



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA DEL
GÉNERO *ACERATOPHALLUS*
(DIPLOPODA: POLYDESMIDA:
RHACHODESMIDAE)

TESIS

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

P R E S E N T A

MIGUEL ÁNGEL HERNÁNDEZ PATRICIO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Juan Bibiano Morales Malacara

COMITÉ TUTOR: Dr. Santiago Zaragoza Caballero
Dr. Atilano Contreras Ramos



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA DEL
GÉNERO *ACERATOPHALLUS*
(DIPLOPODA: POLYDESMIDA:
RHACHODESMIDAE)

TESIS

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

P R E S E N T A

MIGUEL ÁNGEL HERNÁNDEZ PATRICIO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Juan Bibiano Morales Malacara

COMITÉ TUTOR: Dr. Santiago Zaragoza Caballero
Dr. Atilano Contreras Ramos



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

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

OFICIO FCIE/DEP/409/12

ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **11 de junio de 2012** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)** del (la) alumno (a) **HERNÁNDEZ PATRICIO MIGUEL ÁNGEL** con número de cuenta **300218806** con la tesis titulada "**Taxonomía y Sistemática del género *Aceratophallus* (Diplopoda: Polydesmida: Rhachodesmidae)**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. JUAN BIBIANO MORALES MALACARA:**

Presidente: DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO
Vocal: DR. JULIÁN BUENO VILLEGAS
Secretario: DR. FERNANDO ÁLVAREZ PADILLA
Suplente: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES
Suplente: DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 28 de agosto de 2012

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



MCAA/MJFM/ASR/ipp

AGRADECIMIENTOS:

Al POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS, UNAM

CONACYT: Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la beca otorgada durante mis estudios de maestría.

CONACYT y PAEP (Programa de Apoyo para Estudios de Posgrado): Por los apoyos económicos para asistir a la estancia en el National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM), Washington D.C., U. S. A.

A los siguientes proyectos y sus responsables por el apoyo en el trabajo de campo:

PROYECTO: IN226010. Diversidad y distribución de ácaros ectoparásitos de murciélagos Filostomoideos en el neotrópico de México. Financiado por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico a través de PAPIIT, México.

A LOS MIEMBRO DEL COMITÉ TUTORAL:

Dr. Juan Bibiano Morales Malacara

Dr. Santiago Zaragoza Caballero

Dr. Atilano Contreras Ramos

Agradecimientos a título personal

A los integrantes del Comité Tutorial: Dr. Juan B. Morales Malacara del Laboratorio de Acarología, Facultad de Ciencias, UNAM, Dr. Santiago Zaragoza Caballero y al Dr. Atilano Contreras Ramos de la Colección Nacional de Insectos (CNIN), Instituto de Biología, UNAM por el apoyo brindado para la realización de este proyecto, por la revisión, aportaciones, comentarios y correcciones en los tutorales semestrales que estructuraron la presente tesis.

Al Dr. Fernando Álvarez Padilla del Laboratorio de Acarología, Facultad de Ciencias, UNAM por la revisión minuciosa del escrito, por su apoyo y sugerencias para la realización del análisis filogenético y mejorar este trabajo.

Al Dr. Julián Bueno Villegas por las sugerencias al escrito, la literatura proporcionada sobre la familia Rhachodesmidae y permitir la revisión de racodésmidos en la Colección de Myriapoda del Área Académica de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (My-UAEH), Pachuca, Hidalgo, México.

A la Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, Campus Juriquilla, por aceptar ser parte del jurado y la revisión minuciosa realizada al escrito de tesis.

A la Biól. Griselda Montiel Parra y Dra. Tila M. Pérez O. de la Colección Nacional de Ácaros y Colección Nacional de Arácnidos, Instituto de Biología, UNAM (CNAN) por el préstamo de ejemplares depositados en la colección.

Al Dr. Jorge L. León Cortés Director de la Unidad y responsable de la Colección Entomológica y al M. en C. Benigno Gómez y Gómez coordinador de colecciones biológicas, El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal, Chiapas (ECOSUR), por el préstamo de ejemplares depositados en la colección.

A la Dra. Ma. Magdalena Vázquez González de la Colección de Microartrópodos Edáficos, Universidad de Quintana Roo, Chetumal, Quintana Roo (CME-UQROO), por el préstamo de ejemplares depositados en la colección.

Al Dr. José Palacios Vargas del Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Facultad de Ciencias, UNAM (LESM), por el préstamo de ejemplares depositados en el laboratorio.

Al Dr. Miguel Ángel Morón Ríos de la Colección Entomológica IEXA, Instituto de Ecología de Xalapa, Veracruz (INECOL), por el préstamo de ejemplares depositados en la colección.

Al Dr. Saúl Sánchez Soto del Colegio de Posgraduados campus Tabasco por el apoyo en el campo para la búsqueda de localidades tipo y ejemplares en el estado de Tabasco.

Al Dr. Jonathan A. Coddington y Dana DeRoche por el apoyo para realizar la estancia de investigación y revisar los holotipos de las especies de la familia Rhachodesmidae en el National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM), Washington D.C., U. S. A.

Al Dr. Peter Schwendinger del Muséum d'Histoire Naturelle, Geneva (MHNG), por el préstamo del holotipo de *Aceratophallus unicolor* Carl, 1902, para su revisión.

Al Curatorial Staff Jason D. Weintraub del Department of Entomology, Academy of Natural Sciences, Philadelphia (ANSP), por el préstamo del holotipo de *Aceratophallus guatemalae* Chamberlin, 1947, para su revisión.

Al Dr. Gonzalo Giribet y Laura Leibensperger Museum of Comparative Zoology, Invertebrate Department, Harvard University, Cambridge (MCZ), por el préstamo del holotipo de *Aceratophallus scutigeroideus* Shear, 1974. Chamberlin, 1947, para su revisión.

A la Dra. Verena Stagl y Edmund Schiller del Naturhistorisches Museum Wien, Austria (NHMW) por los datos y las fotos de los ejemplares de *Neoleptodesmus josefinus*, Attems, 1944, *Aceratophallus lamellifer* Brölemann, 1905, y *Aceratophallus dux* Chamberlin, 1914, para su revisión.

Al Dr. Peter Jäger y Julia Altmann Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Arachnologie, Senckenberganlage (SMF), por el préstamo de los ejemplares de *Aceratophallus dux* Chamberlin, 1914, para su revisión.

A la M. Rec. Nat. y C. Agro. Rita Vargas asistente de la colección de invertebrados del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica (MZUCR), por las facilidades para realizar la estancia de investigación y por proporcionar las coordenadas de las localidades ubicadas en Costa Rica.

Al entomólogo José Joaquín Montero Ramírez y Braulio Hernández Bogantes del Instituto Nacional de Biodiversidad de Costa Rica (INBio), por las facilidades para el acceso y la manipulación de los ejemplares depositados en la colección.

A la Biól. Gabriela Morales Luque del Instituto de Geografía, UNAM, por el apoyo y la ayuda para la realización de los mapas de distribución del género *Aceratophallus* y las especies presentadas en este trabajo.

ÍNDICE

Resumen en español	1
Resumen en inglés (Abstract)	2
INTRODUCCIÓN	3
Clase Diplopoda	4
Clase Diplopoda en México	8
Familia Rhachodesmidae	9
Morfología	12
Historia taxonómica	13
Género <i>Aceratophallus</i>	16
JUSTIFICACIÓN	17
OBJETIVOS	18
MATERIAL Y MÉTODO	19
Revisión de colecciones	19
Trabajo de campo	20
Revisión bibliográfica y trabajo taxonómico	20
Mapas y Bases de datos	21
Análisis cladístico	22
RESULTADOS	23
DISCUSIÓN	117
CONCLUSIONES	121
LITERATURA CITADA	123
APÉNDICE 1	127
APÉNDICE 2	131

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Distribución de los géneros y especies de la familia Rhachodesmidae.	9
Cuadro 2. Registros del género <i>Aceratophallus</i> .	16
Cuadro 3. Instituciones que resguardan los holotipos del género <i>Aceratophallus</i> .	20
Cuadro 4. Caracteres, estados de carácter y codificación utilizados en el análisis cladístico.	111
Cuadro 5. Matriz de datos utilizada en el análisis cladístico.	113

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Cabeza y tres primeros segmentos, últimos cuatro segmentos terminales del tronco y el segmento terminal.....	4
Figura 2. Cabeza de Polydesmida (vista frontal).....	5
Figura 3. Antena típica de Rhachodesmidae.....	5
Figura 4. Gnatoquilario de <i>Aceratophallus</i>	5
Figura 5. Cabeza de Polydesmida (vista lateral).....	5
Figura 6. Diplosegmento de Rhachodesmidae macho (vista dorsal).....	6
Figura 7. Séptimo segmento de Rhachodesmidae macho (vista transversal).....	6
Figura 8. Segmento terminal A) vista ventral, B) vista lateral.....	7
Figura 9. Pata típica de Rhachodesmidae.....	7
Figura 10. Gonópodo y vista ventral del séptimo segmento de Rhachodesmidae macho.....	8
Figura 11. Distribución de la familia Rhachodesmidae en México.....	11
Figura 12. Vista ventral de gonopófisis de <i>Aceratophallus maya</i>	13
Figura 13. Vista ventral del gonópodo izquierdo del macho de <i>Aceratophallus</i> sp. A.....	13
Figura 14. Vista ventral del gonópodo izquierdo del macho de <i>Aceratophallus</i> sp. B.....	17
Figura 15. Distribución del género <i>Aceratophallus</i>	26
Figura 16. Distribución de <i>Aceratophallus calcehtokanus</i>	32
Figura 17. Gonópodo de <i>Aceratophallus calcehtokanus</i>	34
Figura 18. Distribución de <i>Aceratophallus dux</i>	36
Figura 19. Gonópodo de <i>Aceratophallus dux</i>	38
Figura 20. Distribución de <i>Aceratophallus granulifer</i>	40
Figura 21. Gonópodo de <i>Aceratophallus granulifer</i>	42
Figura 22. Distribución de <i>Aceratophallus guatemalae</i>	45
Figura 23. Gonópodo de <i>Aceratophallus guatemalae</i>	47
Figura 24. Distribución de <i>Aceratophallus hoctunanus</i>	49
Figura 25. Gonópodo de <i>Aceratophallus hoctunanus</i>	50
Figura 26. Distribución de <i>Aceratophallus lamellifer</i>	53
Figura 27. Gonópodo de <i>Aceratophallus lamellifer</i>	55

Figura 28.	Distribución de <i>Aceratophallus maya</i>	58
Figura 29.	Gonópodo de <i>Aceratophallus maya</i>	60
Figura 30.	Distribución de <i>Aceratophallus oxkutzcabus</i>	63
Figura 31.	Gonópodo de <i>Aceratophallus oxkutzcabus</i>	65
Figura 32.	Distribución de <i>Aceratophallus quadratus</i>	67
Figura 33.	Gonópodo de <i>Aceratophallus quadratus</i>	69
Figura 34.	Distribución de <i>Aceratophallus scutigeroideis</i>	71
Figura 35.	Gonópodo de <i>Aceratophallus scutigeroideis</i>	73
Figura 36.	Distribución de <i>Aceratophallus sumucus</i>	75
Figura 37.	Gonópodo de <i>Aceratophallus sumucus</i>	77
Figura 38.	Distribución de <i>Aceratophallus unicolor</i>	80
Figura 39.	Gonópodo de <i>Aceratophallus unicolor</i>	82
Figura 40.	Distribución de <i>Aceratophallus</i> sp. A.....	85
Figura 41.	Gonópodo de <i>Aceratophallus</i> sp. A.....	87
Figura 42.	Distribución de <i>Aceratophallus</i> sp. B.....	89
Figura 43.	Gonópodo de <i>Aceratophallus</i> sp. B.....	90
Figura 44.	Distribución de <i>Aceratophallus</i> sp. C.....	92
Figura 45.	Gonópodo de <i>Aceratophallus</i> sp. C.....	94
Figura 46.	Distribución de <i>Aceratophallus</i> sp. D.....	96
Figura 47.	Gonópodo de <i>Aceratophallus</i> sp. D.....	98
Figura 48.	Distribución de <i>Aceratophallus</i> sp. E.....	100
Figura 49.	Gonópodo de <i>Aceratophallus</i> sp. E.....	102
Figura 50.	Distribución de <i>Aceratophallus</i> sp. F.....	104
Figura 51.	Gonópodo de <i>Aceratophallus</i> sp. F.....	106
Figura 52.	Distribución de <i>Aceratophallus</i> sp. G.....	108
Figura 53.	Gonópodo de <i>Aceratophallus</i> sp. G.....	110
Figura 54.	Cladograma del análisis filogenético de las especies del género <i>Aceratophallus</i>	114

Resumen en español

Se realiza la primera revisión del género *Aceratophallus* Carl, 1902, con las 12 especies descritas y siete nuevas entidades específicas, aún por describir formalmente. Se hace evidente la subestimación de la diversidad de las especies que componen a Rhachodesmidae y, en particular, al género *Aceratophallus*. Se aporta información sobre las estructuras de los ejemplares, detalles de las variaciones morfológicas en el género *Aceratophallus*, así como se también, corrobora y estandariza la nomenclatura de estructuras morfológicas. Además, se presenta la primera clave taxonómica donde se incluyen a todas las especies del género previamente descritas y a las entidades específicas propuestas en esta revisión. Se incorpora información sobre la distribución del género y se observa que aún es desconocida en distintas regiones de México y Centroamérica, en particular en los países de Belice, Honduras y Panamá. Dentro del material colectado y examinado, se anexan nuevos registros. La única especie verificada en su localidad tipo es *A. calcehtokanus*, por lo que aún hace falta corroborar la distribución de las especies previamente descritas en sus localidades tipo.

Además de la revisión taxonómica, se realizó el primer análisis filogenético del género *Aceratophallus*, en el que se incluye a las 12 especies descritas, siete entidades específicas propuestas y representantes de nueve de los 17 géneros que componen a la familia. El análisis puso a prueba la monofilia del género utilizando datos morfológicos, bajo las premisas del método cladístico. Los resultados de este análisis indican que se recuperó a las especies del género *Aceratophallus* dentro del mayor clado obtenido, lo que se podría inferir como un grupo monofilético. Sin embargo, basados en los datos analizados, este grupo no está representando un grupo natural en virtud de que se adicionan algunos grupos externos al grupo interno. Por ello, el cladograma obtenido sugiere que el género *Aceratophallus* es monofiléticamente más amplio, debido a que agrupa a las especies de los géneros *Tancitares*, *Neoleptodesmus* y *Pararhachistes*, los cuales son considerados géneros independientes.

Proponemos una revisión de estos géneros para aclarar las relaciones con el género *Aceratophallus* y determinar si es necesario sinonimizar a estos géneros. Asimismo, se corroboraron algunas de las relaciones mencionadas en las descripciones y redescriptiones de las especies de *Aceratophallus*. Se concluye que hace falta realizar un análisis en que se puedan integrar a todos los géneros que forman parte de la familia y analizar un mayor número de caracteres, de lo cual se podría esperar que se logre obtener una resolución más clara sobre las relaciones que existen al interior de *Aceratophallus*. Esta primera aproximación comienza a mostrar aspectos de las relaciones que existen entre las especies del género.

Resumen en inglés (Abstract)

The first revision of the genus *Aceratophallus* Carl, 1902, with 12 described species and seven new specific entities, yet to be described formally. It becomes clear there is an underestimation of the species diversity that make up Rhachodesmidae and, in particular, genus *Aceratophallus*. This revision provides information on the structure of the specimens, details of the morphological variation in the genus *Aceratophallus* and is also corroborates standardized nomenclature and morphological structures. It also presents the first taxonomic key which includes all previously described species of the genus and the specific entities proposed in this review. It includes information on the distribution of genus and it shows that it is still unknown in different regions of Mexico and Central America, particularly in Belize, Honduras and Panama. Within the material collected and examined, new records are appended. The only species verified from its locality is *A. calcehtokanus*, so it is still needed the confirmation the distribution of previously described species on the localities where first described.

Besides the taxonomic revision, the first phylogenetic analysis of the genus *Aceratophallus* was carried out, which includes 12 described species, seven proposals of specific entities and nine out of 17 representatives genera that make up the family. The analysis tested the monophyly of the genus using morphological data, under the assumptions of cladistic method. The results of this analysis indicate that the species recovered *Aceratophallus* within the larger clade obtained; it could be inferred as a monophyletic group. However, based on revised data, this group does not represent a natural group under which external groups are added to the internal, thus the obtained cladogram suggests that genus *Aceratophallus* is monophyly larger groups because the species of the genera *Tancitares*, *Neoleptodesmus* and *Pararhachistes*, which are considered separate genera.

We propose a revision of these genera to clarify genera relations *Aceratophallus* and determine the need for synonym of these genera. This study also corroborated some of the relationships mentioned in the descriptions and redescriptions of species *Aceratophallus*. We conclude that further analysis is needed that can be integrated in all genres that are part of the family and analyze a larger number of characters, which might give a clearer resolution on relations that exist within *Aceratophallus*. This approach gives the first clues on the relationships between species of the genus.

INTRODUCCIÓN

La Clase Diplopoda es un grupo de artrópodos con más de 12 000 especies reconocidas, agrupadas en 145 familias y 16 órdenes, sin embargo, se estima una diversidad mundial cercana a las 80 000 especies (Adis, 2002; Shelley, 2003; Sierwald & Bond, 2007; Shelley, 2007; Golovatch & Kime, 2009). Su distribución abarca todos los continentes, con excepción de la Antártida (Minelli & Golovatch, 2001; Bueno-Villegas *et al.*, 2004). Los diplópodos son predominantemente edáficos y un componente abundante de la fauna de suelo en regiones tropicales y templadas, además de haber colonizado hábitats extremos y adversos como zonas áridas, montañas, cuevas, suelos profundos, la corteza de árboles, el dosel de los árboles, galerías y nidos de otros organismos (Hoffman, 1990; Golovatch & Kime, 2009). Ellos participan en los procesos de degradación de la materia vegetal (Crawford, 1992), y sus heces liberan componentes nitrogenados al suelo que estimulan la acción microbiana responsable de la degradación química (Anderson & Bignell, 1980; Hättenschwile & Gasser, 2005). A pesar de su importante papel ecológico como detritívoros y de su amplia distribución, son pocos los estudios acerca de su diversidad, morfología, ecología y filogenia (Sierwald & Bond, 2007).

La sistemática se encarga de reconocer y organizar la diversidad en taxones monofiléticos (grupos naturales) a través de caracteres. El supuesto de homología es una hipótesis de monofilia de un grupo (natural). Estos grupos naturales son caracterizados por sinapomorfías u homología (Patterson, 1982, 1988; De Pinna, 1991; Rieppel & Kearney, 2002). Un grupo monofilético está constituido por un conjunto de especies que comparten el mismo ancestro, han evolucionado del mismo linaje y en el mismo escenario geográfico, por lo tanto, representa al conjunto de especies derivados de un ancestro común. Cada grupo monofilético se reconoce por ciertos caracteres específicos (novedades evolutivas), que se dieron durante la evolución de una especie, y ésta a su vez los heredó a todos sus descendientes, los cuales pueden evolucionar hacia especies distintas y reconocerse por caracteres únicos (Hennig, 1968; Llorente, 1991).

Clase Diplopoda

La Clase Diplopoda se distinguen del resto de los miriápodos por sinapomorfías, como la forma de la cabeza, forma del cuerpo, número de segmentos, número de patas por segmento y la posición de los apéndices copuladores en los machos (Shelley, 1999). Los diplosegmentos, espermatozoides sin flagelo y cuatro o más conos sensoriales en las antenas, son las principales características que los agrupa; se originan por la fusión de dos segmentos que forman un anillo del cuerpo con dos pares de patas. Los primeros cuatro segmentos después de la cabeza, presentan uno o ningún par de patas, a estos se les denominan haplosegmentos (Janssen *et al.*, 2006; Sierwald & Bond, 2007). El cuerpo de los diplópodos se divide en dos tagmas: cabeza y tronco, éste último de un número variable de segmentos y un segmento terminal o pigidial, donde se encuentra el ano (Hoffman, 1990) (Fig. 1).

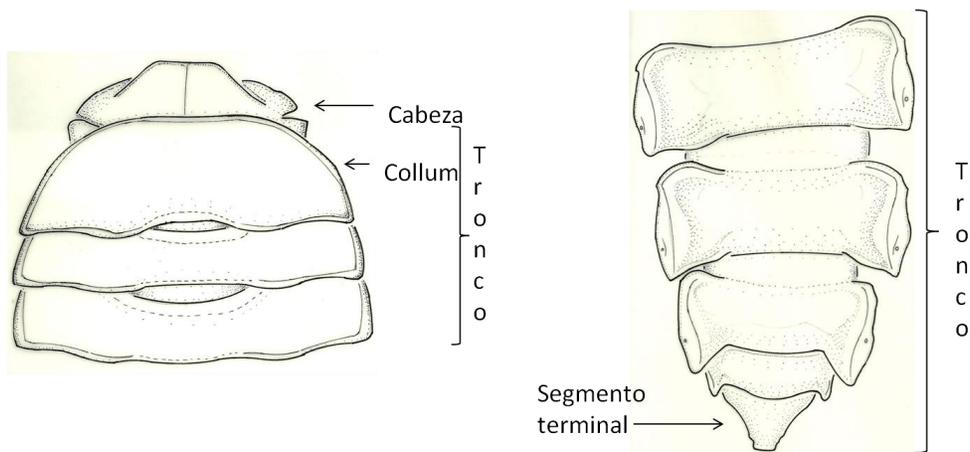


Figura 1. Cabeza y tres primeros segmentos, últimos cuatro segmentos terminales del tronco y el segmento terminal.

La cabeza está formada por el hipocráneo, la región frontal, el cíleo y el labro (Fig. 2). Presenta un par de antenas con siete antenómeros (artejos) y generalmente cuatro conos sensoriales (Fig. 3) en el último antenómero (Hoffman, 1990). Los ocelos pueden o no estar presentes, en el primer caso presentan desde uno hasta 90 (Hopkin & Read, 1992), se agrupan en un conjunto denominado *ocelaria*, adquiriendo la forma ovoide, subtriángular (Hoffman, 1990) o lineal (Bueno-

Villegas, com. pers.). Las partes bucales son un par de mandíbulas y un gnatoquilario (Hoffman, 1990); éste último es una plana formada por la fusión del mentón, promentón, lamelas linguales, estipes y papilas (Fig. 4). En algunos órdenes se presenta el órgano de Tömösvarly, que se ubica lateralmente entre la base de las antenas y los ocelos (Hopkin & Read, 1992; Hennig, 1906 En: Sierwald & Bond, 2007; Fig. 5).

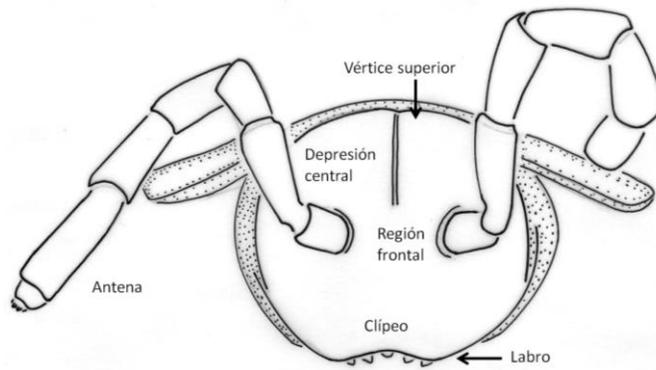


Figura 2. Cabeza de Polydesmida (vista frontal).

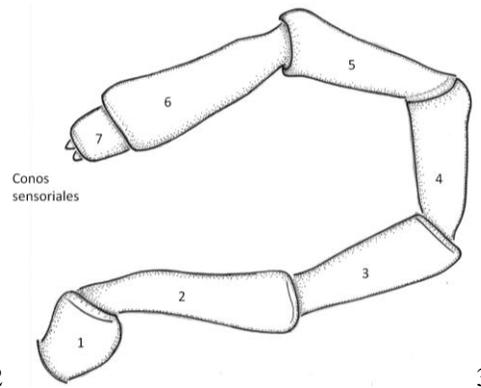


Figura 3. Antena típica de Rhachodesmidae.

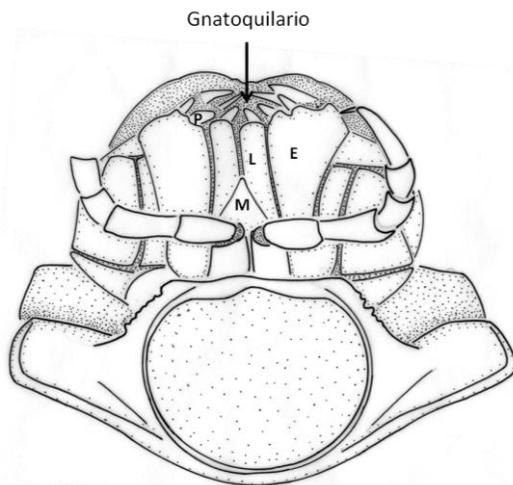


Figura 4. Gnatoquilario de *Aceratophallus calcehtokanus*. (M= Mentón, L= Lamelas linguales, E= Estipes, P= Papilas).

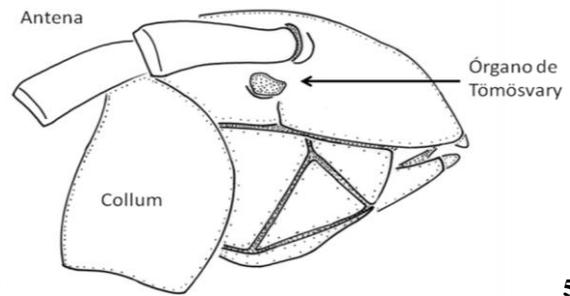


Figura 5. Cabeza de Polydesmida (vista lateral).

El tronco es de forma alargada, cilíndrica o aplanada, compuesto de cuatro haplosegmentos y un número variable de diplosegmentos. El collum segmento después de la cabeza no presenta apéndices asociados (Fig. 5). Los tres segmentos siguientes presentan un par de patas en cada uno. Los diplosegmentos presentan una parte anterior (prozonito) y una posterior (metazonita) (Fig. 6). La parte lateral del el quinto o sexto metazonita se abre el ozoporo, que es el orificio de salida de una glándula interna. En otros grupos los ozoporos se abren en el tercer metazonita (Hoffman, 1990; Bueno-Villegas *et al.*, 2004; Sierwald & Bond, 2007). En algunos grupos, el metazonita forma una extensión lateral de tamaño variable denominada paranoto (Hoffman, 1990; Fig. 7). El segmento terminal o pigidio, no presenta apéndices y está formado por los paraproctos (valvas anales), un epiprocto (proyección dorsal) sobre los paraproctos, y en ocasiones, por un hipoprocto (placa ventral) (Hoffman, 1990; Figs. 8A, 8B).

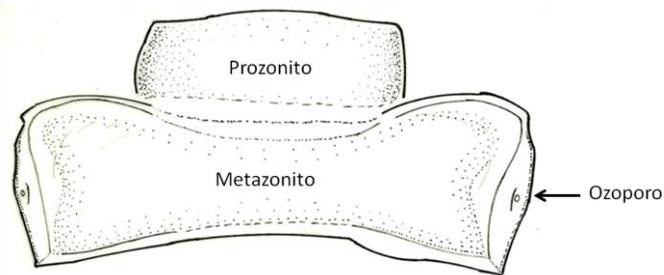


Figura 6. Diplosegmento de Rhachodesmidae macho (vista dorsal).

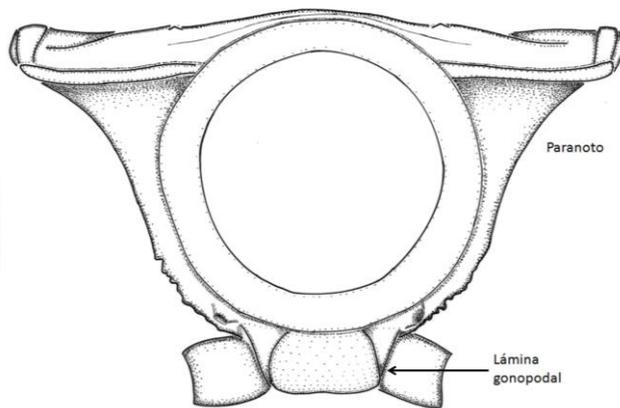


Figura 7. Séptimo segmento de Rhachodesmidae macho (vista transversal).

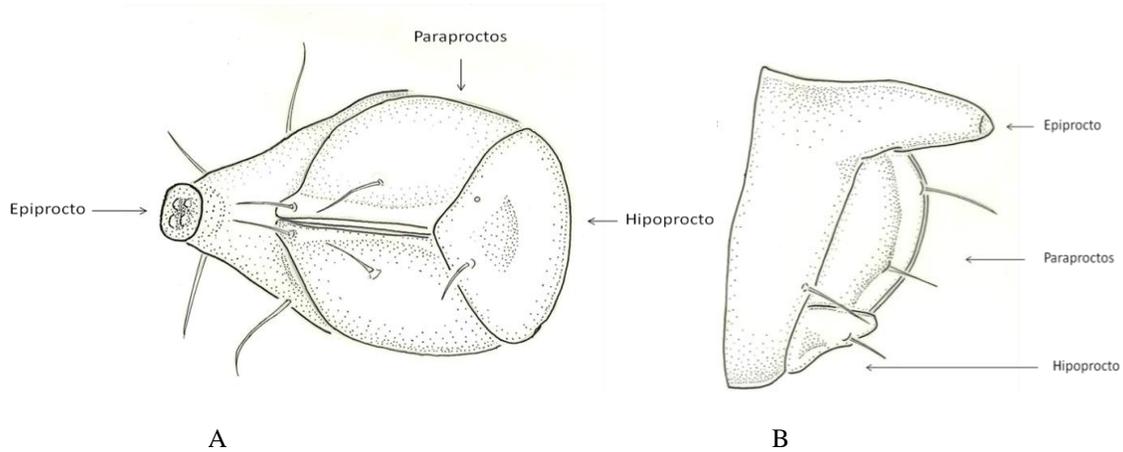


Figura 8. Segmento terminal A) vista ventral, B) vista lateral.

Las patas se componen de siete podómeros (artejos) que son la coxa, prefémur, fémur, postfémur, tibia y tarso, éste último con una o dos uñas tarsales (Hoffman, 1990; Bueno-Villegas *et al.*, 2004; Sierwald & Bond, 2007; Fig. 9). En Polydesmida el trocánter se encuentra reducido y esta fusionado a la coxa (Mesibov, 2011). Las gónadas se abren en el tercer segmento, sobre o detrás del segundo par de patas. En machos se presentan gonópodos, apéndices modificados para la transferencia de espermatozoides. Éstos son la modificación del primero, el segundo o los dos pares de patas del séptimo segmento (Figs. 10A y 10B). En algunos grupos, se modifican el segundo par del sexto, o el primero del octavo segmento (Bueno-Villegas, 1996; Sierwald & Bond, 2007). En algunos órdenes, los dos o tres últimos pares de patas también se modifican, como abrazaderas (terópodos), que intervienen en la cópula para sujetar a la hembra (Hoffman, 1990). La fecundación es interna y la hembra pone un número variable de huevos (Hoffman, 1990).

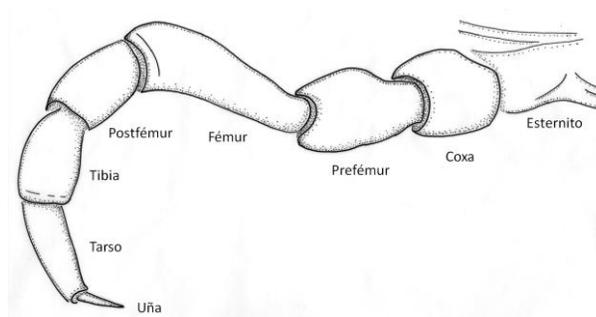
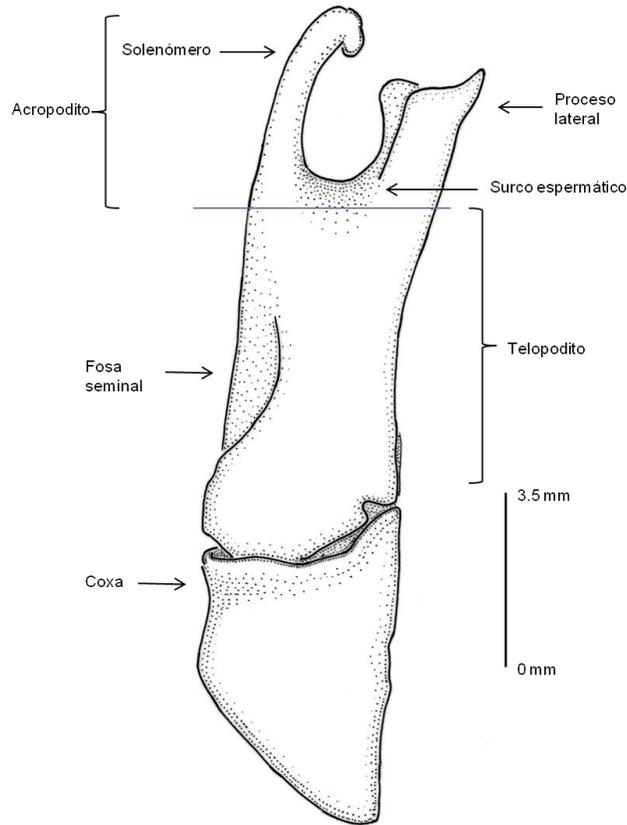
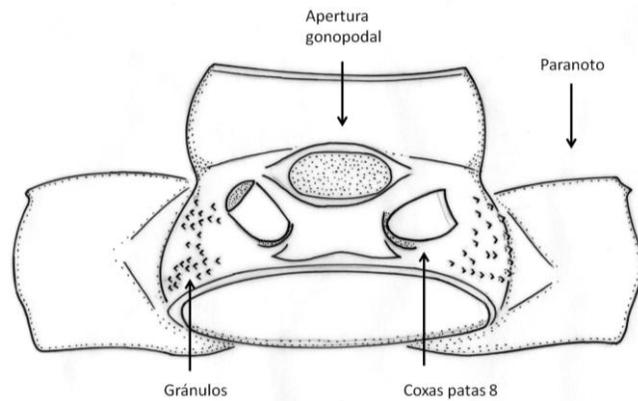


Figura 9. Pata típica de Rhachodesmidae.



A



B

Figura 10. Gonópodo y vista ventral del séptimo segmento de *Rhachodesmidae* macho.

Clase Diplopoda en México

En México, se registran 14 órdenes, 39 familias, 117 géneros y 500 especies de diplópodos. Se registran en todos los estados, con excepción del estado de Aguascalientes que carece de registros (Bueno-Villegas *et al.*, 2004). Los estados con mayor número de registros son Veracruz, Chiapas y

Nuevo León (Bueno-Villegas *et al.*, 2004; Cupul-Magaña & Bueno-Villegas, 2006). De los órdenes registrados en México, el orden Polydesmida es el mejor representado y el más estudiado con 13 familias, 59 géneros y 273 especies (Bueno-Villegas *et al.*, 2004; Bueno-Villegas *et al.*, 2008).

Familia Rhachodesmidae

La familia Rhachodesmidae Carl, 1903, es una de las familias que conforman el orden Polydesmida (Shelley, 2003). Es endémica de América y su distribución va desde México hasta Costa Rica (Shear, 1973; Golovatch *et al.*, 1995; Hoffman *et al.*, 1996, Hoffman, 1999). Se considera uno de los mayores componentes de la fauna de diplópodos de México y Centroamérica (Shelley, 1997). En esta familia se integran 62 especies en 17 géneros (Hoffman, 1999; Shear, 2011; Cuadro 1).

Cuadro 1. Distribución de los géneros y especies de la familia Rhachodesmidae.

