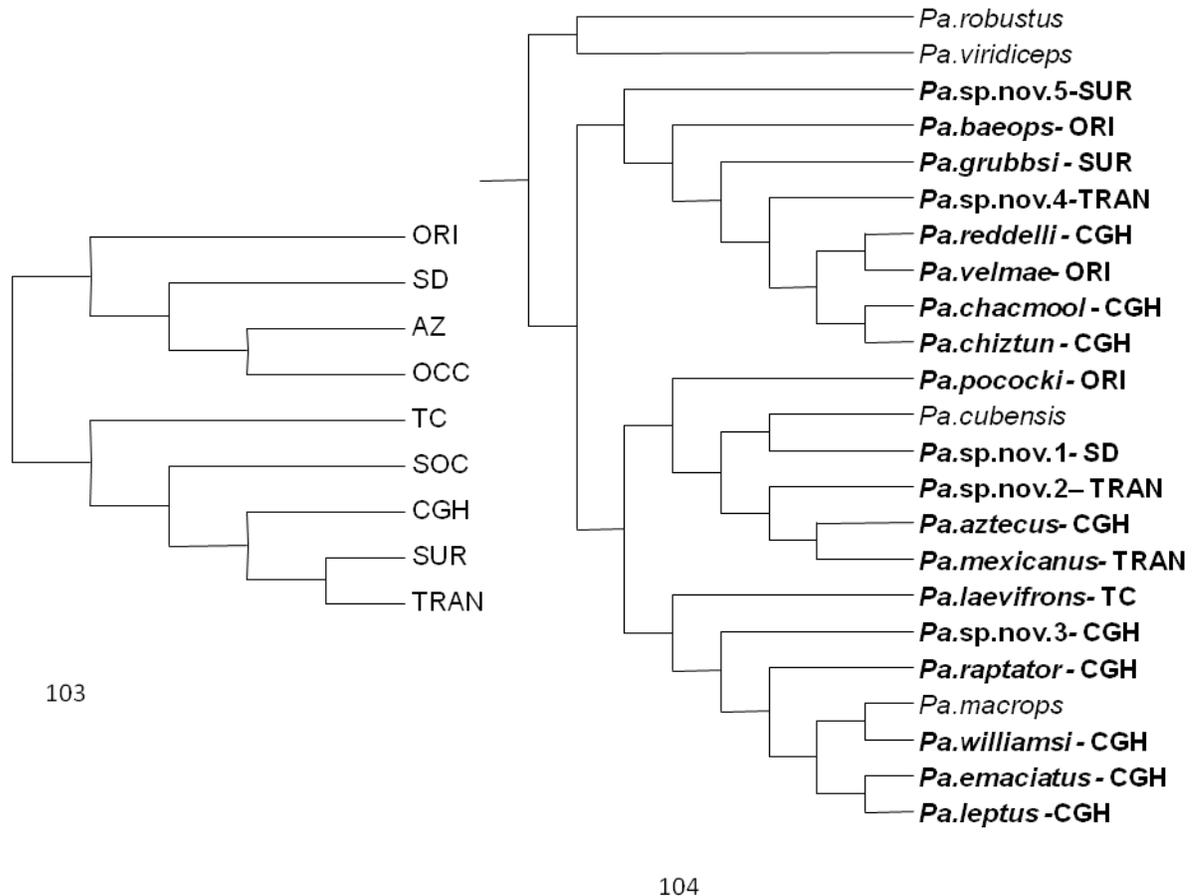


**Figura 102.** Cladograma taxonómico de áreas del género *Paraphrynus*. Las terminales taxonómicas, *i. e.* especies de *Paraphrynus*, se encuentran sustituidas por la provincia biogeográfica (de acuerdo a la clasificación propuesta por Morrone, 2001). Puesto que el área correspondiente para *Pa. macrops* es desconocida, se indica esta incertidumbre mediante signos de interrogación : ¿?

Existen pocas hipótesis alternativas en la literatura que representen las relaciones históricas de las regiones biogeográficas de esta área en particular.

Marshall y Liebherr (2000), propusieron las relaciones biogeográficas de la zona mexicana de transición (fig. 103) a partir de nueve áreas de endemismo basadas en 33 hipótesis filogenéticas de taxones residentes que incluyen insectos, peces, reptiles y plantas. Este

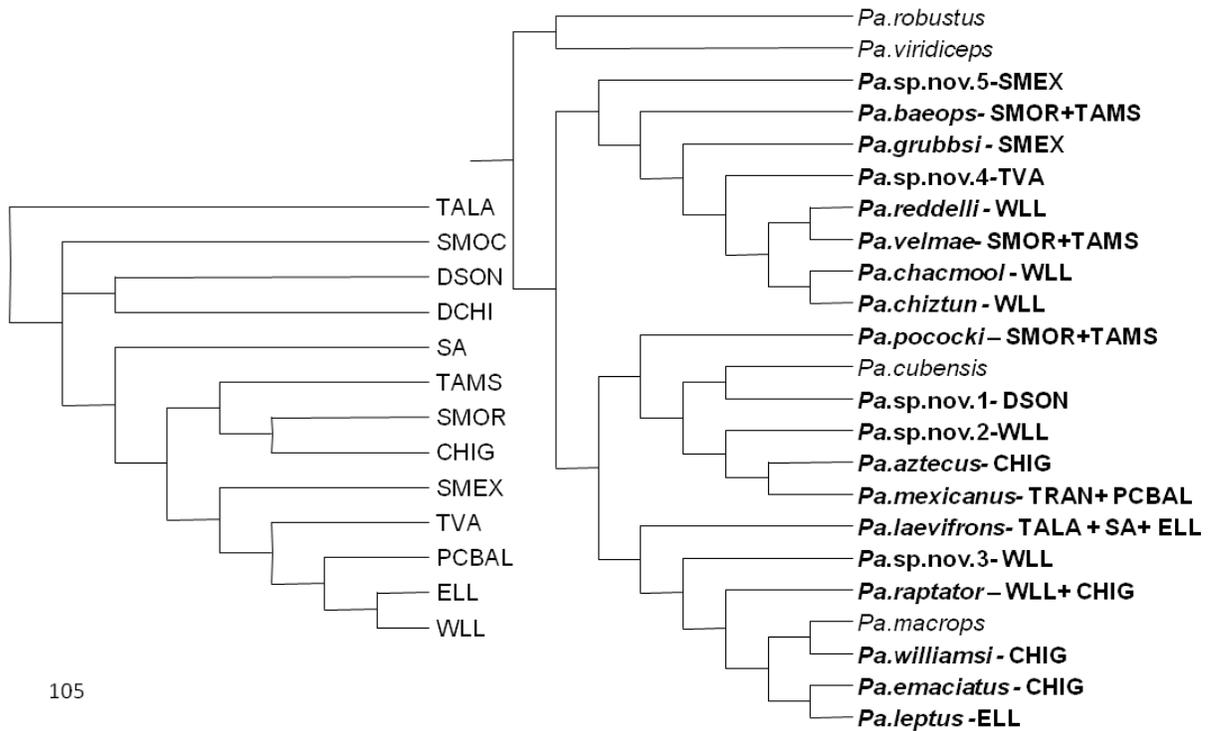
estudio no incluye a las Antillas. Con respecto a este trabajo, la topología general del CTA de *Paraphrynus* es bastante incongruente (fig. 104). Los únicos clados recuperados en algún cladograma resuelto de área (CRA), son: (ORI+SD+ $\subset$ ), (TC+CGH+ $\subset$ ), (SUR+TRAN+ $\subset$ ). Esta falta de congruencia podría atribuirse parcialmente a la incompatibilidad de las áreas de endemismo reconocidas por Marshall y Liebherr con las representadas en las especies de *Paraphrynus*.



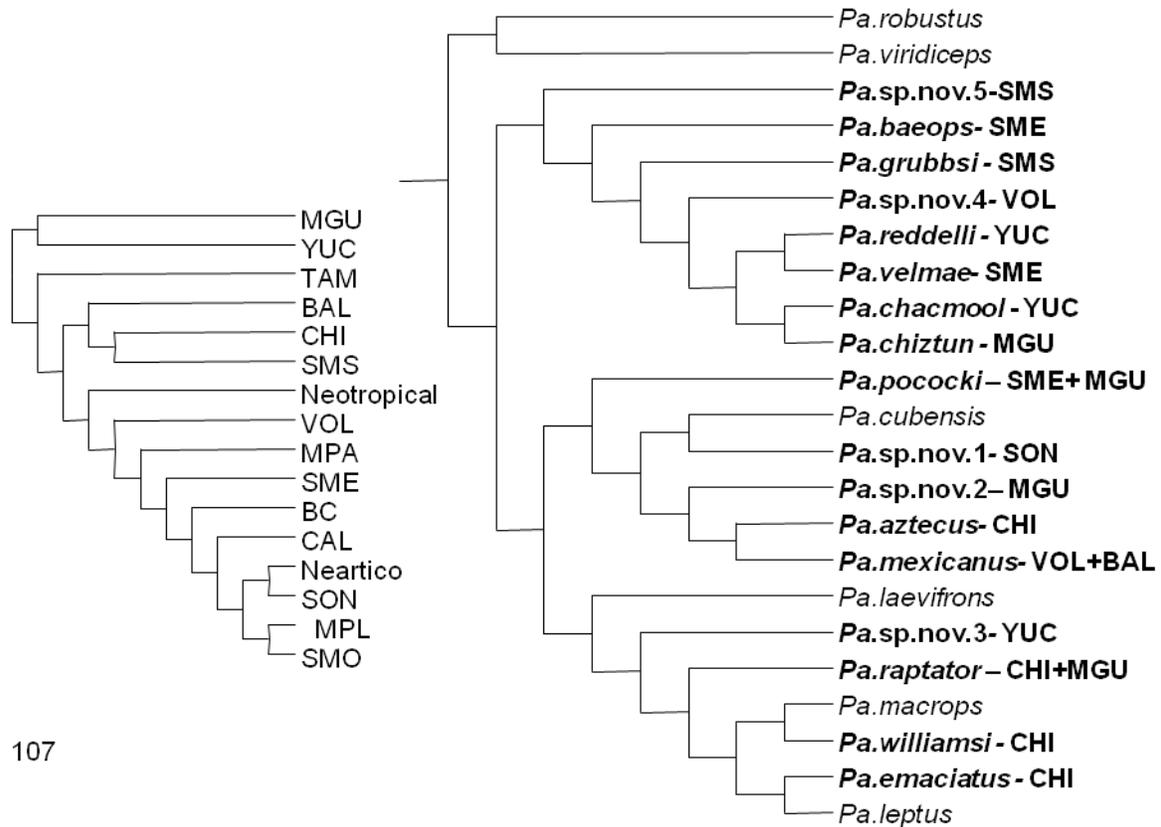
**Figuras 103-104.** 103, Cladograma general de Áreas para la zona de transición mexicana, modificada de Marshall y Liebherr (2000); 104, CTA, de las especies de *Paraphrynus* con las áreas empleadas por Marshall y Liebherr. ORI= Sierra Madre Orienta, SD= Desierto de Sonora, AZ= Arizona, OCC= Sierra Madre Occidental; TC= Cordillera de Talamanca, SOC= Sur de la Sierra Madre Occidental, CGH= Tierras altas de Chiapas y Guatemala, SUR= Sierra Madre de Sur, TRAN= Sierra Transvolcánica.

Flores y Goyenechea (2001) publicaron seis hipótesis alternativas para las relaciones biogeográficas de México y Centroamérica (fig. 105 ilustra el cladograma de consenso estricto, bajo el supuesto “2” de este trabajo como punto de comparación). En este trabajo los autores emplean 13 áreas de endemismo como terminales, la construcción se basó en

las hipótesis filogenéticas de 10 grupos de anfibios y reptiles. En este trabajo tampoco están incluidas las Antillas. En la figura 106, se ilustra el CTA de *Paraphrynus*, empleando las áreas definidas por Flores y Goyenechea. Las únicas congruencias que algún CRA comparte con esta hipótesis son las siguientes: (ELL+WLL+c), (SMOR,+TAMS+c), (CHIG,+SMOR+c), (TVA+PCBAL+c), (PCBAL+ELL+c).



**Figuras 105-106.** 105, Cladograma general de áreas, para México y Centroamérica modificado de Flores y Goyenechea, 2001. 106, CTA, de las especies de *Paraphrynus* con las áreas empleadas por Marshall y Liebherr. TALA= Sierra de Talamanca, SMOC= Sierra Madre Occidental, DSON= Desierto de Sonora, DCHI= Desierto de Chihuahua, SA= Sudamérica, TAMS= Tamaulipas, SMOR= Sierra Madre Oriental, CHIG= Chiapas y Guatemala, SMEX= Sierra Madre del Sur y tierras altas del Sur de México, TVA= Eje volcánico transmexicano, PCBAL= Depresión del Balsas, ELL= Tierras bajas del este de Centroamérica, WLL= Tierras bajas del oeste de Centroamérica.



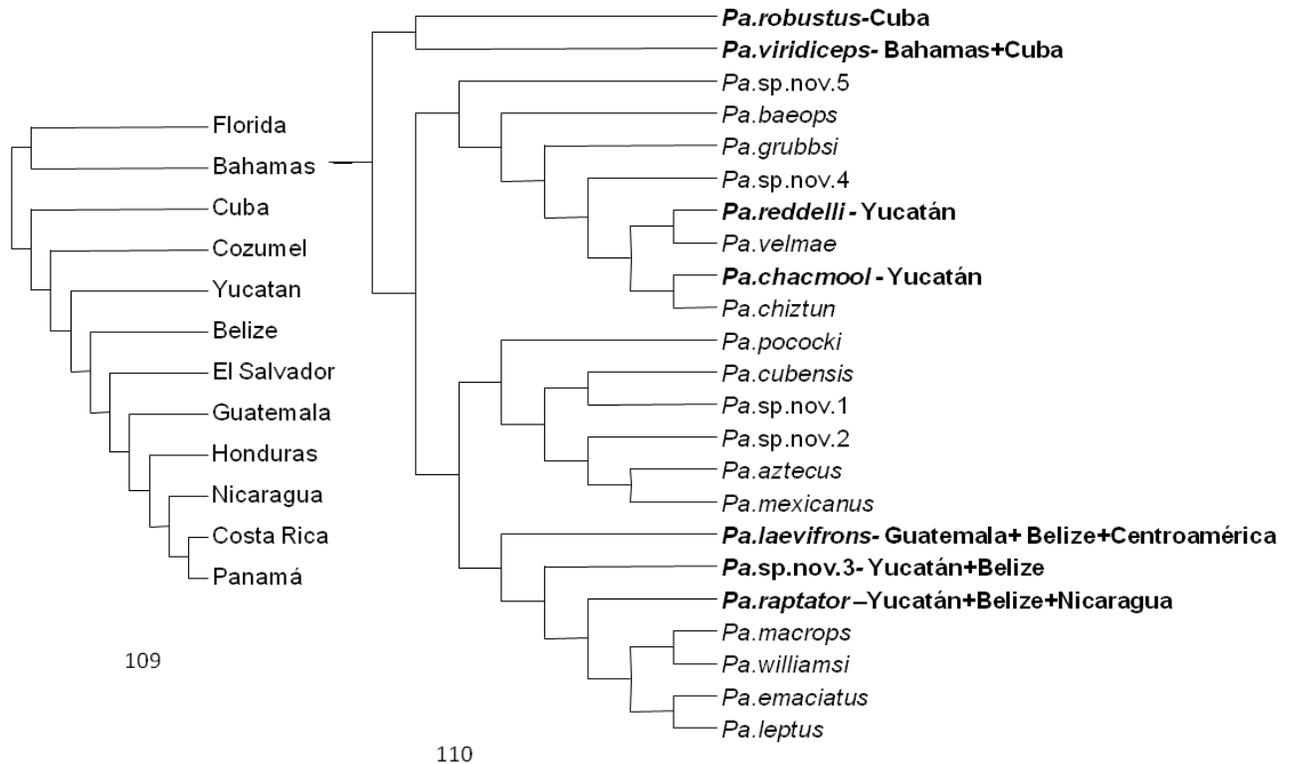
107

108

**Figuras 107- 108.** 107 Cladograma general de áreas para México, modificado de Escalante *et al.* (2007); 108 Cladograma taxonómico de áreas sustituyendo las especies de *Paraphrynus* por las áreas empleadas por Escalante *et al.* MGU= Golfo de México, YUC= Península de Yucatán, TAM= Tamaulipas, BAL= Depresión de Balsas, CHI= Chiapas, SMS= Sierra Madre del Sur, VOL= Eje Volcánico transmexicano, MPA= Pacífico Mexicano, SME= Sierra Madre Oriental, BC= Baja California, SON= Sonora, MPL= Altiplano Mexicano, SMO= Sierra Madre Oriental.

Escalante *et al.* (2007) propusieron una hipótesis de la relaciones biogeográficas de 14 provincias biogeográficas de México (fig. 107). Esta hipótesis se basó en el análisis de 40 hipótesis filogenéticas, de igual número de taxones.; aunque no incluye a Centroamérica ni a las Antillas. Sin embargo, los autores indican que el resultado sugiere una relación entre las áreas costeras del Golfo de México con las islas caribeñas y el sureste de Estados Unidos. EL CTA de *Paraphrynus* (108) tampoco es congruente con este esquema biogeográfico, dentro de los posibles CRA, a partir de un CTA con las mismas terminales empleadas por Escalante, *et al.* sólo se recupera el clado (MGU+ YUC+⊃).

Por último, Vázquez-Miranda *et al.* (2007) proponen una hipótesis de las relaciones biogeográficas de 69 áreas de Centroamérica y el Caribe, basado en la distribución de 695 géneros y 2,026 especies de aves terrestres y de agua dulce (fig. 109). Las áreas terminales en este estudio se limitan a las Antillas y áreas continentales cercanas, por lo que salvo la península de Yucatán, el resto de las áreas dentro de México no se encuentran representadas. Este trabajo emplea el método de “análisis de parsimonia de endemismos” (PAE por sus siglas en inglés). *Grosso modo*, este método consiste en construir una matriz de ausencia-presencia de especies por área geográfica, posteriormente analizar esta matriz mediante un algoritmo de parsimonia. Algunos autores consideran que este método no constituye un procedimiento válido para generar hipótesis de relaciones históricas entre áreas geográficas, pues no incluye información filogenética. Por su parte, los partidarios de este método, argumentan que al computar taxones supraespecíficos se incluye la información filogenética implícita en la clasificación. Independientemente de esta controversia, se incluyó este resultado pues es el único que representa en un dendrograma s que incluyen a las islas del Caribe. Curiosamente los CRA posibles a partir de CTA (fig. 110) con las mismas áreas son bastante congruentes. Ambos cladogramas presentan a las Bahamas y Cuba en la base del cladograma y el arreglo de dendrograma de Vázquez-Miranda y otros es recuperado en su totalidad en al menos un CRA. Sin embargo debe tomarse en cuenta que esta hipótesis se limita al patrón de seis de las 23 especies de *Paraphrynus*, y que las especies de *Paraphrynus* poseen una escasa representación en el área tratada en este estudio.



**Figuras 109- 110.** 109, Cladogramas simplificado de las relaciones de las islas del Caribe y Centroamérica, modificado de *Vázquez- Miranda, et al. (2007)*. 110, Cladograma taxonómico de áreas sustituyendo las especies de *Paraphrynus* por las áreas empleadas por *Vázquez- Miranda et al. (2007)*.

La falta de congruencia con estas hipótesis no debe considerarse evidencia contradictoria a la filogenia recuperada para las especies de *Paraphrynus*. Nótese además que las cuatro hipótesis biogeográficas discutidas son incongruentes entre sí.

A diferencia de lo que sucede con los taxones como unidad de estudio, las áreas geográficas bien pueden poseer más de una historia evolutiva. Esta última consideración es la que, independientemente de las críticas a los métodos que pudieran esgrimirse a favor o en contra de alguna de estas propuestas biogeográficas, imposibilita preferir a una sobre la otra. Sin duda alguna, el estudio de las relaciones biogeográficas para la región neotropical se encuentra lejos de ser considerada completa, en gran medida debido a la pobre cantidad de filogenias resueltas dada la enorme cantidad de taxones que pululan esta región.

No debemos olvidar además, que esta región es de las más complejas en su estructura e historia biogeográfica (Morrone, 2001) y probablemente aún estemos lejos de conocer los patrones históricos generales de las provincias biogeográficas de América. La tarea de

identificar las áreas de endemismo robustas es bastante difícil (*cf.* Marshall y Liebherr, 2000; Flores y Goyenechea, 2001; Morrone, 2001, 2002 2006; Escalante *et al.*, 2007) y es evidente que la inestabilidad en el reconocimiento de las áreas de estudio, produce inconsistencia en la reconstrucción de la historia biogeográfica, del mismo modo que el uso de terminales no naturales lo hacen en la inferencia filogenética.

## CONCLUSIONES

La revisión de los ejemplares de las colecciones examinadas, y particularmente de los ejemplares tipo, permitió elevar el número de especies conocidas para este género de 17 a 23, mediante la adición de cinco nuevos taxones y la restitución de *Paraphrynus leptus* Mullinex como una especie válida.

El análisis de la evidencia disponible permite postular a *Paraphrynus* como un género monofilético en los términos que está actualmente definido.

La hipótesis filogenética recuperada ha permitido expandir y precisar la diagnosis del género. Asimismo, fue posible dividir a las 23 especies conocidas de este género en cuatro grupos. Aunque el soporte de ramas de estos grupos es bajo, no presentan sinapomorfías que los soporten y dos taxones poseen afinidad incierta dentro de algún grupo en particular, la alta frecuencia de recuperación de estos grupos (tanto en su constitución como en su estructura interna) sugiere que constituyen, a su vez, grupos monofiléticos. Estudios posteriores, podrían corroborar o modificar esta división intragenérica y en caso de corroborarse, aportar sinapomorfías que permitan soportar la monofila de estos grupos. Los bajos índices de consistencia y retención y el bajo valor de soporte de las ramas, sugieren la necesidad de incorporar más caracteres o una reinterpretación de los mismos, para que corroboren o modifiquen las hipótesis actuales.

Las relaciones biogeográficas implícitas en la filogenia de *Paraphrynus* son incongruentes con tres de las cuatro hipótesis biogeográficas evaluadas. Sin embargo, esta falta de congruencia es atribuible al desconocimiento de los patrones biogeográficos generales para la región y a las diferencias en número, y definición de las regiones o áreas de endemismo empleadas como unidades de estudio.