Género	Especie	País	Estados, Departamentos/Provincia	Referencias
<i>Aceratophallus</i>	<i>calcehtokanus</i>	México	YUC	Chamberlin (1938)
	<i>dux</i>	Costa Rica	Cartago	Chamberlin (1914)
	<i>granulifer</i>	Guatemala	San Marcos	Chamberlin (1952); Shear (1974)
	<i>guatemalae</i>	Guatemala	Petén	Chamberlin (1947)
	<i>hoctunanus</i>	México	YUC	Chamberlin (1938)
	<i>lamellifer</i>	Costa Rica	San José	Brölemann (1905)
	<i>maya</i>	Guatemala; México	Petén; CAMP, QROO	Loomis (1964); Bueno-Villegas (2001)
	<i>oxkutzcabus</i>	México	YUC	Chamberlin (1938)
	<i>quadratus</i>	Nicaragua	Chinandega	Loomis (1961)
	<i>scutigerooides</i>	Guatemala; México	Alta Verapaz; CHIS	Shear (1973; 1974)
<i>sumucus</i>	Nicaragua	Zelaya	Chamberlin (1956)	
<i>unicolor</i>	Costa Rica	Cartago, San José	Carl (1902)	
<i>Acutangulus</i>	<i>alius</i>	México	VER	Causey (1973)
	<i>coccineus</i>	México	VER	Humbert & DeSaussure, (1869; 1872)**
	<i>neglectus</i>	México	VER	Humbert & DeSaussure, (1872); Carl (1903)
	<i>pictus</i>	México	VER	Causey (1973)
	<i>sororius</i>	México	VER	Causey (1973)
	sp.* [sic!]	México	VER, QROO, OAX	Bueno-Villegas & Rojas (1999); Bueno-Villegas (2001); Causey (1973).
<i>Ceuthauxus</i>	<i>constans</i>	México	GRO	Causey (1973)
	<i>galeanae</i>	México	NL	Causey (1973)

	<i>mediator</i>	México	NL	Chamberlin (1947); Shear (1973); Reddell (1981)
	<i>morelus</i>	México	MOR	Chamberlin (1943)
	<i>nuevus</i>	México	NL	Chamberlin (1941, 1942b, 1947); Loomis (1968a). Chamberlin (1942b)
	<i>palmitonus</i>	México	NL	
Chromodesmus	<i>granulatus</i>	México	HGO	Loomis (1966)
	<i>planus</i>	México	HGO	Loomis (1976)
	<i>potosianus</i>	México	SLP	Chamberlin (1947); Causey (1973); Loomis (1968b), Reddell & Mitchell (1971); Hoffman (1999).
	<i>viridis</i>	México	TAMPS	Loomis (1976)
	<i>woodruffi</i>	México	HGO	Loomis (1976)
Curodesmus	<i>guatemalensis</i>	Guatemala	San Rafael	Chamberlin (1922)
	<i>vulcani</i>	El Salvador	Santa Ana	Kraus, (1954)
Diuncustoma	<i>cylindricum</i>	México	VER, OAX	Shelley (1997)
Metaphallus	<i>mimus</i>	Guatemala	Chichivac	Chamberlin (1952)
Mexidesmus	<i>harrisoni</i>	México	TAMPS	Causey (1971, 1973); Shear (1973); Loomis (1976); Reddell (1981).
Neoleptodesmus	<i>aztecus</i>	México	VER, PUE	Carl (1903); Pocock (1910); Chamberlin (1943, 1952); Hoffman (1999).
	<i>intermedius</i>	México	VER	Humbert & DeSaussure (1869, 1872)**
	<i>orizabae</i>	México	VER	Humbert & DeSaussure (1869)**
	<i>sumichrasti</i>	México	VER	Humbert & DeSaussure (1869)**; Carl (1903)
	<i>vermiformis</i>	México	VER	DeSaussure (1859)**
	sp.*	México	VER	Bueno-Villegas & Rojas (1999)
Pararhachistes	<i>amblyus</i>	México	GRO	Chamberlin (1942b)
	<i>elevatus</i>	México	GRO	Pocock (1910)
	<i>vertebratus</i>	México	GRO	Pocock (1910)
Rhachidomorpha	<i>adunca</i>	México	VER	Humbert & DeSaussure (1869, 1872)**; Pocock (1910); Causey (1973)
	<i>tarasca</i>	México	VER	DeSaussure (1860)
Rhachodesmus	<i>digitatus</i>	México	OAX, VER	Causey (1973)
	<i>viridis</i>	México	OAX, VER	DeSaussure(1859)**; Causey (1973); Loomis (1968b)
	sp.*	México	OAX	Causey (1973)
Strongylodesmus	<i>conspicuus</i>	México	TAMPS, SLP	Causey (1973)
	<i>cruzanus</i>	México	VER	Chamberlin (1943)
	<i>cyaneus</i>	México	VER	DeSaussure (1859)**; Carl (1903)
	<i>geddesi</i>	México	HGO	Pocock (1910); Causey (1973)
Tancitares	<i>michoacanus</i>	México	MICH	Chamberlin (1942a)
Teinorhachis	<i>tenuis</i>	Nicaragua	Chinandega	Loomis (1961)
Tiphallus	<i>frivolus</i>	México	SLP	Causey (1973)
	<i>aberrans</i>	México	SLP	Chamberlin (1952)
	<i>alberti</i>	México	TAMPS	Causey (1973)
Unculabes	<i>arganoi</i>	México	QRO	Shear (1973)
	<i>causeyae</i>	México	TAMPS	Shear (1973)
	<i>columbinus</i>	México	SLP	Causey (1973); Shear

<i>crispus</i>	México	QRO, TAMPS, SLP	(1986) Causey (1971, 1973); Shear (1986)
<i>porrensis</i>	México	SLP	Shear (1973)

Abreviaciones para los estados de México: CAMP=Campeche, CHIS=Chiapas, GRO=Guerrero, HGO=Hidalgo, MICH=Michoacán, NL=Nuevo León, OAX=Oaxaca, PUE=Puebla, QRO=Querétaro, QROO=Quintana Roo, SLP=San Luis Potosí, TAMPS=Tamaulipas, VER=Veracruz y YUC=Yucatán. (*)=in press, (**)= tomado de Hoffman (1999).

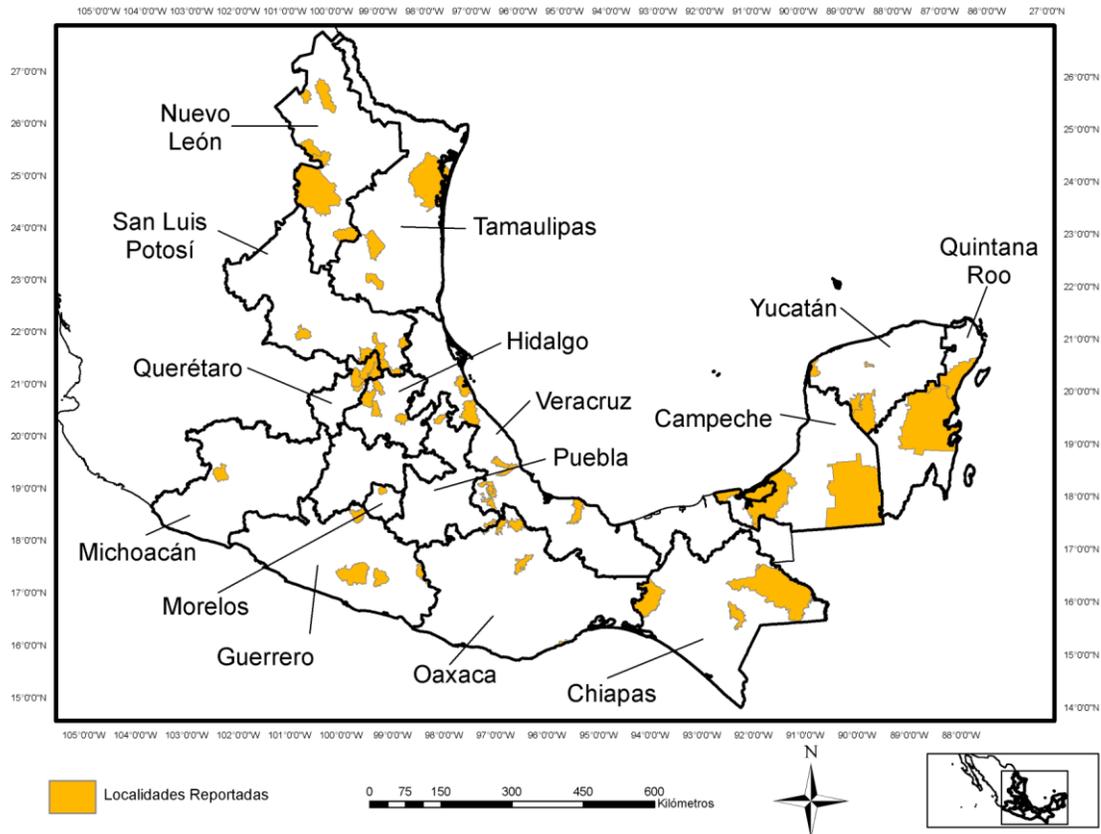


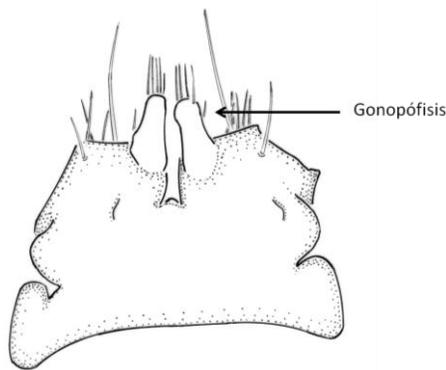
Figura 11. Distribución de la familia Rhachodesmidae en México.

La diversidad de especies de la familia Rhachodesmidae aún es subestimada, y la clasificación de cada género requiere una revisión taxonómica (Hernández, 2009; Hoffman, 2011). La delimitación de los géneros no es clara, y aún es necesario reubicar en otros géneros a un número indefinido de especies. Además, se espera que ocurran cambios de especies que son sinónimas, así como la descripción de nuevos taxones (Hoffman, 1999; Hernández, 2009) basados en la identificación de nuevos caracteres. Asimismo, los escasos registros de las especies sólo muestran

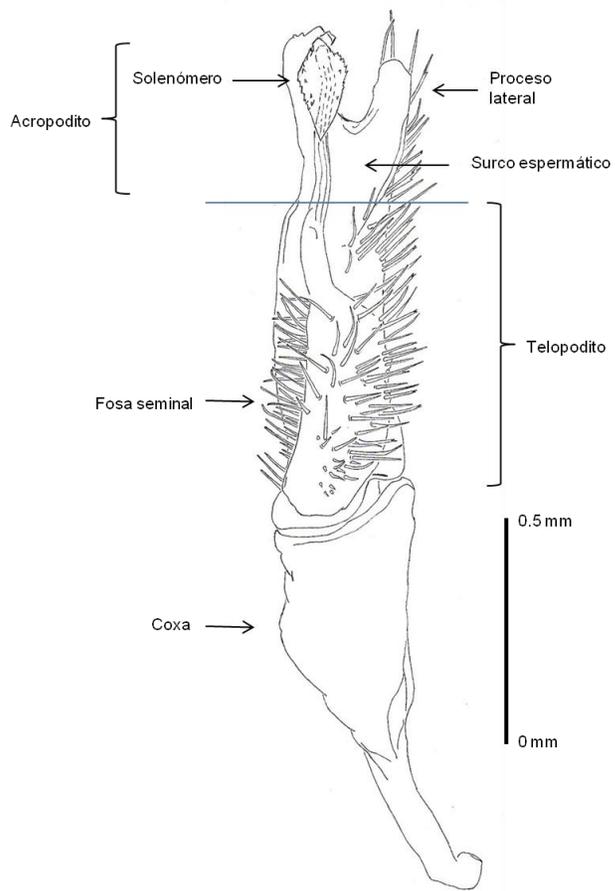
una limitada distribución no georeferenciada de esta familia en México y Centroamérica (Hernández, 2009).

Morfología

Las características que se han mencionado para diferenciar a la familia Rhachodesmidae y a los géneros que la integran han sido la presencia de 20 segmentos y un segmento pigidial con epiprocto extendido en forma triangular, y una longitud de 26-65 mm en los adultos, estas también se pueden encontrar en otros grupos de polidésmidos. Específicamente para identificar a la familia son la presencia de gonopófosis largos, delgados y con sedas en el ápice en las coxas del segundo par de patas de los machos (Fig. 12). Los gonópodos presentan una marcada fosa longitudinal (fosa seminal) en el telopodito (Fig. 13) y la ausencia de cánula en las coxas de los gonópodos, sin embargo, esta última característica la comparten con algunos miembros de las familias Sphaeriodesmidae y Holistophallidae. Además de la distribución de poros en los segmentos 5, 7-19 ó 5, 7, 9,10, 12, 13, 15-19, así como una amplia variación en la coloración y en la forma de los paranotos (Carl, 1903; Pocock, 1910; Shear, 1973; Golovatch *et al.*, 1995; Hoffman *et al.*, 1996; Shear, 1999; Hernández, 2009; Hoffman, 2011), y una variación estructural en los gonópodos (Hoffman, 2011).



12



13

Figura 12. Vista ventral de gonopófisis de *Aceratophallus maya*.

Figura 13. Vista ventral del gonópodo izquierdo del macho de *Aceratophallus* sp. A.

Historia taxonómica

La familia Rhachodesmidae Carl, 1903, fue descrita y clasificada a principios del siglo XX como subfamilia Rhachidesminae (Carl, 1903). En esta se agrupaban a los géneros *Acutangulus* Attems, 1898, *Aceratophallus* Carl, 1902, *Strongylodesmus* DeSaussure, 1859, *Neoleptodesmus* Carl, 1903, y *Rhachis* DeSaussure, 1860, con dos subgéneros *Rhachis* Carl, 1903 y *Microrhachis* Carl, 1903. Años más tarde, en el tomo XX sobre Chilopoda y Diplopoda de la obra *Biología Centrali Americana*, se invalida el nombre de la subfamilia y se adopta el de Rhachodesminae, además se agregaron los géneros *Duoporus* Cook, 1901, *Pammicrophallus* Pocock, 1910, *Pararachistes* Pocock, 1910, *Rhachodesmus* Cook, 1895, y *Zeuctodesmus* Pocock, 1910. Además

se sinonimiza el nombre *Rhachis* con el de *Rhachidomorpha* DeSaussure, 1860 (Pocock, 1910), con estas modificaciones Rhachodesminae estaría conformado por 10 géneros.

La revisión de Attems en 1914 para Rhachodesminae en el artículo “Die Indo-australischen Myriopoden” elevó la jerarquía a nivel de familia y fue renombrada como Rhachodesmidae. En esta nueva categoría se reconocían a 10 géneros y dos subgéneros: *Aceratophallus* Carl, 1902, *Acutangulus* Attems, 1898, *Duoporus* Cook, 1901, *Holistophallus* Silvestri, 1909, *Neoleptodesmus* Carl, 1903, *Rhachis* DeSaussure, 1860, con dos subgéneros: *Rhachis* Carl, 1903 y *Microrhachis* Carl, 1903; *Pammicrophallus* Pocock, 1910, *Pararhachistes* Pocock, 1910, *Strongylodesmus* DeSaussure, 1859 y *Zeuctodesmus* Pocock, 1910 (Attems, 1914). Además se excluía al género *Rhachodesmus* Cook, 1895, y se introducía al género *Holistophallus* Silvestri, 1909, el género *Rhachis* DeSaussure, 1860, no se consideraba como *Rhachidomorpha* DeSaussure, 1860, y mantenía los subgéneros correspondientes.

Una revisión posterior de la familia Rhachodesmidae en el artículo “Essai de classification des polydesmiens” (Brölemann, 1915), se reconoce a la familia Rhacodesmidae [sic!] como un grupo formado por 10 géneros (*Aceratophallus* Carl, 1902 *Acutangulus* Attems, 1898, *Strongylodesmus* DeSaussure, 1859, *Neoleptodesmus* Pocock, 1910, *Rhachidomorpha* DeSaussure, 1860, *Rhacodesmus* [sic!] Cook, 1895, *Pammicrophallus* Pocock, 1910, *Zeuctodesmus* Pocock, 1910, *Duoporus* Cook, 1901, *Pararhachistes* Pocock, 1910), los mismo géneros publicados en *Biologia Centrali Americana* (Pocock, 1910). Además de reconocer a estos géneros, se menciona a Rhachodesmidae como un sinónimo de la familia Holistophallidae Silvestri, 1909.

Las revisiones más recientes de la familia Rhachodesmidae reconocen a 16 géneros *Aceratophallus* Carl, 1902, *Acutangulus* Attems, 1898, *Ceuthauxus* Chamberlin, 1942b, *Chromodesmus* Loomis, 1976, *Curodesmus* Chamberlin, 1922, *Diuncustoma* Shelley, 1997, *Metaphallus* Chamberlin, 1952, *Mexidesmus* Loomis, 1976, *Neoleptodesmus* Pocock, 1910, *Pararhachistes* Pocock, 1910, *Rhachidomorpha* DeSaussure, 1860, *Rhachodesmus* Cook, 1895,

Strongylodesmus DeSaussure, 1859, *Tancitare* Chamberlin, 1942a, *Teinorhachis* Loomis, 1961 y *Unculabes* Causey, 1971 (Hoffman, 1999), sin embargo, en el listado no considera al género *Tiphallus* Chamberlin, 1952, el cual también forma parte de la familia, con lo que Rhachodesmidae estaría conformada por 17 géneros y 62 especies (Causey, 1973; Bueno-Villegas *et al.*, 2004; Hernández, 2009, Shear, 2011).

Uno de los géneros que ha formado parte de la familia Rhachodesmidae desde que fue clasificada como subfamilia a principios del siglo XX, es el género *Aceratophallus*. El género fue descrito por Carl en 1902 para Costa Rica, basado en la especie *A. unicolor*. Posteriormente, Brölemann (1905) describe la subespecie *A. unicolor lamellifer*, sin embargo, es elevada a categoría de especie como *A. lamellifer* por Pocock (1910), esta especie también fue descrita para Costa Rica. Sin presentarse una revisión del género se describieron distintas especies en México y Centroamérica a lo largo de 70 años. Se describió a la especie *A. dux* Chamberlin, 1914, para Costa Rica; posteriormente se describen tres especies en el Sureste de México, *A. hoctunanus*, *A. calcehtokanus* y *A. oxkutzcabus* Chamberlin, 1938; para Guatemala la especie *A. guatemalae* Chamberlin, 1947, para Nicaragua se describieron las especies *A. sumucus* Chamberlin, 1956, y *A. quadratus* Loomis, 1961; posteriormente para Guatemala se describen dos especies más, *A. maya* Loomis, 1964 y *A. scutigeroides* Shear, 1973, siendo esta la última especie descrita hasta la fecha para el género. Los trabajos más recientes, casi 30 años después de la descripción de *A. scutigeroides* aportan nuevos registros para la especie *A. maya* en México (Bueno-Villegas *et al.*, 2004; Hernández, 2009). Por otra parte la especie *Phorositus granulifer* Chamberlin, 1952, descrita originalmente para Guatemala, fue cambiada posteriormente al género *Aceratophallus* por Shear (1973) y renombrada como *A. granulifer* (Chamberlin, 1952).

Género *Aceratophallus* Carl, 1902

Las características somáticas que distinguen al género *Aceratophallus* son la forma parabólica del collum y paranotos, y la morfología de los gonópodos, como el ápice del telopodito dividido en 2 o 3 ramificaciones (solenómero, proceso tibiotarsal y rama en forma de placa) (Pocock, 1910; Shear, 1973; Hernández, 2009; Fig.14). El género *Aceratophallus* Carl, 1902, se distribuye en la región de México y Centroamérica. Los registros abarcan México, Guatemala, Nicaragua, El Salvador y Costa Rica (Loomis, 1968b; Hoffman, 1999; Bueno-Villegas *et al.*, 2004; Cuadro 2), es el género con más amplia distribución y mayor diversidad de la familia Rhachodesmidae, con 12 especies descritas a la fecha (Hernández, 2009).

Cuadro 2. Registros del género *Aceratophallus*.

Género	Especie	País	Estados/ Departamentos/Provincia	Referencias
<i>Aceratophallus</i>	<i>calcehtokanus</i>	México	YUC	Chamberlin (1938)
	<i>dux</i>	Costa Rica	Cartago	Chamberlin (1914)
	<i>granulifer</i>	Guatemala	San Marcos	Chamberlin (1952); Shear (1974)
	<i>guatemalae</i>	Guatemala	Petén	Chamberlin (1947)
	<i>hoctunanus</i>	México	YUC	Chamberlin (1938)
	<i>lamellifer</i>	Costa Rica	San José	Brölemann (1905)
	<i>maya</i>	Guatemala; México	Petén; CAMP, QROO	Loomis (1964); Bueno- Villegas (2001)
	<i>oxkutzcabus</i>	México	YUC	Chamberlin (1938)
	<i>quadratus</i>	Nicaragua	Chinandega	Loomis (1961)
	<i>scutigeroideus</i>	Guatemala; México	Alta Verapaz; CHIS Zelaya	Shear (1973; 1974)
	<i>sumucus</i>	Nicaragua	Cartago	Chamberlin (1956)
	<i>unicolor</i>	Costa Rica	San José	Carl (1902)

Abreviaciones para los estados de México: CAMP=Campeche, CHIS=Chiapas, QROO=Quintana Roo y YUC=Yucatán.

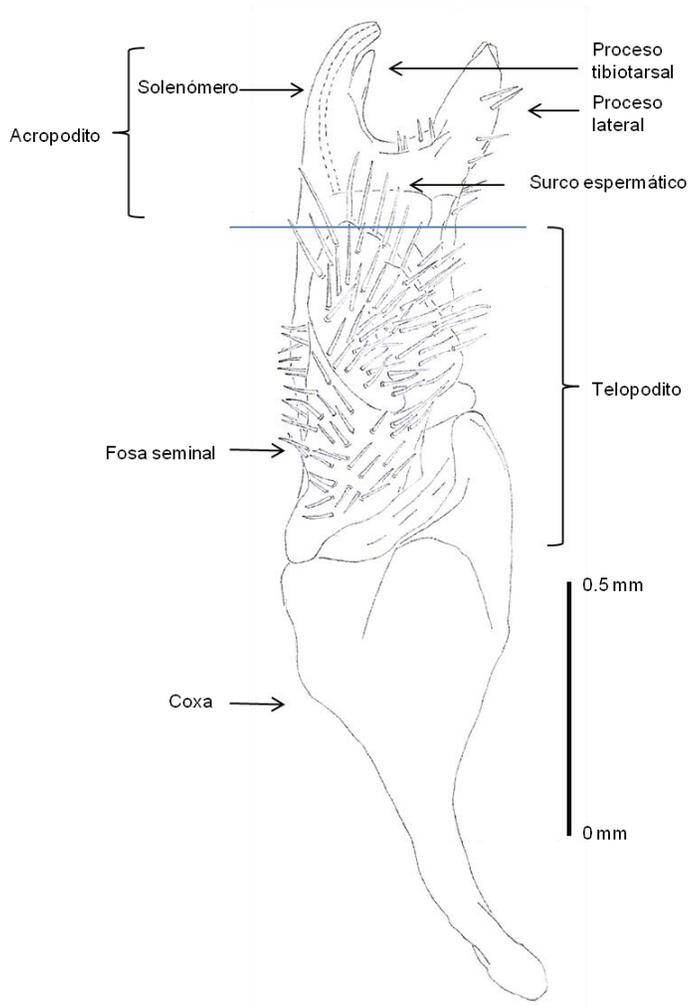


Figura 14. Vista ventral del gonópodo izquierdo del macho de *Aceratophallus* sp. B.

JUSTIFICACIÓN

En México, los trabajos sobre Diplopoda se han enfocado a la descripción de especies nuevas y listados taxonómicos, principalmente realizados por investigadores extranjeros en décadas pasadas. Asimismo, existen trabajos enfocados al conocimiento de la biología y filogenia de otras familias del orden Polydesmida, sin embargo, la familia Rhachodesmidae cuenta con poca información sobre su biología, y carece de trabajos sobre relaciones filogenéticas. De la misma forma, el conocimiento sobre estos diplópodos en colecciones nacionales es escaso.

Con base en los diferentes estudios descriptivos de diplópodos, existen actualmente problemas taxonómicos en distintos grupos, por ello se hace necesaria la revisión de cada uno de ellos, por lo que en este trabajo proponemos la revisión del género *Aceratophallus*. El presente trabajo es una aportación al estado del conocimiento de la diversidad de los diplópodos y en particular del género *Aceratophallus*, así como realizar la descripción de complejos faunísticos y de especies (taxonomía alfa), por medio de un análisis morfoestructural y un análisis filogenético.

OBJETIVOS

General:

- Reconocer la diversidad y distribución del género *Aceratophallus* en México y Centroamérica mediante la revisión de colecciones biológicas.

Particulares:

- Redescribir las especies de *Aceratophallus* y describir las nuevas entidades específicas propuestas del género.
- Elaborar una clave taxonómica de determinación específica para el género *Aceratophallus*.
- Mediante el método cladista y con datos morfológicos, poner a prueba el supuesto origen natural de lo que se considera el género *Aceratophallus*.
- Definir las relaciones de *Aceratophallus* con otros taxa de la familia Rhachodesmidae de acuerdo al análisis resultante.

MATERIAL Y MÉTODO

Los ejemplares utilizados en el presente estudio, se obtuvieron de Colecciones Biológicas y recolectas en estados de Tabasco, Chiapas, Campeche, Yucatán y Quintana Roo.

Revisión de colecciones

Se separaron ejemplares pertenecientes a la familia Rhachodesmidae y particularmente al género *Aceratophallus*. Las colecciones revisadas fueron:

- **CNAN:** Colección Nacional de Arácnidos del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- **ECOSUR:** Colección Entomológica, El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal, Chiapas.
- **CME-UQROO:** Colección de Microartrópodos Edáficos, Universidad de Quintana Roo, Chetumal, Quintana Roo.
- **My-UAEH:** Colección de Myriapoda del Área Académica de Biología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, Hidalgo, México
- **LAAH:** Laboratorio de Acarología (Anita Hoffmann), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México
- **LESM:** Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- **INECOL:** Colección Entomológica IEXA, Instituto de Ecología de Xalapa, Veracruz.
- **USNM:** National Museum of Natural History, Smithsonian Institution.
- **MZUCR:** Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica.
- **INBio:** Instituto Nacional de Biodiversidad de Costa Rica.

También obtuvieron ejemplares en préstamo a la colección de Arachnids and Myriapods del USNM, de otras instituciones para su revisión (Cuadro 3).

Cuadro 3. Instituciones que resguardan los holotipos del género *Aceratophallus*.

Institución	Holotipo
Muséum d'Histoire Naturelle, Geneva (MHNG)	Holotipo macho <i>Aceratophallus unicolor</i> Carl, 1902.
National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM)	Holotipo macho <i>Aceratophallus oxkutzcabus</i> Chamberlin, 1938. Holotipo macho <i>Aceratophallus hoctunanus</i> Chamberlin, 1938. Holotipo macho <i>Aceratophallus calcehtokanus</i> Chamberlin, 1938. Holotipo macho <i>Aceratophallus sumucus</i> Chamberlin, 1956. Holotipo macho <i>Aceratophallus quadratus</i> Loomis, 1961. Holotipo macho <i>Aceratophallus maya</i> Loomis, 1964. Holotipo macho <i>Teinorhachis tenuis</i> Loomis, 1961.
Department of Entomology, Academy of Natural Sciences, Philadelphia (ANSP)	Holotipo macho <i>Aceratophallus dux</i> Chamberlin, 1914 * Holotipo macho <i>Aceratophallus guatemalae</i> Chamberlin, 1947.
Museum of Comparative Zoology, Invertebrate Department, Harvard University, Cambridge (MCZ)	Holotipo macho <i>Aceratophallus scutigeroideus</i> Shear, 1974.
Insect Collection, Field Museum of Natural History, Chicago (FMNH)	Holotipo macho <i>Aceratophallus granulifer</i> (Chamberlin), sinónimo <i>Phorositus granulifer</i> Chamberlin, 1952 * Holotipo macho <i>Metaphallus mimus</i> Chamberlin, 1952*
Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Paris (MNHN)	Holotipo macho <i>Aceratophallus lamellifer</i> Brölemann, 1905 §
Naturhistorisches Museum Wien, Wien (NHMW) (Museo de Historia Natural de Viena)	Holotipo macho <i>Aceratophallus lamellifer</i> , Brölemann, 1905, sinónimo <i>Neoleptodesmus josefinus</i> , Attems, 1944.

Holotipos NO localizados (*), Holotipos NO prestado (§)

Trabajo de campo

El trabajo de campo consistió en visitar las localidades donde se han registrado las especies de *Aceratophallus*, para obtener material adicional al depositado en las colecciones biológicas.

Revisión bibliográfica y trabajo taxonómico

La revisión bibliográfica consistió en una búsqueda de la literatura en la que se menciona a la familia Rhachodesmidae, y en particular al género *Aceratophallus* y de las especies que lo componen, así como de los géneros considerados como grupos externos. A partir de esta literatura,

se estandarizó la nomenclatura de los caracteres tomados en cuenta para ampliar o modificar la diagnosis y descripción del género y de sus especies, con base en el material examinado. Las nuevas entidades específicas propuestas, se presentan con una letra mayúscula después del nombre del género.

Los ejemplares colectados se fijaron en etanol al 80%, y estudiados mediante un microscopio estereoscópico de disección (Zeiss Stemi 2000-C), y de un microscopio óptico de contraste de fases (Zeiss S/N), con ayuda de una cámara clara para dibujar las estructuras de los ejemplares. En los ejemplares adultos se tomaron medidas de estructuras somáticas y gonópodos, se tomaron fotografías digitales de la cabeza, collum, segmentos del tronco y el segmento pigidial. Para la elaboración de los esquemas y fotografías se montaron temporalmente en portaobjetos escavados en solución de Hoyer (Krantz 1978; Krantz & Walter 2009), posteriormente se lavaron en agua destilada y se regresaron a etanol al 80% en microviales de cristal 12 x 3 mm. La terminología para las características morfológicas se basó en Pocock (1910), Loomis (1961) y Causey (1977).

Mapas y Bases de datos

La elaboración de los mapas de distribución se basó en las coordenadas de las localidades proporcionadas por cada una de las colecciones y la información que estaba en las etiquetas de los ejemplares depositados. Los datos para el material colectado en campo se obtuvieron *in situ* al momento de la recolecta, mediante un sistema de posicionamiento global (GPS). En el caso de los organismos que no contaban con las coordenadas de las localidades, la información se obtuvo mediante diversas fuentes (literatura, registros, mapas, internet, comunicación con grupos de trabajo), las cuales proporcionaron puntos de referencia de las localidades. Las localidades que no fueron ubicadas no se integraron en los mapas, pero se tiene el registro de las localidades en la distribución de las especies. Se elaboraron bases de datos para los géneros y especies, por medio de Microsoft Office Excel (2007), esta información se presenta en forma de cuadros con la

información obtenida de la etiqueta de cada ejemplar (APÉNDICE 1). Los mapas fueron elaborados con el sistema de información geográfica (SIG) Arc Map 9.1 (ESRI, Redlands, California).

Análisis cladístico

Se consideraron en el grupo interno, las especies actualmente incluidas en el género *Aceratophallus* Carl, 1902, así como las siete nuevas entidades específicas propuestas en el presente trabajo, y los taxones seleccionados como grupos externos. Las especies utilizadas como grupo externo son *Ceuthauxus morelus* Chamberlin, 1943, *Chromodesmus woodruffi* Loomis, 1976, *Neoleptodesmus* sp. Carl, 1903, *Pararhachistes amblus* Chamberlin, 1942, *Rhachodesmus digitatus* Causey, 1973, *Strongylodesmus conspicuus* Causey, 1973, *Tancitares michoacanus* Chamberlin, 1942, y *Tiphallus frivulus* Causey, 1973 (APÉNDICE 2), pertenecientes a la familia Rhachodesmidae. Estos taxones fueron elegidos debido a que se encuentran depositados dentro de colecciones mexicanas, y facilitaron la comparación morfológica, ya que no se tienen estudios previos para *Aceratophallus*. Se analizaron 37 caracteres morfológicos para establecer los estados de carácter y se propuso una codificación convencional de caracteres cualitativos.

Se construyó y editó una matriz de datos en el programa WinClada ver. 1.0000 (Nixon, 1999-2002). Los caracteres fueron examinados mediante el criterio de Máxima Parsimonia (MP). El análisis de parsimonia se implementó por medio del programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2004). La búsqueda de los árboles más parsimoniosos (AMP's) se condujo usando un análisis Heurístico, con los valores de número máximo de árboles: 2000, y con un número de replicas: 400. Los árboles obtenidos fueron utilizados para la búsqueda de un árbol de consenso estricto. La optimización de los caracteres se realizó por medio del programa WinClada ver. 1.0000 (Nixon, 1999-2002). Los parámetros para los algoritmos fueron los valores predeterminados del programa y basados en la metodología propuesta por Alvarez-Padilla & Benjamin (2011). Los valores de soporte de Jackknife fueron calculados con 1000 réplicas, con una probabilidad de 36% de eliminación de caracteres y los parámetros de búsqueda por réplica de 200 adiciones aleatorias de los taxones, seguido de un

TBR. Para el análisis de pesos implícitos se consideraron 500 adiciones aleatorias de los taxones, seguido por un algoritmo TBR. El peso de las concavidades implícitas fue de uno a 100 y se realizaron por medio de un scrip y el conjunto de los cladogramas que se encontró entre los árboles más parsimoniosos (EMP) fueron elegidos como hipótesis de trabajo. Los valores de soporte de los remuestreos simétricos se calcularon con 1000 replicas con una probabilidad de cambio de 33% y los parámetros de búsqueda por réplica fueron de 200 adiciones aleatorias de los taxones, seguido por TBR. El inicio aleatorio para ambos análisis fue de uno (Alvarez-Padilla & Benjamin, 2011). En el árbol se incluyeron los datos relativos a los índices de consistencia (IC), de retención (IR) y longitud (L) del árbol con el fin de evaluar su desempeño.

RESULTADOS

De los diplópodos examinados en las colecciones y de las recolectas en campo, se obtuvieron 243 ejemplares adultos. Se identificaron siete nuevas entidades específicas propuestas.

SISTEMÁTICA

Clase DIPLOPODA de Blainville in Gervais, 1844

Orden Polydesmida Pocock, 1887

Familia Rhachodesmidae Carl, 1903

Género *Aceratophallus* Carl 1902

Aceratophallus Carl, 1902: 608.

Lucas, 1903: 1078, 1128; Brölemann, 1905: 346; Strand, 1909: 15; Pocock, 1910: 182; Waterhouse & Sharp, 1912: 3; Brölemann, 1915: 557; Attems, 1926: 153; Attems, 1940: 473; Loomis,

1968b: 35. Jeekel, 1971: 245; Shear, 1973: 268; Causey, 1977: 168; Hoffman, 1980: 165, 1999: 399; Bueno-Villegas *et al.*, 2004; Hernández, 2009.

Phorositus Chamberlin, 1952: 562. Holotipo *P. granulifer*

Especie tipo: *Aceratophallus unicolor* Carl, 1902.

Diagnosis: Longitud ♂ = 18-61 mm, Collum ♂ = 2.7-8.5 mm, segmento 7 ♂ = 2.8-8.6. Longitud ♀ = 21-65 mm, Collum ♀ = 2.9-7.5 mm, segmento 7 ♀ = 3.0-8.6 mm. **Cabeza:** superficie dorsal lisa, depresión extendida desde el vértice superior hasta el nivel de las antenas dividiendo la región frontal, dos macrosedas a cada lado de la depresión en la región frontal superior y un número variable de sedas de distintas longitudes en la región del clípeo. Tamaño aproximado de antenómeros es (2, 6) > (3) > (4, 5) > (1, 7). **Collum** parabólico, más ancho que la cabeza, margen anterior con o sin sedas en el área central, parcialmente recto a curvo, margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, ángulos posteriores sub-rectangulares. **Terguitos:** superficie dorsal del metazonita granular a lisa, pleuritos con o sin proyecciones tuberculares en un número variable, superficie de esternitos lisa; superficie de prozonitos lisa. Paranotos: extendidos lateralmente, traslapando la región posterior con la anterior del siguiente segmento en el collum y hasta el segmento cuatro; ángulos anteriores redondeadas, desde el segmento 2 y hasta el 14 o 18 con uno o dos dentículos en posición antero-lateral, ángulos posteriores con tendencia a ser agudos hacia la región posterior del cuerpo; 18-19 reducidos. Margen lateral con mayor engrosamiento en paranotos que presentan poros, el engrosamiento disminuye hacia los ángulos posteriores. **Ozoporos** abren en los segmentos 5, 7, 9-10, 12-13, 15-19, orientados lateral o dorsalmente. **Gonopófisis:** región apical semi-redondeada, con un número variable de sedas largas y delgadas, se extienden hacia la región posterior del cuerpo y convergentes en el ápice. **Gonópodos** *in situ* telopodito y acropodito proyectados hacia la parte anterior del cuerpo, en la región apical se curvan hacia la región ventral del cuerpo. **Acropodito:** ápice dividido en dos o tres ramificaciones que son solenómero, proceso lateral y proceso tibiotarsal. **Solenómero:** ramificación en la región lateral interior, con

modificaciones de grosor y longitud, con o sin proceso tibiotarsal. Proceso tibiotarsal es una ramificación accesoria en la región posterior y/o sobre el solenómero. **Proceso lateral:** región lateral exterior; la región distal no presenta divisiones y se extiende axialmente en línea recta como el telopodito. Superficie interior con un surco espermático desde la base del acropodito hasta la fosa seminal. **Telopodito:** con un número variable de sedas en la región ventral desde el prefémur hasta el ápice de la superficie exterior de la placa lateral, con excepción del solenómero y un surco espermático formado entre la base del solenómero y la superficie interior del proceso lateral desde el acropodito hasta la fosa seminal. **Fosa seminal:** semi-circular, con un número variable de sedas largas y delgadas. **Apertura gonopodal** ovalada, margen posterior elevado formando una lámina gonopodal. **Región pigdial:** El epiprocto con márgenes casi rectos y comprimidos; ápice truncado con cuatro sedas gruesas, un par más proximal y otro par en la parte ventral, porción sub-triangular con un par de sedas largas cerca de cada margen lateral. Paraproctos con los bordes medios engrosados, dos sedas cercanas a la región media del margen en cada valva. Hipoprocto con margen posterior convexo, ápice agudo con un par de sedas a cada lado de la línea media.

Distribución: Sur y Sureste de México hasta Costa Rica, con registros en Guatemala, Nicaragua, El Salvador (Loomis, 1968b; Hoffman, 1999; Bueno-Villegas *et al.*, 2004; Hernández, 2009) y Belice (Nuevo registro), sin registros por el momento en Honduras y Panamá (Fig. 15).