## LITERATURA CITADA

- Allard, M., y J. M. Carpenter. 1996. On weighting and congruence. *Cladistics* 12:183-198.
- Álvarez-Padilla, F. y G. Hormiga. 2008. A protocol for digesting internal soft tissues and mounting spiders for scanning electron microscopy. *Journal of Arachnology* 35:538-542.
- Agnarsson, I. y J. A. Miller. 2008. "Is ACCTRAN better than DELTRAN?" *Cladistics* 24: 1032-1038.
- Armas, L. F. d. 1984. Tipos de Arachnida depositados en el Instituto de Zoología de la Academia de Ciencias de Cuba. I. Amblypygi, Opiliones, Ricinulei, Scorpiones, Schizomida y Uropygi. *Poeyana* 284:1-11.
- Armas, L. F. d. 2003. Arácnidos de mi casa. *Revista Ibérica de Aracnología* 8:143-149.
- Armas, L. F. d. 2004. Arácnidos de República Dominicana. Palpigradi, Schizomida, Solifugae y Telyphonida (Chelicerata: Arachnida). *Revista Ibérica de Aracnología, Especial monográfico* 2:3-63.
- Armas, L. F. d. 2006a. Sinopsis de los ambliopígidos Antillanos (Arachnida: Amblypygi). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 38:223-245.
- Armas, L. F. d. 2006b. Los ambliopígidos o tenderapos de México (Arachnida: Amblypygi). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 39:345-359.
- Armas, L. F. d., and J. M. Maes. 2000. Los Ambliopígidos de Nicaragua (Arachnida: Amblypygi). *Revista Ibérica de Aracnología* 1:39-44.
- Armas, L. F. d. y Y. Gadar. 2004. Nueva especie de *Phrynus* Lamarck, 1801 (Amblypygi: Phrynidae) de Chiapas, México. *Revista Ibérica de Aracnología* 10:133-136.
- Armas, L. F. d., R. Teruel y A. Ávila Calvo. 2004. Nuevos registro de *Paraphrynus viridiceps* (Pocock, 1893) de Cuba (Amblypygi: Phrynidae). *Revista Ibérica de Aracnología* 10:315-316.
- Armas, L. F. d., and A. P. Pérez. 2001. Los ambliopígidos de República Dominicana (Arachnida: Amblypygi). *Revista Ibérica de Aracnología* 3:47-66.

- Armas, L. F. d., and C. Viquez. 2001. Nueva especie de *Phrynus* (Amblypygi: Phrynidae) de Costa Rica. *Revista Ibérica de Aracnología* 4.
- Ávila-Calvo, A. F., and L. F. d. Armas. 1997. Lista de los ambliopígididos (Arachnida: Amblypygi) de México, Centroamérica y las Antillas. *Cocuyo* 6:31-32.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10:295-304.
- Brignoli, P. M. 1984. Problemes taxonomiques des Amblypyges et des Arachnides avec spermatophores en general (Arachnida: Amblypygi). *Revue Arachnologique* 5:125-132.
- Browne, P. 1756. *The civil and natural history of Jamaica*. Osborne and J. Shipton, London.
- Butler, A. G. 1873. A monographic revision of the genus *Phrynus*, with descriptions of four remarkable new species. *Annals and Magazine of Natural History* 4:313-316.
- Butler, A. G. 1879. Respecting a new distinction between the species of the genus *Phrynus* of authors. *Annals and Magazine of Natural History* 5:313-316.
- Cokendolpher, J. C. y W. D. Sissom. 2001. A new troglobitic *Paraphrynus* from Oaxaca (Amblypygi: Phrynidae). *Texas Memorial Museum, Speleological Monographs* 5:17-23.
- De Pinna, M. G. G. 1991. Concepts and test of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7:367-394.
- Escalante, T., G. Rodríguez, N. Cao, M. C. Ebach y J. J. Morrone. 2007. Cladistic biogeographic analysis suggest an early Caribbean diversification in Mexico. *Naturwissenschaften* 94:561-565.
- ESRI: Environment System Research Institute. 1999. Arc View, version 3.2., Inc.
- European Commission, Joint Research Centre. 2003. Global Land Cover 2000 database. <http://gem.jrc.ec.europa.eu/products/glc2000/glc2000.php>
- Fabricius, J. C. 1793. *Entomologia systematica emendata et aucta Impensis Christ. Gottl. Proft.*
- Farris, J. S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology* 18:374-385.

- Farris, J. S. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology* 19(1): 83-92.
- Farris, J. S. 1982. Outgroups and parsimony. *Systematic Zoology* 31:328-334.
- Fitch, W. M. 1971. Toward defining the course of evolution: Minimum change for a specific tree topology. *Systematic Zoology* 20:406-416.
- Flores-Villela, O., y I. Goyenechea. 2001. A comparison of hypotheses of historical area relationships for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern. Pages 171-181 *in* Mesoamerican herpetology: Systematics, zoogeography and conservation (J. D. Johnson, R. G. Webb, and O. A. Flores-Villela, eds.). Centennial Museum, The University of Texas at El Paso, El Paso, Texas.
- Franganillo Balboa, P. 1935. Estudio de los arácnidos recogidos durante el verano de 1934. *Ciencias Naturales* 49-50:20-26.
- Giribet, G., G. D. Edgecombe, W. C. Wheeler y C. Babbitt. 2002. Phylogeny and systematic position of Opiliones: A combined analysis of Chelicerate relationships using morphological and molecular data. *Cladistics* 18:5-70.
- Goloboff, P. A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9:83- 91.
- Goloboff, P. A. 1995. Parsimony and weighting: A reply to Turner and Zandee. *Cladistics* 11:91-104.
- Goloboff, P. 1999. NONA (NO NAME), version 2.
- Goloboff, P. A., J. M. Carpenter, J. Salvador Arias, y D. R. Miranda Esquivel. 2008a. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphology data sets. *Cladistics* 24:758-773.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris, M. Kallersjo, B. Oxelman, M. J. Ramirez y C. A. Szumik. 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 19:324-332.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris y K. C. Nixon. 2008b. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774-786.

- Harvey, M. S. 2002a. The neglected cousins: what do we know about the smaller arachnid orders?  
Journal of Arachnology 30:357-372.
- Harvey, M. S. 2002b. The first old world species of Phrynidae (Amblypygi): *Phrynus exsul* from  
Indonesia. Journal of Arachnology 30:470-474.
- Harvey, M. S. 2003. Catalogue of the smaller arachnid orders of the world: Amblypygi, Uropygi,  
Schizomida, Palpigradi, Ricinulei and Solifugae. CSIRO Pub., Collingwood, Vic.
- Harvey, M. S. 2007. The smaller arachnid orders: diversity, descriptions and distributions from  
Linnaeus to the present (1758 to 2007). Zootaxa 1668:367-380.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, and A. Jarvis. 2005. Very high resolution  
interpolated climate surfaces for global land Areas. International Journal of Climatology  
25:1965-1978.
- INEGI. 2009. Archivo histórico de localidades. INEGI: [www.inegi.org.mx](http://www.inegi.org.mx)
- ICZN: International Commission on Zoological Nomenclature. 1999. International code of  
zoological Nomenclature. The International Trust for Zoological Nomenclature, London.
- Karsch, F. 1879. Über eine neue Eintheilung der Tarantuliden (Phrynidae aut.). Archiv für  
Naturgeschichte 45:189-197.
- Kluge, A. G. 1997. Testability and the refutation and corroboration of cladistic hypotheses.  
Cladistics 13:81-96.
- Koch, C. L. 1847. Die Arachniden. Getreu nach der Natur Abgebildet und Beschrieben,  
Nürnberg.
- Koch, C. L. 1850. Übersicht des Arachnidensystems J. L. Lotzbeck, Nürnberg.
- Kraepelin, K. 1895. Revision der Tarantuliden Fabr. Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen  
Vereins in Hamburg 13:3-53.
- Kraepelin, K. 1899. Scorpiones und Pedipalpi. R. Friedländer und Sohn, Berlin.

- Lamarck, J. B. 1801. *Système des animaux sans vertèbres, ou, Tableau général des classes, des ordres et des genres de ces animaux*. L'auteur, au Muséum d'Histoire Naturelle; Deterville, Libraire, rue du Balloir, n° 16, quartier de l'Odéon, Paris.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae, editio decima reformata*. L. Salvii, Holmie.
- Maddison, D. R. 1991. The discovery and importance of multiple islands of most-parsimonious trees. *Systematic Zoology* 40:315-328.
- Marshall, C. J. y J. K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27:203-216.
- Mello-Leitão, C. d. 1931. Pedipalpos do Brasil e algumas notas sobre a ordem. *Archivos do Museu Nacional* 33:7-72.
- Moreno, A. 1940. Pedipalpida emmendata. *Memorias de la Sociedad Cubana de Historia Natural "Felipe Poey"* 14:167-168.
- Morrone, J. J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Manuales y Tesis, Sociedad Entomológica Aragonesa 3:148 pp.
- Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analysis of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51:467-494.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci. 1995. Historical Biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26:373-401.
- Morrone, J. J., D. Espinoza-Organista y J. Llorente-Bousquets. 2002. Mexican biogeographic provinces: preliminary scheme, general characterizations and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 85:83-108.
- Mullinex, C. L. 1975. Revision of *Paraphrynus* Moreno (Amblypygida: Phrynidae) for North America and the Antilles. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 116:1-80.
- Mullinex, C. L. 1979. A new *Paraphrynus* from Yucatan (Amblypygida: Tarantulidae). *Journal of Arachnology* 7:267-269.
- Muma, M. H. 1967. Scorpions, whip scorpions and wind scorpions of Florida. *Arthropods of Florida and Neighboring Land Areas* 4:1-28.

- Nelson, G. J. y N. I. Platnick. 1981. Systematics and biogeography : cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.
- Nixon, K. C. 1999. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics* 13:407-414.
- Nixon, K. C. 1999-2002. Winclada, versión 1.00.08. Published by the author.
- Nixon, K., and J. M. Carpenter. 1993. On Outgroups. *Cladistics* 9:413-426.
- Olivier, G. A. 1791. Encyclopedie MethodiquePanckoucke, Paris.
- Pallas, P. S. 1772. Spicilegia Zoologica (G. A. Lange., ed.) Berolin, Berolini.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson, and R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling* 190:231-259.
- Pocock, R. I. 1894. Notes on the Pedipalpi of the family Tarantulidae contained in the collection of the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History* 6:273-298.
- Pocock, R. I. 1900. The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Arachnida. Taylor and Francis, London.
- Pocock, R. I. 1902a. A contribution to the systematics of the Pedipalpi. *Annals and Magazine of Natural History* 7:157-165.
- Pocock, R. I. 1902b. Arachnida: Scorpiones, Pedipalpi and Solifugae. Pages 1-71 in *Biologia Centrali-Americana* (F. D. Goodman, and O. Salvin, eds.). Taylor and Francis, London.
- Prendini, L., T. M. Crowe y W. C. Wheeler. 2003. Systematics and biogeography of the family Scorpionidae (Chelicerata: Scorpiones), with a discussion on phylogenetic methods. *Invertebrate Systematics* 17:185-259.
- Prendini, L., P. Weygoldt, y W. C. Wheeler. 2005. Systematics of the *Damon variegatus* group of African whip spiders (Chelicerata: Amblypygi): Evidence from behaviour, morphology and DNA. *Organism, Diversity and Evolution* 5:203-236.

- Quintero Jr., D. 1979. Sobre *Paraphrynus emaciatus* Mullinex, *Paraphrynus leptus* Mullinex (Amblypygi: Phrynidae) y el dimorfismo sexual en los amblypygidos. Cuadernos de Ciencias, Editorial Universitaria de Panamá 3:15-24.
- Quintero Jr., D. 1980a. Systematics and evolution of *Acanthophrynus* Kraepelin (Amblypygi, Phrynidae) in Verhandlungen des 8. Internationalen Arachnologen-Kongress. H. Egermann: Wien, Wien:341-347.
- Quintero Jr., D. 1980b. Origins of American amblypygids (Arachnida: Amblypygi). American Zoologist 20:822.
- Quintero Jr., D. 1981. The amblypygid genus *Phrynus* in the Americas (Amblypygi, Phrynidae). Journal of Arachnology 9:117-166.
- Quintero Jr., D. 1982. *Phrynus* Lamarck, 1801 (Arachnida, Amblypygi): proposed conservation. Bulletin of Zoological nomenclature 39 (1):40-44.
- Quintero Jr., D. 1983a. Revision of the amblypygid spiders of Cuba and their relation with the caribbean and continental America amblypygid fauna. Studies on the fauna of Curaçao and other Caribbean islands 196.
- Quintero Jr., D. 1983b. Bifid spines in *Paraphrynus azteca* (Pocock) (Amblypygi: Phrynidae). Journal of Arachnology 11:99-100.
- Quintero Jr., D. 1986. Revisión de la clasificación de los Amblypygidos pulvinados: creación de dos subórdenes, una nueva familia y un nuevo género con tres nuevas especies (Arachnida: Amblypygi) in Proceedings of the Ninth International Congress of Arachnology, 1983. Smithsonian Institution Press, Panamá.
- Reddell, J. R. 1981. A review of the cavernicole fauna of Mexico, Guatemala and Belize. Bulletin of the Texas Memorial Museum 27:1-327.
- Rhamadi, C. y M. S. Harvey. 2007. The female of *Phrynus exsul* (Amblypygi: Phrynidae) from Indonesia. Journal of Arachnology 35:137-142.
- Rowland, M. 1973. Two new troglobitic Amblypygida of the genus *Tarantula* from Mexican caves (Arachnida). Bulletin of the Association for Mexican Cave Studies 5:123-128.

- Shultz, J. W. 1990. Evolutionary morphology and phylogeny of Arachnida. *Cladistics* 6:1-38.
- Shultz, J. W. 1999. Muscular anatomy of a whipspider, *Phrynus longipes* (Pocock) (Arachnida: Amblypygi), and its evolutionary significance. *Zoological Journal of the Linnean Society* 126:81-116.
- Shultz, J. W. 2007. A phylogenetic analysis of the arachnid orders based on morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society* 150:221-265.
- Simon, E. 1892. Arachnides. In Raffray, A. Bolpivar, I. et Simon, E. Etudes cavernicoles de ile de Luzon, Voyage de M. E. Simon aux iles Philippines (Mars et avril 1890). *Annales de la Société Entomologique de France* 61:35-52.
- Snodgrass, K. E. 1948. The feeding organs of Arachnida including mites and ticks. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 10:1-93.
- Swofford, D. 2002. PAUP\*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and other methods), version 4. Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Swofford, D. y D. R. Maddison. 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. *Mathematical Biosciences* 87: 199-229
- Teruel, R. y L. F. d. Armas. 2005. Novedades aracnológicas de la República Dominicana (Arachnida: Amblypygi, Schizomida, Solpugida, Uropygi). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 37.
- Turner, H., and R. Zandee. 1995. The behaviour of Goloboff's tree fitness measure *F*. *Cladistics* 11:57-72.
- Vázquez-Miranda, H., A. G. Navarro-Sigüenza y J. J. Morrone. 2007. Biogeographical patterns of the avifauna of the Caribbean Basin Islands: A parsimony perspective. *Cladistics* 23:180-200.
- Viquez, C., and L. F. d. Armas. 2006. Los ambliopígidios (Arachnida: Amblypygi) de Guatemala. Pages 307-318 in *Biodiversidad de Guatemala* (E. B. Cano, ed.) Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala.

- Weygoldt, P. 1970. Lebenszyklus und postembryonale Entwicklung der Geißelspinne *Tarantula marginemaculata* C. L. Koch (Chelicerata, Amblypygi) in laboratorium. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 67:58-85.
- Weygoldt, P. 1996. Evolutionary morphology of whip spiders: Towards a phylogenetic system (Chelicerata: Arachnida: Amblypygi). Journal of Zoological Systematics and Evolution Research 34:185-202.
- Weygoldt, P. 1998. Evolution and systematics of the Chelicerata. Experimental and Applied Acarology 22:63-79.
- Weygoldt, P. 1999. Spermatophores and the evolution of female genitalia in whip spiders (Chelicerata, Amblypygi). Journal of Arachnology 27:103-116.
- Weygoldt, P. 2000. Whip Spiders (Chelicerata: Amblypygi): Their biology, morphology and systematics. Apollo Books, Stenstrup, Denmark.
- Weygoldt, P. y H. F. Paulus. 1979. Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata I. Morphologische Untersuchungen. Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research 17:85-116.
- Wheeler, W. C. y C. Y. Hayashi. 1998. The Phylogeny of the Extant Chelicerate Orders. Cladistics 14:173-192.
- Wissman, K. 1996. The Arizona tailless whipscorpion *Paraphrynus neomexicanus* in the field and captivity in 1996 Invertebrates in captivity Conference: August 1-4, 1996, Tucson, Arizona. (*non vidi*)

## **APÉNDICE I. HOMOLOGÍA PRIMARIA Y NOMENCLATURA DE LAS ESPINAS EN LA FAMILIA PHRYNIDAE**

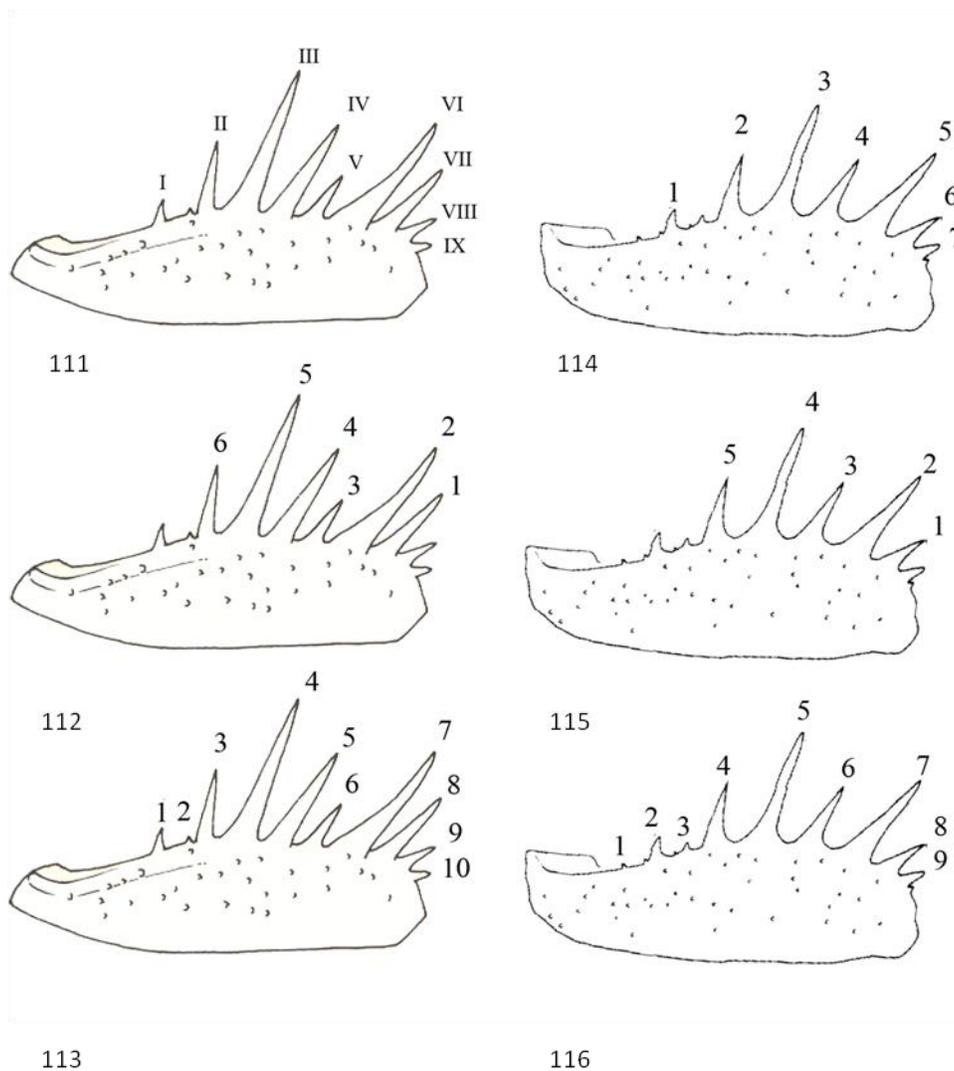
En este apéndice, se aborda de manera separada uno de los problemas centrales para el estudio de los amblipígididos del género *Paraphrynus* y de los amblipígididos en general: La homologación y nomenclatura de las espinas de los pedipalpos. El reconocimiento de homologías es un paso crítico para los estudios comparativos, y la base para el establecimiento de estados de carácter (codificación) y la construcción y evaluación de hipótesis filogenéticas. Asimismo se prefiere un sistema de nomenclatura que refleje dicha homología y de uso práctico.

En los amblipígididos, el número, disposición y tamaño relativo de las espinas constituyen el conjunto de atributos morfológicos mayormente explotados por los taxónomos para distinguir las especies. Sin embargo existe poco o ningún acuerdo sobre si la nomenclatura refleja la homología de estas, aún entre especies de un mismo género.

Existen tres sistemas de nomenclatura aplicados por distintos autores en la familia Phrynidae y cada uno de ellos aborda el problema de las homologías de un modo distinto (figs. 111-116).

Mullinex (1975) propuso un sistema para nombrar cada una de las espinas de los pedipalpos de *Paraphrynus*, en donde cada espina era nombrada con la letra inicial del artejo donde se encontraba, la inicial de la posición (dorsal o ventral) y enumerando las espinas con respecto a su posición próximo distal con números romanos. En este sistema, no todas las espinas son enumeradas, sino sólo aquellas “homologables” con otras presentes en el resto de las especies. Mullinex señaló que esto se debe a que el número de espinas incrementa durante el crecimiento y por lo tanto, al comparar ejemplares de distintas edades era probable la falta de concordancia. Quintero (1981), empleó un sistema similar para nombrar las espinas de las especies de *Phrynus* con la diferencia de que este autor empleó números arábigos, además Quintero mencionó explícitamente que el sistema de nomenclatura no pretendía representar la relación de homología entre las espinas de

distintas especies de *Phrynus*, y que su objetivo era únicamente pragmático, señalando que las figuras eran la principal fuente de referencia para interpretar dicha nomenclatura.



**Figuras 111-116.** 111-113, Patela del pedipalpo de *Paraphrynus* sp. en vista dorsal con distintas nomenclaturas de las espinas, modificado de Mullinex(1975). 111. Sistema de Mullinex (1975); 112. Sistema de Weygoldt (2000); 113. Sistema de Cokendolpher y Sissom (2001); 114- 116. Patela del pedipalpo de *Phrynus* sp. en vista dorsal con distintas nomenclaturas de las espinas, modificado de Quintero (1981); 114. Sistema de Quintero (1981); 115. Sistema de Weygoldt (2000); 116. Sistema de Cokendolpher y Sissom (2001).

Weygoldt (1996, 2000), sugirió que dicho sistema, aunque útil para distinguir entre especies, oscurecía patrones supra específicos. Weygoldt enfoca su discusión en las espinas dorsales de la patela (tibia *sensu* Weygoldt), distinguiendo tres de ellas, a las que denominó espinas primarias puesto que se encuentran presentes desde el primer estadio de vida libre denominado protoninfa (Weygoldt 1970). Weygoldt numeró las espinas en orden distal-

proximal, argumentando que las espinas secundarias se añaden al pedipalpo en orden proximal, y de este modo las espinas principales se reconocen por ser las espinas distales de mayor tamaño. En el caso de *Phrynus* y *Paraphrynus* (figs.112 y 115) Weygoldt menciona que en lugar de tres, estos géneros poseen cinco y seis espinas principales respectivamente. Este sistema fue empleado posteriormente por Harvey (2002b) y Rahmadi y Harvey (2007) para describir *Phrynus exsul* Harvey. El sistema empleado por Weygoldt, posee dos limitaciones: la primera es su uso exclusivo para las espinas de la serie dorsal de la patela, es decir, Weygoldt no hace referencia a las espinas que se presentan en el resto de los artejos del pedipalpo. La segunda limitación es que su aplicación en la familia Phrynidae se ve limitado por la diferencia en el número de las espinas primarias entre los géneros de que componen esta familia: tres en *Heterophrynus*, tres en *Acanthophrynus*, cinco en *Phrynus* y seis en *Paraphrynus*. Sin embargo, al comparar los perfiles de espinas de *Heterophrynus*, con las espinas de *Phrynus* y/o *Paraphrynus*, parece obvio que las espinas 1, 2 y 3 no corresponden con las espinas primarias de *Heterophrynus* (fig. 2).