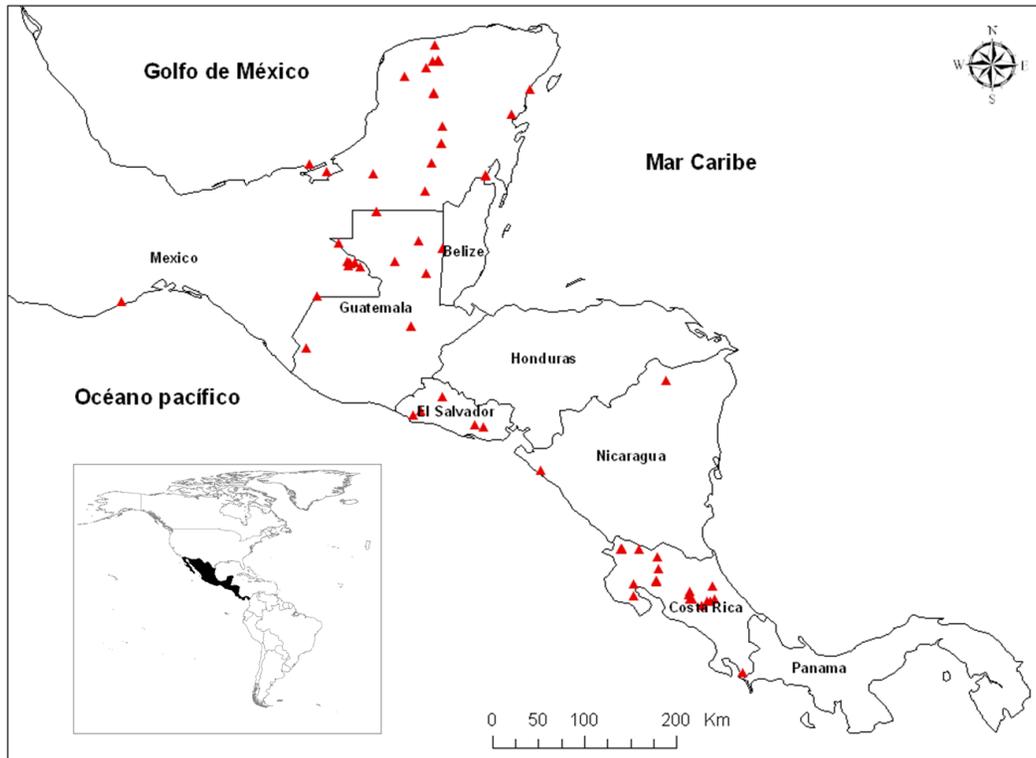


Figura 15. Distribución del género *Aceratophallus*.

Comentarios: Los organismos presentan una coloración que varía entre rojizo, naranja, gris y negro, sin embargo, debido al tiempo que han permanecido en etanol, se desconoce la coloración original de algunos ejemplares. La morfología es similar entre las especies, sin embargo, la forma de los gonópodos en machos varía significativamente entre cada especie. Las hembras llegan a ser de mayor talla que los machos en algunos casos, éstas no presentan variación somática evidente entre especies. Los cifópodos en las hembras varían entre especies, sin embargo, no es concluyente debido a que no se tienen hembras para todas las especie. Con respecto a la distribución del género es evidente que hace falta un muestreo más amplio, debido a que no se tienen registros en los países de Honduras y Panamá, donde posiblemente también se encuentre distribuido el género. Los pocos registros que se tienen de las especies se encuentran cercanos a las fronteras con estos países.

Clave basada en machos adultos para las especies del género *Aceratophallus*

1. Solenómero sin proceso tibiotarsal.....2
 Solenómero con proceso tibiotarsal.....12

2. Paranotos cortos, márgenes laterales irregulares y margen posterior de metazonita con gránulos.....*Aceratophallus granulifer* (Chamberlin, 1952)
 Paranotos extendidos, márgenes laterales lisos y margen posterior de metazonita sin gránulos.....3

3. Acropodito con ornamentaciones sobre el proceso lateral o sobre el solenómero.....4
 Acropodito sin ornamentaciones sobre las ramificaciones.....8

4. Gonópodo con una espina sobre el proceso lateral en la región ventrolateral externa; proceso lateral en forma de lámina, ancha en la base y reducida en el ápice; solenómero sin ornamentaciones.....*Aceratophallus unicolor* Carl, 1902
 Gonópodo sin espina sobre el proceso lateral; proceso lateral en forma de lámina y con ornamentaciones sobre el solenómero.....5

5. Solenómero con un dentículo en la región ventrolateral media externa.....6
 Solenómero con más de un dentículo u ornamentación.....7

6. Solenómero con el ápice en forma de embudo; proceso lateral con ápice casi subrectangular.....*Aceratophallus dux* Chamberlin, 1914
 Solenómero con ápice en forma roma; proceso lateral extendido en forma de “D” desde la región lateral y hacia la región anterior.....*Aceratophallus* sp. E.

7. Solenómero con dos dentículos, uno en la región ventrolateral media externa y otro en la interna; ápice laminar y en forma de embudo.....*Aceratophallus* sp. D.
 Solenómero con una proceso laminar en la región posterior; ápice con una estructura en forma romboidal y evaginaciones agudas.....*Aceratophallus* sp. A.

8. Ápice del solenómero se curva hacia la parte anterior del gonópodo.....	9
Ápice del solenómero se curva hacia la región posterior del gonópodo.....	10
9. Solenómero recto y corto, orientado hacia el centro del gonópodo; ápice del proceso lateral ondulado; con dos macrosedas en el margen anterior del metazonita.....	<i>Aceratophallus guatemalae</i> Chamberlin, 1947
Solenómero ondulado y largo, orientada hacia región lateral interna del gonópodo; ápice del proceso lateral redondeado; sin sedas en el margen anterior del metazonita.....	<i>Aceratophallus maya</i> Loomis, 1964
10. Lóbulo interno del proceso lateral más reducido que la región lateral distal; región lateral distal con una proyección alargada y angular.....	<i>Aceratophallus calcehtokanus</i> Chamberlin, 1938
Lóbulo interno del proceso lateral de una longitud sub-igual a la región lateral distal; región lateral distal con una proyección corta y angular.....	11
11. Lóbulo interno del proceso lateral en forma ancha y redondeada en la región posterior.....	<i>Aceratophallus hoctunanus</i> Chamberlin, 1938
Lóbulo interno del proceso lateral en forma angosta y recta en la región posterior.....	<i>Aceratophallus oxkutzcabus</i> Chamberlin, 1938
12. Collum y paranotos cóncavos en la superficie dorsal, ozoporos abiertos dorsalmente, paranotos 2-14 con dos dentículos antero-laterales, antenas y patas alargadas hasta el sexto segmento.....	<i>Aceratophallus scutigeroideis</i> Shear, 1974
Collum convexo en la superficie dorsal, paranotos casi horizontales, ozoporos no se abren dorsalmente, paranotos 2-17 o 2-18 con un dentículo antero-lateral, antenas y patas sin alargamiento hasta el sexto segmento.....	13
13. Proceso tibiotarsal sub-rectangular.....	14
Proceso tibiotarsal digitiforme o digitoestilitiforme.....	16
14. Proceso lateral lobado y sub-angularmente hacia la región anterior, márgenes rectos y sin ornamentaciones.....	15
Proceso lateral sub-rectangularmente en la región anterior, con los márgenes redondeados en la región apical y con ornamentaciones.....	17

15. Solenómero con ápice lobado con evaginaciones agudas, proceso tibiotarsal termina sub-rectangular; proceso lateral con una espina apical; región exterior distal sub-rectangular con aristas redondeadas.....*Aceratophallus* sp. F.

Solenómero con ápice en forma de placa discal sin evaginaciones agudas; ápice del proceso tibiotarsal en forma de cuña; proceso lateral alargado y extendido de la región lateral a la región anterior, con ápice agudo.....*Aceratophallus sumucus* Chamberlin, 1956

16. Proceso tibiotarsal digitiforme, grueso y ápice romo; proceso lateral laminar, ápice con curvaturas de forma irregular; telopodito grueso; dentículo en los paranotos 2-17.....*Aceratophallus* sp. B.

Proceso tibiotarsal digitoestiliforme, delgado y ápice agudo; proceso lateral laminar con tendencia a ser agudo, ápice con curvaturas de forma irregular; telopodito angosto; dentículo en los paranotas 2-18.....*Aceratophallus* sp. C.

17. Margen posterior de la apertura gonopodal superior a los esternitos; ápice del proceso tibiotarsal triangular y agudo.....*Aceratophallus quadratus* Loomis, 1961

Margen posterior de la apertura gonopodal inferior a los esternitos; ápice del proceso tibiotarsal redondeada.....18

18. Proceso tibiotarsal aplanado, redondeado, más ancho que el solenómero; ranura cóncava separa el ápice del solenómero del proceso tibiotarsal.....*Aceratophallus lamellifer* Brölemann, 1905

Proceso tibiotarsal digitiforme y delgado, similar al solenómero en tamaño, ranura cóncava separa el ápice de ambas ramificaciones que casi se unen.....*Aceratophallus* sp. G.

Aceratophallus calcehtokanus Chamberlin, 1938

(Figuras 16 y 17 A-D)

Aceratophyllus [sic!] *calcehtokanus* Chamberlin, 1938: 178, Fig. 41.

Aceratophallus calcehtokanus, Chamberlin, 1938: 178; Pearse, 1945: 173; Nicholas, 1962: 176

Loomis, 1968b: 35; Reddell, 1971: 44; Hoffman, 1999: 399; Bueno-Villegas, 2001:49;

Bueno-Villegas *et al.*, 2004: 593.

Material Tipo: Holotipo 1♂ (USNM 74 [94198]), México: Yucatán: Opichén: Calcehtok: Cueva Xkyc (=Xkyk), 7 Agosto 1936.

Diagnosis: machos adultos de *Aceratophallus calcehtokanus* son similares en tamaño con *A. hoctunanus* y *A. oxkutzcabus*, sin embargo, se distinguen en los detalles de los gonópodos principalmente por que el lóbulo interno del proceso lateral es de menor longitud que la proyección accesoria de la región lateral distal, que es angular en el ápice (ver redescrición).

Redescrición: N ♂= 9, Longitud= 23.56 mm (20-26), Collum= 3.42 mm (3.3-4.0), segmento 7= 3.26 mm (3.0-3.5); N ♀= 8, Longitud= 23.5 mm (21-25), Collum= 3.56 mm (3.5-4.0), segmento 7= 3.46 mm (3.3-3.7). Cabeza, antenas y gnatoquilarrio sin modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita corrugadas a lisas, pleuritos con proyecciones tuberculares en un número variable, superficie de los esternitos lisos. **Collum:** margen anterior parcialmente recto a curvo llegando a formar una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores y el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, ángulos posteriores sub-rectangulares. Paranotos: 1-4 por debajo de la superficie dorsal de los tergutitos, en 5-19 por encima de la superficie dorsal (con menor curvatura hacia la región dorsal que en *A. oxkutzcabus*), en 2-17 ó 2-18 con un denticulo antero-lateral; 16-17 de mayor tamaño y con los ángulos posteriores más angulares hacia la región posterior que el resto de los segmentos. **Ozoporos** abren dorsolateralmente. **Gonópodos** como se muestra en las Figs. 17 A-D. **Acropodito:** dividido en solenómero y proceso lateral. **Solenómero:** recto, delgado y se extiende hacia la región anterior del cuerpo, superficie lisa y ápice se expande en forma de lámina angular que se curva hacia la región ventral. **Proceso lateral:** se expande en forma de lámina sub-rectangularmente de la región lateral a la región posterior; región lateral distal con una proyección accesoria angular, la región posterior es de menor longitud que la región lateral y sub-rectangular con las aristas redondeadas. Región dorsal con un número variable de 6-9 sedas. **Apertura gonopodal:** romboide, margen posterior en forma de lámina superando la altura de los esternitos. **Modificaciones sexuales:** patas seis y siete presentan una separación entre las coxas del

mismo par de patas. **Coloración:** cabeza, antenas y región dorsal del metazonita de color naranja; los prozonitos, la región ventral del cuerpo y las patas de color naranja más claro. En algunos ejemplares las patas y los dos últimos segmentos de las antenas de coloración amarilla.

Serie Tipo: Holotipo 1♂ (USNM 74 [94198]), México: Yucatán: Opichén: Calcehtok: Cueva Xkyc (=Xkyk), 7 agosto 1936; Paratipos 3♀♀, 2 juv. (USNM), México: Yucatán: Opichén: Calcehtok: Cueva Spukil (=Grutas de Calcehtok), 5 agosto 1936.

Material estudiado: Holotipo 1♂ (USNM 74 [94198]), México: Yucatán: Opichén: Calcehtok: Cueva Xkyc (=Xkyk), 7 agosto 1936; Paratipos 3♀♀, 2 juv. (USNM), México: Yucatán: Opichén: Calcehtok: Cueva Spukil (=Grutas de Calcehtok), 5 agosto 1936; 1♀, Cueva Sazich, 6 agosto 1936, col. R. Chamberlin. 10♂♂, 6♀♀1juv. (LAAH), Yucatán: Opichén: Calcehtok: Cueva Spukil (=Grutas de Calcehtok), 14 junio 2010, cols. M. Hernández-Patricio y R. Paredes. 1♂, 2♀♀ (My-UAEH) Yucatán, Calcehtok, Cueva Calcehtok. Suelo, selva mediana subcaducifolia. 20.55093°N, 89.91236°W, 87 msnm. 22 septiembre 2011, cols. Bueno-Villegas, G. Giribet y J. A. Cruz.

Distribución: MÉXICO: Yucatán: Opichén: Calcehtok: Cueva Xkyc (=Xkyk), Cueva Spukil (=Grutas de Calcehtok), Cueva Sazich (Fig. 16).

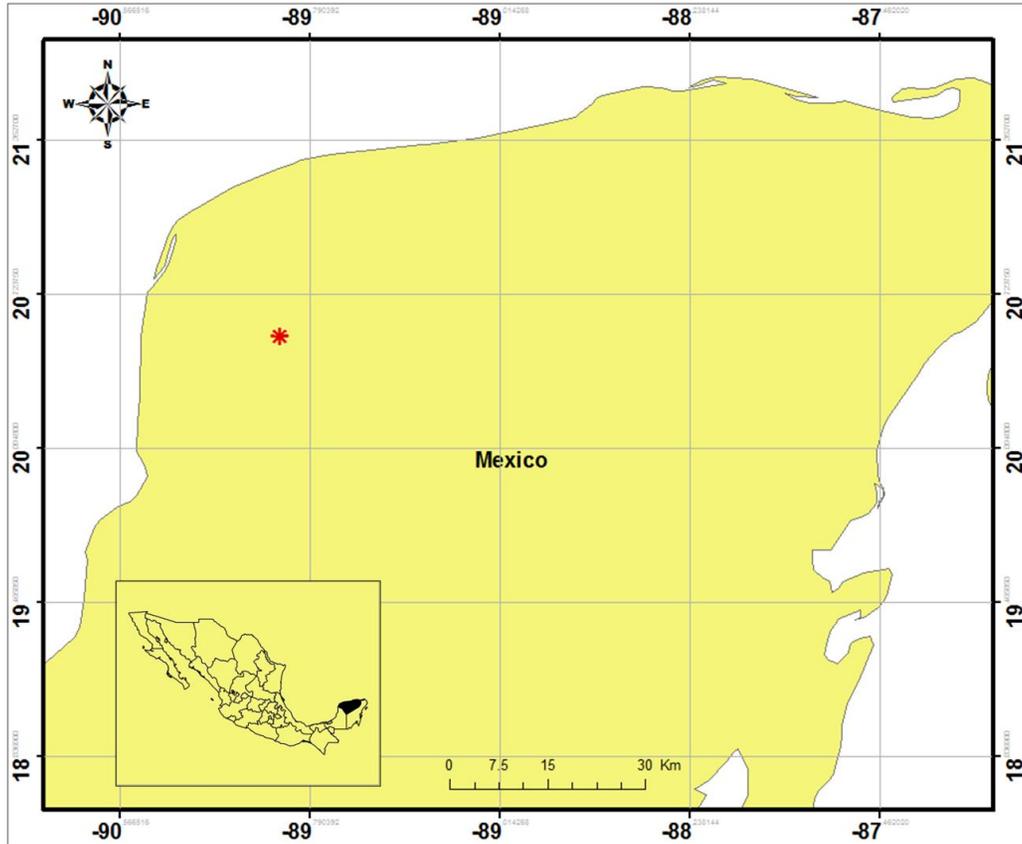
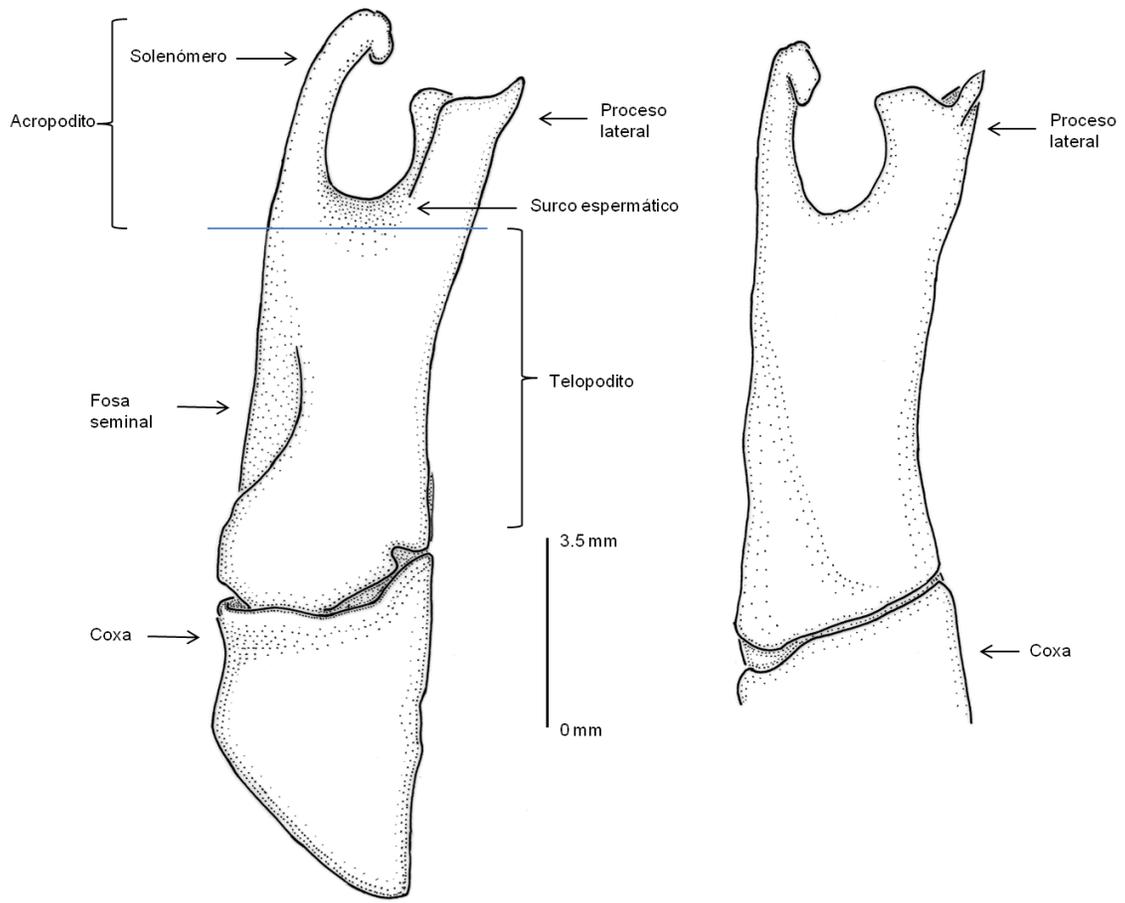


Figura 16. Distribución de *Aceratophallus calcehtokanus*.

Comentarios: La descripción original destaca la coloración de los ejemplares en el cuerpo, las antenas y las patas (Chamberlin, 1938), sin embargo, en cuestión de estructuras realiza sólo algunos comentarios comparando las diferencia en la forma de los paranotos y los gonópodos con los de *A. oxkutzcabus*, representados por un esquema que carece de medidas. Con respecto a la distribución sólo se logró georeferenciar una de las tres localidades donde se colectaron los ejemplares para su descripción, sin embargo, debido a que las Grutas de Calcehtok es un complejo muy grande de cuevas que se comunican entre sí (Bonor-Villarejo, 1987), nos hace pensar que los otros dos registros faltantes por georeferencias corresponden a cuevas cercanas a la entrada principal de las Grutas de Calcehtok.



A

B

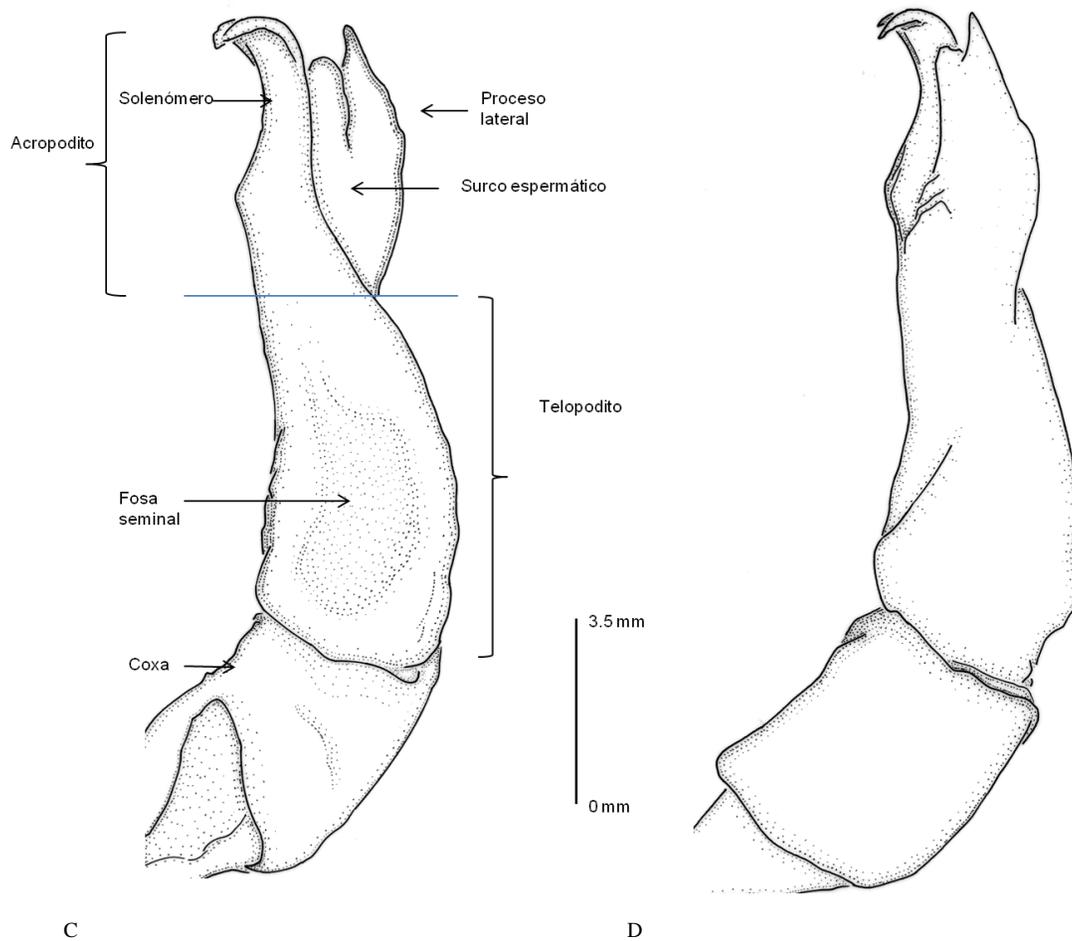


Figura 17. Gonópodo *Aceratophallus calcehtokanus* A) ventral, B) dorsal, C) lateral interna y D) lateral externa.

Aceratophallus dux Chamberlin, 1914

(Figuras 18 y 19 A-D)

Aceratophallus dux Chamberlin, 1914: 193, Fig. 11.

Aceratophallus dux, Chamberlin, 1914: 193, 1922: 56; Attems, 1940: 475-476; Kraus, 1954: 320;

Loomis, 1968b: 35; Hoffman, 1999: 399.

Material Tipo: Holotipo 1♂ (MCZ 87024) Costa Rica, Cartago, Juan Viñas, junio 1910, col. Calvert.

Diagnosis: machos adultos de *Aceratophallus dux* son similares con *A. quadratus* en la forma del proceso lateral, sin embargo, se distinguen basados en los detalles de los gonópodos principalmente

por la ausencia de un proceso tibiotarsal y la presencia de un dentículo en el solenómero (ver redescipción).

Redescipción: N ♂= 7, Longitud= 39.5 mm (38-42), Collum= 6.4 mm (5.6-7.2), segmento 7= 7.1 mm (6.2-8.0); N ♀= 5, Longitud= 38.8 mm (37-42), Collum= 6.3 mm (6.0-6.9), segmento 7= 6.9 mm (6.5-7.5). Cabeza, antenas y gnatoquilarario sin modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita corrugadas a lisas, pleuritos con proyecciones tuberculares en un número variable, superficie de los esternitos lisos. **Collum:** margen anterior con cuatro sedas en el área central, parcialmente recto a curvo llegando a formar una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores y el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, ángulos posteriores sub-rectangulares. Paranotos 1-4 por debajo de la superficie dorsal de los tergitos, en 5-19 horizontales con los márgenes laterales por encima del nivel de la superficie dorsal, en 2-17 con un dentículo antero-lateral, 15-16 de mayor tamaño y con los ángulos posteriores más angulares hacia la región posterior que el resto de los segmentos. **Ozoporos** abren dorsolateralmente. **Gonópodos** como se muestran en las Figs. 19 A-D. **Acropodito:** dividido en solenómero y un proceso lateral. **Solenómero:** se curva hacia la región ventral del cuerpo, presenta un dentículo a la mitad de la región ventrolateral externa; el ápice se expande en forma de embudo como en *A. quadratus*, *A. unicolor* y *A. lamellifer*. **Proceso lateral:** se expande sub-rectangularmente en la región ventral; en la región distal es semi-redondeada en las aristas (truncada). En la región posterior presenta un número variable de 7-10 sedas. **Apertura gonopodal** ovalada, con el margen posterior en forma de lámina y no supera la altura de los esternitos. **Modificaciones sexuales:** patas seis y siete presentan una separación entre las coxas del mismo par de patas. **Coloración:** cuerpo dorsalmente de color naranja, paranotos de color naranja claro con una marca circular y el margen lateral naranja oscuro; una línea dorsal media de color negro sobre la mitad posterior del cuerpo. Región distal del sexto antenómero de color marrón-rojizo.

Serie Tipo: Holotipo 1♂ (MCZ 87024) Costa Rica, Cartago, Juan Viñas, junio 1910, col. Calvert.

Material estudiado: 2♂♂, 1♀ (SMF 2164) El Salvador, Depto. San Vicente: Laguna de Apastepeque, 24 julio 1957; 3♂♂, 2♀♀ (SMF 2162) El Salvador, Depto. San Miguel: Volcán San Miguel: Finca Alpina, 13 julio 1957; 1♂, 1♀ (SMF 2167) El Salvador, Depto. Usulután: Laguna de Alegría. 1♂, 1♀ (USNM) El Salvador, San Salvador, 5 junio 1958, col. O. Castera. 1♂, 1♀ (NMW) El Salvador, Acajutla, (1934?), col. Hamb.

Distribución: COSTA RICA: Prov. Cartago: Juan Viñas. EL SALVADOR: Depto. Sonsonate: Acajutla, (Izalco?): Finca la Yoya (=Hacienda La Joya?); Depto. San Salvador: Barranco; Depto. Cuscatlán: (Suchito?): Hacienda Colima; Depto. San Vicente: (Santa Clara?): Laguna de Apastepeque; Depto. San Miguel: (San Miguel?): Volcán San Miguel: Finca Alpina; Depto. Usulután: (Alegría?): Laguna de Alegría; Depto. San Salvador (Fig. 18).

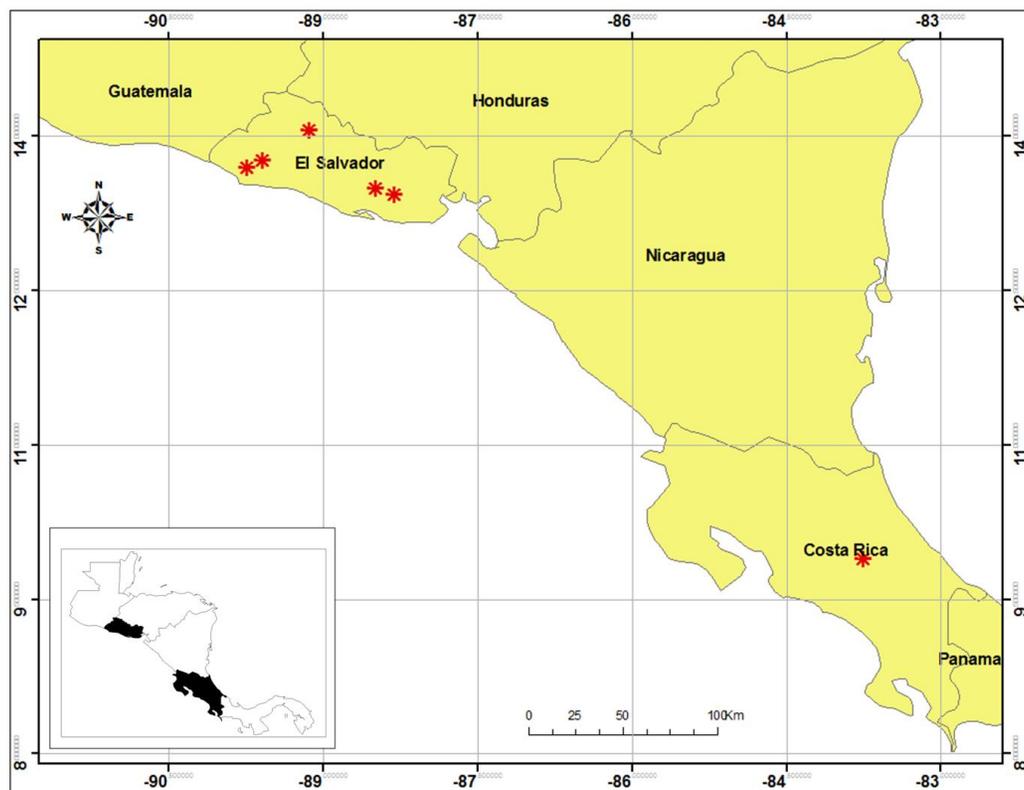
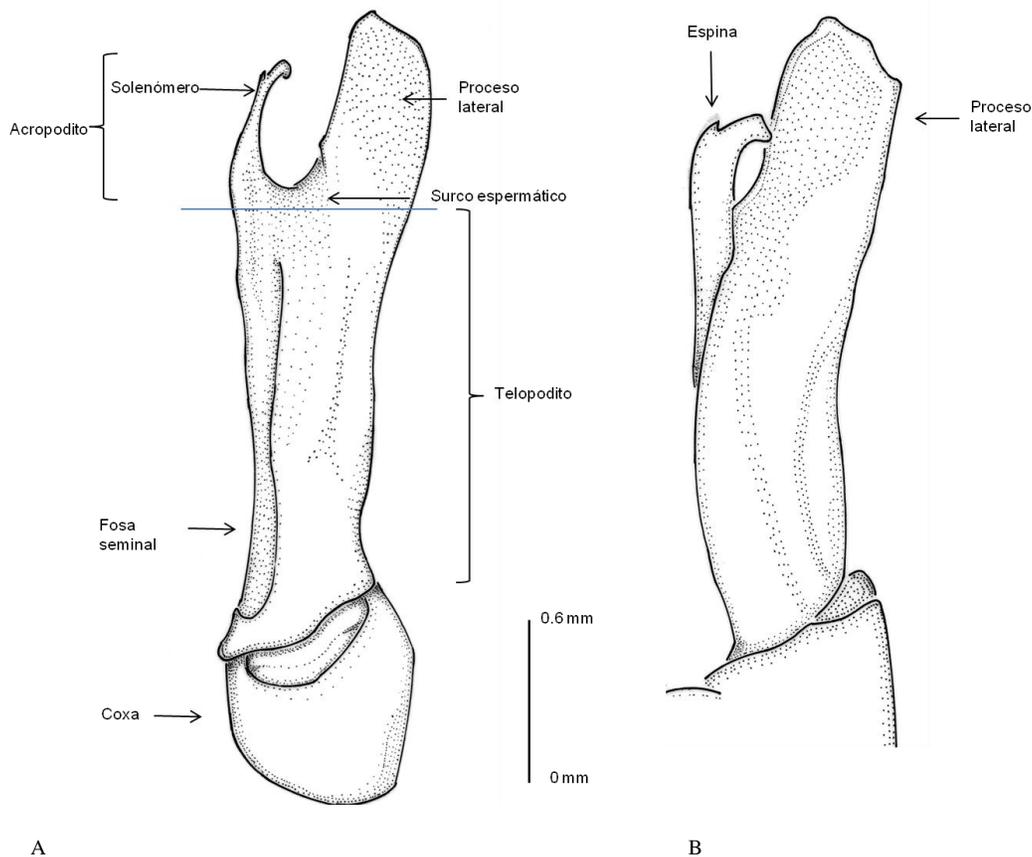


Figura 18. Distribución de *Aceratophallus dux*.

Comentarios: Tercera especie descrita para el género, por lo que es comparada con las dos especies previas (Chamberlin, 1914). La descripción original no menciona un dentículo ubicado en la mitad

de la región ventrolateral externa del solenómero, el cual se puede apreciar en la figura de esta descripción. Se puede refutar la afirmación del Chamberlin sobre la poca relación que tiene el ápice del solenómero de *A. unicolor* y *A. lamellifer* con *A. dux*, ya que al observar estas estructuras desde una vista lateral presentan similitud en la morfología de esta estructura. Asimismo, se descarta la similitud en la forma del ápice y el proceso lateral con la de *A. quadratus* (Loomis, 1961). Geográficamente fue descrita para Costa Rica (Chamberlin, 1914), sin embargo, El Salvador presenta un mayor número de registros, siete en total (Attems, 1940; Kraus, 1954), en comparación con el único registro para Costa Rica. La falta de registros entre la región de Costa Rica y El Salvador se puede atribuir a la falta de colectas en esta región, por lo que hace falta realizar recolectas que permitan conocer la distribución de la especie en la región de Centroamérica.



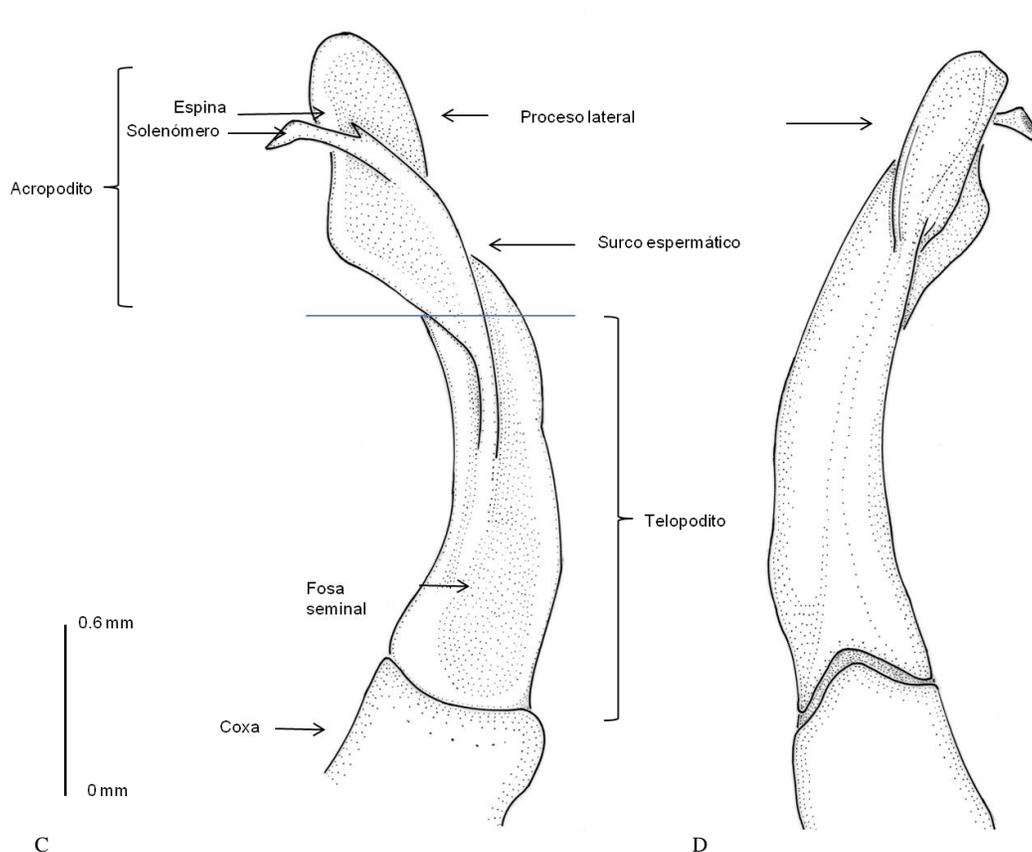


Figura 19. Gonópodo de *Aceratophallus dux* A) ventral, B) dorsal, C) lateral interna y D) lateral externa.

***Aceratophallus granulifer* (Chamberlin, 1952)**

(Figuras 20 y 21 A-D)

Phorositus granulifer Chamberlin, 1952: 562, Fig. 27.

Phorositus granulifer, Chamberlin, 1952: 562; Loomis, 1968b: 39.

Aceratophallus granulifer, Shear, 1973: 268; Hoffman, 1999: 399; Sierwald *et al.*, 2005: 39.

Material Tipo: Holotipo 1♂ (FMNH), Guatemala, San Marcos, Volcán Tajumulco

Diagnosis: machos adultos de *Aceratophallus granulifer* se caracterizan por presentar un grupo de gránulos elevados en el margen posterior de metazonita, paranotos cortos con los márgenes laterales irregulares donde se encuentran los ozoporos en el centro de una cavidad lateral y por los detalles de los gonópodos principalmente en el ápice del solenómero y el proceso lateral en forma cónica (ver redescipción).