Cokendolpher y Sissom (2001), modificaron el sistema de nomenclatura propuesto por Mullinex (*op. cit.*), numerando todas las espinas presentes y no sólo las espinas homólogas, argumentando que existe poca evidencia que soporte la homología entre estas espinas y que numerando todas las espinas se generaba un registro de la variación intraespecífica que pudiera ocurrir (figs. 113 y 116).

La incompatibilidad de estos sistemas y su uso limitado para los taxones en los que fueron usados, generan la necesidad de replantear las hipótesis de homología de modo que estas sean aplicables a todos los taxones incluidos en este estudio. La construcción de las hipótesis de homología que se describen a continuación es el resultado de un largo proceso de prueba y error, y no debe considerarse independiente al análisis filogenético presentado en el cuerpo de este documento.

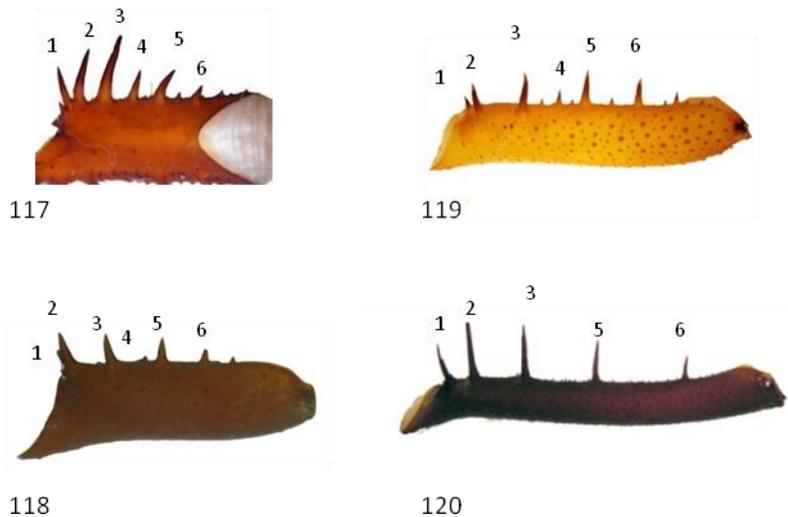
Las espinas son nombradas empleando una modificación del sistema propuesto por Mullinex (1975). Las principales diferencias entre el sistema que a continuación se describe y el empleado por Mullinex, son el uso de números arábigos en vez de romanos, la corrección anatómica de las iniciales del artejo “P” (patela) en vez de “T” (tibia) y “T” en vez de “B” (basitarso). La cantidad de espinas reconocidas para este trabajo, pueden diferir

de las que Mullinex reconoció. A continuación se describe e ilustra de manera general cuáles son las espinas consideradas homólogas entre las especies de los géneros *Paraphrynus*, *Phrynus*, *Acanthophrynus* y *Heterophrynus*.

### Espinas del margen dorsal del fémur

En *Paraphrynus* se reconocen seis espinas en el margen dorsal de este artejo, las mismas reconocidas por Mullinex (1975). Estas espinas se distribuyen a lo largo de todo el artejo, aunque tienden a concentrarse en la mitad proximal del artejo. Comparadas con las espinas del margen ventral del fémur, las espinas dorsales son cortas. Algunas especies presentan hasta cuatro espinas proximales a la Fd1, que aumentan gradualmente en tamaño en orden proximal a distal y que por la posición en que se encuentran, tienden a estar ocultas por espinas mayores en vista dorsal. Estas espinas son mejor apreciadas en vista frontal del artejo, sin embargo, la dificultad de homologarlas y su aparente variabilidad en número entre miembros de una misma especie dificulta su interpretación. La espina de mayor talla es normalmente la Fd3, y una vez identificada esta, es sencillo reconocer las demás.

En la fig. 117- 120 se ilustran estas espinas y sus homólogos en los géneros de Phrynidae.



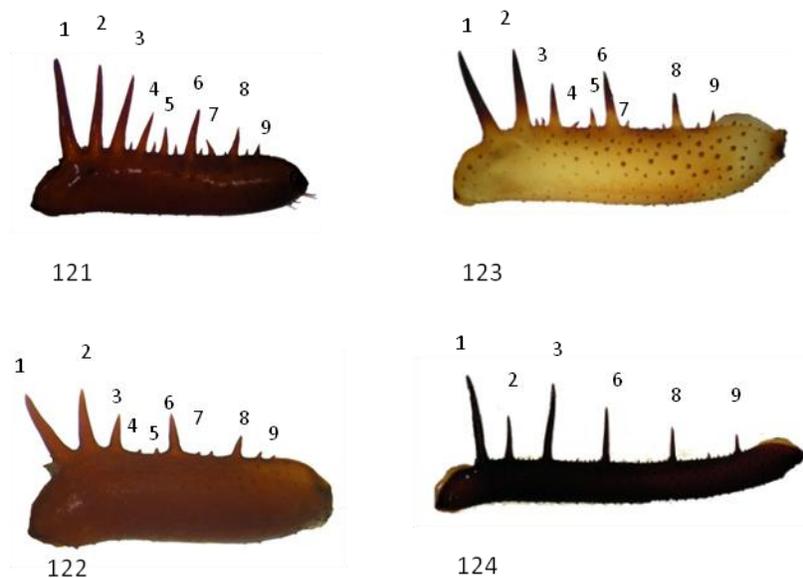
**Figuras 117-120.** Espinas del margen dorsal del fémur en distintos géneros de Phrynidae. 117, *Paraphrynus baeops*; 118, *Phrynus operculatus*; 119, *Acanthophrynus coronatus*; 120, *Heterophrynus batesi*.

### Espinas del margen ventral del fémur

Para este artejo se reconocen hasta nueve espinas (tres adicionales a las reconocidas y nombradas por Mullinex), aunque cabe aclarar que en algunas especies estas son ausentes o inconspicuas. Estas espinas son de mayor tamaño en la porción proximal, y existen diferencias entre las especies en cuanto al tamaño relativo con respecto a sus contiguas. Tomando a *P. baeops* como modelo de referencia, por presentar todas estas espinas claramente desarrolladas las espinas muestran el siguiente patrón de tamaño relativo con sus contiguas: Fv1>Fv2>Fv3>Fv4>Fv5 <Fv6>Fv7>Fv8>Fv9.

En el grupo de espinas de la primera mitad del artejo, la espina Fv1 es fácilmente reconocible por ser, la primer espina, y ser de gran tamaño, comúnmente la más larga de esta serie. En la mitad distal, es la Fd6 la de mayor talla, reconociendo estas, es relativamente fácil identificar el resto.

En la fig. 121- 124 se ilustran estas espinas y sus homólogas en los géneros de Phrynidae.



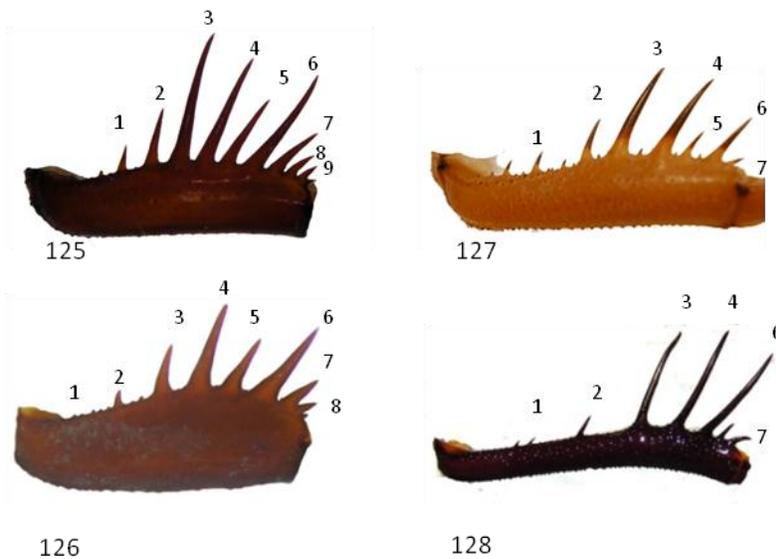
**Figuras 121-124.** Espinas del margen ventral del fémur en distintos géneros de Phrynidae. 121, *Paraphrynus baeops*; 122, *Phrynus operculatus*; 123, *Acanthophrynus coronatus*; 124, *Heterophrynus batesi*.

### Espinas del margen dorsal de la patela:

En el margen dorsal de la patela, se encuentran las espinas de mayor talla. Esta serie de espinas es además, la que más frecuentemente es citada como fuente de caracteres

diagnósticos de nivel genérico e interespecífico. En la familia Phrynidae, estas espinas tienden a distribuirse en toda la longitud de este artejo, aunque las espinas mayores suelen concentrarse en los dos últimos tercios. En *Paraphrynus* se presentan nueve o más espinas en el margen dorsal de este artejo. La nomenclatura de estas y las hipótesis de homología primaria, corresponden con las reconocidas por Mullinex (1975). Las principales diferencias entre las especies de *Paraphrynus* son: ausencia de alguna (s) espina (s), particularmente pueden faltar Pd1 o Pd9; algunas especies exhiben espinas intermedias adicionales. En orden próximo distal el tamaño relativo de las espinas con sus dos contiguas es conservativo en todas las especies del género.

En las figuras 125-128 se ilustran estas espinas y sus homólogas en los géneros de Phrynidae



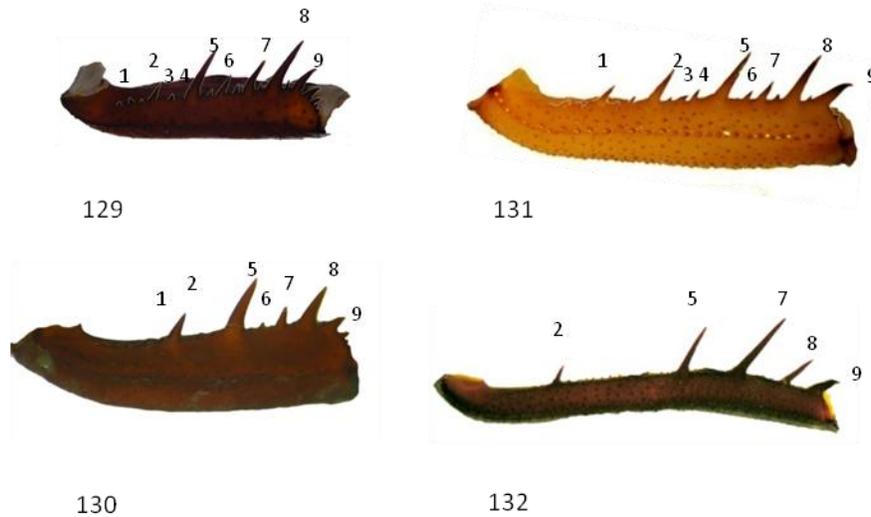
**Figuras 125-128.** Espinas del margen dorsal de la patela en distintos géneros de Phrynidae. 125, *Paraphrynus baeops*; 126, *Phrynus operculatus*, 127, *Acanthophrynus coronatus*; 128. *Heterophrynus batesi*.

### Espinas del margen ventral de la patela

Estas espinas son de las más variables en lo que respecta a su cantidad en *Paraphrynus*. Se reconocen hasta nueve espinas principales, sin embargo en varias especies el número de estas es menor. El patrón general consiste en tres espinas largas (Pv2, Pv5 y Pv8) con dos espinas de menor tamaño entre cada par. La espina Pv1 es pequeña y algunas especies

carecen de ella; asimismo, las espinas Pv3 y Pv4 pueden encontrarse reducidas o ausentes, o presentar numerosas espinas intermedias. La espina más fácil de reconocer es Pv8, pues es una espina subterminal de gran talla. Una vez identificada esta, es relativamente sencillo identificar el resto.

En las figuras 129-132 se ilustran estas espinas y sus homólogas en los géneros de Phrynidae

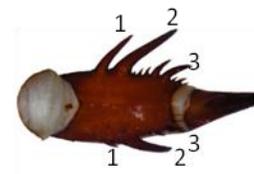


**Figuras 129-132.** Espinas del margen ventral de la patela en distintos géneros de Phrynidae. 129, *Paraphrynus baeops*; 130, *Phrynus operculatus*; 131, *Acanthophrynus coronatus*; 132. *Heterophrynus batesi*.

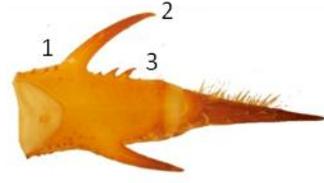
### Espinas de la tibia:

Este artejo es uno de los que exhiben mayor variación en cuanto al número y disposición de espinas entre las distintas especies de *Paraphrynus*, aunque curiosamente, uno de los menos explotados taxonómicamente. Mullinex (1975), reconoció tres espinas ventrales y tres dorsales. Las espinas reconocidas por Mullinex, son reconocibles en todas las especies del género, puesto que son las tres espinas mayores en sus respectivos márgenes y siempre las segundas Td2 y Tv2, son las de mayor talla. Es necesario aclarar, que algunas especies presentan estas espinas reducidas, mientras que otras presentan espinas supernumerarias.

En las figuras 133-136 se ilustran estas espinas y sus homólogas en los géneros de Phrynidae



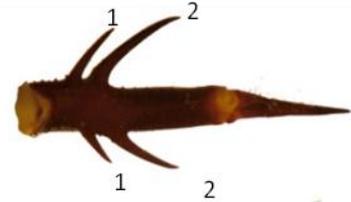
133



135



134



136

**Figuras 133-136.** Espinas de los márgenes dorsal y ventral de la tibia en distintos géneros de Phrynidae. 133, *Paraphrynus baeops*. 134, *Phrynus operculatus*. 135, *Acanthophrynus coronatus*. 136. *Heterophrynus batesi*.

## APÉNDICE II. ARGUMENTACIÓN Y CODIFICACIÓN DE LOS CARÁCTERES

A continuación se enlistan los caracteres morfológicos y los estados reconocidos. Los caracteres se encuentran ordenados de acuerdo con la región anatómica a la que hacen referencia. Los caracteres no aplicables se codificaron “-“y en los casos en que el estado de carácter es desconocido se emplea “?”. En corchetes se cita el nombre de alguna (s) de las especies, elegida arbitrariamente, que exhibe el estado de carácter citado.

### Carapacho

#### 0. Forma del borde anterior del carapacho.

Borde anterior del carapacho recto (0) [*Paraphrynus chacmool*]

Borde anterior del carapacho bilobulado (1) [*Paraphrynus chiztun*]

#### 1. Ornamentación del margen anterior del carapacho.

Margen anterior con tubérculos setíferos (0)

Margen anterior con espinas (1) [*Acanthophrynus*]

Margen con sedas gruesa (2) [*Paraphrynus velmae*]

#### 2. Presencia y tamaño de los ojos centrales.

Ojos centrales bien desarrollados (0) [*Heterophrynus batesi*]

Ojos centrales reducidos (1) [*Paraphrynus grubbsi*]

Ojos centrales ausentes (2) [*Paraphrynus velmae*]

#### 3. Presencia/ ausencia de ojos laterales.

Ojos laterales presentes (0) [*Heterophrynus batesi*]

Ojos laterales ausentes (1) [*Paraphrynus reddelli*]

#### 4. Forma del tubérculo ocular medio.

Tubérculo ocular semiesférico (0) [*Heterophrynus batesi*]

Tubérculo ocular elíptico (1) [*Paraphrynus mexicanus*]

Tubérculo ocular de forma indefinida (2) [*Paraphrynus chacmool*]

5. Tamaño del tubérculo ocular

Tubérculo ocular grande (0) [*P. macrops*]

Tubérculo ocular mediano (1) [*Paraphrynus pococki*]

Tubérculo ocular reducido (2) [*Paraphrynus baeops*]

Tubérculo ocular ausente (3) [*Paraphrynus velmae*]

6. Color de los septos de los ojos laterales.

Negro (0) [*Paraphrynus mexicanus*]

Septos del mismo color que el resto del carapacho (1) [*Paraphrynus chiztun*]

7. Forma de los ojos laterales.

Ojos redondos (0) [*Paraphrynus mexicanus*]

Ojos triangulares (1) [*Paraphrynus sp. nov. I*]

Ojos de forma irregular (2) [*P. chiztun*]

### **Quelíceros**

8. Presencia/ausencia del diente basal de la serie retrolateral.

Diente ventral ausente (0) [*Paraphrynus mexicanus*]

Diente ventral presente (1) [*Paraphrynus viridiceps*]

9. Forma del diente dorsal de la serie de dientes de la cara retrolateral del segmento basal del quelícero.

Diente, de forma cónica y ápice agudo (0) [*Heterophrynus batesi*]

Diente en forma de una quilla elevada, roma (1). [*Paraphrynus aztecus*]

Diente inconspicuo o ausente (2) [*Paraphrynus sp. nov. I*]

10. Forma del diente medio de la serie retrolateral de dientes del segmento basal del quelícero.

Diente de forma cónico, ápice agudo y márgenes redondeados (0) [*P. sp. nov. I*]

Diente de forma poligonal, ápice agudo y márgenes rectos (1) [*Acanthophrynus*]

11. Presencia/ausencia del diente ventral de la serie retrolateral de dientes del segmento basal del quelícero.

Diente basal presente (0) [*Paraphrynus viridiceps*]

Diente basal ausente (1) [*Paraphrynus mexicanus*]

12. Presencia/ausencia de sedas claviformes, estridulatorias de la cara prolateral

Sedas claviformes ausentes (0) [*Paraphrynus mexicanus*]

Sedas claviformes presentes (1) [*Paraphrynus robustus*]

### **Trocánter del pedipalpo**

13. Presencia ausencia de una apófisis ventral en el trocánter.

Apófisis presente (0) [*Heterophrynus batesi*]

Apófisis ausente (1) [*Paraphrynus robustus*]

14. Armadura de la cara frontal.

Cara frontal del trocánter lisa o con alguna sedas pero sin tubérculos setíferos (0) [*Heterophrynus batesi*]

Cara frontal del trocánter con una serie de tubérculos setíferos de tamaño subiguales (1) [*Paraphrynus robustus*]

Cara frontal con una serie de tubérculos setíferos de ápice romo, de los cuales el central es prominente (2) [*Paraphrynus emaciatius*]

Cara frontal con una espina central (3) [*Paraphrynus laevifrons*]

### **Fémur del pedipalpo**

15. Posición de la espina Fd1 con respecto a Fv2

Espina Fd1 proximal a Fv2 (0), [*Heterophrynus batesi*]

Espina Fd1 ventral a Fv2 (1) [*Acanthophrynus coronatus*]

Espina Fd1 ventro-lateral a Fv2 (2)

16. Distancia entre las espinas Fd1 y Fd2

Espinas separadas por al menos la mitad de la longitud de Fd1 (0) [*Heterophrynus batesi*]

Espinas adyacentes (1) [*Paraphrynus laevifrons*]

17. Distancia entre Fd2 y Fd3

Espinas separadas por al menos la mitad de la longitud de Fd2 (0) [*Heterophrynus batesi*]

Espinas separadas por aproximadamente 1/3 de la longitud de Fd2 (1) [*Paraphrynus leptus*]

Espinas adyacentes (2) [*Phrynus asperatipes*]

18. Presencia ausencia de una espina intermedia entre Fd2 y Fd3

Espina intermedia entre Fd2 y Fd3 ausente (0)

Espina intermedia entre Fd2 y Fd3 presente (1). [*Paraphrynus reddelli*]

19. Grosor de la espina Fv1.

Espina Fv1 delgada (0)

Espina Fv1 gruesa (1) [*Paraphrynus reddelli*]

20. Posición relativa de Fd3

Espina Fd3 adyacente al margen proximal del artejo [*Phrynus asperatipes*]

Espina Fd3 separada del margen por al menos 1/3 de su longitud [*Paraphrynus mexicanus*]

21. Curvatura de la espina Fv1.

Espina Fv1 recta en toda su longitud (0) [*Paraphrynus macrops*]

Espina Fv1 curva en toda su longitud (1) [*Paraphrynus chiztun*]

Espina Fv1 recta en la mayor parte de su longitud pero con el ápice curvo formando un gancho (2) [*Paraphrynus grubbsi*]

22. Presencia/ausencia de una espina intermedia entre Fv2 y Fv3

Espina intermedia ausente (0)

Espina intermedia presente (1) [*P Paraphrynus reddelli*]

### **Patela del pedipalpo**

23. Tamaño relativo de las espinas dorsales de la patela

Espinas largas, la espina más larga del artejo (Pd3) mayor que la altura del artejo (0) [*Heterophrynus batesi*, *Paraphrynus baeops*, *Paraphrynus emaciatus*]

Espinas cortas, la espina Pd3 menor que la altura del artejo (1) [*Paraphrynus cubensis*].

24. Forma de la quilla ventrocaudal de la patela.

Con quilla ventrocaudal, la superficie de la patela convexa (0) [*Heterophrynus batesi*]

Con quilla ventrocaudal, la superficie de la patela plana (1) [*Paraphrynus leptus*]

Sin quilla ventrocaudal, la superficie ventral de la patela convexa [*Paraphrynus aztecus*]

25. Distribución de las espinas ventrales de la patela

Espinas concentradas en la porción distal de la patela, (0) [*Heterophrynus batesi*]

Espinas homogéneamente distribuidas a lo largo de la patela (1) [*Paraphrynus baeops*]

26. Forma de la espina Pv9

Espina curva en forma gancho (0) [*Heterophrynus batesi*]

Espina recta (1) [*P. chiztun*]

27. Presencia/ausencia de espinas proximales a Pd1

Presentes (0)

Ausentes o inconspicuas (1)

28. Presencia/ausencia de espinas intermedias entre Pv1 y Pv2

Presentes (0)

Ausentes o inconspicuas (1)

29. Presencia/ausencia de espinas intermedias entre Pv5 y Pv6

Presentes (0)

Ausentes o inconspicuas (1)

30. Presencia/ausencia de espinas intermedias entre Pv6 y Pv7

Presentes (0)

Ausentes o inconspicuas (1)

31. Presencia/ausencia de espinas intermedias entre Pv7 y Pv8

Presentes (0)

Ausentes o inconspicuas (1)

32. Presencia/ausencia de espinas intermedias entre Pv8 y Pv9

Presentes (0)

Ausentes o inconspicuas (1)

33. Presencia/ausencia de espinas distales a Pv9

Presentes (0)

Ausentes o inconspicuas (1)

**Tibia del pedipalpo:**

34. Tamaño relativo de Td1

Td1 bien desarrollada, mayor o igual que  $\frac{1}{2}$  de la longitud de Td2. (0)

[*Heterophrynus batesi*, *Paraphrynus emaciatius*]

Td1 reducida, menor que  $\frac{1}{2}$  de la longitud de Td2 (1) [*Phrynus operculatus*]

35. Posición de Td1

Td1 en posición proximal a Td2, de modo que sobresale del margen del artejo en vista frontal (2) [*Paraphrynus robustus*, *Paraphrynus mexicanus*]