Redescripción: N ♂= 1, Longitud= 34 mm, Collum= 4.3 mm, segmento 7= 4.3 mm; N ♀= 1, Longitud= 37 mm, Collum= 4.3 mm, segmento 7= 4.3 mm. Cabeza, antenas y gnatoquilar sin modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita granular, presenta de 4-8 gránulos elevados en el margen posterior, pleuritos con proyecciones tuberculares en un número variable, superficie de los esternitos lisos. **Collum:** margen anterior parcialmente recto a curvo, llegando a formar una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores y el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, ángulos posteriores semi-angulares. Paranotos poco extendidos, 1-19 por debajo de la superficie media dorsal de los tergutitos, y se doblan hacia arriba en los márgenes laterales, en 2-17 ó 2-18 con un denticulo antero-lateral, segmentos 12-19 con las ángulos posteriores más angulares hacia la región posterior que el resto de los segmentos. Los márgenes laterales irregulares, sin engrosamiento lateral. **Ozoporos:** abren lateralmente en el centro de una cavidad lateral en el paranoto, la cual presenta una proyección angular hacia abajo, con excepción del tergutito 19, donde no es evidente la proyección. **Gonópodos** como se muestran en las Figs. 21 A-D, presentan un telopodito y un acropodito de longitud corta en relación con otras especies del género. **Acropodito:** dividido en solenómero y un proceso lateral de menor longitud que el solenómero. **Solenómero:** es una ramificación semi-ondulada hacia la región anterior del cuerpo, el ápice es agudo y se curva hacia la región ventral del cuerpo. **Proceso lateral** se expande en una forma cónica alargada, en la región distal el ápice es redondeado. **Apertura gonopodal** ovalada, con el margen posterior en forma de lámina y no supera la altura de los esternitos. **Modificaciones sexuales:** en las hembras las valvas genitales están inmersas en el cuerpo. **Coloración:** dorsalmente amarillo opaco o grisáceo testáceo, con los paranotos brillantes. Patas y antenas amarillas.

Serie Tipo: Holotipo 1♂ (FMNH), Guatemala, San Marcos, Volcán Tajumulco; Paratipo 2♂♂, 6♀♀ (USNM 252 [94371]), 24 febrero 1934, col. K.P. Schmidt (Mandel Expedition). *Phorositus*

granulosus Paratipo 1♂, 1♀ (USNM 101752 [92944]) Guatemala, San Marcos, Volcán Tajumulco, 24 febrero 1934, col. K.P. Schmidt (Mandel Expedition).

Material estudiado: *Phorositus granulosus* Paratipo 1♂, 1♀ (USNM 101752 [92944]) Guatemala, San Marcos, Volcán Tajumulco, 24 febrero 1934, col. K.P. Schmidt (Mandel Expedition).

Distribución: GUATEMALA: Depto. San Marcos: (Tajumulco?): Volcán Tajumulco (Fig. 20).

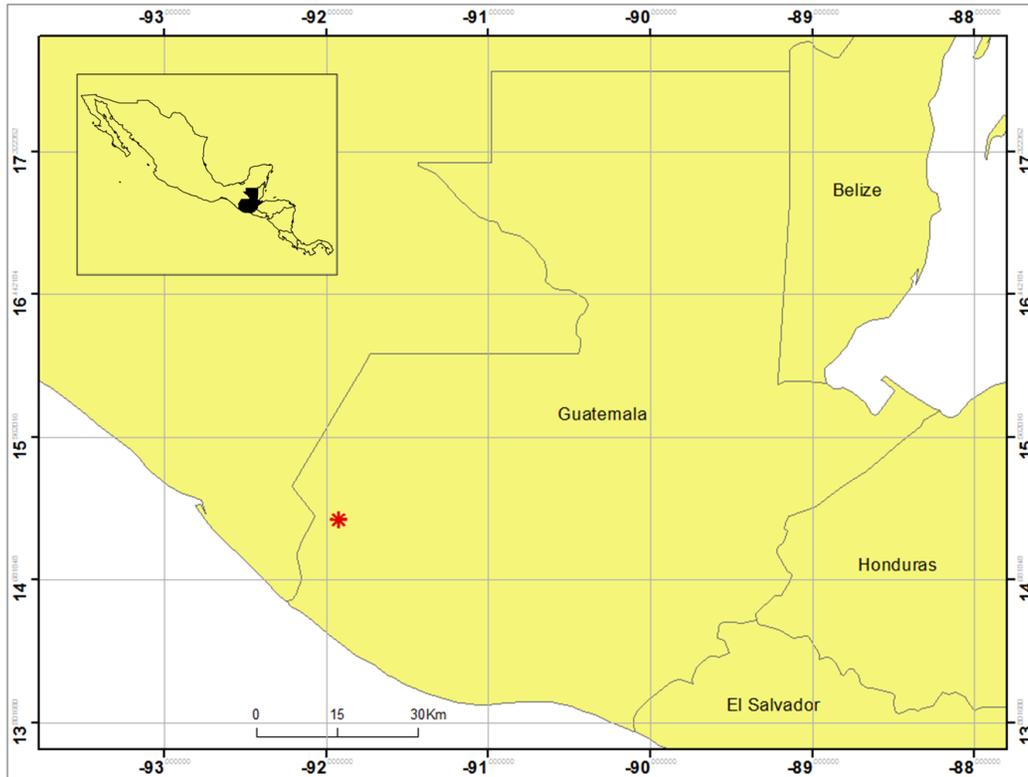
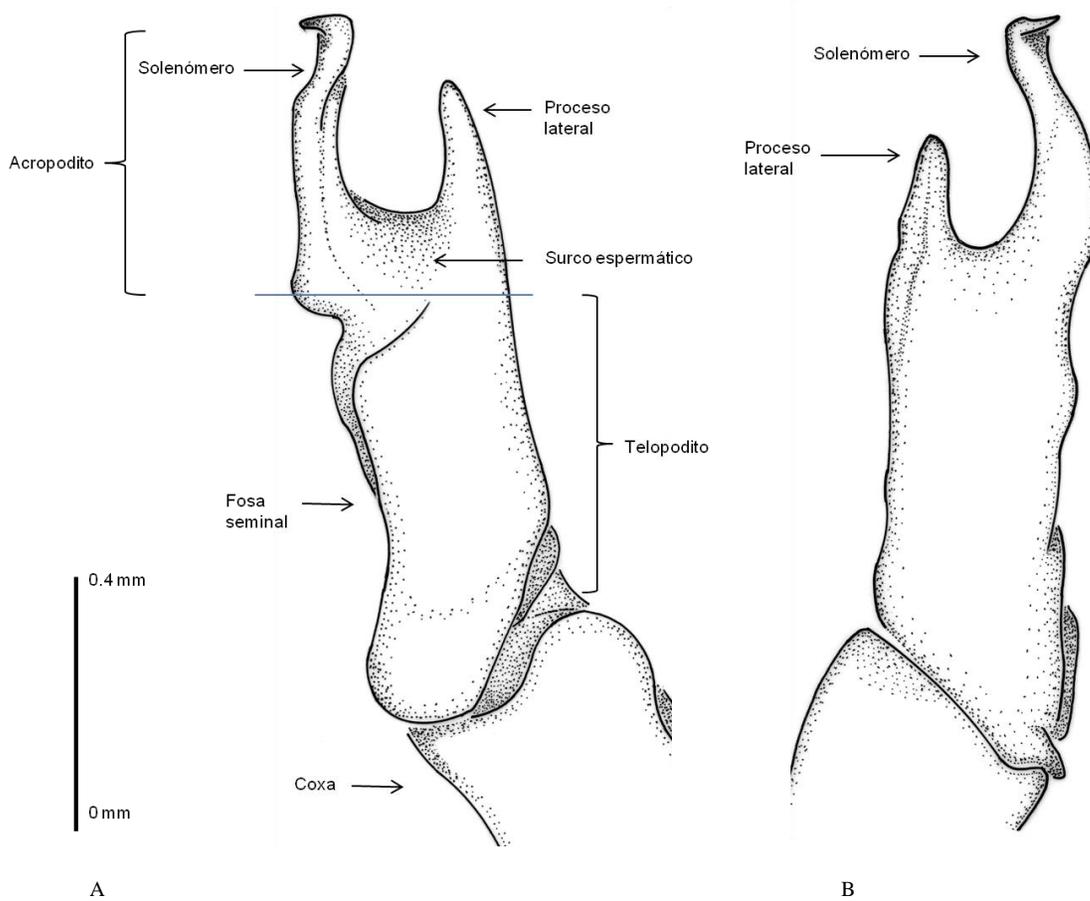


Figura 20. Distribución de *Aceratophallus granulifer*.

Comentarios: Basados en la información publicada por la curadora del museo FMNH, la serie tipo no se encuentra depositada en esta colección, como se menciona en la descripción original publicada por Chamberlin (1952) (Sierwald *et al.*, 2005). Asimismo, los ejemplares registrados y etiquetados bajo el nombre de *Phorositus granulifer* en la colección del USNM no fueron localizados durante la estancia realizada para el presente trabajo, pero se encontraron dos ejemplares etiquetados como paratipos de *Phorositus granulosus* depositados en esta colección. Estos ejemplares coinciden con la descripción y evento de colecta de *P. granulifer*, sin embargo, no

se ha publicado ninguna especie con el nombre y la descripción de *P. granulatus*, por lo que se considera como un nombre no válido, sin embargo, los ejemplares se pueden rescatar para la creación de un Neotipo de la especie *Aceratophallus granulifer*. Con respecto a la morfología del ejemplar, en la descripción original no se describen los paranotos en los que se presenta el dentículo antero-lateral y la posición *in situ* de los gonópodos, estos se encontraban disectados en el único ejemplar macho que se tiene de la especie. Los ejemplares han perdido la coloración que se presenta en la descripción. Debido a que sólo se cuenta con un registro para esta especie, se hace evidente una falta importante de colectas para estos organismos. Para poder ubicar la localidad dentro del mapa se consideraron los datos de la ruta seguida en Mandel Guatemala Expedition de 1933-1934, que hacen referencia a la localidad de colecta (Schmidt, 1936).



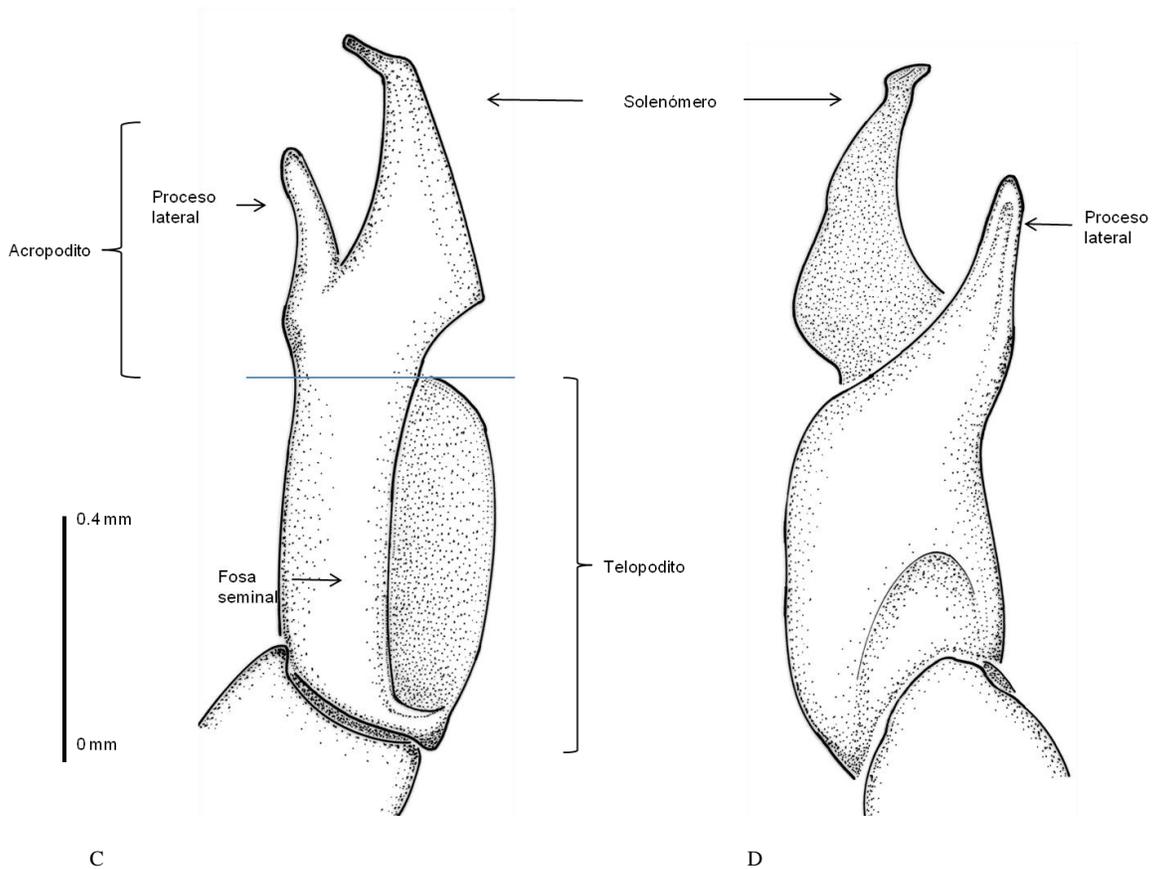


Figura 21. Gonópodo de *Aceratophallus granulifer* A) ventral, B) dorsal, C) lateral interna y D) lateral externa.

Aceratophallus guatemalae Chamberlin, 1947

(Figuras 22 y 23 A-D)

Aceratophallus guatemalae Chamberlin, 1947: 31, Figs.18, 19.

Aceratophallus guatemalae, Chamberlin, 1947: 31; Loomis, 1968b: 36; Hoffman, 1999: 400.

Material Tipo: Holotipo 1♂ (ANSP 9955) Guatemala: Depto. Petén: Piedras Negras, 30 Junio 1933, col. D.W. Amram.

Diagnosis: machos adultos de *Aceratophallus guatemalae* son similares con *A. maya*, sin embargo, se distinguen basados en la talla mayor de *A. guatemalae*, dos macrosedas en el margen anterior medio del metazonita, el engrosamiento lateral en los paranotos y los detalles de los gonópodos principalmente en que solenómero es recto y corto, orientado hacia el centro del gonópodo y con la región apical truncada, ápice del proceso lateral de forma ondulada (ver redescrípción).

Redescripción: N ♂= 17, Longitud= 40.8 mm (30-52), Collum= 5.8 mm (3.7-8.5), segmento 7= 5.9 mm (3.6-8.5); N ♀= 14, Longitud= 40.3 mm (31-49), Collum= 5.7 mm (4.6-6.7), segmento 7= 5.8 mm (4.8-6.9). Cabeza, antenas y gnatoquilar sin modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita granular, pleuritos con proyecciones tuberculares en un número variable, superficie de los esternitos lisos; presenta dos macroseas cercanas al margen anterior medio del metazonita desde el collum hasta el segmento 18, no se aprecia en el segmento 19. **Collum:** margen anterior parcialmente recto a curvo llegando a formar una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores y el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, ángulos posteriores sub-rectangulares. Paranotos 1-4 por debajo de la superficie dorsal de los tergitos, en 5-19 horizontales con los márgenes laterales por encima del nivel de la superficie dorsal debido al marcado engrosamiento lateral, en 2-17 ó 2-18 con un denticulo antero-lateral; 16-17 de mayor tamaño y con los ángulos posteriores más angulares hacia la región posterior que el resto de los segmentos. **Ozoporos** abren dorsolateralmente con una tendencia hacia la parte dorsal. **Gonópodos** como se muestran en las Figs. 23 A-D. **Acropodito:** dividido en solenómero y un proceso lateral. **Solenómero** es la ramificación interna del acropodito de forma recta y corta, con la terminación apical truncada y orientada hacia el centro del gonópodo. **Proceso lateral:** se expande en forma laminar en la región posterior y lateral del gonópodo, el ápice presenta curvaturas de forma ondulada; tiene una menor longitud que el solenómero. En la región posterior y cercana al ápice presenta un grupo de 6-8 macroseas. **Apertura gonopodal** ovalada, con el margen posterior en forma de lámina y no supera la altura de los esternitos. **Modificaciones sexuales:** patas seis y siete presentan una separación entre las coxas del mismo par de patas. **Coloración:** el cuerpo, las patas y las antenas son de color naranja oscuro, los bordes de los paranotas son color marrón.

Serie Tipo: Holotipo 1♂, Paratipo 1♂ (ANSP 9955) Guatemala: Depto. Petén: Piedras Negras, 30 Junio 1933, col. D.W. Amram.

Material estudiado: Holotipo 1♂ (ANSP 9955) Guatemala: Depto. Petén: Piedras Negras, 30 junio 1933, col. D.W. Amram. México: Campeche: 2♀♀ [CNAN-DI000124], Ciudad del Carmen, 5 abril 1999, col. E. González. 1♂, 1♀ [CNAN-DI0000126], Calakmul, 26 julio 1998. 2♀♀ [CNAN-DI000125], Cala 015, (Calakmul?) sin más datos. 1♂, 1♀ [CNAN-DI0000127], Nueva Vida, Mpio. Calakmul, 12 julio 1998, col. M. Lira, J. L. Castelo, A. S. Gabriel & F. Álvarez. Chiapas: 1♂ [CNAN-DI000117], El Encaño, Sierra de la Cojolita, Mpio. Ocosingo, 16° 48.677' N, 91° 04.646' W, 165 msnm, 2 octubre 2001, col. I. Mondragón, H. Montaña, G. Montiel. 1♀ [CNAN-DI000118], Arroyo Nayte, Sierra de la Cojolita, Mpio. Ocosingo, 16° 47.546' N, 91° 02.629' W, 209 msnm, 8 agosto 2005. 1♂ [CNAN-DI000110], Ruinas de Bonampak, Mpio. Ocosingo, 16° 42.152' N, 91° 3.927' W, 167 msnm, 7 agosto 2005, col. J. Castelo (JCLL029). 5♂♂, 4♀♀ 1juv [CNAN-DI000116], El Taller, Sierra de la Cojolita, Mpio. Ocosingo, 16° 45.756' N, 91° 01.933' W, 257 msnm 9 agosto 2006, cols. A. Valdez, A. Ávila y G. Montiel. 1♂, 1♀ [CNAN-DI000119], Arroyo Nayte, Sierra de la Cojolita, Mpio. Ocosingo, 16° 47.546' N, 91° 02.629' w, 209 msnm, 4 junio 2005. 3♂♂ [CNAN-DI000120], Km. 160 carr. Crucero Corozal-Benemérito, Mpio. Ocosingo, 16° 41.475' N, 90° 49.449' W, 108 msnm, 10 agosto 2005. 2♂♂ [CNAN-DI000121], Reserva Comunal El Cartón, Mpio. Ocosingo, 16° 47.185' N 90° 55.678' W, 98 msnm, 9 agosto 2005. 1♂ [CNAN-DI000123], Arroyo Nayte, Sierra de la Cojolita, Mpio. Ocosingo, 16° 47.546' N, 91° 02.629' w, 209 msnm, col. J. Castelo. 1♀ [CNAN-DI000122], Localidad 1, 7 agosto 2005. 1♂ [CNAN], Ruinas de Bonampak, 16° 42.152' N, 91° 3.927' W, 167 msnm, 7 agosto 2005, cols. A. Valdez & G. Montiel.

Distribución: GUATEMALA: Depto. Petén: (La Libertad?): Piedras Negras. MÉXICO: Campeche: Ciudad del Carmen, Calakmul: Nueva Vida; Chiapas: Ocosingo: Ruinas de Bonampak, Km 160 carretera Crucero Corozal- Benemérito, Reserva Comunal El Cartón, Sierra de la Cojolita: Arroyo Nayte, El Encaño, El Taller (Fig. 22).

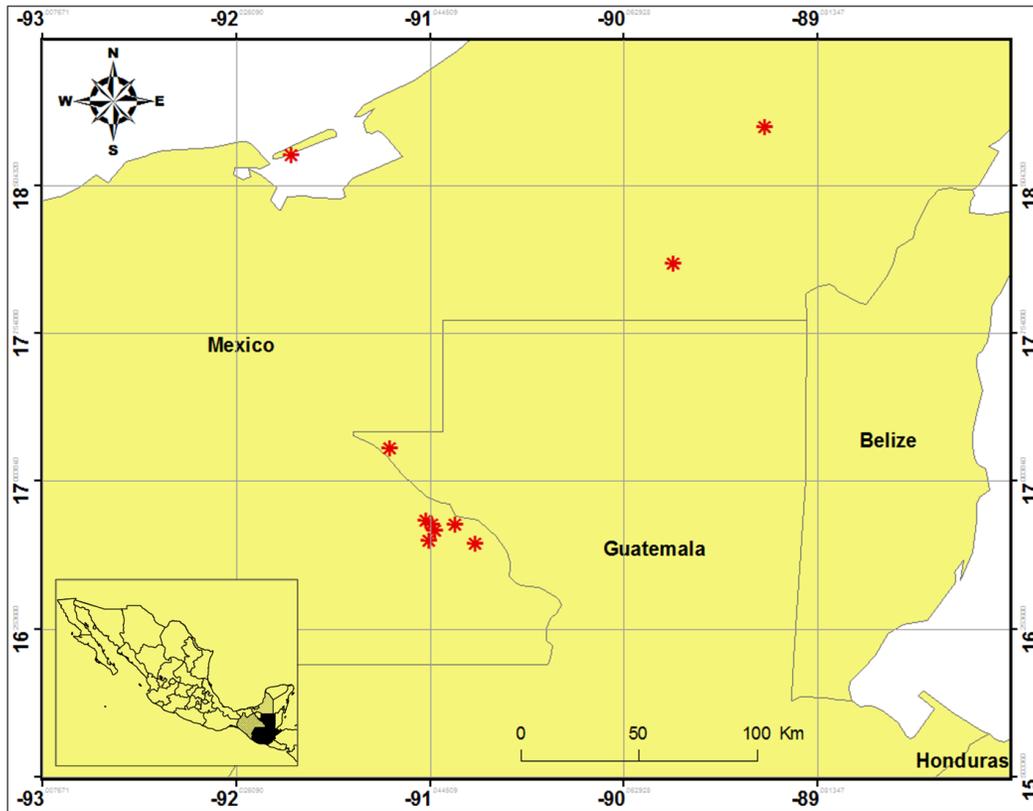
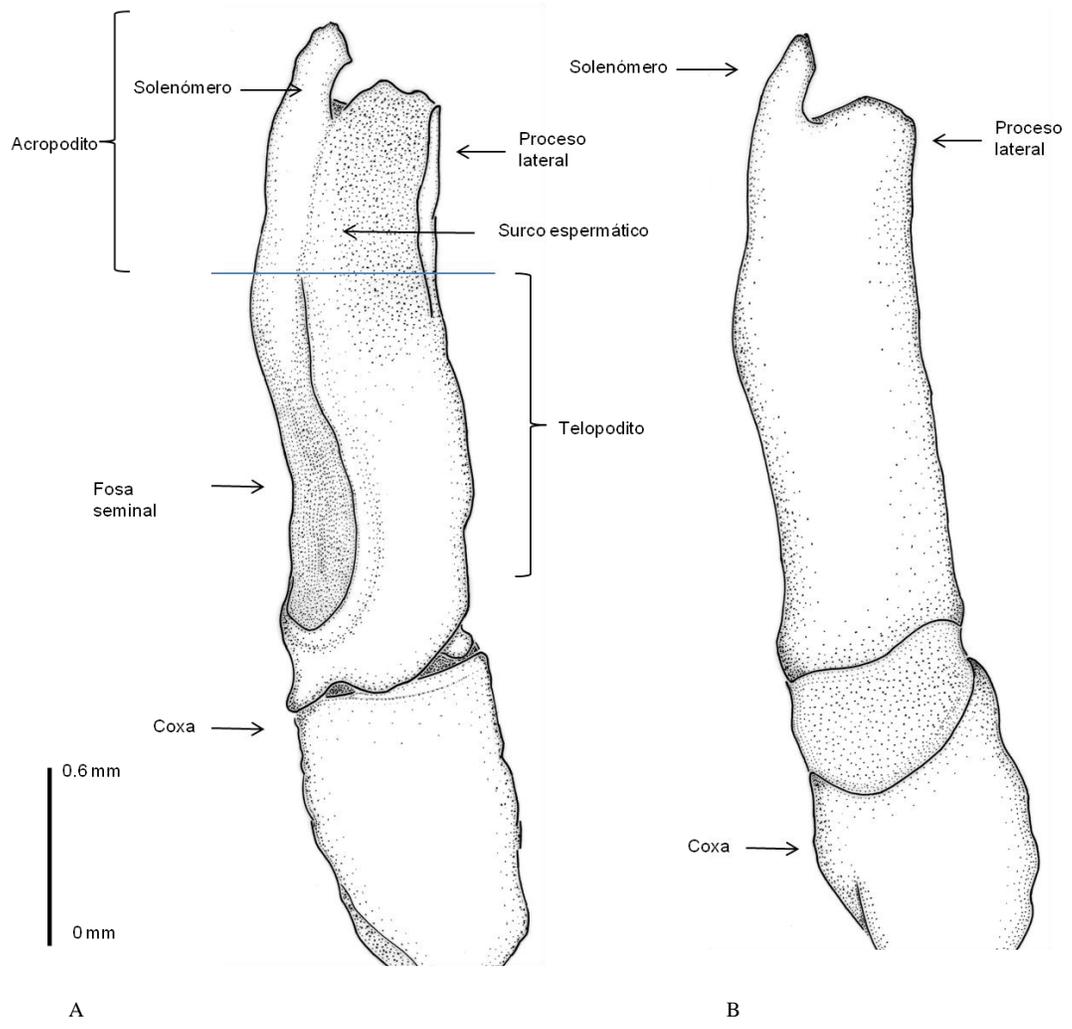


Figura 22. Distribución de *Aceratophallus guatemalae*.

Comentarios: Para *Aceratophallus guatemalae* se complementó la descripción con información adicional a la que se presenta en la descripción original (Chamberlin, 1947). La información se obtuvo del amplio número de organismos que se examinaron, los cuales se encuentran depositados en la CNAN. La revisión de los ejemplares refuerza la estrecha relación morfológica que presenta con *A. maya* (Loomis, 1964). En la morfología de los organismos se observa la ausencia del dentículo en algunos terguitos ó sólo de un lado del organismo, posiblemente la pérdida del dentículo se debe al desgaste de esta estructura por su continuo movimiento del organismo en el sustrato. Basados en la información obtenida de los registros y visibles en la distribución que nos muestra la fig. 22, es en México donde se presentan la mayor cantidad de registros, así como una mayor distribución, aunque la descripción original ubica la localidad tipo en Guatemala, muy cerca de la frontera con México.



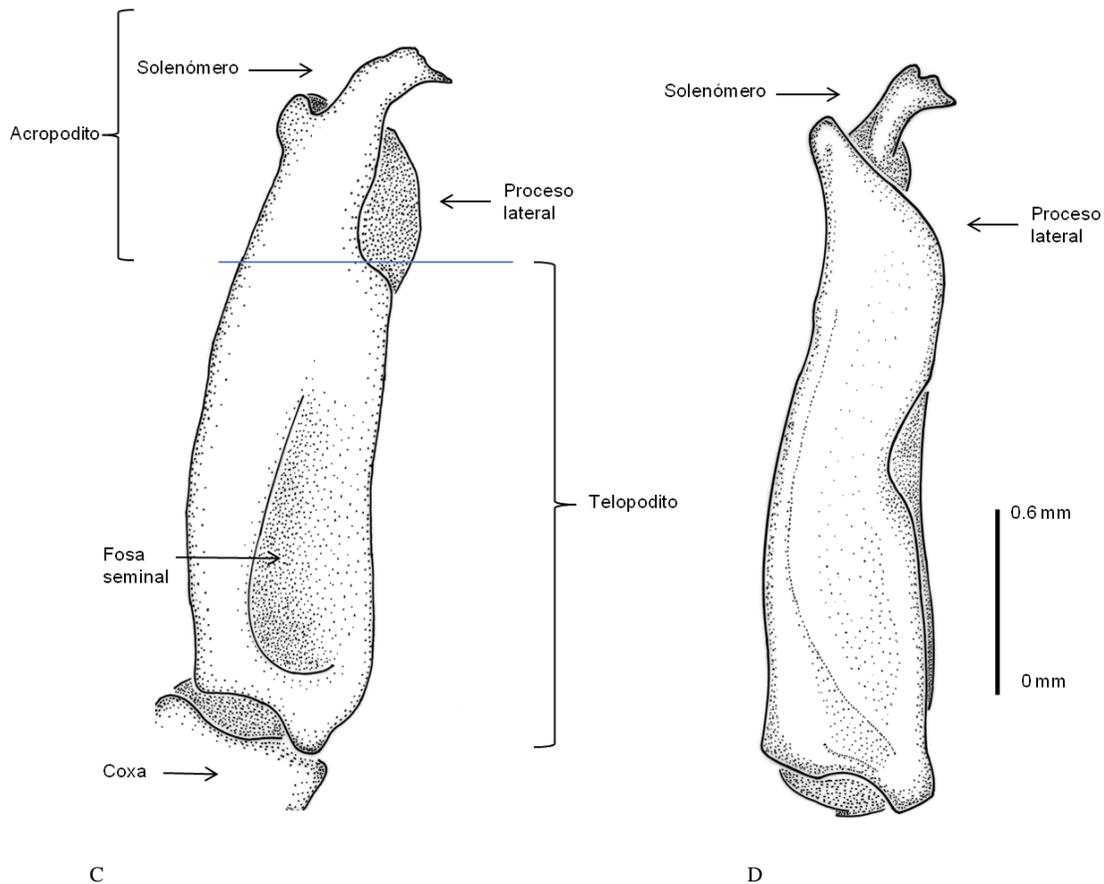


Figura 23. Gonópodo de *Aceratophallus guatemalae* A) ventral, B) dorsal, C) lateral interna y D) lateral externa.

Aceratophallus hoctunanus Chamberlin, 1938

(Figuras 24 y 25 A-B)

Aceratophyllus [sic] *hoctunanus* Chamberlin, 1938: 176, Fig. 40.

Aceratophallus hoctunanus, Chamberlin, 1938: 178; Pearse, 1945: 173; Nicholas, 1962: 176
Loomis, 1968b: 35; Reddell, 1971: 45; Hoffman, 1999: 399; Bueno-Villegas, 2001:49;
Bueno-Villegas *et al.*, 2004: 593.

Material Tipo: Holotipo 1♂ (USNM 93088 [101999]), México: Yucatán: Hochtún: Cueva Hochtún, 7-8 julio 1936, col. R. Chamberlin.

Diagnosis: machos adultos de *Aceratophallus hoctunanus* son similares con *A. calcehtokanus* y *A. oxkutzcabus*, pero difieren en que el lóbulo interno del proceso lateral es de forma ancha y

redondeada en la región posterior, casi al mismo nivel de la proyección accesoria en la región lateral distal en forma de punta, pero no extendida (ver redescrípción).

Redescrípción: N♂= 2, Longitud= 28 mm (22-35), Collum= 3.9 mm (3.1-4.7), segmento 7= 3.9 mm (3.1-4.6); N ♀= 3, Longitud= 26.7 mm (23-34), Collum= 3.7 mm (3.1-4.7), segmento 7= 3.6 mm (3.0-4.6 mm). Cabeza, antenas y gnatoquilaro sin modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita corrugadas a lisas, pleuritos con proyecciones tuberculares en un número variable, superficie de los esternitos lisos. **Collum:** margen anterior parcialmente recto a curvo llegando a formar una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores y el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, las ondulaciones laterales casi rectas y la ondulación central es más pronunciada, ángulos posteriores sub-rectangulares. Paranotos: 1-4 por debajo de la superficie dorsal de los terguitos, en 5-19 horizontales con los márgenes laterales por encima del nivel de la superficie dorsal, en 2-17 ó 2-18 con un dentículo antero-lateral, en 15-19 con los ángulos posteriores más largas y angulares que el resto de los segmentos. **Ozoporos:** abren dorsolateralmente. **Gonópodos** como se muestran en las Figs. 25 A-B. **Acropodito:** dividido en solenómero y un proceso lateral. **Solenómero:** es recto, de superficie lisa, de mayor longitud que el proceso lateral y semicurvado hacia la región lateral del cuerpo, el ápice se curva hacia la región ventro-lateral del cuerpo y termina en forma de lámina angular y aguada, similar con *A. oxkutzcabus*, pero es más corto. **Proceso lateral:** se expande en forma de lámina sub-rectangular de la región lateral a posterior, en la región lateral distal presenta una proyección accesoria angular y corta, lóbulo interno del proceso lateral es de forma ancha y redondeada, la región posterior es de menor tamaño que la región lateral y con las aristas redondeadas; en la región posterior de la ramificación presenta una número variable de 6-9 sedas. **Apertura gonopodal** ovalada, con un margen posterior en forma de lámina y supera la altura de los esternitos. **Modificaciones sexuales:** patas seis y siete presentan una separación entre las coxas del mismo par de patas. **Coloración:**

antenas, cabeza y metazonita muestran una coloración amarillenta, con una tendencia a una coloración naranja en algunas zonas del cuerpo como las patas y las partes bucales.

Serie Tipo: Holotipo 1♂, Allotipo 1♀, Paratipo 1♂, 1♀ (USNM 93088 [101999]), México: Yucatán: Hochtún: Cueva Hochtún, 7-8 julio 1936, col. R. Chamberlin.

Material estudiado: Holotipo 1♂, Allotipo 1♀, Paratipo 1♂, 1♀ (USNM 93088 [101999]), México: Yucatán: Hochtún: Cueva Hochtún, 8 julio 1936, col. R. Chamberlin. 1♂, 1♀ (CNAN-DI000503), México, Yucatán: Tecoh: Grutas de Tzab Nah, 20.73047°N 89.47467°W, 23 msnm, 18 Julio 2010, cols. O. Francke, J. Cruz-López, C. Santibáñez, G. Montiel, D. Barrales, G. Contreras, M. Paradiz.

Distribución: MÉXICO: Yucatán: Hochtún: Cueva Hochtún [(20°52'N, 89°12'W, 26 msnm)?], **NUEVO REGISTRO** Tecoh: Grutas de Tzab Nah [20.73047°N 89.47467°W, 23 msnm] (Fig. 24).

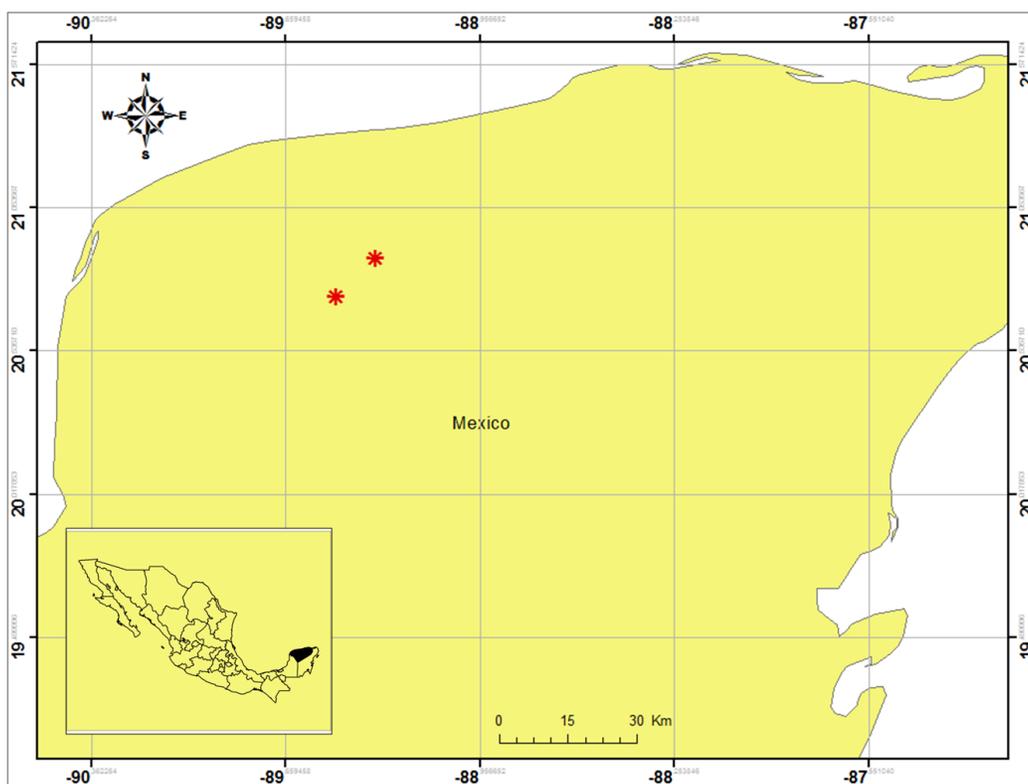


Figura 24. Distribución de *Aceratophallus hoctunanus*.

Comentarios: Como en otras especies descritas para la Península de Yucatán, la descripción original sólo menciona características morfológicas poco informativas para la identificación de la especie, se enfoca en la coloración del cuerpo, antenas y patas. En estructuras compara las diferencia en la forma de los paranotos y los gonópodos con los de *A. oxkutzcabus* por medio de un esquema que carece de mediadas, aunque la morfología de *A. hoctunanus* es muy similar a la de *A. calcehtokanus* (Chamberlin, 1938). Adicional a la redescrición de la especie se colectó en otra localidad cercana a la localidad tipo, con lo que asciende a dos el número de localidades donde se distribuyen ambas, compartiendo una distribución similar con *A. oxkutzcabus*, *A. calcehtokanus* (Pearse, 1945) y *Aceratophallus* sp. A (Hernández, 2009), basados en los datos de este trabajo.