- Td1 en posición ventro-frontal a Td2, de modo que no sobresale del margen del artejo en vista frontal (1) [*Phrynus operculatus*]
36. Espina intermedia entre Td1 y Td2
- Ausente (0) [*Paraphrynus velmae*]
- Presente (1) [*Paraphrynus reddelli*]
37. Espinas intermedias entre Td2 y Td3
- Sin espinas intermedias pequeñas (0) [*Phrynus asperatipes*]
- Con espinas intermedias pequeñas, menores que la mitad de la longitud de Td3, (0) [*Paraphrynus aztecus*]
- Con 1 a 3 espinas en el espacio entre Td2 y Td3 (2), la espina intermedia distal de al menos la mitad de la longitud de Td3 [*Paraphrynus baeops*]
38. Ornamentaciones del margen proximal de la espina Td3
- Márgenes de la espina Td3 lisos (0)
- Margen proximal de la espina Td3 con espinas (1)
39. Tamaño de la espina Td3
- Espina Td3 ausente (0) [*Heterophrynus batesi*]
- Espina Td3 pequeña e indistinta (1) [*Paraphrynus leptus*]
- Espina Td3 bien desarrollada (2) [*Paraphrynus viridiceps*]
40. Espinas distales a Td3
- Ausentes (0) [*Paraphrynus sp. nov. I*]
- Presentes (1) [*Paraphrynus velmae*]
41. Tamaño relativo de la espina Tv1
- Espina Tv1 grande, aproximadamente la mitad de la longitud de Tv2 (0) [*Heterophrynus batesi*]
- Espina Tv1 mediana, menor o igual que un tercio de la longitud de Tv2 pero su altura sobrepasa el margen ventral del artejo (1) [*Paraphrynus. velmae*]

- Espina Tv1 inconspicua, su altura no sobrepasa el margen ventral del artejo (2)
42. Presencia/ausencia de una espina intermedia entre Tv1 y Tv2
- Espina intermedia entre Tv1 y Tv2 ausente (0) [*Paraphrynus aztecus*]
- Espina intermedia entre Tv1 y Tv2 presente (1) [*Paraphrynus reddelli*]
43. Tamaño de la espina Tv2 con respecto a Td2
- Espina Tv2 mayor o igual a la mitad de Td2 (0) [*Heterophrynus batesi*.  
*Paraphrynus leptus*]
- Espina Tv2 menor que la mitad de Td2 (1) [*Phrynus operculatus*]
44. Número y tamaño de espinas intermedias entre Tv2 y Tv3
- Sin espinas intermedias (0)
- Con una a tres espinas intermedias pequeñas, menores que la mitad de la longitud de Tv3 (1) [*P. emaciatus*]
- Con una a tres espinas intermedias grandes, la distal mayor que la mitad de la longitud de Tv3 (2). [*Paraphrynus velmae*]
45. Tamaño relativo de la espina Tv3
- Espina Tv3 ausente (0) [*Heterophrynus batesi*]
- Espina Tv3 pequeña, e inconspicua (1) [*Paraphrynus emaciatus*]
- Espina Tv3 conspicua (2) [*Paraphrynus chacmool*]
46. Presencia/ausencia de espinas distales a Tv3
- Espinass distales a Tv3 ausentes (0) [*Paraphrynus chacmool*]
- Con una a tres espinas distales de Tv3 (1) [*Paraphrynus grubbsi*]

### **Tarso del pedipalpo**

47. Presencia/ausencia de espínula dorsolateral
- Espínula ausente (0) [*Heterophrynus batesi*]
- Espínula presente (1) [*Paraphrynus laevifrons*]

48. Presencia/ausencia de una sutura transversa que divide el tarso del apotele.

Sutura transversa ausente (0) [*Paraphrynus mexicanus*]

Sutura transversa presente (1) [*Paraphrynus leptus*]

### **Patatas anteniformes**

49. Longitud del Fémur de la pata anteniforme

Patatas relativamente cortas, la longitud del fémur menor que tres veces la longitud del carapacho (0) [*Paraphrynus cubensis*]

Patatas relativamente largas, la longitud del fémur mayor o igual que tres veces la longitud del carapacho (1) [*Paraphrynus* sp. nov. 5]

50. Presencia/ausencia de sedas plumosas en los tarsómeros de la pata anteniforme

Sedas plumosas ausentes (0) [*Paraphrynus mexicanus*]

Sedas plumosas presentes (1) [*Acanthophrynus coronatus*]

### **Patatas ambulacrales**

51. Longitud relativa del fémur de las patatas ambulacrales

Especies con patatas largas, longitud del fémur de la pata III, igual o mayor que el ancho del carapacho (0) [*Paraphrynus grubbsi*]

Especies con patatas cortas longitud del fémur de la pata III, menor que el ancho del carapacho (1) [*Paraphrynus mexicanus*]

### **Genitalia femenina**

52. Textura de los escleritos genitales femeninos.

Escleritos lisos (0) [*Paraphrynus mexicanus*]

Escleritos con quillas en su superficie (1) [*Phrynus asperatipes*]

53. Forma del ápice de las garras genitales

Ápice redondeado (0) [*Heterophrynus batesi*]

Ápice agudo (1) [*Paraphrynus baeops*]

NOTA: Los caracteres 54 al 176 son tamaños relativos de las espinas de los pedipalpos con respecto a otras espinas, los estados son codificados 0, cuando la espina es menor que aquella con la que se le compara, 1 cuando esta es mayor y 2 cuando son del mismo tamaño.

54. Tamaño de la espina Fv1 con respecto a Fv2
55. Tamaño de la espina Fv1 con respecto a Fv3
56. Tamaño de la espina Fv1 con respecto a Fv4
57. Tamaño de la espina Fv1 con respecto a Fv5
58. Tamaño de la espina Fv1 con respecto a Fv6
59. Tamaño de la espina Fv1 con respecto a Fv7
60. Tamaño de la espina Fv1 con respecto a Fv8
61. Tamaño de la espina Fv1 con respecto a Fv9
62. Tamaño de la espina Fv2 con respecto a Fv3
63. Tamaño de la espina Fv2 con respecto a Fv4
64. Tamaño de la espina Fv2 con respecto a Fv5
65. Tamaño de la espina Fv2 con respecto a Fv6
66. Tamaño de la espina Fv2 con respecto a Fv7
67. Tamaño de la espina Fv2 con respecto a Fv8
68. Tamaño de la espina Fv2 con respecto a Fv9
69. Tamaño de la espina Fv3 con respecto a Fv4
70. Tamaño de la espina Fv3 con respecto a Fv5
71. Tamaño de la espina Fv3 con respecto a Fv6
72. Tamaño de la espina Fv3 con respecto a Fv7
73. Tamaño de la espina Fv3 con respecto a Fv8
74. Tamaño de la espina Fv3 con respecto a Fv9
75. Tamaño de la espina Fv4 con respecto a Fv5
76. Tamaño de la espina Fv4 con respecto a Fv6
77. Tamaño de la espina Fv4 con respecto a Fv7
78. Tamaño de la espina Fv4 con respecto a Fv8
79. Tamaño de la espina Fv4 con respecto a Fv9
80. Tamaño de la espina Fv5 con respecto a Fv6

81. Tamaño de la espina Fv5 con respecto a Fv7
82. Tamaño de la espina Fv5 con respecto a Fv8
83. Tamaño de la espina Fv5 con respecto a Fv9
84. Tamaño de la espina Fv6 con respecto a Fv7
85. Tamaño de la espina Fv6 con respecto a Fv8
86. Tamaño de la espina Fv6 con respecto a Fv9
87. Tamaño de la espina Fv7 con respecto a Fv8
88. Tamaño de la espina Fv7 con respecto a Fv9
89. Tamaño de la espina Fv8 con respecto a Fv9
90. Tamaño de la espina Fd1 con respecto a Fd2
91. Tamaño de la espina Fd1 con respecto a Fd3
92. Tamaño de la espina Fd1 con respecto a Fd4
93. Tamaño de la espina Fd1 con respecto a Fd5
94. Tamaño de la espina Fd1 con respecto a Fd6
95. Tamaño de la espina Fd2 con respecto a Fd3
96. Tamaño de la espina Fd2 con respecto a Fd4
97. Tamaño de la espina Fd2 con respecto a Fd5
98. Tamaño de la espina Fd2 con respecto a Fd6
99. Tamaño de la espina Fd3 con respecto a Fd4
100. Tamaño de la espina Fd3 con respecto a Fd5
101. Tamaño de la espina Fd3 con respecto a Fd6
102. Tamaño de la espina Fd4 con respecto a Fd5
103. Tamaño de la espina Fd4 con respecto a Fd6
104. Tamaño de la espina Fd5 con respecto a Fd6
105. Tamaño de la espina Pd1 con respecto a Pd2
106. Tamaño de la espina Pd1 con respecto a Pd3
107. Tamaño de la espina Pd1 con respecto a Pd4
108. Tamaño de la espina Pd1 con respecto a Pd5
109. Tamaño de la espina Pd1 con respecto a Pd6
110. Tamaño de la espina Pd1 con respecto a Pd7
111. Tamaño de la espina Pd1 con respecto a Pd8

112. Tamaño de la espina Pd1 con respecto a Pd9
113. Tamaño de la espina Pd2 con respecto a Pd3
114. Tamaño de la espina Pd2 con respecto a Pd4
115. Tamaño de la espina Pd2 con respecto a Pd5
116. Tamaño de la espina Pd2 con respecto a Pd6
117. Tamaño de la espina Pd2 con respecto a Pd7
118. Tamaño de la espina Pd2 con respecto a Pd8
119. Tamaño de la espina Pd2 con respecto a Pd9
120. Tamaño de la espina Pd3 con respecto a Pd4
121. Tamaño de la espina Pd3 con respecto a Pd5
122. Tamaño de la espina Pd3 con respecto a Pd6
123. Tamaño de la espina Pd3 con respecto a Pd7
124. Tamaño de la espina Pd3 con respecto a Pd8
125. Tamaño de la espina Pd3 con respecto a Pd9
126. Tamaño de la espina Pd4 con respecto a Pd5
127. Tamaño de la espina Pd4 con respecto a Pd6
128. Tamaño de la espina Pd4 con respecto a Pd7
129. Tamaño de la espina Pd4 con respecto a Pd8
130. Tamaño de la espina Pd4 con respecto a Pd9
131. Tamaño de la espina Pd5 con respecto a Pd6
132. Tamaño de la espina Pd5 con respecto a Pd7
133. Tamaño de la espina Pd5 con respecto a Pd8
134. Tamaño de la espina Pd5 con respecto a Pd9
135. Tamaño de la espina Pd6 con respecto a Pd7
136. Tamaño de la espina Pd6 con respecto a Pd8
137. Tamaño de la espina Pd6 con respecto a Pd9
138. Tamaño de la espina Pd7 con respecto a Pd8
139. Tamaño de la espina Pd7 con respecto a Pd9
140. Tamaño de la espina Pd8 con respecto a Pd9
141. Tamaño de la espina Pv1 con respecto a Pv2
142. Tamaño de la espina Pv1 con respecto a Pv3

143. Tamaño de la espina Pv1 con respecto a Pv4
144. Tamaño de la espina Pv1 con respecto a Pv5
145. Tamaño de la espina Pv1 con respecto a Pv6
146. Tamaño de la espina Pv1 con respecto a Pv7
147. Tamaño de la espina Pv1 con respecto a Pv8
148. Tamaño de la espina Pv1 con respecto a Pv9
149. Tamaño de la espina Pv2 con respecto a Pv3
150. Tamaño de la espina Pv2 con respecto a F4
151. Tamaño de la espina Pv2 con respecto a Pv5
152. Tamaño de la espina Pv2 con respecto a Pv6
153. Tamaño de la espina Pv2 con respecto a Pv7
154. Tamaño de la espina Pv2 con respecto a Pv8
155. Tamaño de la espina Pv2 con respecto a Pv9
156. Tamaño de la espina Pv3 con respecto a Pv4
157. Tamaño de la espina Pv3 con respecto a Pv5
158. Tamaño de la espina Pv3 con respecto a Pv6
159. Tamaño de la espina Pv3 con respecto a Pv7
160. Tamaño de la espina Pv3 con respecto a Pv8
161. Tamaño de la espina Pv3 con respecto a Pv9
162. Tamaño de la espina Pv4 con respecto a Pv5
163. Tamaño de la espina Pv4 con respecto a Pv6
164. Tamaño de la espina Pv4 con respecto a Pv7
165. Tamaño de la espina Pv4 con respecto a Pv8
166. Tamaño de la espina Pv4 con respecto a Pv9
167. Tamaño de la espina Pv5 con respecto a Pv6
168. Tamaño de la espina Pv5 con respecto a Pv7
169. Tamaño de la espina Pv5 con respecto a Pv8
170. Tamaño de la espina Pv5 con respecto a Pv9
171. Tamaño de la espina Pv6 con respecto a Pv7
172. Tamaño de la espina Pv6 con respecto a Pv8
173. Tamaño de la espina Pv6 con respecto a Pv9

- 174. Tamaño de la espina Pv7 con respecto a Pv8
- 175. Tamaño de la espina Pv7 con respecto a Pv9
- 176. Tamaño de la espina Pv8 con respecto a Pv9

### APÉNDICE III. MATRIZ Y EJEMPLARES DEPOSITARIOS

A continuación se reproduce la matriz de caracteres analizada. Se enlistan los estados de carácter por terminal, especificando la grafía con la que aparece en los cladogramas y el o los ejemplares depositarios empleados en la codificación.

#### Matriz

Caracteres 0-64

	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60
Heterophrynus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Acanthophrynus	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
P. asperatipes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
P. garridoi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
P. operculatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
P. longipes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. aztecus	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. baeops	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. chacmool	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. chiztun	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. cubensis	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. emaciatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. grubbsi	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. laevifrons	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. leptus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. macrops	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. mexicanus	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. pococki	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. raptator	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. redelli	0	2	1	3	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. robustus	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. velmae	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. viridiceps	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. williamsi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. sp. nov. 3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. sp. nov. 5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. sp. nov. 4	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. sp. nov. 2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Pa. sp. nov. 1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1

Carácteres 65-129

65	70	75	80	85	90	95	100	105	110	115	120	125																
0-11--1-11-----11--100-011-11-11--1000-000-00-012-0-211--111	1111110111000000101111001001000101111001000001--00101--2111--111-	1111110101202000200111001001000111111001-----000001-01011-1111	1111112111202000200111001000000101111001000000-000001-21111-1111	111111011120200020011100100101111111001-----00000010001111111	1111110111000000100111001001000101111001-----00000110101111111	111111111101010000111001001110111111001000000000001111111111011	1111111111011101011110110011101111110110000000100001111111111211	111111111101110001111011001110111111001000000000000111111111011	11111111110111000011100100101011111011000000020000211111111211	111111111101110000111001001112111111001000000010000111111111011	11111111110101000011100100101012111101100000011001011111111011	11111111112011101111101100201011111011000000110000111111111211	111111111101010000111011001010111111001000000010010011111111011	111111211110100000111001001111111100100000011001011111111011	1111112111101210000111011001011111101100000011001011111111011	11111111110120000011100100111211111100100000001001011111111011	111111111101010000111011001010111111001000000010000111111111011	11111121111010000111011001010101111100100000011001011111111011	11111111112011101111101100111011111011-----0000011111111011	1111112111000000101111001001010111111001000000010000011111111211	111111111101110111110110010101111101100000000010211111111211	1111112111000000001110110011111111111000000110210111111111211	1111111111012100001110110000101111101100000011001011111111011	111111111101110100111001001010101110110000000002011111111011	1111111111012101011110010010101111101100000000000011111111211	1111111111011101111101111010001110111110110000000000211111111211	11111111110121010111101100111011111100100000001000011111111011	11111111110121000011100100121011111100100000001002011111111011

Carácteres 130-176

130	135	140	145	150	155	160	165	170	175																			
-----11-0--0--0--00--0--11-----11-----1	-01--1-----011010001101101002000010001121000001	-011-11-1-----0-101-----121---011	-011-11-1--00000001101201000000020001101000011	10111111110--00000--01101-----1111000011	10111111111-----1101201002000010001121000011	1011111111102-000001-01001-00000-----1101000011	1011111111102-000001-02000-00000-----1101000011	10111111111-----01000-----1101000011	1011111111100-000001-02000-00000-----1101000011	101111111110--00000--01000-----1101000011	1021111111100-000001-01001-02000-----1101000011	1011111111100-000001-00000-00000-----1101000011	10011111111011000001101000200000000001101000011	10211111111011010001101001101000000001101000011	1001111111110--00000--01001-----1121000011	10111111111-----02000-00000-----1101000011	1011111111100-000001-01000-00000-----1101000011	1021111111100-000001-01201-00000-----1121000011	10011111111-----1101000011	10011111111022000001101002200000000001101000011	1021111111100-000001-00000-00000-----1201000021	10211111111000000001101201100000000001101000011	10211111111000000001101201100000000001121000011	10211111111000000001101002200000000001121000011	10111111111000000001101000100000000001101000011	1011111111101-000001-01000-00000-----1101000011	1011111111101-000001-01002-00000-----1101000011	10111111111021000001101000100000000001101000021

## Ejemplares depositarios

Nombre científico: *Heterophrynus batesi* (Butler)

Depositarios: 1 ♀: AMNH. French Guiana, Kaw mountains, Found in opening of cave March, 1997 Coll.: J. Huff y R. West.

Nombre científico: *Acanthophrynus coronatus* Butler

Depositarios: 1 ♀: CNAN-A00001. Amatepec, México. Septiembre 29, 1979. G. Ceballos.

Nombre científico: *Phrynus asperatipes* Wood

Depositarios: 1 ♀: CNAN-A00085. Isla San Marcos, Baja California Sur. Laura Cervantes. 14 Agosto 1986.

Nombre científico: *Phrynus garridoi* Armas

Depositarios: 1 ♀: CNAN-A00110. 5 km al oeste de Puerto Marqués, Guerrero, México. 21 Julio de 1985, W. López Forment.

Nombre científico: *Phrynus operculatus* Pocock

Depositarios: 1 ♂: NHML-Sintipo. Guatemala, Sarg (c.)

Nombre científico: *Phrynus longipes*

Depositarios: AMNH: 2 ♀♀, Puerto Rico: Las Limas Nature Reserve, 18°2.035'N, 66°6.012'W. 11. Aug. 2005. Lauren Esposito

Nombre científico: *Paraphrynus aztecus* (Pocock)

Depositario: 2 ♀♀: AMNH. Cueva Cerro Hueco, 3 km SE Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, Méx. 18 Aug, 1967. J. Reddell, J. Fish, M. Tandy.

Nombre científico: *Paraphrynus baeops* Mullinex

Depositario: 1 ♀: AMNH- Holotipo. Sótano de Vázquez. 10 km SE Ocampo, Tamaulipas, México. 29 Dec. 1972, Roy Jameson, Paul Duncan.

Nombre científico: *Paraphrynus chacmool* Rowland

Depositario: 1 ♂: AMNH- Holotipo. Actun Kaua, Yucatán, Mexico. 23 August 1972. R. W. Mitchell, L. Cooke

Nombre científico: *Paraphrynus chiztun* Rowland

Depositario: 1 ♂: AMNH- Holotipo. Las Grutas de Coconá, Teapa, Tabasco. August 1, 1948. Goodnight

Etiqueta: *Pa.cubensis*

Nombre científico: *Paraphrynus cubensis* Quintero

Depositario: 1♀: AMNH. E. I. A. –Habana. 39 3-6-43. Aleman Col.  
 Nombre científico: *Paraphrynus emaciatus* Mullinex  
 Depositario: 1♂: AMNH- Holotipo. Guatemala: Cemetery cave, Lanquin, Alta Verapaz, elev. 1022. Brother N. Sullivan.  
 Nombre científico: *Paraphrynus grubbsi* Cokendolpher y Sissom  
 Depositario: 1♀: TMM-8643, Paratipo. Sótano de San Agustín, San Agustín, 5 km SE Huautla de Jiménez, April, 1987. A. G. Grubbs. J. Smith, E. Holiday  
 Nombre científico: *Paraphrynus laevifrons* (Pocock)  
 Depositarios: 1♀: NHML- Holotipo. West Coast of America, probably Ecuador or Colombia. Officers of H. M. ships Herald and Pandora.  
 Nombre científico: *Paraphrynus leptus* Mullinex  
 Depositario: 1♂: AMNH-Holotipo. Yecopan, Guatemala. Coll. Elishowitz, October 8, 1944.  
 Nombre científico: *Paraphrynus macrops* (Pocock)  
 Depositarios: 1♀: NHML Tipo. S. America.  
 Nombre científico: *Paraphrynus mexicanus* (Bilimek)  
 Depositario: 1♀: TMM-8646. Grutas de Cacahuamilpa, Guerrero.  
 Nombre científico: *Paraphrynus pococki* Mullinex  
 Depositario: Mexico: 1♀: AMNH- Holotipo. Tamaulipas: Cueva de la Florida, 10 mi SW Mante, Feb. 2, 1968. W. Russell.  
 Nombre científico: *Paraphrynus raptator* (Pocock)  
 Depositario: 1♂: NHML- Holotipo. Teapa in Tabasco. H. H. Smith (cap.)  
 Nombre científico: *Paraphrynus reddelli* Mullinex  
 Depositarios: 1♀: AMNH-Holotipo. Actún Loltun, 7 km SSW Oxkutzcab, Yucatán, Mexico, 25-26, July 1975. James Reddell, Andrew Grubbs, David McKenzie, Suzanne Wiley.  
 Nombre científico: *Paraphrynus robustus* (Franganillo)  
 Depositarios: 1♂: AMNH (Holotipo de *Paraphrynus astes* Mullinex). Cueva de las Cucarachas, Patana, Baracoa, Oriente.  
 Nombre científico: *Paraphrynus velmae*

Depositario: 1♂: AMNH-Alotipo. San Luis Potosí: Sótano de Huitzimolotitla, 2km S of Tlamaya and about 10 km north of Xilitla. January 24, 1964. Terry Raines and Tommy Phillips. In mud room at 9,000' from entrance.

Nombre científico: *Paraphrynus viridiceps* (Pocock)

Depositario: 1♀: AMNH. Bahamas, B. W. 9 New Providence. Huerto cave 4 mi SW Nassau. April 8, 1953 #272 Hayden; Rabb.

Nombre científico: *Paraphrynus williamsi* Mullinex

Depositario: 1♀: AMNH- Holotipo. Grutas de Zapaluta, 4 mi SE Zapaluta, Chiapas, Mex. 20 Aug. 1967, J Reddell, J. Fish, T. Evans.

Nombre científico: *Paraphrynus* sp. nov. 3.

Depositario: 1♂: CNAN-Holotipo. MEXICO: Yucatán: Cueva del Pozo de Ku Uicab, 0.5 Km N Quintana Roo plaza UTM WGS84: 330137, 2308711292 (20.87080, -88.63285) March 2007. J Fant, R. Reddell, M. Reyes

Nombre científico: *Paraphrynus* sp. nov. 5

Depositario: 1♀: CNAN-Holotipo. 1001-Martín Regalado C. N. 6-mzo- 05 San José Tenango, Teotitlán Cañada Oaxaca. En la Cueva

Nombre científico: *Paraphrynus* sp. nov. 4 sp. nov.

Depositario: 1♂: CNAN-Holotipo. Sumidero de Atichayan (Sur), Cuetzalan, Puebla, México. 20 de Enero de 1981. Joseph Lieber.

Nombre científico: *Paraphrynus* sp. nov. 2

Depositario: 1♂: CNAN-Holotipo. Grutas de Atoyac, Veracruz México, 29-III-66.

Nombre científico: *Paraphrynus* sp. nov. 1 sp. nov.

Depositario: 1♀: CNAN-Holotipo. Zara 721-México: Sonora: Hermosillo: Cueva de Santa Marta. 26 -Feb-2006 NAD27 12 505423 3215099 (29.06419, -110.94429), elev. 211 m. Peter Sprouse, Jean Krejca.