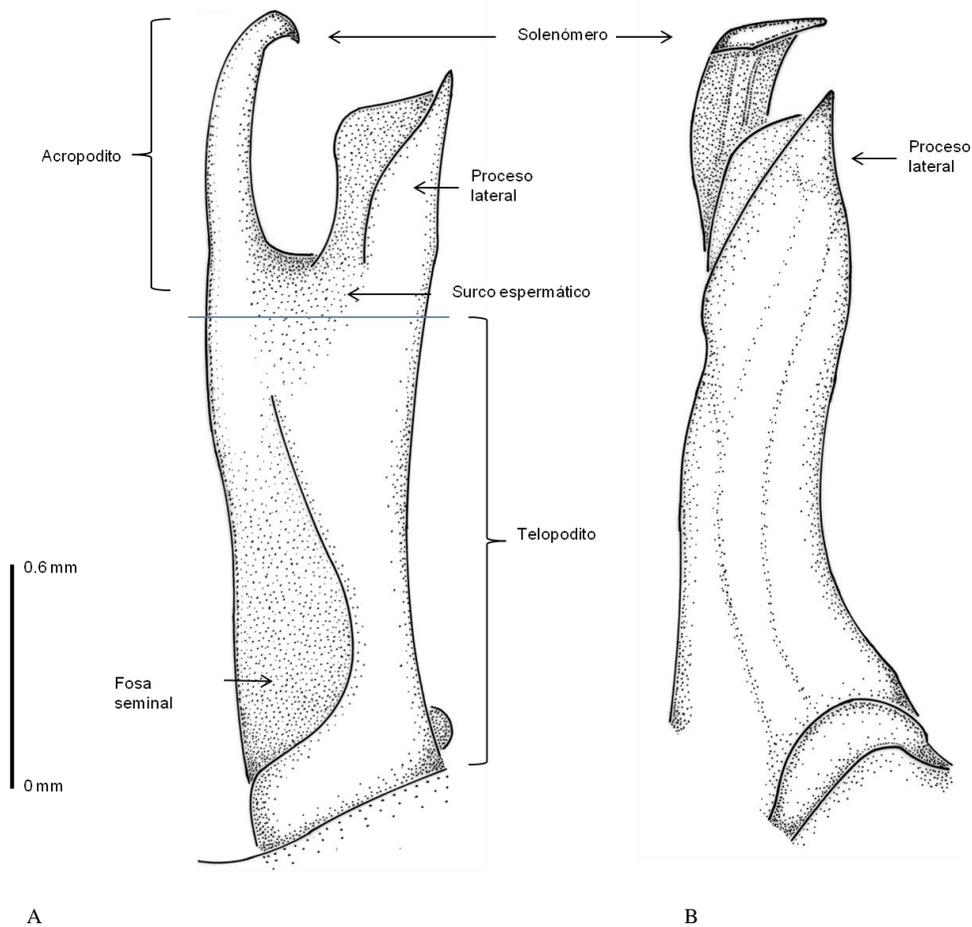


Figura 25. Gonópodo de *Aceratophallus hoctunanus* A) ventral y B) lateral externa.

Aceratophallus lamellifer Brölemann, 1905

(Figuras 26 y 27 A-D)

Aceratophallus unicolor lamellifer Brölemann, 1905: 346, Figs. 1-5.

Aceratophallus lamellifer, Brölemann, 1905: 346; Strand, 1906: 748; Pocock, 1910: 188; Chamberlin, 1922: 56; Chamberlin 1933: 22; Attems, 1933: 258; Attems, 1940: 475; Loomis, 1968b: 36; Hoffman, 1999: 400.

Neoleptodesmus josefinus Attems, 1944: 238, Figs. 24-25.

Material Tipo: Holotipo 1♂ [MHNP] Costa Rica: San José.

Diagnosis: machos adultos de *Aceratophallus lamellifer* son similares a *Aceratophallus* sp. G, sin embargo, se distingue basado en los detalles de los gonópodos principalmente en que el proceso tibiotarsal es de forma aplanada y redondeada y más ancha que el solenómero (ver redescrición).

Redescrición: N ♂= 32, Longitud= 30.2 mm (22-55), Collum= 3.9 mm (2.9-6.4), segmento 7= 4.5 mm (3.4-7.2); N ♀= 16, Longitud= 34.6 mm (28-42), Collum= 4.2 mm (2.9-5.2), segmento 7= 4.7 mm (3.2-5.5). Cabeza, antenas y gnatoquilarario sin modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita granular, pleuritos con proyecciones tuberculares en un número variable, superficie de los esternitos lisos. **Collum:** margen anterior parcialmente recto a curvo llegando a formar una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores y el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, ángulos posteriores sub-angulares y parcialmente dirigidos hacia la región posterior. Paranotos 1-4 por debajo de la superficie dorsal de los tergutitos; en 5-19 horizontales; 2-17 ó 2-18 con un denticulo antero-lateral; en 15-19 los ángulos posteriores más angulares hacia la región posterior. **Ozoporos:** abren dorsolateralmente. **Gonópodos** como se muestran en las Figs. 27 A-D. **Acropodito:** dividido en solenómero, proceso tibiotarsal y proceso lateral. **Solenómero:** es una rama delgada casi laminar en posición horizontal, ápice se curva hacia la región ventral del cuerpo, con una muesca cóncava cercana al ápice que lo divide en solenómero en la parte anterior y proceso tibiotarsal en la posterior. Proceso tibiotarsal es más ancho que el

solenómero, de forma redondeada y se extiende hasta la base del solenómero; el solenómero es sub-cónico y en el ápice presenta el orificio seminal en una cavidad en forma de embudo. **Proceso lateral:** ramificación ancha que se expande sub-rectangularmente en la región anterior del gonópodo y en la región distal ápice truncado con un ángulo en el extremo interno y redondeado en el extremo exterior. Región posterior con un grupo de 6-8 macrosetas rígidas, gruesas y largas. **Apertura gonopodal** ovalada, margen posterior en forma de lámina y no supera la altura de los esternitos. **Modificaciones sexuales:** patas seis y siete con una separación entre las coxas del mismo par de patas. **Coloración:** cabeza, tronco y paranotos de color naranja claro, margen lateral de los paranotos de color naranja oscuro. Antenas y patas más claras que la cabeza y el tronco.

Serie Tipo: Holotipo 1♂ [MHNP] Costa Rica: San José. *Neoleptodesmus josefinus* Holotipo 1♂ [NMW], Costa Rica: San José: La Caja, 1931

Material estudiado: *Neoleptodesmus josefinus* Holotipo 1♂ [NMW], Costa Rica: San José: La Caja, 1931; 2♀♀ [NMW], Costa Rica: (Guanacaste?): Bebedero, 1930; 1♂ [USNM], Costa Rica, Chintaria, 14 marzo 1930, col. M. Valerio; 1♀, [USNM], Costa Rica, Parismina, 1929, col. M. Valerio. 2♂♂ [INB0003518696], Costa Rica: Guanacaste. P.N. Guanacaste, Sector Orosi, sendero a Mata Redonda. 430 msnm, 10°57'22.1399''N 85°30'48.7002''W, 17 Julio 1996, col. Z. Barrientos. 2♂♂, 3♀♀ [INB0003521351], Costa Rica: Guanacaste. P.N. Guanacaste, Estación Orosi, Sendero las Yegüitas. 500 msnm, 10°57'54.9730''N 85°29'26.4460''W, 14 Julio 1996, col. Z. Barrientos. 5♂♂ [INB0003518813], Costa Rica: Guanacaste. P.N. Guanacaste, Sector Orosi (antes Maritza), Sendero Casa Fram. 600 msnm, 10°57'40.0000''N 85°29'45.0002''W, 15 Julio 1996, col. Z. Barrientos. 6♂♂, 3♀♀ [INB0003525662], Costa Rica: Heredia. No protegida. Iglesia de Barva, Heredia. 1180 msnm, 10°01'22.5087''N 84°07'29.6684''W, 10 Julio 1977, col. A. Berrios. 1♂ [MZUCR] Costa Rica: San José: San José, Unidad. 1148 msnm, 14 Agosto 1969, col. L. D. Gómez. 1♂ [MZUCR] Costa Rica: Guanacaste: Nandayure: Cerro Azul, Carmona Guanacaste, 100 msnm, 9.998°N 85.256°W, 23 Julio 1985, col. C. E. Valerio. 4♂♂, 4♀♀ [MZUCR] Costa Rica: Alajuela:

Upala: San José de Upala, 50 msnm, 10.953°N 85.139°W, 19 Julio 1985, col. B. Morera. 1♂ [MZUCR] Costa Rica: San José: Montes de Oca: Bosquecito de Biología Universidad de Costa Rica, 9.934°N 84.054°W, 15 Junio 1988, col. M. Montoya. 2♂♂, 1♀ [MZUCR] Costa Rica: Alajuela: San Carlos: El Venado, San Carlos, 230 msnm, 10.558°N 84.752°W, 12-16 Enero 1980, col. C. E. Valerio. 1♀ [MZUCR] Costa Rica: Cartago: Puente Negro, Orosi, 1100 msnm, 9.81°N 83.868°W, 21 Septiembre 1979, col. C. E. Valerio.

Distribución: COSTA RICA: Prov. San José: La Caja, **NUEVO REGISTRO** Unidad, Bosquecito de Biología Universidad de Costa Rica; Prov. Limón: Parismina; Prov. Cartago: Chintaria, **NUEVO REGISTRO** Puente Negro; Prov. Guanacaste: Tilarán, Río Bebedero, **NUEVO REGISTRO** Sector Orosi, sendero a Mata redonda, Sector Orosi (antes: Maritza); sendero Casa Fram., Estación Orosi, Sendero Las Yeguitas, Cerro Azul; **NUEVO REGISTRO** Prov. Alajuela: San José de Upala, El Venado; Prov. Heredia: Iglesia de Barva (Fig. 26).

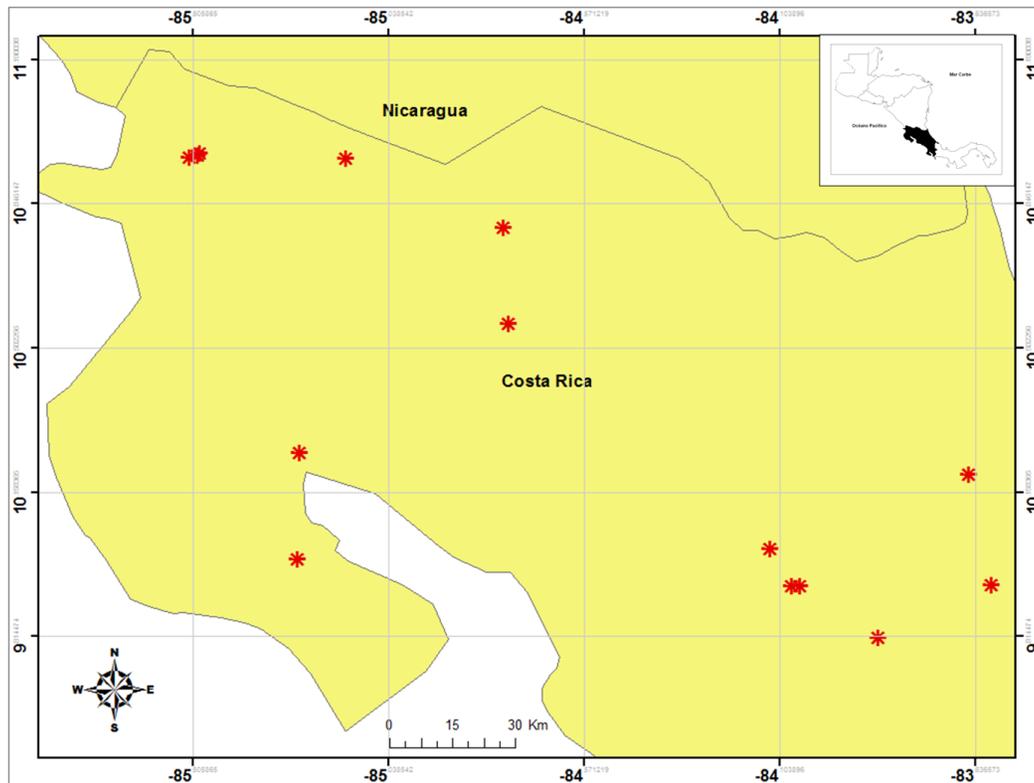
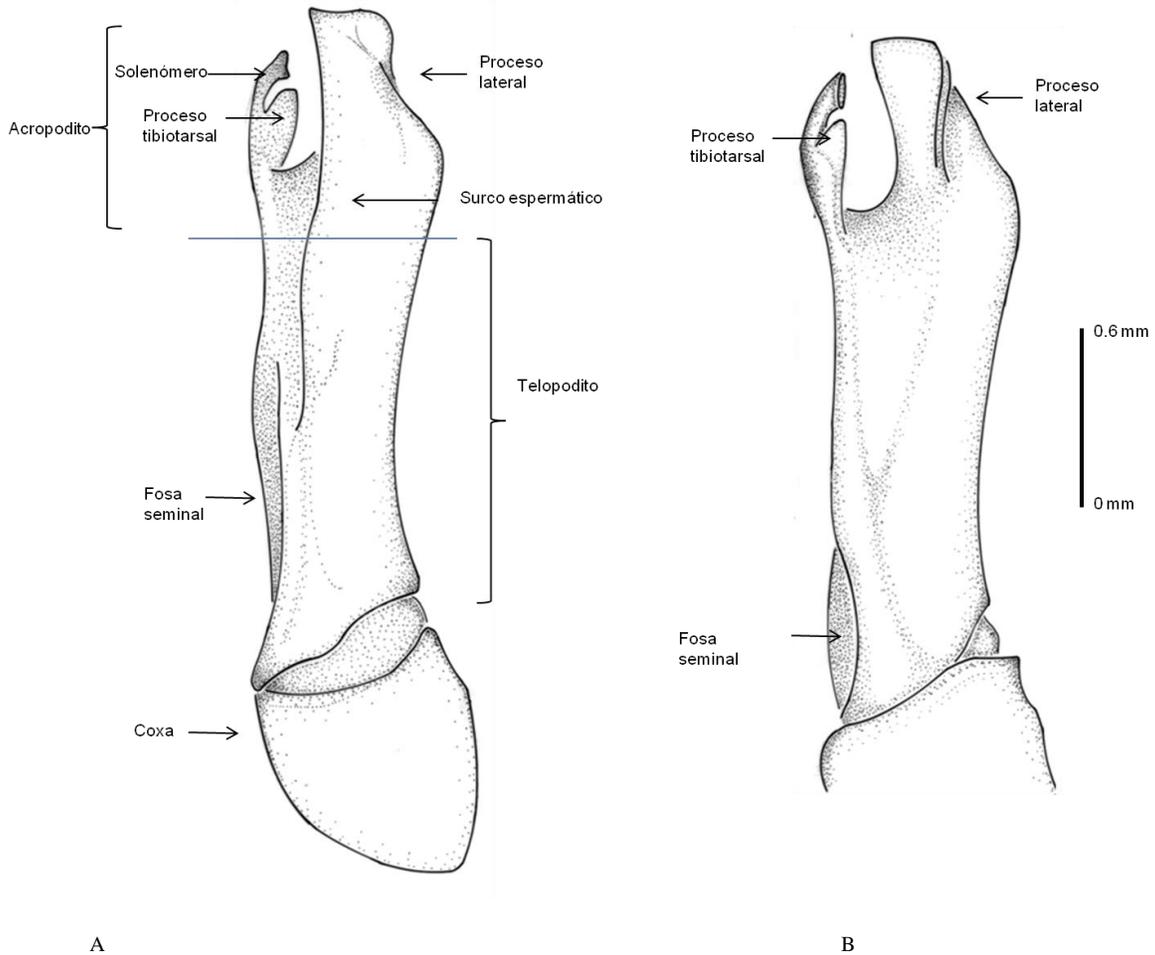


Figura 26. Distribución de *Aceratophallus lamellifer*.

Comentarios: La información que aporta la descripción original sólo se destaca la morfología de los gonópodos como punto de relación con *A. unicolor*, minimiza las variaciones morfológicas y las medidas de los paranotos entre machos y hembras. Además, considera la ausencia de la cánula como un carácter importante para relacionar el género *Aceratophallus* con el género *Rhachis*, el cual cambiaría de nombre a *Rhachidomorpha* para formar parte de la familia Rhachodesmidae. Sin embargo, es erróneamente comparado con la subfamilia Leptodesminae por la forma de la coxa de los gonópodos (Brölemann, 1905). En lo referente a su distribución se presentan cuatro nuevos registros para Costa Rica, compartiendo similitud con especies como *A. unicolor*, *Aceratophallus* sp. D, *Aceratophallus* sp. F, *Aceratophallus* sp. G y parte de la distribución de *A. dux*.



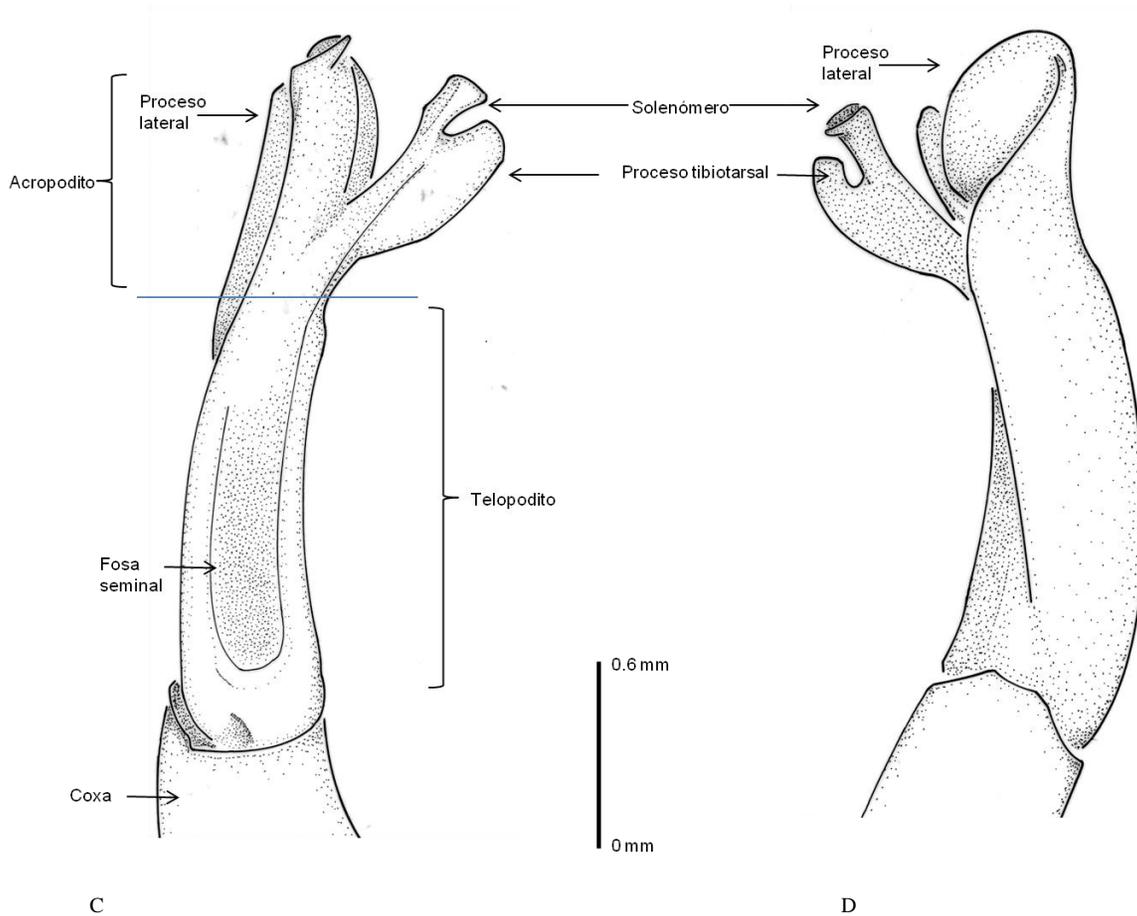


Figura 27. Gonópodo de *Aceratophallus lamellifer* A) ventral, B) dorsal, C) lateral interna y D) lateral externa.

Aceratophallus maya Loomis, 1964

(Figuras 28 y 29 A-D)

Aceratophallus maya Loomis, 1964: 186, Figs. 4-6.

Aceratophallus maya, Loomis, 1964: 186, 1968b: 36; Hoffman, 1999: 400. Bueno-Villegas, 2001; Bueno-Villegas *et al.*, 2004: 593.

Material Tipo: Holotipo 1♂ [USNM 2984 (92524)] Guatemala, Depto. Petén: Tikal, 13 septiembre 1962, col. Pitt G., Grove C., Fla.

Diagnosis: machos adultos de *Aceratophallus maya* similares con *A. guatemalae*, por la forma de los gonópodos, sin embargo, se diferencian en que el lóbulo interno del proceso lateral es redondeado y el solenómero es ondulado, largo y más pronunciado hacia el centro en la región

apical. Es una especie de menor tamaño y con menor engrosamiento en los márgenes laterales de los paranotos (ver redescipción).

Redescipción: N ♂= 3, Longitud= 38 mm (32-45), Collum= 5.5 mm (4.8-7.1), segmento 7= 5.6 mm (4.9-7.2); N ♀= 1, Longitud= 42 mm, Collum= 6.8 mm, segmento 7= 6.8 mm. Cabeza, antenas y gnatoquilaro sin modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita granular, pleuritos con proyecciones tuberculares en un número variable, superficie de los esternitos lisos; superficie de los prozonitos lisos. **Collum:** margen anterior parcialmente recto con una ondulación detrás del vértice de la cabeza llegando a formar una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores y el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, ángulos posteriores subrectangulares; gránulos disminuyen hacia la parte anterior en tamaño, no en número. Paranotos 1-4 por debajo de la superficie dorsal de los tergutitos, en 5-19 horizontales con los márgenes laterales de los que presentan poros elevados a la altura del dorso medio; en 2-18 con un dentículo antero-lateral, en 16-19 ángulos posteriores con tendencia hacia la región posterior. **Ozoporos:** abren dorsolateralmente. **Gonópodos** como se muestran en las Figs. 29 A-D. **Acropodito:** dividido en solenómero y proceso lateral. **Solenómero:** ramificación interna del acropodito, largo y se extiende de forma ondulada hacia el centro del gonópodo, ápice orientado hacia la región lateral interna del gonópodo con ápice truncado y de mayor longitud que el proceso lateral. **Proceso lateral:** se expande en la región posterior y lateral del gonópodo, lóbulo interno redondeado, ápice redondeado y de menor longitud que el solenómero. Región dorsal con un grupo de 6-8 macroседas. **Apertura gonopodal** ovalada, con el margen posterior en forma de lámina y no supera la altura de los esternitos. **Modificaciones sexuales:** patas seis y siete con una separación entre las coxas del mismo par de patas. **Coloración:** dorsalmente amarillo a naranja, con excepción de prozonito y la región ventral de metazonita que son más claros, patas y antenas de color naranja.

Serie Tipo: Holotipo 1♂ [USNM 2984 (92524)] Guatemala, Depto. Petén: Tikal, 13 septiembre 1962, col. Pitt G., Grove C., Fla. Paratipo 1♂ [USNM] Guatemala, Depto. Petén: Tikal, 13 septiembre 1962, col. Pitt G., Grove C., Fla.

Material estudiado: Holotipo 1♂ [USNM 2984 (92524)], Guatemala, Depto. Petén: Tikal, 13 septiembre 1962, col. Pitt G., Grove C., Fla. Paratipo 1♂ [USNM], Guatemala, Depto. Petén: Tikal, 13 septiembre 1962, col. Pitt G., Grove C., Fla. 1♂ [My-UAEH], Guatemala: Petén: Dolores: 800 m. desv. Las Ilusiones en carr. Flores-Dolores, 16°33'27.1" N, 89°28'12.6" W, 500m, Selva Baja Caducifolia, ex. hojarasca, 12-14 julio 2004, cols. J. Barrientos y Q. Santiago. 8♂♂, 1♀ [My-UAEH], Guatemala: Petén: La Libertad: 400 m. desv. La Esperanza en carr. Sayaxché-Santa Ana, 16°48'2" N, 90°06'08.1" W, 270m, Selva Baja Caducifolia, ex. hojarasca (o ex. suelo y troncos), 13-14 julio 2004, cols. J. Barrientos y Q. Santiago.

Distribución: GUATEMALA: Depto. Petén: (Flores?) Tikal, **NUEVO REGISTRO** Dolores: 800 m. desv. Las Ilusiones en carr. Flores-Dolores, La Libertad: 400 m. desv. La Esperanza en carr. Sayaxché-Santa Ana. MÉXICO (registro no confirmado): Quintana Roo: Reserva de la Biosfera Sian Ka'an; Campeche: Calakmul (Fig. 28).

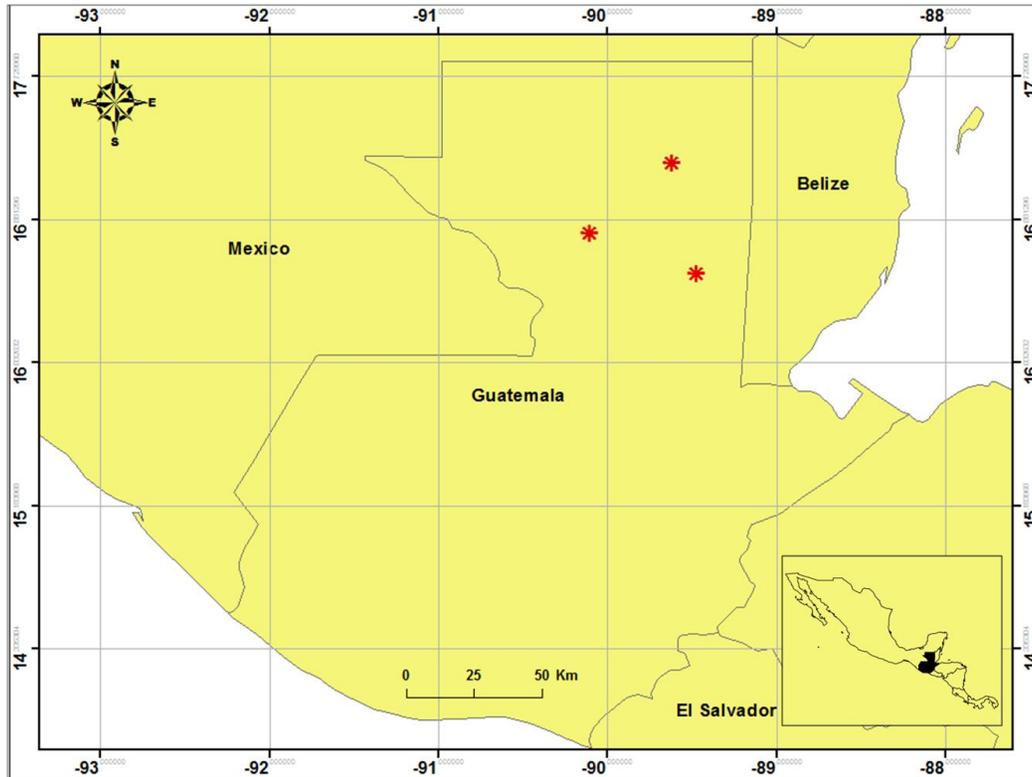
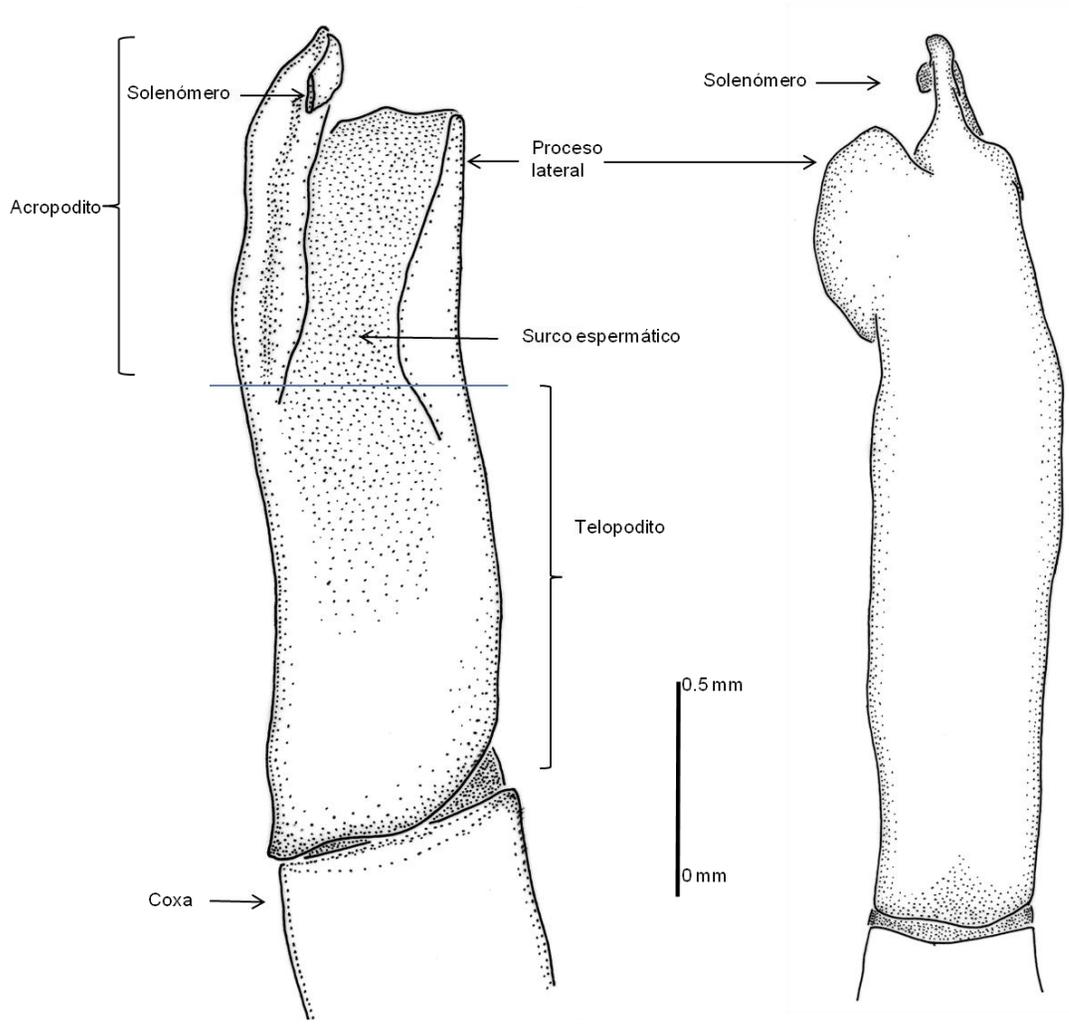


Figura 28. Distribución de *Aceratophallus maya*.

Comentarios: *Aceratophallus maya* es una de las especies que cuenta una amplia descripción y con una buena calidad en los esquemas que la acompañan, resaltando la similitud morfológica con *A. guatemalae* (Loomis, 1964), sin embargo, los esquemas carecen de medidas y detalles de la morfología de los gonópodos. La redescrición aporta principalmente detalles de los gonópodos y de las medidas de los organismos. Por otro lado se añaden dos nuevas registros en Guatemala con lo que se amplía la distribución de la especie, con respecto la mención que se tiene para México, no se obtuvieron las coordenadas de la localidad, por lo que no fueron incluidas en el mapa. A reserva de revisar el material que se menciona para México (Bueno-Villegas, 2001), con posibilidades de que sea *A. guatemalae*, basados en el rango de distribución de esta especie.



A

B

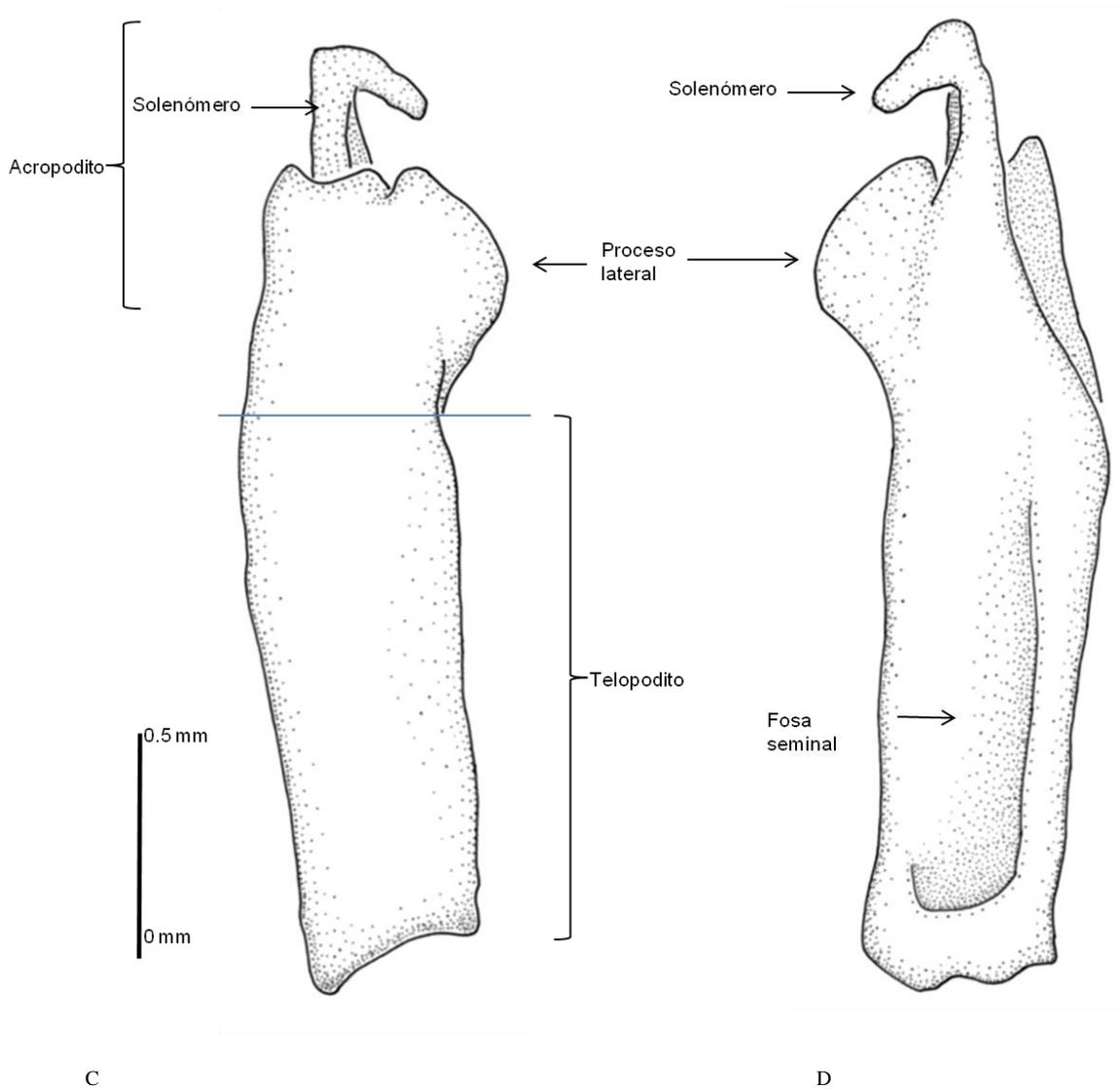


Figura 29. Gonópodo de *Aceratophallus maya* A) ventral, B) dorsal, C) lateral externa y D) lateral interna.

Aceratophallus oxkutzcabus Chamberlin, 1938

(Figuras 30 y 31 A-D)

Aceratophyllus [sic] *oxkutzcabus* Chamberlin, 1938: 176, Figs. 33-39.

Aceratophallus oxkutzcabus, Chamberlin, 1938: 178; Pearse, 1945: 173; Nicholas, 1962: 176

Loomis, 1968b: 35; Reddell, 1971: 45; Hoffman, 1999: 399; Bueno-Villegas, 2001:49;

Bueno-Villegas *et al.*, 2004: 593.

Material Tipo: Holotipo 1♂, 1♀ (USNM 438 [94554]) México: Yucatán: Oxkutzcab: Cueva Góngora, 16 julio 1936.

Diagnosís: machos adultos de *Aceratophallus oxkutzcabus* son similares con *A. hoctunanus* y *A. calcehtokanus*, sin embargo, se distinguen basados en los detalles de los gonópodos principalmente en que el solenómero es más largo y delgado, y el proceso lateral es más angosto y recto, con la proyección accesoria angular y corta (ver redescrípción).

Redescrípción: N ♂= 8, Longitud= 26 mm (20-31), Collum= 3.3 mm (2.8-4.8), segmento 7= 3.4 mm (2.8-4.6); N ♀= 7, Longitud= 28 mm (22-33), Collum= 3.6 mm (3.1-4.5), segmento 7= 3.6 mm (3.0-4.6). Cabeza, antenas y gnatoquilarío sin modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita corrugadas a lisas, pleuritos con proyecciones tuberculares en un número variable, superficie de los esternitos lisos; superficie de los prozonitos lisos. **Collum:** margen anterior parcialmente recto a curvo llegando a formar una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores y el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, las ondulaciones laterales casi rectas y la ondulación central es más pronunciada, ángulos posteriores subrectangulares. Paranotos 1-4 por debajo de la superficie dorsal de los tergutitos, en 5-19 horizontales con los márgenes laterales por encima del nivel de la superficie media dorsal, en 2-17 ó 2-18 con un denticulo antero-lateral, 15-17 de mayor tamaño ángulos posteriores con una tendencia hacia la región posterior. **Ozoporos:** abren dorsolateralmente. **Gonópodos** como se muestran en las Figs. 31 A-D. **Acropodito:** dividido en solenómero y un proceso lateral. **Solenómero:** rama interna recta, delgado y se extiende hacia la región anterior del cuerpo, superficie lisa y el ápice se curva hacia la región ventral, se expande en forma de lámina angular redondeada con una muesca en el ápice. **Proceso lateral:** se expande en forma de lámina sub-rectangularmente de la región lateral a la región posterior, en la región lateral se dobla hacia el centro del gonópodo y en la región distal presenta una proyección accesoria angular con un estrechamiento agudo en el ápice, la región posterior es de menor tamaño que la región lateral, el lóbulo interno es de forma angosta y recto. En

la región posterior presenta un número variable de 6-9 sedas. **Apertura gonopodal** ovalado, con el margen posterior en forma de lámina y supera la altura de los esternitos. **Modificaciones sexuales:** patas seis y siete presentan una separación entre las coxas del mismo par de patas. **Coloración:** cabeza y tronco de coloración naranja, con excepción de la región ventral y borde del clípeo que son de color amarillo. Las antenas y las patas basalmente son amarillas y distalmente se tornan naranjas. **Serie Tipo:** Holotipo 1♂, 1♀ (USNM 438 [94554]) México: Yucatán: Oxkutzcab: Cueva Góngora, 16 julio 1936; Paratipo 1♂ [USNM] México: Yucatán: Oxkutzcab: Cueva Góngora, 16 julio 1936; Paratipo 5♂♂, 3♀♀ [USNM (125)], Cueva Puz, 20 julio 1936; Paratipo 1♂ [USNM (169)], México, Yucatán, Tekax, Cueva Xmahit, 31 julio 1936, col. R. Chamberlin. Paratipo 1♀ [USNM], Yucatán: Cueva Puz, 20 julio 1937. Paratipo 2♀♀ [USNM (151)], Yucatán: Oxkutzcab: Cueva Holtún.

Material estudiado: Holotipo 1♂, 1♀ (USNM 438 [94554]) México: Yucatán: Oxkutzcab: Cueva Góngora, 16 julio 1936; Paratipo 1♂ [USNM] México: Yucatán: Oxkutzcab: Cueva Góngora, 16 julio 1936; Paratipo 5♂♂, 3♀♀ [USNM], Cueva Puz, 20 julio 1936; Paratipo 1♂ [USNM], México, Yucatán, Tekax, Cueva Xmahit, 31 julio 1936, col. R. Chamberlin. Paratipo 1♀ [USNM], Yucatán: Cueva Puz, 20 julio 1937. Paratipo 2♀♀ [USNM], Yucatán: Oxkutzcab: Cueva Holtún. 2♂♂, 3♀♀ 1juv. [USNM 23], Yucatán: Cueva de Hoctum Izamal, 16 marzo 1943, Exp. R.H. 1♀ [USNM], Yucatán: Cueva Puz, 20 julio 1936. 1♂ [My-UAEH], Yucatán: Chichen Itzá. Selva mediana subperennifolia que rodea a las ruinas. Entre hojarasca. 25 septiembre 2011, cols. Buenovillegas, G. Giribet y J. A. Cruz.

Distribución: MÉXICO: Yucatán: Oxkutzcab: Cueva Góngora, Cueva Puz (=P'us), Cueva Holtún; Tekax: Cueva Xmahit (=Xmait); Hoctún: Cueva de Hoctum Izamal; **NUEVO REGISTRO** Tinum: Chichen Itzá (Fig. 30).

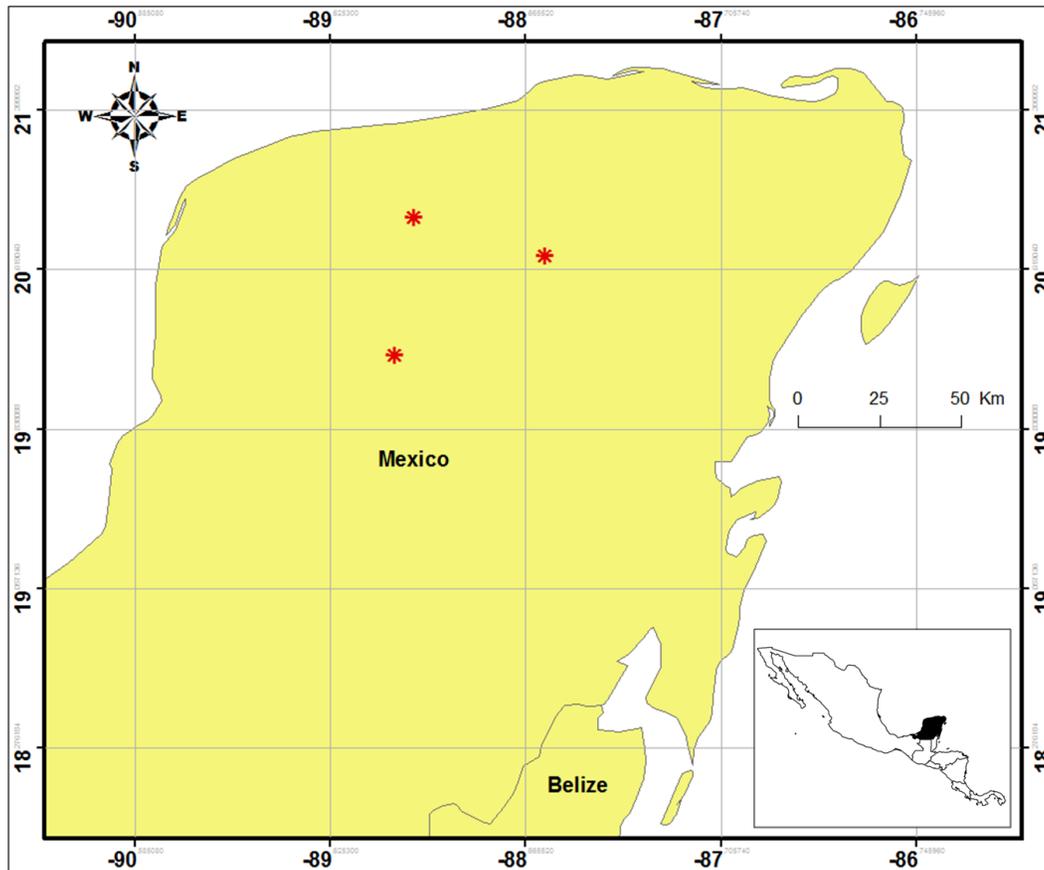
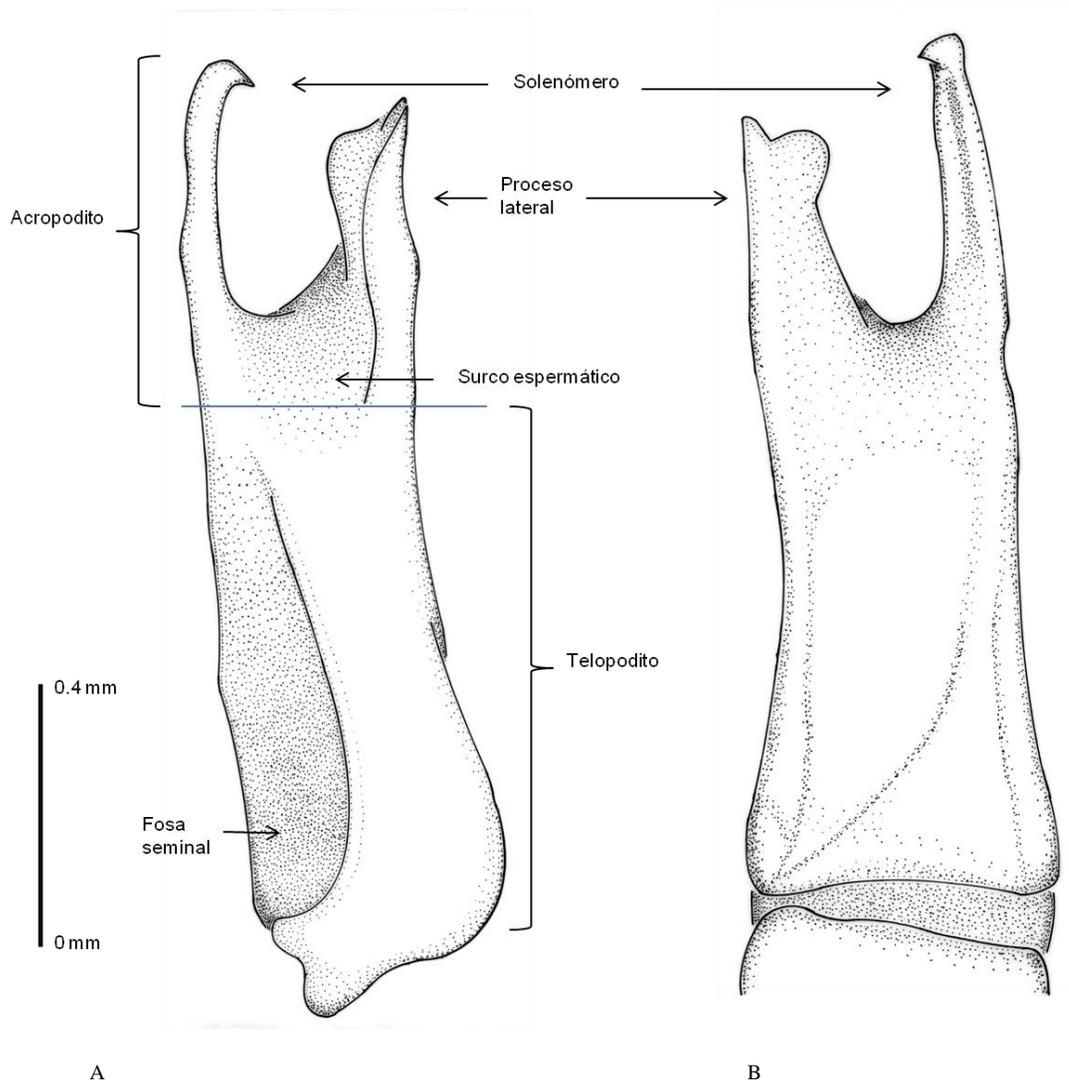


Figura 30. Distribución de *Aceratophallus oxkutzcabus*.

Comentarios: la descripción original menciona que la serie tipo se colectó a 20 ft [sic!] (=6.1 m) de profundidad (Chamberlin, 1938). Estos ejemplares tienen la descripción más amplia de las tres descritas por el mismo autor para el estado de Yucatán, aunque él resalta las diferencias entre las especies basado en la coloración y algunos detalles del tronco y los gonópodos basado en los bosquejos de esquemas que presenta el autor. Al realizar la revisión de las series tipo, se puede considerar que posiblemente sean sinónimos de la misma especie, ya que otras especies de polidésmidos presentan distintos patrones de coloraciones entre poblaciones de la misma especie (Pérez-Asso, 1996). La distribución de esta especie se amplía con un nuevo registro, sin embargo, sólo se logran obtener las coordenadas de dos localidades para la generación del mapa de distribución, compartiendo una distribución similar a las especies *A. calcehtokanus*, *A. hoctunanus*

y *Aceratophallus* sp. A, basados en los datos obtenidos en el presente trabajo para la Península de Yucatán.



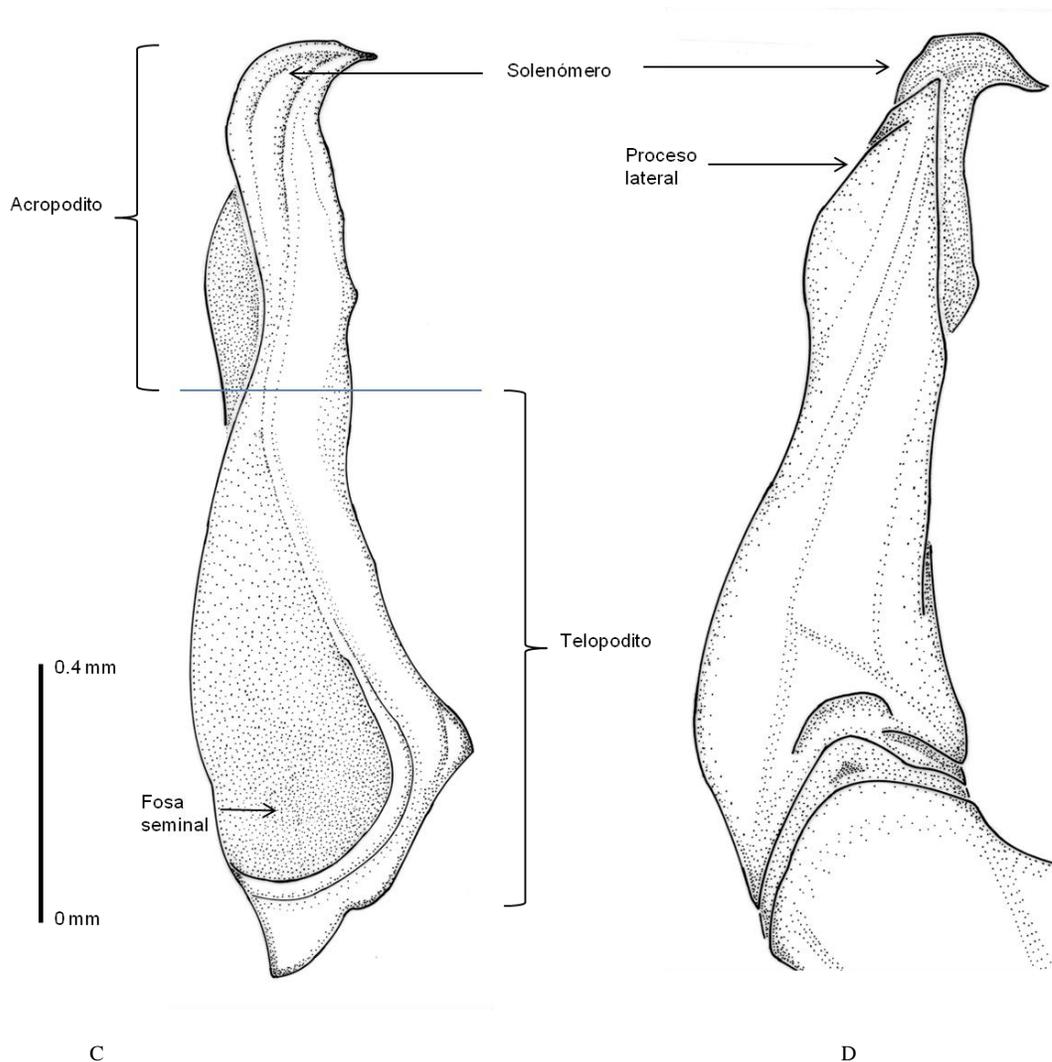


Figura 31. Gonópodo de *Aceratophallus oxkutzcabus* A) ventral, B) dorsal, C) lateral interna y D) lateral externa.

Aceratophallus quadratus Loomis, 1961

(Figuras 32 y 33 A-D)

Aceratophallus quadratus Loomis, 1961: 92, Fig. 3a-b.

Aceratophallus quadratus, Loomis, 1961: 92, 1964: 64, 1968b: 36, 1971: 175-176; Hoffman, 1999: 400.

Material Tipo: Holotipo 1♂, 1♀ (USNM 2639 [22440]), Panamá: probablemente en la Zona del Canal, 1923, col. O.F. Cook, corregido a Nicaragua: Depto. Chinandega: Amaya, entre Corinto y Chinandega.

Diagnosis: macho adulto de *Aceratophallus quadratus* similar con *A. lamellifer*, en la morfología del solenómero, pero también es similar a *A. dux* en la morfología del proceso lateral, sin embargo, se distinguen en particular por el proceso tibiotarsal en forma de proyección triangular agudo; además el cuerpo es más pequeño y relativamente más ancho (ver redescipción).

Redescipción: N ♂= 1, Longitud= 27.5 mm (26-29), Collum= 3.7 mm (3.5-4.0), segmento 7= 4.3 mm; N ♀= 1, Longitud= 32.5 mm (31-34), Collum= 4.7 mm (4.3-5.0), segmento 7= 5.1 mm. Cabeza, antenas y gnatoquilarario sin modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita granular, pleuritos con proyecciones tuberculares en un número variable, superficie de los esternitos lisos. **Collum:** margen anterior con el borde elevado, detrás de este seis sedas, parcialmente recto a curvo formando una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores y el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, las ondulaciones laterales casi rectas y la ondulación central es más cóncava, ángulos posteriores sub-rectangulares. Paranotos 1-4 por debajo de la superficie dorsal de los tergutitos, en 5-19 horizontal, en 2-18 con un dentículo antero-lateral, en 15-19 ángulos posteriores agudos. **Ozoporos:** abren dorsolateralmente. **Gonópodos** como se muestran en las Figs. 33 A-D. **Acropodito:** dividido en solenómero, rama tibiotarsal y proceso lateral. **Solenómero:** rama delgada casi laminar en posición horizontal, se curva hacia la región ventral del cuerpo y de menor tamaño que el proceso lateral, ápice con una muesca cóncava que lo divide en solenómero en la parte anterior y proceso tibiotarsal en la posterior. Proceso tibiotarsal es una proyección triangular aguda y se extiende hasta la base del solenómero; solenómero es más largo que el proceso tibiotarsal y de forma sub-cónica; ápice presenta el orificio seminal en una cavidad en forma de embudo. **Proceso lateral:** rama ancha que se expande sub-rectangularmente con aristas redondeadas. Región posterior con un grupo variable de macrosedas. **Apertura gonopodal** ovalada, margen posterior en forma de lámina y supera la altura de los esternitos. **Modificaciones sexuales:** patas seis y siete con una separación entre las coxas del mismo par de

patas. **Coloración:** se desconoce la coloración original, sin embargo, presenta cierta coloración naranja y marrón en la cabeza, el tronco y apéndices.

Serie Tipo: Holotipo 1♂, 1♀ (USNM 2639 [22440]), Panamá: probablemente en la Zona del Canal, 1923, col. O.F. Cook, corregido a Nicaragua: Depto. Chinandega: Amaya, entre Corinto y Chinandega, (Loomis, 1971).

Material estudiado: Holotipo 1♂, 1♀ (USNM 2639 [22440]), Panamá: probablemente en la Zona del Canal, 1923, col. O.F. Cook, corregido a Nicaragua: Depto. Chinandega: Amaya, entre Corinto y Chinandega (Loomis, 1971).

Distribución: NICARAGUA: Depto. Chinandega: Amaya, entre Corinto y Chinandega, (Loomis, 1964) (Fig. 32).

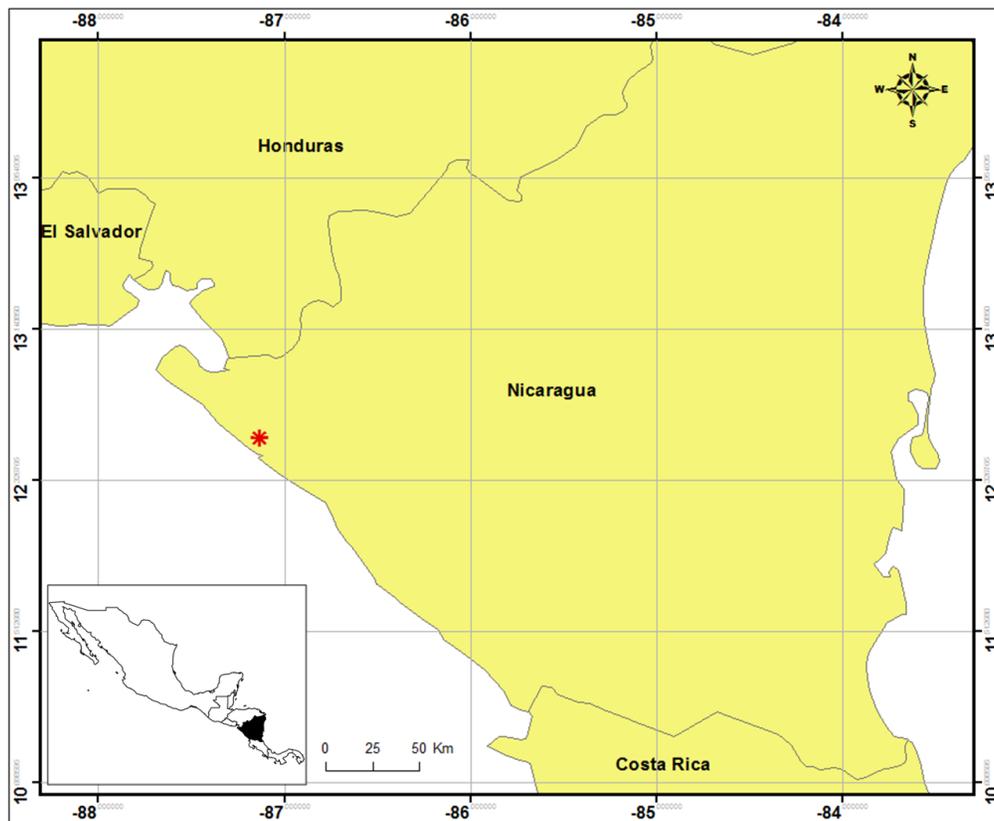
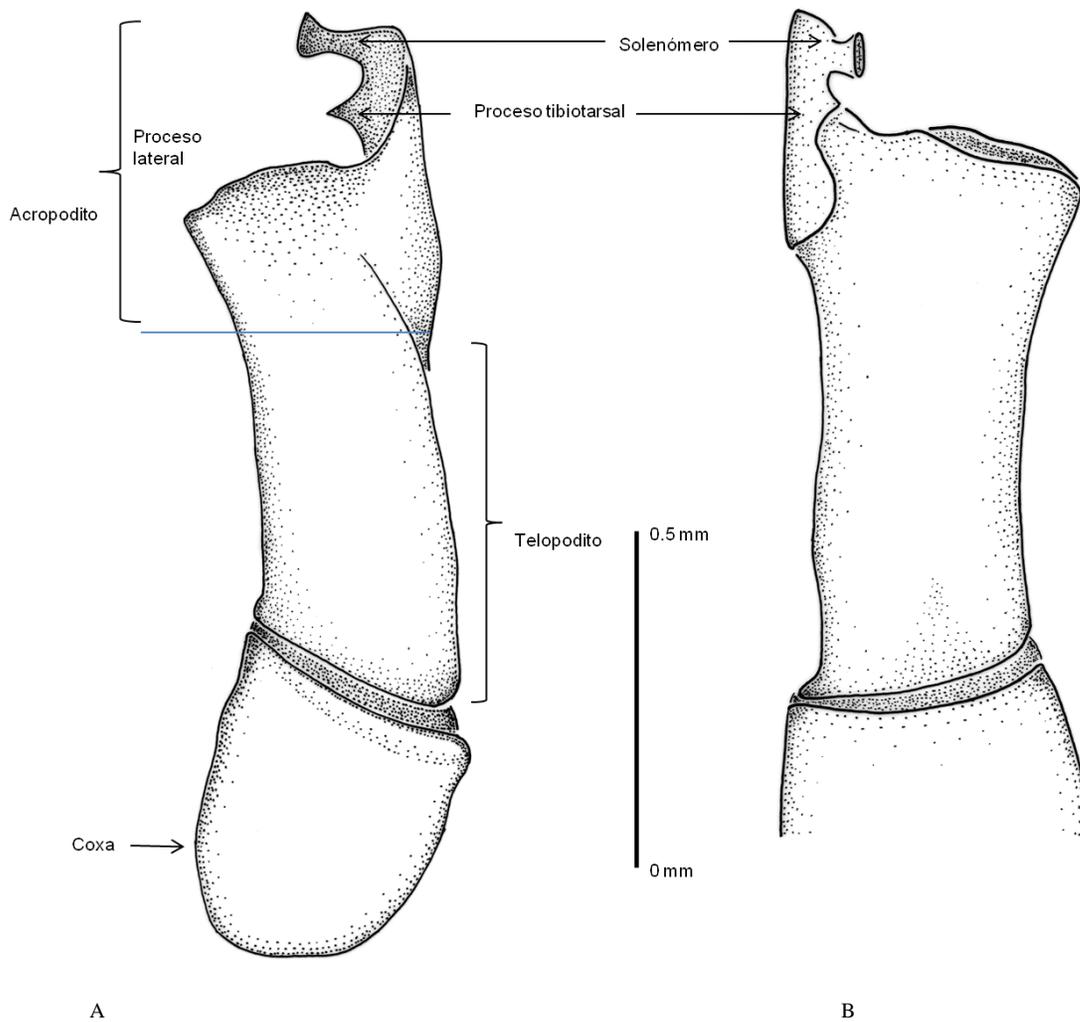


Figura 32. Distribución de *Aceratophallus quadratus*.

Comentarios: el ejemplar macho conocido para esta especie es únicamente el Holotipo (Loomis, 1961). Al examinar el ejemplar se observa que presenta disección de los gonópodos, sin embargo,

sólo se encontró el gonópodo derecho en un microvial, el cuál presenta evidencia de estar dañado por la falta del proceso lateral, se desconocen las causas de la ausencia del gonópodo izquierdo. Es necesario volver a colectarlo para hacer un mejor esquema de esta estructura y conocer más datos de las características de esta especie. Adicional a la redesccripción se añaden detalles del gonópodo y de la posible ubicación de la localidad tipo, la cuál es la única localidad conocida para esta especie. Los datos de medidas longitud y collum, fueron comparadas con las que se presentaban en la descripción original, con lo que se obtuvo un promedio para ambos datos.



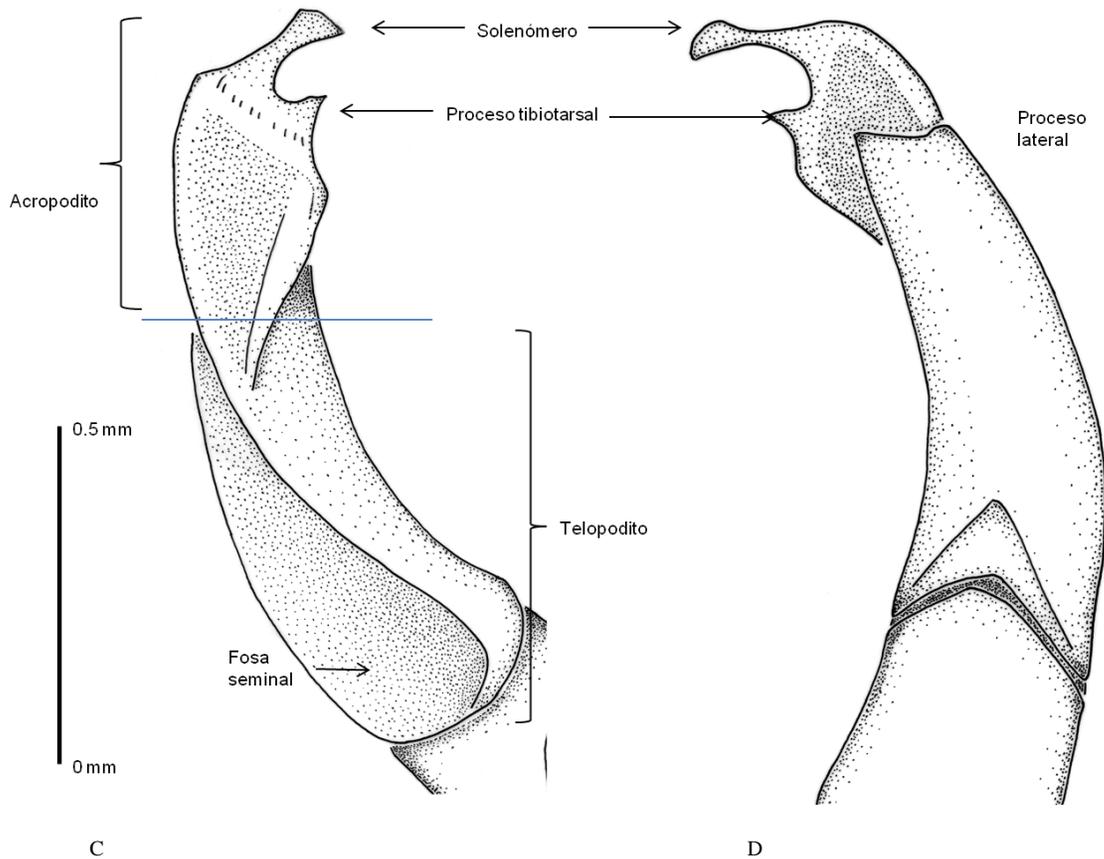


Figura 33. Gonópodo de *Aceratophallus quadratus* A) ventral, B) dorsal, C) lateral interna y D) lateral externa.

Aceratophallus scutigeroides Shear, 1973

(Figuras 34 y 35 A-D)

Aceratophallus scutigeroides Shear, 1973: 269, Figs. 50-54.

Aceratophallus scutigeroides, Shear, 1973:269; Hoffman, 1999: 400; Bueno-Villegas *et al.*, 2004: 593.

Material Tipo: Holotipo 1♂ (MCZ 88299), Guatemala: Depto. Alta Verapaz: Cueva Sepacuite #2, Finca Sepacuite, Senah, 25 agosto 1969, cols. J. Peck y S. Peck.

Diagnosis: Collum y paranotos estrechos y elevados por encima de la superficie dorsal formando un dorso cóncavo, paranotos 2-14 con dos dentículos antero-laterales, patas y antenas alargadas.

Detalles de los gonópodos distinguen a esta especie de otras en el género, principalmente por la extensión del proceso tibiotarsal sobre el solenómero (ver redescrición).

Redescrición: N ♂= 2, Longitud= 26 mm (21-31), Collum= 6.1 mm (5.0-7.2), segmento 7 ♂= 7.5 mm; N ♀= 1, Longitud= 40 mm, Collum ♀= 5.4 mm, segmento 7 ♀= 4.6 mm. **Cabeza:** Antenas largas y delgadas, extendidas hacia atrás llegando hasta el segmento seis; gnatoquilar sin modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita corrugadas a lisas, superficie de los pleuritos y esternitos lisos. **Collum:** más ancho que la cabeza y de forma cóncava hacia arriba, margen anterior parcialmente recto a curvo en el centro, curvado hacia atrás formando una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores, y el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, ángulos posteriores angulares. Paranotos por encima de la superficie media dorsal de los tergutitos, en 2-14 con dos dentículos antero-laterales, en 15-19 los ángulos posteriores se alargan más que en el resto de los segmentos y progresivamente más laterales, los últimos tres segmentos son rectos dirigidos hacia atrás. **Ozoporos** abren dorsalmente, casi paralelos al eje longitudinal del cuerpo. **Gonópodos** como se muestran en las Figs. 35 A-D. **Acropodito:** dividido en solenómero, proceso tibiotarsal y proceso lateral. **Solenómero:** rama delgada y corta en la región antero-lateral y por debajo del proceso tibiotarsal, se curva hacia la región exterior del cuerpo. Proceso tibiotarsal en la región lateral interna, en forma de gancho acampanado y el ápice en forma de embudo por encima del solenómero. **Proceso lateral:** subtriángular y en forma de lámina en la región lateral, en la región distal es semi-redondeada, con un número variable de macrosedas en la región postero-lateral. **Apertura gonopodal:** margen posterior en forma de lámina y supera la altura de los esternitos. **Modificaciones sexuales:** Patas pregonopodales sin modificaciones. **Coloración:** cabeza, cuerpo, patas y antenas de color blanco tiza, más oscuro en la cabeza y los segmentos anteriores y con finas reticulaciones de patrones grises.

Serie Tipo: Holotipo 1♂ (MCZ 88299), Guatemala: Depto. Alta Verapaz: Cueva Sepacuite #2, Finca Sepacuite, Senah, 25 agosto 1969, cols. J. Peck y S. Peck. Paratipo 1♂, 1♀ (MCZ 88365)

Guatemala: Depto. Alta Verapaz: Cueva Sepacuite #1, Finca Sepacuite, Senah, 25 agosto 1969, cols. J. Peck y S. Peck.

Material estudiado: Holotipo 1♂ (MCZ 88299), Guatemala: Depto. Alta Verapaz: Senah: Finca Sepacuite: Cueva Sepacuite #2, 25 agosto 1969, cols. J. Peck y S. Peck.

Distribución: GUATEMALA: Depto. Alta Verapaz: Senah (=Senahú): Finca Sepacuite: Cueva Sepacuite #1, Cueva Sepacuite #2. MÉXICO: Chiapas: Comitán: Cueva del Sumidero de San Juan del Arco, cerca de las Lagunas de Montebello (Fig. 34).

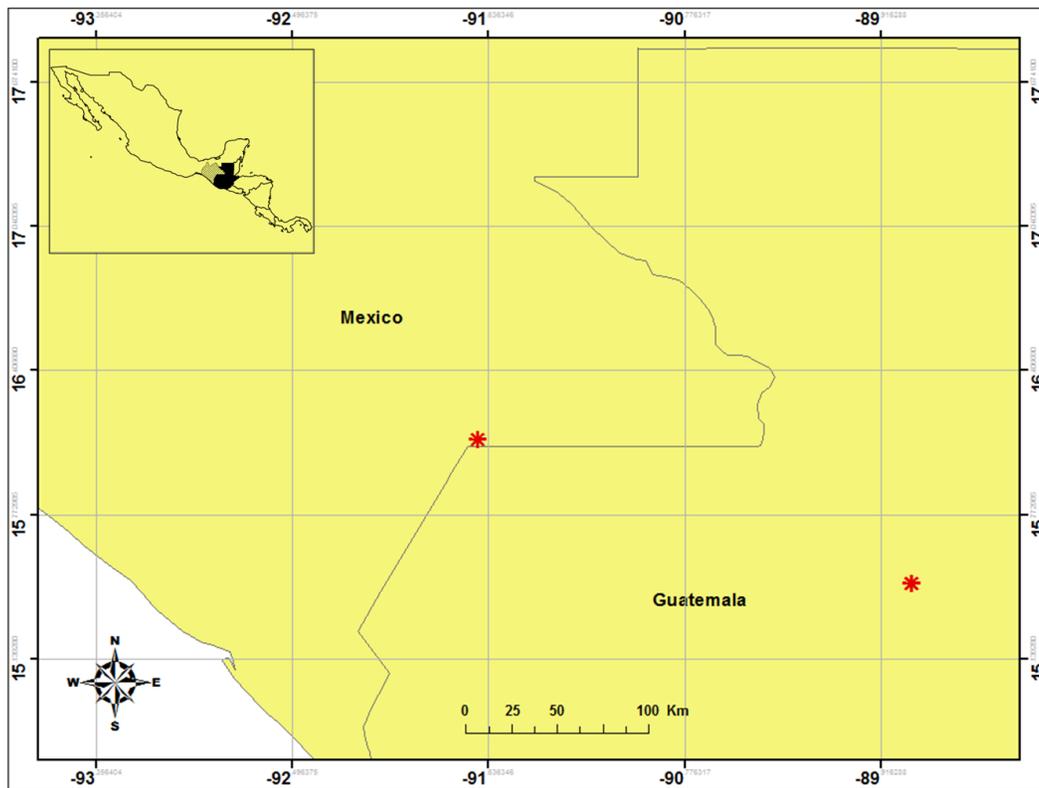
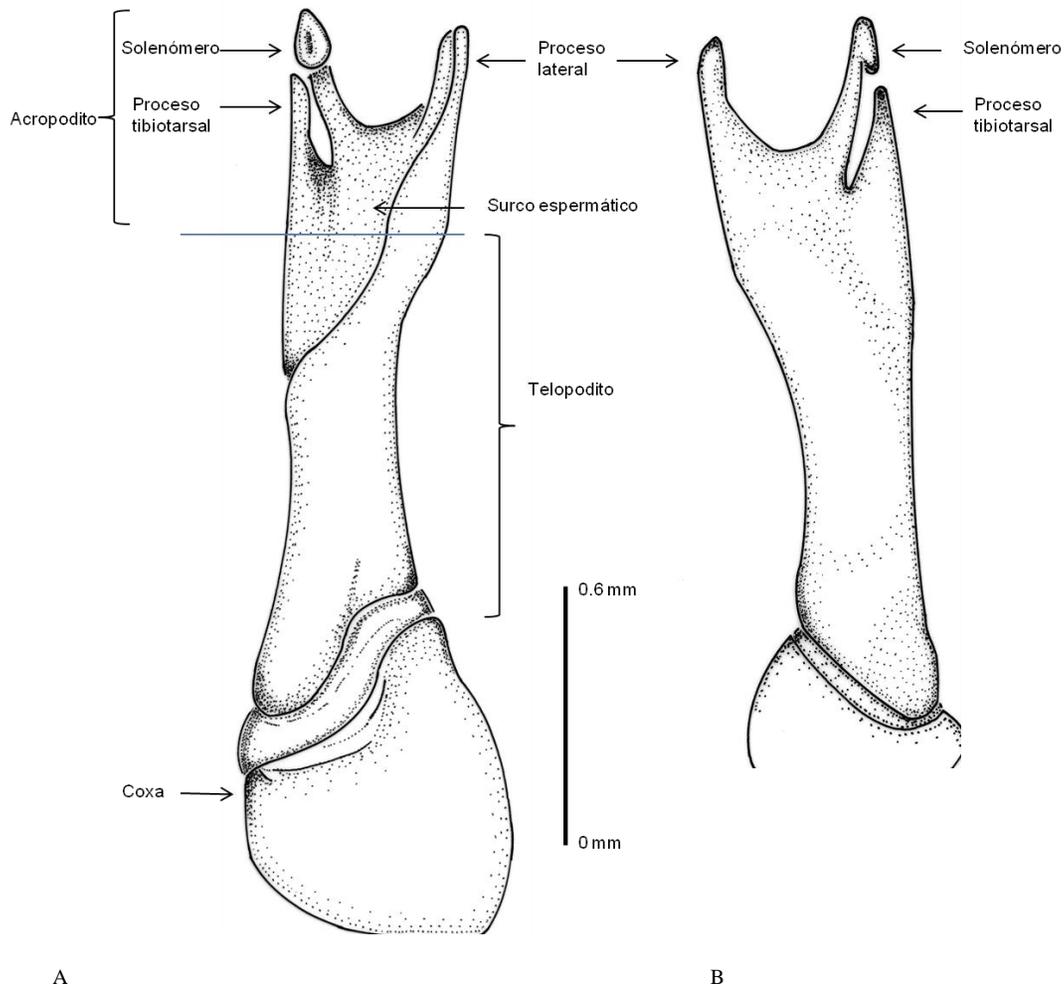


Figura 34. Distribución de *Aceratophallus scutigeroideus*.

Comentarios: Posible especie es troglobia por las características morfológicas. La hembra es más robusta que el macho, el resto de los caracteres no sexuales como se describen para el macho son idénticos, aunque en la descripción original se hace mención de los cifópodos de la hembra, sin embargo, se desconoce la morfología usual que se describe (Shear, 1973). A la fecha es la única especie troglobia que se conoce del género, pero existen registros de otras especies troglobias dentro de la familia. Se desconoce la ubicación de la localidad registrada para México mencionada en la

descripción de Shear (1973), no se conoce donde se encuentran depositados los ejemplares de esta localidad y en la literatura no se tienen otros ejemplares de esta, para poder ubicarla, dentro del mapa se consideraron los datos que hacen referencia a la localidad más cercanas (Selander & Vaurie, 1962; Peck & Peck, 1973). De las especies colectadas dentro de cuevas, sólo la especie *A. scutigeroides* es la única especie conocida para el género que presenta adaptaciones al medio cavernícola, como las mencionadas por Shear (1969) para los diplópodos troglobios. El resto de las especies colectadas en estos lugares son organismos accidentales, ya que no presentan adaptaciones de ningún tipo al este ambiente. La información presentada sobre la talla de los ejemplares se comparó con la descripción original y se presenta un promedio de estos datos.



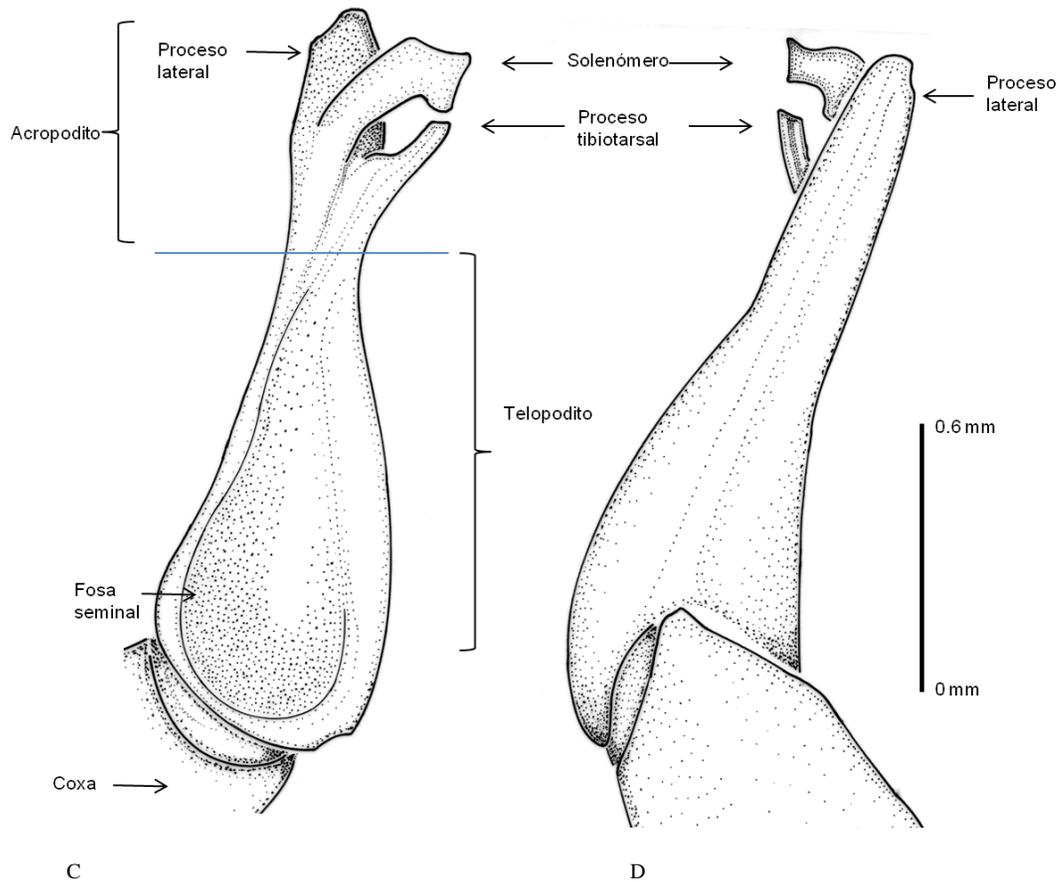


Figura 35. Gonópodo de *Aceratophallus scutigeroideus* A) ventral, B) dorsal, C) lateral interna y D) lateral externa.

Aceratophallus sumucus Chamberlin, 1956

(Figuras 36 y 37 A-C)

Aceratophallus sumucus Chamberlin, 1956: 158, Fig. 3.

Aceratophallus sumucus, Chamberlin, 1956: 158; Loomis, 1968b: 36; Hoffman, 1999: 400.

Material Tipo: Holotipo 1♂ [USNM 101770 (92962)], 17-30 septiembre 1955, col. R.V. Chamberlin.

Diagnosis: machos adultos de *Aceratophallus sumucus* son similares con *A. lamellifer* y *Aceratophallus* sp. F, sin embargo, se distingue basado en los detalles de los gonópodos principalmente en que el solenómero es laminar aplanado, ápice en forma de placa discal; proceso tibiotarsal en forma de cuña en el ápice y transversal a la posición del solenómero; proceso lateral

alargado y extendido de la región lateral a la región anterior del gonópodo, con el ápice agudo (ver redescipción).

Redescipción: N ♂= 1, Longitud= 47.5 mm (40-55), Collum= 6.2 mm, segmento 7= 5.3 mm; Cabeza, antenas y gnatoquilaro sin modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita lisos, pleuritos con proyecciones tuberculares en un número variable, superficie de los esternitos lisos. **Collum:** margen anterior parcialmente recto a curvo llegando a formar una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores y el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, ángulos posteriores sub-rectangulares. Paranotos: en 1-4 por debajo de la superficie dorsal media, en 5-13 horizontales, 14-19 elevados por encima de la superficie dorsal media, en 2-18 con un dentículo antero-lateral. **Ozoporos:** abren dorsolateralmente. **Gonópodos** como se muestran en las Figs. 37 A-C. **Acropodito:** dividido en solenómero con un proceso tibiotarsal y un proceso lateral. **Solenómero:** es la rama delgada casi laminar en posición horizontal que se curva hacia la región ventral del cuerpo, en el ápice presenta una muesca cóncava que lo divide dando lugar al solenómero en la parte anterior y en la posterior al proceso tibiotarsal. El proceso tibiotarsal tiene forma de cuña en el ápice y es transversal a la posición del solenómero, se extiende hasta la base del solenómero; el solenómero tiene forma laminar aplanado con ápice en forma de placa discal. **Proceso lateral** tiene forma de lámina prolongada desde la región lateral hasta la región anterior del gonópodo, ápice es agudo y de mayor longitud que el solenómero. El borde de la región posterior presenta un grupo variable de macrosedas de 7-8. **Modificaciones sexuales:** patas seis y siete presentan una separación entre las coxas del mismo par de patas. **Coloración:** cabeza y paranotos de color naranja, la zona media dorsal de color más oscuro, bordes de los paranotos de color marrón, patas y antenas de un tono amarillo más oscuro.

Serie Tipo: Holotipo 1♂ [USNM 101770 (92962)], 17-30 septiembre 1955, col. R.V. Chamberlin.

Material estudiado: Holotipo 1♂ [USNM 101770 (92962)], 17-30 septiembre 1955, col. R.V. Chamberlin.

Distribución: NICARAGUA: Depto. Zelaya: Musawas: Río Waspuc (=Waspuk) (Fig. 36).

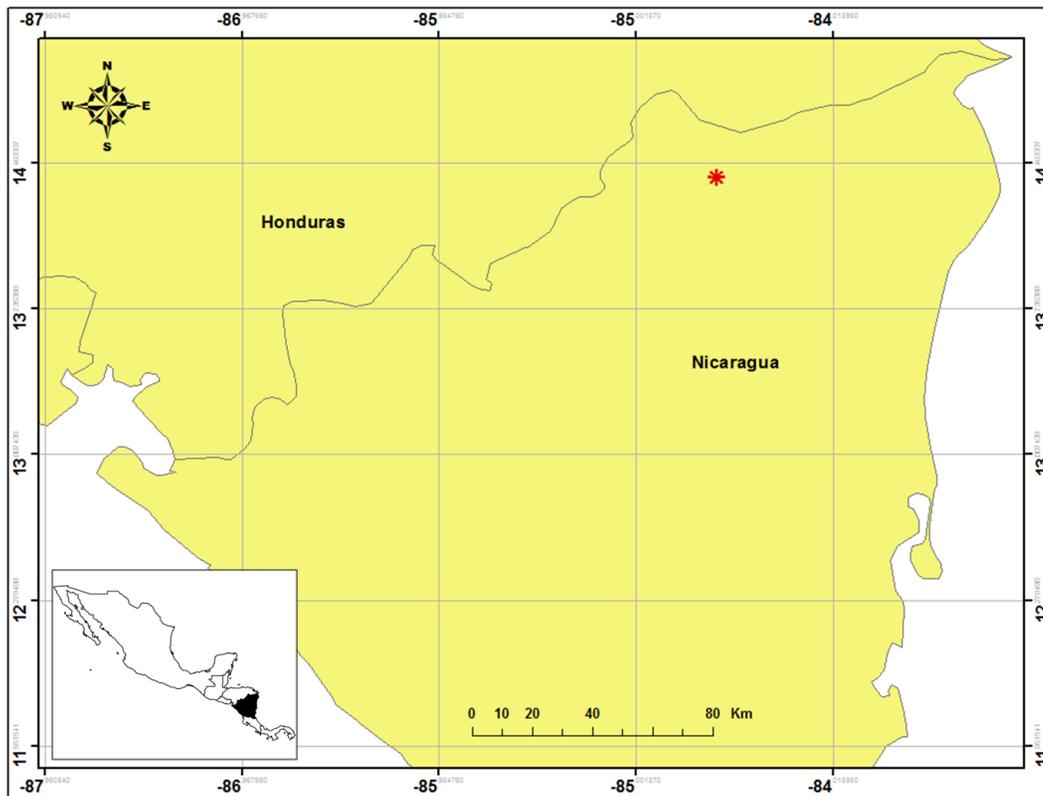
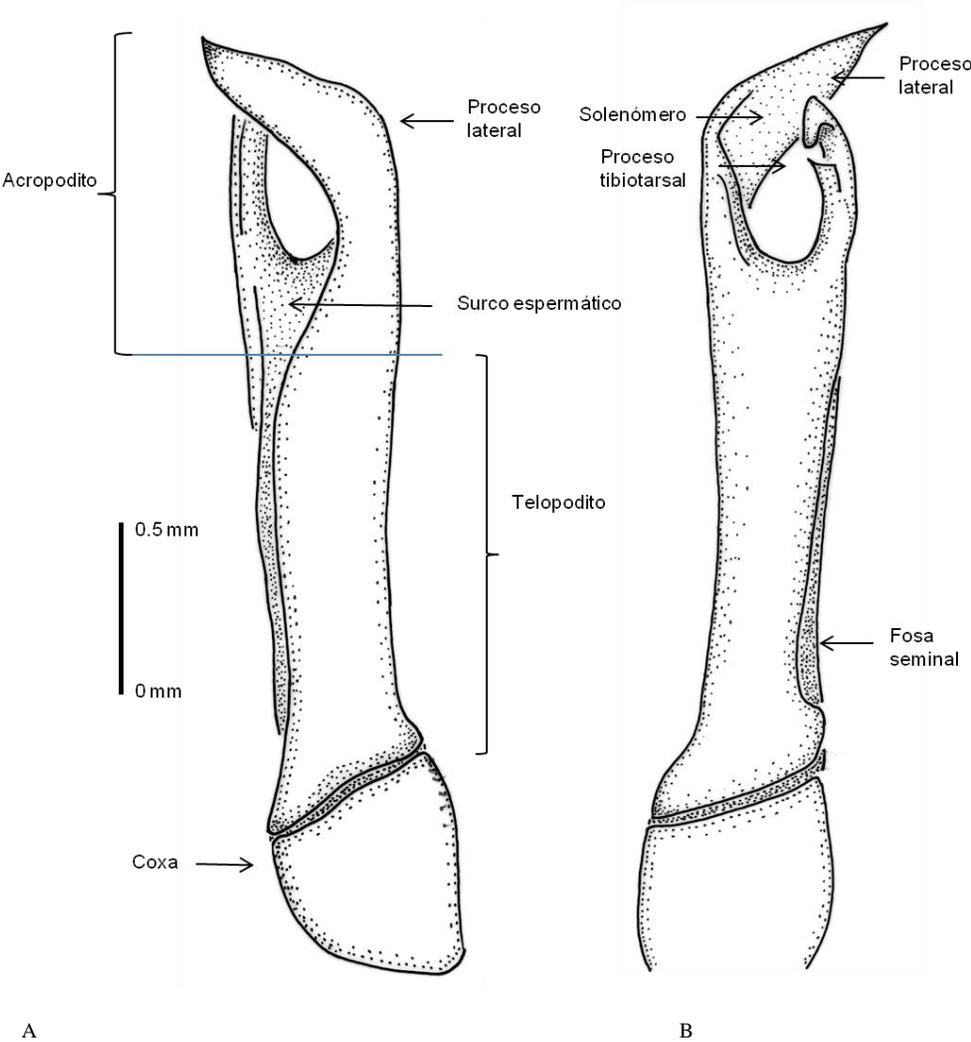
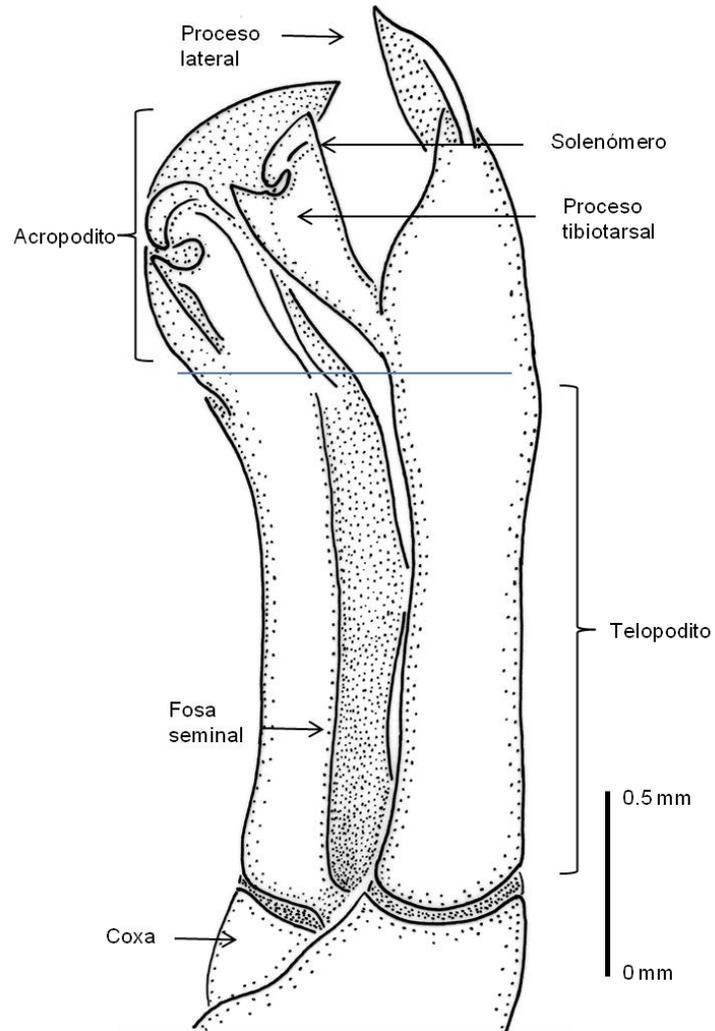


Figura 36. Distribución de *Aceratophallus sumucus*.

Comentarios: En la descripción original de no se establece una diagnosis para la especie, sin embargo, si hace mención que es similar en longitud a la especie *A. lamellifer* (Chamberlin; 1956). Se obtuvo un promedio de longitud del ejemplar, al comparar los datos obtenidos con la información contenida en la descripción original. Para esta especie sólo se conoce un ejemplar, por lo que hacen falta un mayor número de colectas para conocer más información sobre la variación morfológica, de la misma forma se desconoce la hembra de la especie. En esta redescrición no se describe la apertura gonopodal debido a que el séptimo segmento se encontraba dañado. Los datos de la localidad fueron aproximados por información adicional a la publicada para la especie, basados en otros registros para asociar al colector y la localidad de colecta mencionada en la etiqueta del ejemplar. Considerando que el pueblo indígena Sumu se distribuye en los alrededores del Río Waspuc (=Waspuk) (Esgueva-Gómez, 2006), se podría establecer que la etimología del

nombre de la especie se debe a este aspecto y se nombra como *A. sumucus* para hacer referencia a este pueblo indígena ahí asentado.





C

Figura 37. Gonópodo de *Aceratophallus sumucus* A) ventral, B) dorsal, C) lateral externa e interna.

***Aceratophallus unicolor* Carl, 1902**

(Figuras 38 y 39 A-D)

Aceratophallus unicolor Carl, 1902, Revue. Suisse. Zool., 10: 609, Figs. 35, 36.

Aceratophallus unicolor, Carl, 1902: 608, 1903: 554; Brölemann, 1905: 346; Pocock, 1910: 182;

Chamberlin, 1922: 56, 1933: 22; Attems, 1940: 474; Loomis, 1968b: 35; Jeekel, 1971: 245;

Hoffman, 1999: 401.

Material Tipo: Holotipo 1♂ (MHNG) Costa Rica: San José.

Diagnosis: machos adultos de *Aceratophallus unicolor* similares con *A. lamellifer*, *A. dux* y *A. sumucus*, sin embargo, se distinguen basados en los detalles de los gonópodos principalmente en que presenta una espina sobre el proceso lateral en la región ventrolateral externa; proceso lateral laminar, ancha en la base y reducida en el ápice (ver redescipción).

Redescipción: N ♂= 37, Longitud= 33.4 mm (21-57), Collum= 4.3 mm (3.8-7.6), segmento 7= 5.3 mm (4.0-8.6); N ♀= 14, Longitud= 37.2 (32-48), Collum= 4.7 mm (3.7-6.6), segmento 7= 5.5 mm (4.0-7.7). Cabeza, antenas y gnatoquilarario sin modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita corrugadas a lisas, pleuritos con proyecciones tuberculares en número variable, superficie de esternitos lisos. **Collum:** margen anterior con cuatro sedas en el área central, parcialmente recto a curvo formando una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores y el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, ángulos posteriores subrectangulares. Paranotos: en 1-4 por debajo de la superficie dorsal de los tergutitos, en 5-19 horizontales con los márgenes laterales por encima de la superficie dorsal, 2-17 con un dentículo antero-lateral; en 4-7 ángulos posteriores rectangulares, en 8-16 ángulos más angulares y en 17-19 ángulos posteriores sub-espíniforme. **Ozoporos:** abren dorsolateralmente. **Gonópodos *in situ*** la región apical del proceso lateral se curvan hacia la región ventral del cuerpo, más que el solenómero, como se muestran en las Figs. 39 A-D. **Acropodito:** dividido en solenómero y proceso lateral. **Solenómero:** se curva hacia la región ventral del cuerpo; ápice en forma de embudo donde se encuentra el orificio seminal. **Proceso lateral:** rama en forma de lámina ancha en la base y reducida en el ápice; con una espina media en la región ventrolateral externa. Margen posterior con un grupo de 7-10 macrosedas. **Modificaciones sexuales:** patas seis y siete con una separación entre las coxas del mismo par de patas. **Apertura gonopodal** ovalada, margen posterior en forma de lámina y no supera la altura de los esternitos. **Coloración:** cabeza, cuerpo y paranotos de color naranja, margen lateral de los paranotos de color naranja oscuro ó marrón; patas y antenas de color naranja a amarillo.

Serie Tipo: Holotipo 1♂ (MHNG) Costa Rica: San José.

Material estudiado: 1♂ (MHNG) Costa Rica: San José. 1♂ (USNM), Costa Rica: El Gallito, 1 febrero 1929, col. M. Valerio. 9♂♂ (INB0003518757), Costa Rica: Puntarenas. Z.P. Arenal-Monteverde. Monteverde, Estación la Casona. 1520 msnm, 10°18'15.4810''N 84°47'46.3350''W, 22 Mayo 1996, col. K. Martínez. 2♂♂, 1♀ (INB0003525268), Costa Rica: Puntarenas. Z.P. Sendero Bosque Eterno. 1600 msnm, 10°18'21.9956''N 84°47'39.7860''W, 16 Mayo 1996, col. K. Martínez. 5♂♂, 2♀♀ (INB0003524268), Costa Rica: Puntarenas. Z.P. Arenal-Monteverde R.B.B.N. Monteverde, Sendero el Río. 1600 msnm, 10°18'28.5104''N 84°47'36.5089''W, 24 Junio 1996, col. K. Martínez. 12♂♂, 5♀♀ (INB0003521323), Costa Rica: Puntarenas. Z.P. Arenal-Monteverde, Monteverde, Estación La Casona. 1520 msnm, 10°18'15.4810''N 84°47'46.3350''W, 25 Mayo 1996, col. K. Martínez. 7♂♂, 5♀♀ (MZUCR), Costa Rica: Puntarenas: Golfito: Conte, Punta Burica, 44 msnm, 8.441°N 83.041°W, 12-13 Julio 1984, cols. C. E. Valerio y R. Solís.

Distribución: COSTA RICA: Prov. Heredia: El Gallito; Prov. San José: La Uruca; **NUEVOS REGISTROS** Prov. Puntarenas: Estación la Casona, Sendero Bosque eterno, Sendero el Río, Conte, Punta Burica (Fig. 38).

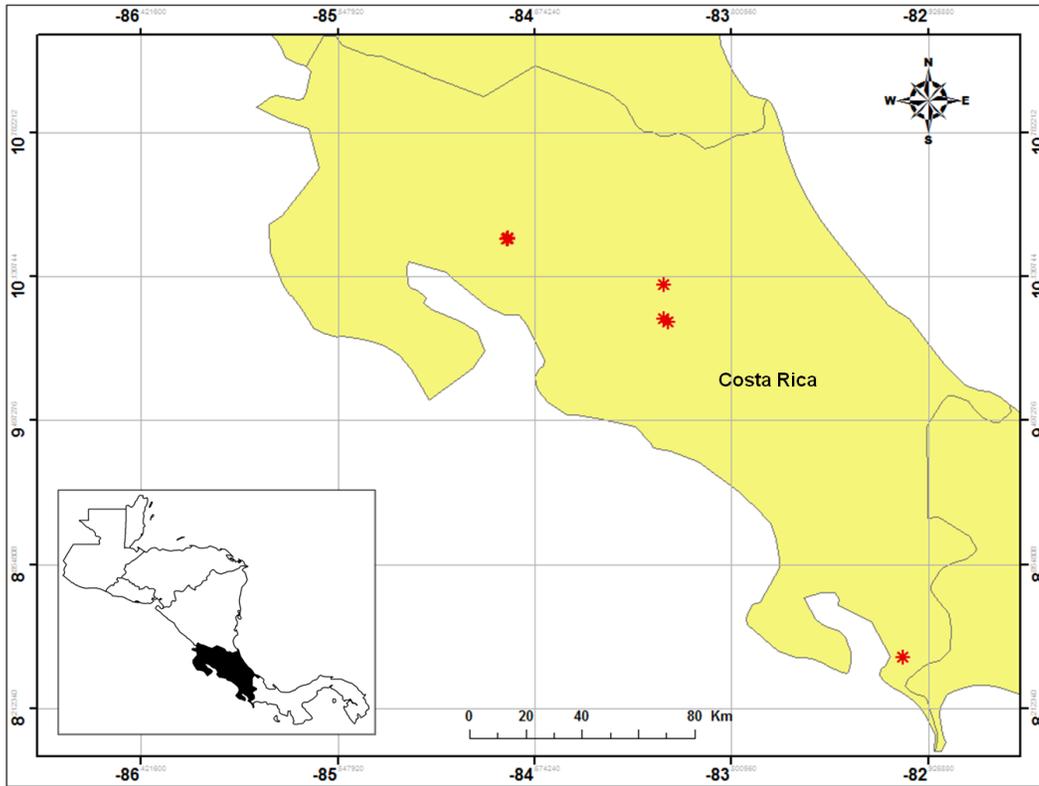
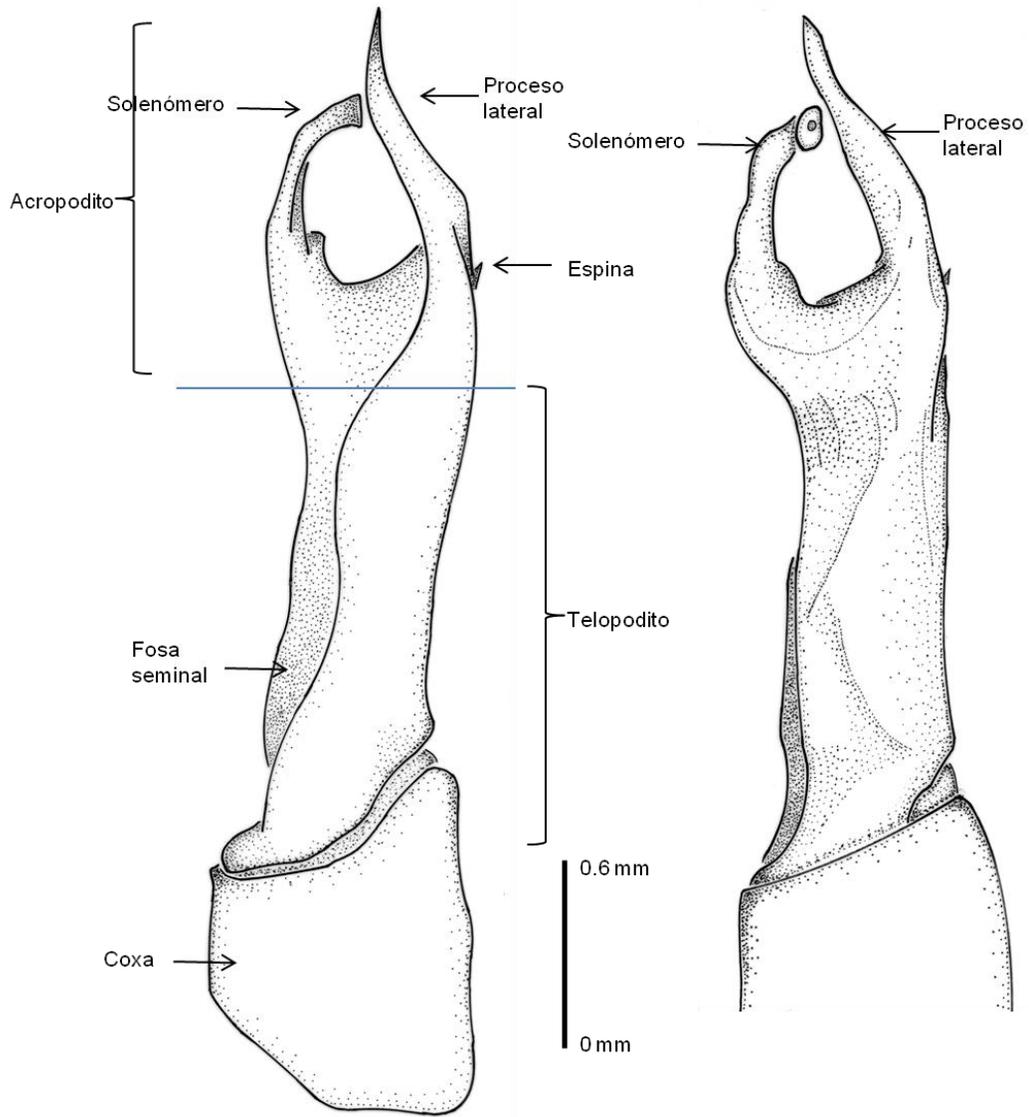


Figura 38. Distribución de *Aceratophallus unicolor*.

Comentarios: *Aceratophallus unicolor* fue descrita de forma muy amplia al describirse el género con un sólo ejemplar (Carl, 1902), sin embargo, se omitieron detalles observados en los especímenes de presente trabajo, por ejemplo se identificó la presencia de un dentículo en el proceso lateral, el cual no se menciona en las descripciones previas, con lo que se redescubre de forma más detalla la morfología de los gonópodos. Esta especie es una de las especies mejor representadas por el número de ejemplares colectados y con un amplio rango de distribución. Se le ha colectado en distintas zonas de Costa Rica por Universidad de Costa Rica y el INBio. Adicional a la información obtenida por los registros se ubicaron cinco nuevas localidades, con lo que su distribución dentro de Costa Rica aumenta considerablemente, haciendo posible considerar que su distribución puede llegar a Panamá.



A

B

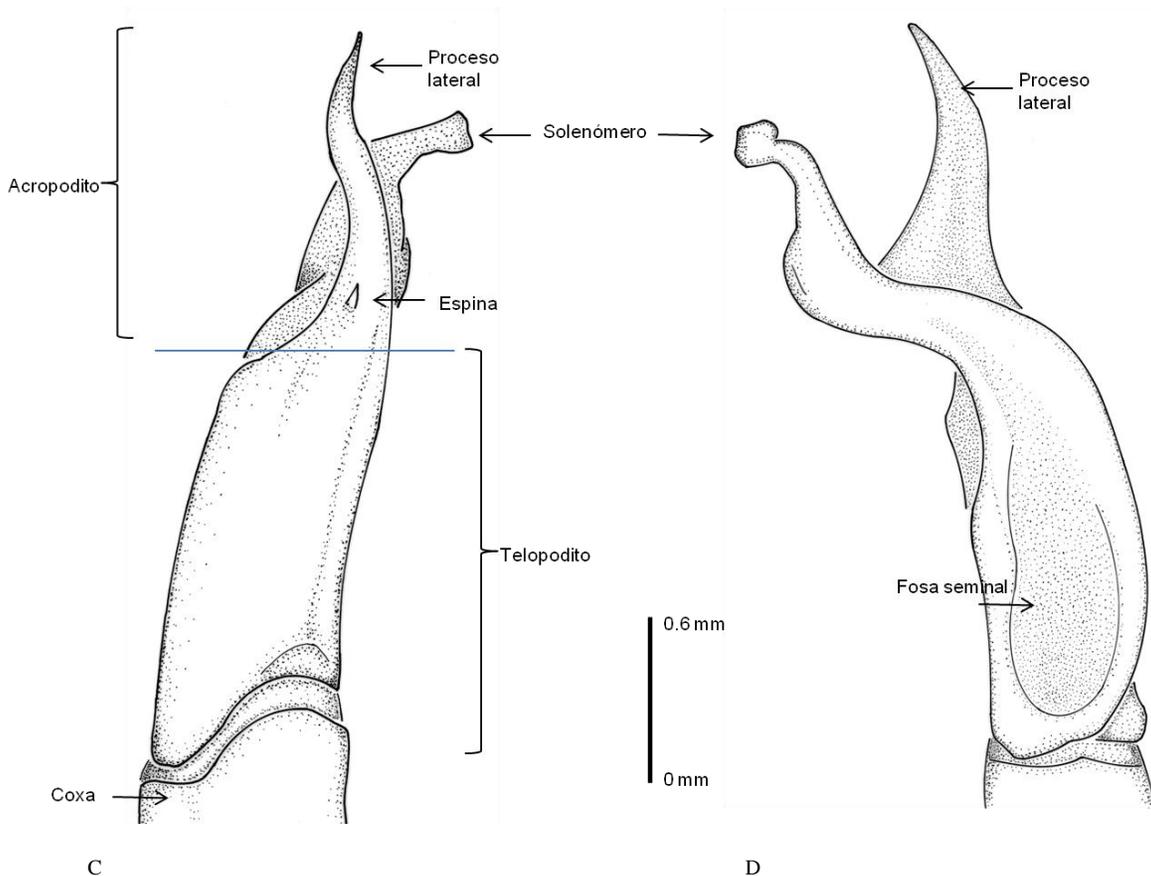


Figura 39. Gonópodo de *Aceratophallus unicolor* A) ventral, B) dorsal, C) lateral externa y D) lateral interna.

***Aceratophallus* sp. A**

(Figuras 40 y 41 A-D)

Diagnosis: machos adultos de *Aceratophallus* sp. A se distinguen del resto de las especies del género basados en los detalles de los gonópodos principalmente por que el ápice del solenómero presenta una estructura en forma romboidal donde se encuentra el orificio seminal, con evaginaciones agudas y una invaginación laminar en la región posterior (ver descripción).

Descripción: N ♂= 23, Longitud= 28.5 mm (27-30), Collum= 4.5 mm (4.0-5.0), segmento 7= 4.4 mm (4.0-5.0); N ♀= 9, Longitud= 27.7 mm (24-32), Collum= 4.3 (4.0-5.0), segmento 7= 4.3 mm (4.0-5.0). Cabeza, antenas y gnatoquilaro sin modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita corrugadas a lisas, pleuritos con proyecciones tuberculares en un número variable, superficie de los esternitos lisos. **Collum:** margen anterior parcialmente recto a curvo llegando a

formar una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores y el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, ángulos posteriores sub-rectangulares. Paranotos 1-4 por debajo de la superficie dorsal de los terguitos, en 5-19 horizontales con los márgenes laterales por encima del nivel de la superficie media dorsal, en 2-16 o 2-18 con un dentículo antero-lateral, en 16-19 con los ángulos posteriores más angulares hacia la región posterior que el resto de los segmentos. **Ozoporos:** abren dorsolateralmente. **Gonópodos** como se muestran en las Figs. 41 A-D. **Acropodito:** dividido en solenómero y un proceso lateral. **Solenómero:** la rama interna es recta y se extiende hacia la región anterior del cuerpo, en la región posterior presenta una invaginación en forma laminar, superficie lisa y el ápice se estructura en forma romboidal con evaginaciones agudas en la región anterior, en la que se encuentra el orificio de salida del canal espermático y se curva hacia la región ventral; es de mayor longitud que el proceso lateral. **Proceso lateral:** se expande en forma de lámina sub-rectangularmente de la región lateral a la región posterior, de menor tamaño que el solenómero; en la región posterior distal es sub-angular con las aristas redondeadas (similar con *A. maya*). En la región posterior de la lámina presenta un número variable de 6-9 sedas. **Apertura gonopodal** romboide, con el margen posterior en forma de lámina y supera la altura de los esternitos. **Modificaciones sexuales:** patas seis y siete presentan una separación entre las coxas del mismo par de patas. **Coloración:** Cabeza, antenas y patas de una coloración naranja más clara que el resto del cuerpo. Paranotos dorsalmente de color naranja, con una marca circular proximal a los paranotos de color naranja más oscura y los extremos de los paranotas son más claros.

Material estudiado: 1♂ [INECOL], México: Quintana Roo: Sian Ka'an, Selva media subcaducifolia, hojarasca, 5 septiembre 1995, QROO-14, C850, IEDP-850, col. C. Rodríguez. 3♂♂, 1♀ [INECOL], México: Quintana Roo: Sian Ka'an, Selva media subcaducifolia, hojarasca, 5 septiembre 1995, QROO-15, C849, IEDP-849, col. C. Rodríguez. 1♂ [UQROO], México: Quintana Roo: Área Campus (Jardín de la Universidad de Quintana Roo), 24 octubre 2000. 1♀ [LESM], México: Quintana Roo: Cenote Hooxbal, Cheyumil (Tulum) Municipio Solidaridad, 9 marzo 2007,

col. D. Estrada. 1♂ [LESM], México: Yucatán: Tekax: Cueva Actún Chocantes, 19 septiembre 1995, col. G. Ríos. 1♀ [LESM], México: Yucatán: Tekax: Cueva Actún Chocantes, 19 septiembre 1995, col. O. García. 3♂♂ [My-UAEH], México: Yucatán: San Juan del Río. Entrando por la carretera Tizimín-Río Lagartos. Parche de selva mediana subperennifolia. Bajo piedras y bajo troncos podridos. 21.457290°N, 88.16765°W, 10 msnm. 24 septiembre 2011, cols. Bueno-Villegas, G. Giribet y J. A. Cruz. 1♂, 1♀ [LESM], México: Campeche: Calakmul (Hopelchén): Gruta Actún Kin, 26 mayo 1997, col. J. Palacios. 2♂♂ [CNAN-DI000499], México: Campeche: Calakmul: Cristóbal Colón: Gruta Actún Kin, 243 msnm, 18.21597°N 89.48175°W, 15 Julio 2010, cols. O. Francke, J. Cruz-López, C. Santibáñez, G. Montiel, D. Barrales, G. Cárdenas. 2♂♂, 3juv. [CNAN-DI000500], México: Campeche: Escarcega: 10 km al E de Escarcega, 130 msnm, 18.57477°N 90.54382°W, 13 Julio 2010, cols. O. Francke, J. Cruz-López, C. Santibáñez, G. Montiel, D. Barrales, G. Contreras. 6♂♂, 2♀♀ [CNAN-DI000501], México: Yucatán: Carretera Federal 180, 3 km al W de la desviación a Izmál-Hoactun, 23 msnm, 20.88012°N 89.21955°W, 19 Julio 2010, cols. O. Francke, J. Cruz-López, C. Santibáñez, G. Montiel, D. Barrales, G. Contreras. 2♂♂, 3♀♀, 2juv. [CNAN-DI000502], México: Quintana Roo: Chetumal: ECOSUR, 11 msnm, 18.54433°N 88.26406°W, 16 Julio 2010, cols. O. Francke, J. Cruz-López, C. Santibáñez, G. Montiel, D. Barrales, G. Contreras.

Distribución: MÉXICO: Quintana Roo: Felipe Carrillo Puerto: Sian Ka'an; Chetumal: Área Campus (Jardín de la Universidad de Quintana Roo), ECOSUR; (Solidaridad?): Cenote Hooxbal, Cheyumil (Tulum?). Yucatán: Tekax: Cueva Actún Chocantes (=Gruta Chocantes?); Carretera Federal 180, 3 km al W de la desviación a Izmál-Hoactun, Panabá: San Juan del Río. Campeche: Calakmul (Hopelchén): Gruta Actún Kin; Escarcega: 10 km al E de Escarcega (Fig. 40).

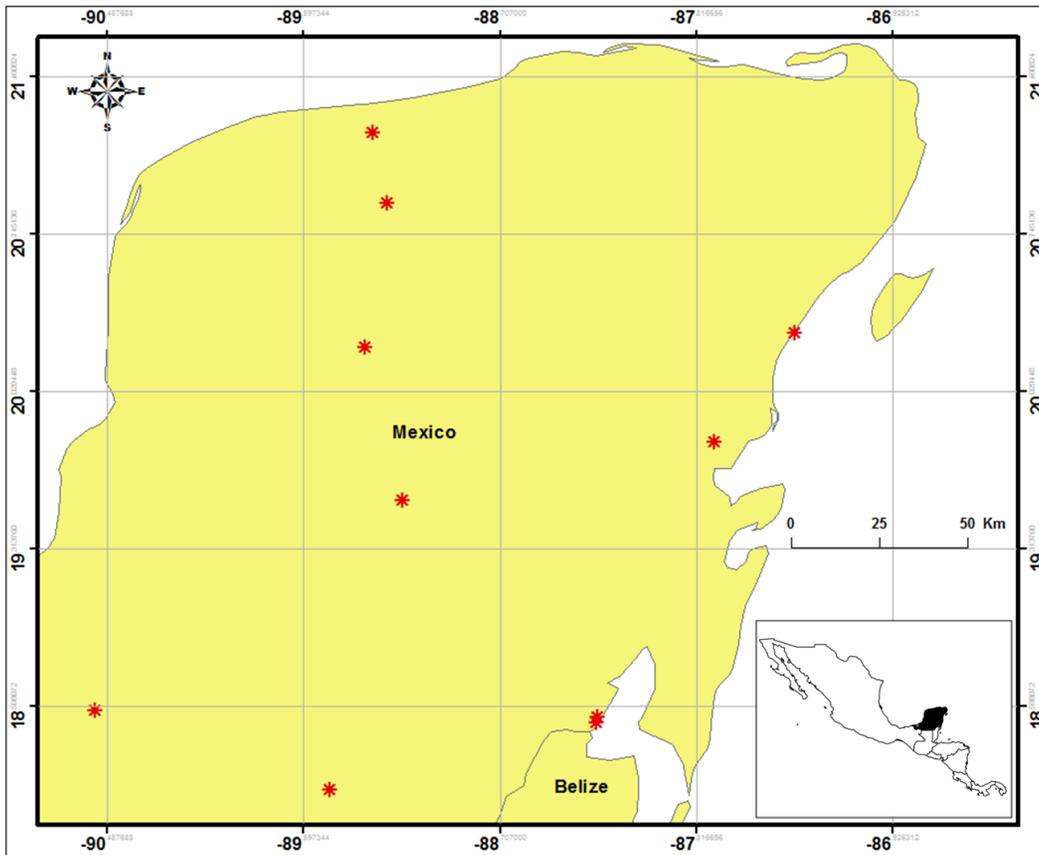
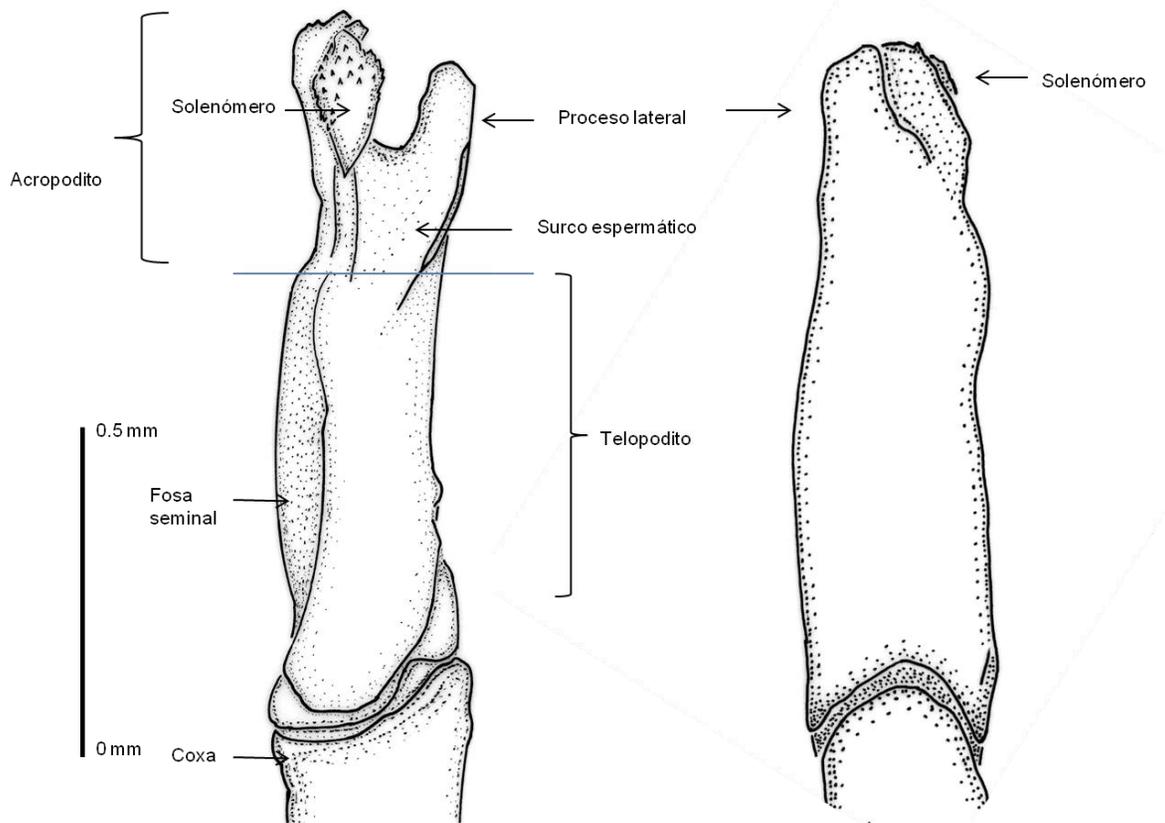


Figura 40. Distribución de *Aceratophallus* sp. A.

Comentarios: esta especie representa una de las tres entidades específicas reconocidas para México. Comparte distribución con otras especies del género como *A. hoctunanus*, *A. oxkutzcabus* y *A. sp. C* que se distribuyen en el área de la Península de Yucatán. A pesar de ser una especie con una amplia distribución no había sido descrita previamente. Basados en detalles de la morfología es similar a las especies con las que comparte distribución, sin embargo, la variación que presenta en el proceso lateral la relaciona con *A. maya*. Como se indicó en la diagnosis la estructura romboidal en el ápice del solenómero la distinguen del resto de las especies. Entre los organismos de la especie, las hembras son delgadas y de menor tamaño que los machos, como se menciona en la descripción.



A

B

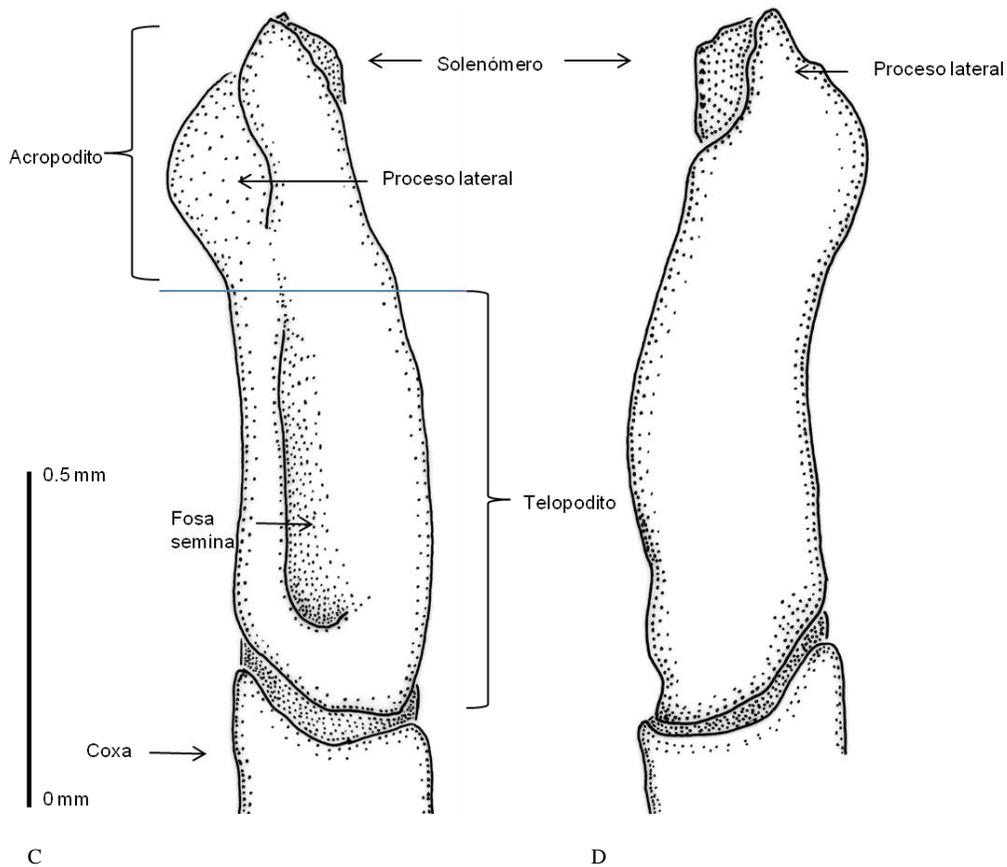


Figura 41. Gonópodo de *Aceratophallus* sp. A. A) ventral, B) dorsal, C) lateral interna y D) lateral externa.

Aceratophallus sp. B

(Figuras 42 y 43 A-D)

Diagnosis: machos adultos de *Aceratophallus* sp. B son similares a *Aceratophallus* sp. C, sin embargo, se distinguen basados en los detalles de la morfología del solenómero y el proceso tibiotarsal grueso en forma digitiforme y telopodito grueso, el mayor tamaño de los ejemplares y en la coloración oscura (ver descripción).

Descripción: N ♂= 1, Longitud= 41 mm, Collum= 5.0 mm, segmento 7= 5.0 mm; N ♀= 1, Longitud= 45 mm, Collum= 5 mm, segmento 7= 5 mm. Cabeza, antenas y gnatoquilarario sin modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita lisas; pleuritos y esternitos de superficie lisa. **Collum:** margen anterior con cuatro sedas en el área central, parcialmente recto a curvo llegando a formar una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores y

el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, ángulos posteriores sub-rectangulares. Paranotos con dos sedas largas y delgadas en la parte media dorsal de metazonita; en 1-2 por debajo de la superficie dorsal de los terguitos, 3-4 horizontales y 5-19 elevados por encima del nivel de la superficie media dorsal; en 2-17 con un dentículo antero-lateral; 12-19 con los ángulos posteriores más angulares hacia la región posterior que el resto de los segmentos. **Ozoporos:** abren dorsolateralmente. **Gonópodos** como se muestran en las Figs. 43 A-D. **Acropodito:** dividido en solenómero, proceso tibiotarsal y un proceso lateral. **Solenómero:** es la ramificación interna y de mayor longitud que la proceso tibiotarsal, la terminación apical es truncada y se orienta hacia el centro del gonópodos. En el ápice del solenómero se ubica el canal espermático. El proceso tibiotarsal se ubica en la región posterior del solenómero, es de forma digitiforme y con ápice truncado. **Proceso lateral:** se expande en forma laminar en la región apical del gonópodo, el ápice presenta curvaturas de forma irregular, es de menor longitud que el solenómero. En la región posterior y cercana al ápice presenta un grupo de 6-8 macrosedas. **Apertura gonopodal** ovalada, con el margen posterior en forma de lámina y supera la altura de los esternitos. **Modificaciones sexuales:** patas seis y siete presentan una separación entre las coxas del mismo par de patas. **Coloración:** la cabeza y el tronco presentan un color aparentemente negro, los extremos de los paranotas y las antenas en los dos últimos segmentos de son de color amarillo.

Material estudiado: 1♂ [CNAN-DI000109], México: Oaxaca: 1km NW Barra de la Cruz (15°59' N, 95°40' W), 17 septiembre 2000. 1♀ [CNAN-DI000114], México: Oaxaca: 1 km al noroeste del Pueblo Barra de la Cruz, colecta nocturna, Selva Baja Espinosa, 17 septiembre 2000, cols. J. Castelo, F. Álvarez, E. Lira, O. Delgado, E. González y C. Durán.

Distribución: México: Oaxaca: Santiago Astata: 1km NW Barra de la Cruz (Fig. 42).

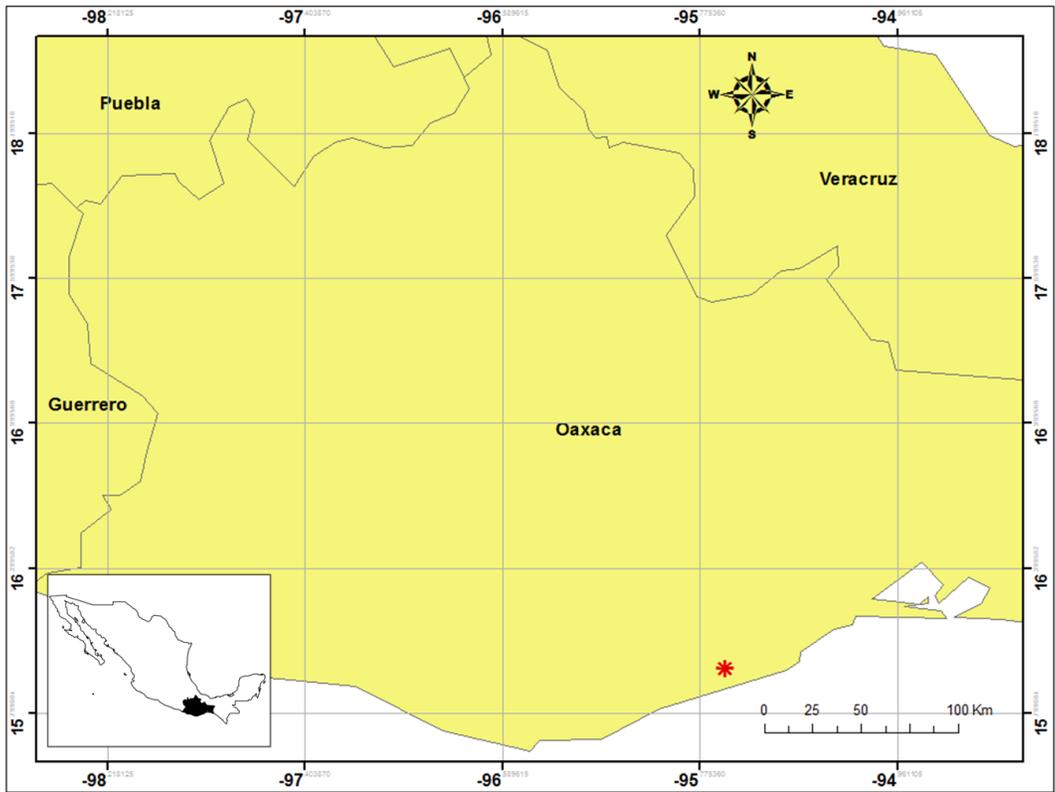


Figura 42. Distribución de *Aceratophallus* sp. B.

Comentarios: *Aceratophallus* sp. B. presenta un registro y dos ejemplares, sin embargo, aumenta la distribución del género hacia el Oeste de la distribución conocida, es decir, hacia el estado de Oaxaca. Morfológicamente presenta una coloración aparentemente oscura, sin embargo, se desconoce si presentaba otro tipo de coloración al momento de la colecta, posiblemente cambió o se perdió al permanecer almacenado en etanol desde la colecta hasta el momento de la revisión.

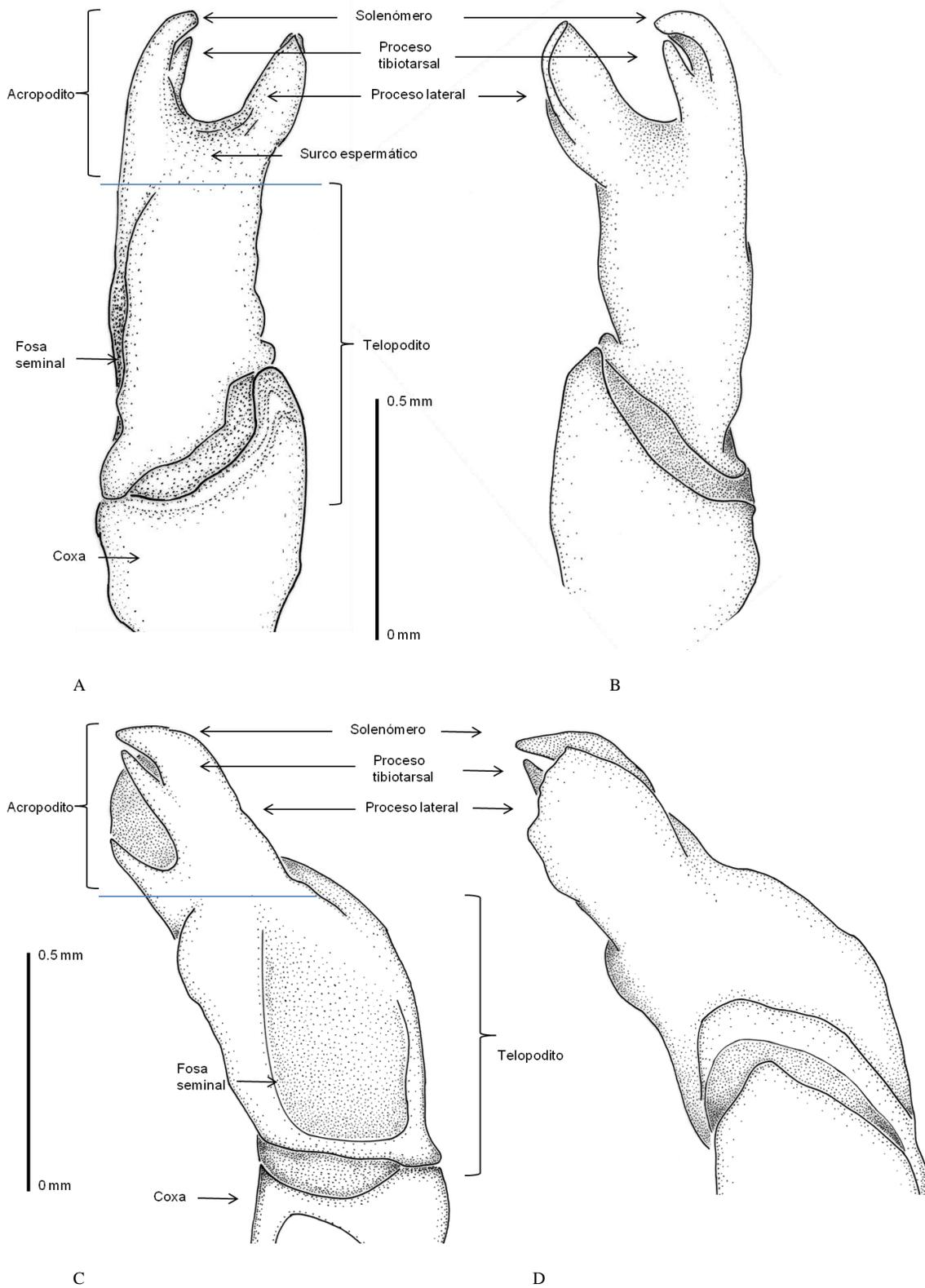


Figura 43. Gonópodo de *Aceratophallus* sp. B. A) ventral, B) dorsal, C) lateral interna y D) lateral externa.

Aceratophallus sp. C

(Figuras 44 y 45 A-D)

Diagnosís: machos adultos de *Aceratophallus* sp. C son similares a *Aceratophallus* sp. B, sin embargo, los detalles de la morfología del solenómero y el proceso tibiotarsal en forma de digitoestiliforme y ápice agudo; proceso lateral se expande en forma laminar con tendencia a ser agudo, y la coloración naranja-marrón de los ejemplares (ver descripción).

Descripción: N ♂= 3, Longitud= 31.3 mm (29-32), Collum= 4.6 mm (4.0-5.0), segmento 7= 4.6 mm (4.0-5.0). Cabeza, antenas y gnatoquilario sin modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita granular, pleuritos con proyecciones tuberculares en un número variable, superficie de los esternitos lisos. **Collum:** margen anterior con cuatro sedas en el área central, parcialmente recto a curvo llegando a formar una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores y el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, ángulos posteriores subrectangulares. Paranotos 1-4 por debajo de la superficie dorsal de los tergutitos, 5-19 horizontales con los márgenes laterales por encima del nivel de la superficie media dorsal; 2-17 con un denticulo antero-lateral; 16-19 con los ángulos posteriores más angulares hacia la región posterior que el resto de los segmentos; **Ozoporos:** abren dorsolateralmente. **Gonópodos** como se muestran en las Figs. 45 A-D. **Acropodito:** dividido en solenómero con una rama tibiotarsal y un proceso lateral. **Solenómero:** es la ramificación interna y de mayor longitud del acropodito, la terminación apical es truncada y se orienta hacia el centro del gonópodos. El canal espermático finaliza en el orificio espermático ubicado en el ápice del solenómero. El proceso tibiotarsal se ubica en la región posterior del solenómero, es de menor tamaño, de forma digitoestiliforme y el ápice es agudo. **Proceso lateral:** se expande en forma laminar en la región posterior y lateral del gonópodo con tendencia a ser agudo, el ápice presenta curvaturas de forma irregular, de menor longitud que el solenómero. En la región posterior y cercana al ápice presenta un grupo de 6 macrosedas. **Apertura gonopodal** ovalada, con el margen posterior en forma de lámina y supera la altura de los esternitos.

Modificaciones sexuales: patas seis y siete presentan una separación entre las coxas del mismo par de patas. **Coloración:** cabeza y tronco de color naranja claro, paranotos y margen lateral con una marca circular proximal de color naranja oscura; línea dorsal media longitudinal de color negro. En la región distal del sexto antenómero es de color marrón-rojizo.

Material estudiado: 1♂ [CNAN-DI000111], México: Quintana Roo: Parque Xcaret, 25 septiembre al 16 octubre 2000, cols. J. Castelo & E. Lira, (CALA 016). 2♂♂ [My-UAEH], México: Yucatán, Chichen Itzá. Selva mediana subperennifolia que rodea a las ruinas. Entre hojarasca. 25 septiembre 2011, cols. Bueno-Villegas, G. Giribet y J. A. Cruz.

Distribución: México: Quintana Roo: Solidaridad: Parque Xcaret; Yucatán: Tinum: Chichen Itzá (Fig. 44).

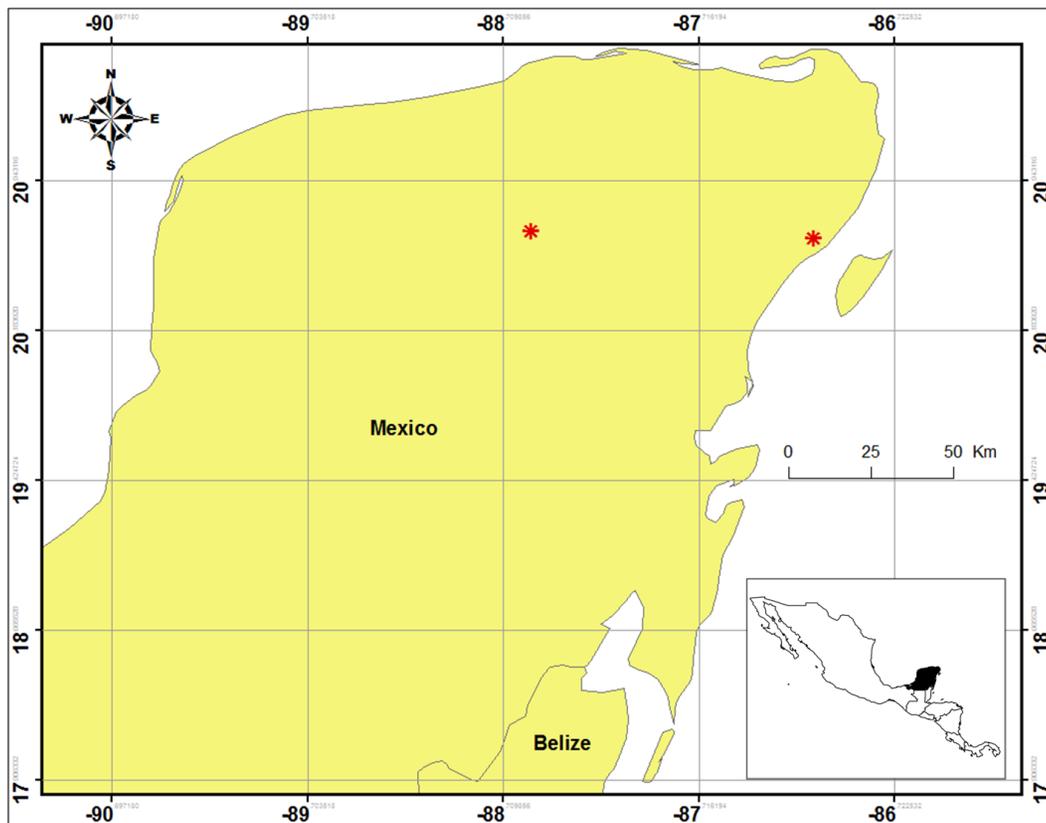
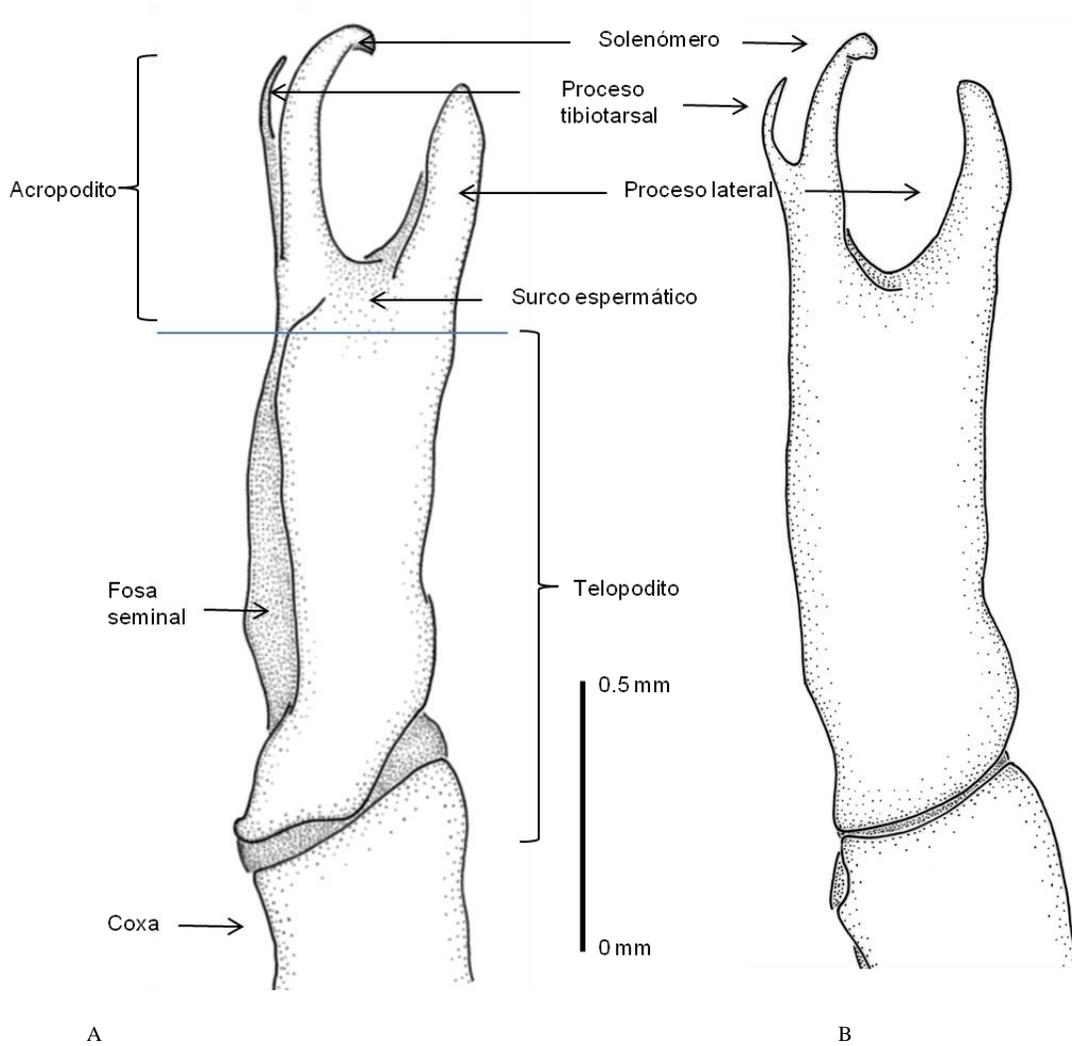


Figura 44. Distribución de *Aceratophallus* sp. C.

Comentarios: El ejemplar es denominado como *Aceratophallus* sp. C, con variaciones evidentes en la morfología y en la forma del solenómero y el proceso tibiotarsal digitoestiliforme en los

gonópodos mencionadas en la descripción. Se desconoce a la hembra de la especie, debido a que sólo se cuenta con ejemplares machos, por lo que hace falta realizar un mayor número de colectas para obtener más ejemplares y conocer las variaciones que puedan existir entre hembras y machos. Morfológicamente es similar a otras especies del género que se distribuyen en la zona de la Península de Yucatán y el área de Guatemala, como *A. calcehtokanus*, *A. hoctunanus*, *A. oxkutzcabus*, *A. maya* y *Aceratophallus* sp. A.



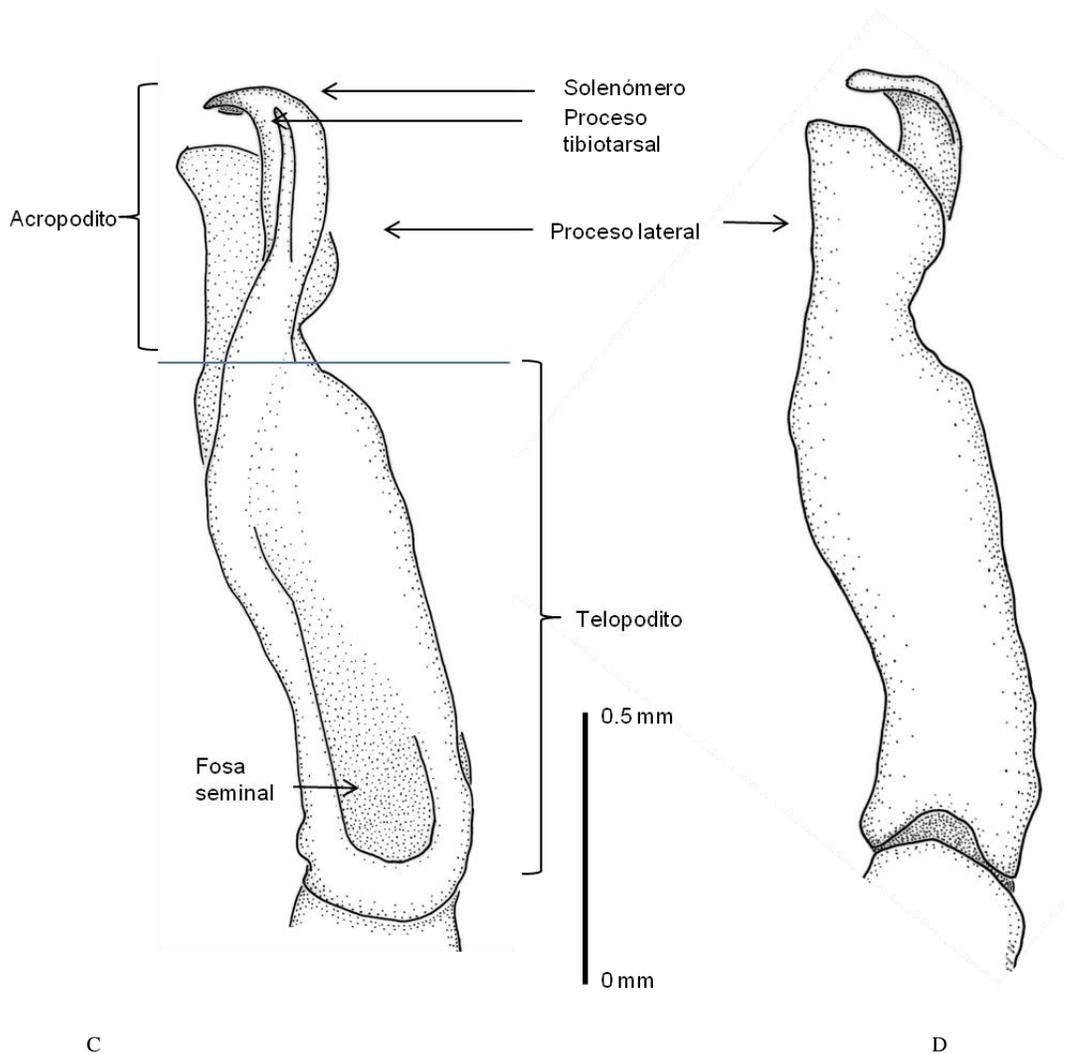


Figura 45. Gonópodo de *Aceratophallus* sp. C. A) ventral, B) dorsal, C) lateral interna y D) lateral externa.

***Aceratophallus* sp. D**

(Figuras 46 y 47 A-D)

Diagnosis: machos adultos de *Aceratophallus* sp. D son similares con *A. unicolor*, sin embargo, se distinguen basados en los detalles de los gonópodos principalmente por que el solenómero presenta dos dentículos, uno en la región ventrolateral media externa y otro en la interna; ápice laminar y en forma de embudo (ver descripción).

Descripción: N ♂= 1, Longitud= 61 mm, Collum= 7.0 mm, segmento 7= 8.2 mm; N ♀= 1, Longitud= 65 mm, Collum= 7.5 mm, segmento 7= 8.6 mm. Cabeza, antenas y gnatoquilarrio sin

modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita corrugadas a lisas, pleuritos con proyecciones tuberculares en un número variable, superficie de los esternitos lisos. **Collum:** margen anterior con cuatro sedas en el área central, parcialmente recto a curvo llegando a formar una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores y el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, ángulos posteriores sub-rectangulares. Paranotos 1-4 por debajo de la superficie dorsal de los terguitos, en 5-15 horizontales con los márgenes laterales por encima de la superficie media dorsal, 16-19 elevados por encima de la superficie media dorsal; en 3-18 con un denticulo antero-lateral; 16-17 de mayor tamaño y con los ángulos posteriores más angulares hacia la región posterior que el resto de los segmentos. **Ozoporos:** abren dorsolateralmente. **Gonópodos** como se muestran en las Figs. 47 A-D. **Acropodito:** dividido en solenómero y un proceso lateral. **Solenómero:** es una rama delgada que se curva hacia la región ventral del cuerpo; presenta dos denticulos, uno en la región ventrolateral media externa y otro en la interna, el ápice es laminar y se expande en forma de embudo (similar con *A. unicolor*). **Proceso lateral:** es de forma laminar y se expande sub-rectangularmente en la región ventral, en la región distal es semi-redondeada en las aristas. En la región posterior presenta un grupo variable de 7-10 macrosedas. **Apertura gonopodal** ovalada, con el margen posterior en forma de lámina y no supera la altura de los esternitos. **Modificaciones sexuales:** patas seis y siete presentan una separación entre las coxas del mismo par de patas. **Coloración:** (en alcohol) cabeza y paranotos dorsalmente de color naranja claro y el margen lateral es de color naranja oscuro; una marca circular proximal a los paranotos de color naranja más oscura; las antenas y las patas de color naranja más claro que el resto del cuerpo.

Material estudiado: 1♂, 1♀ (USNM [(M)-D37]), Costa Rica: Cartago: Turrialba, col. Bergdorf y Schild.

Distribución: NUEVO REGISTRO: Costa Rica: Turrialba (Fig. 46).

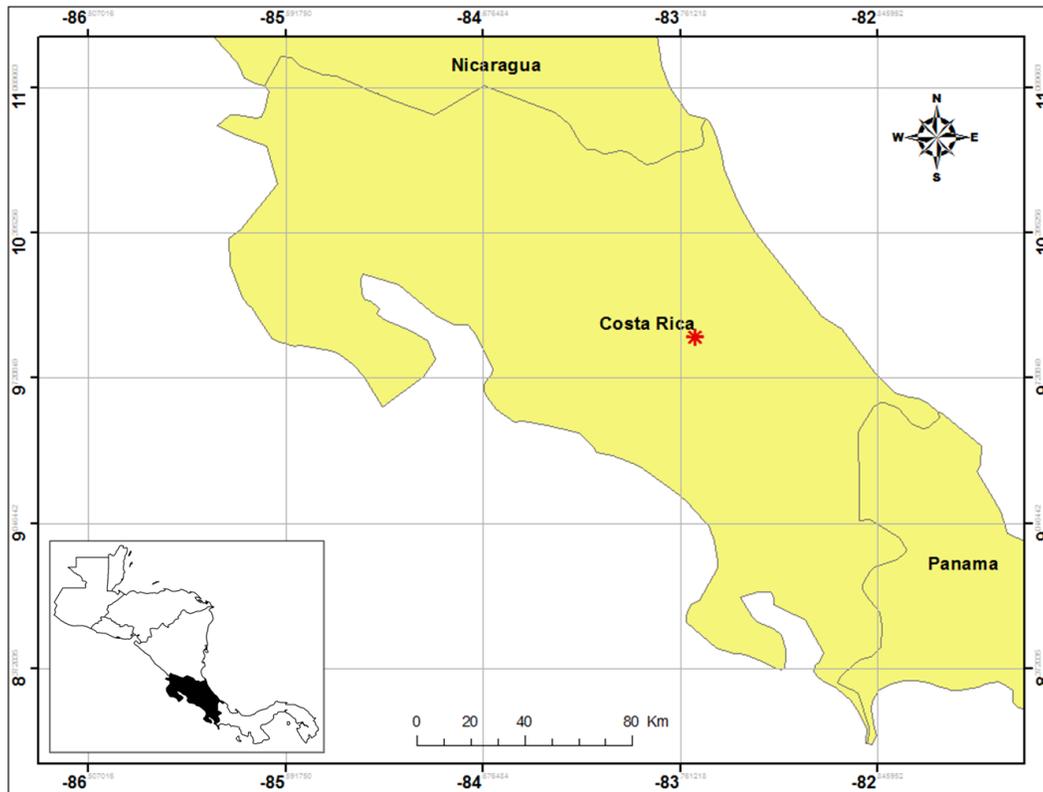
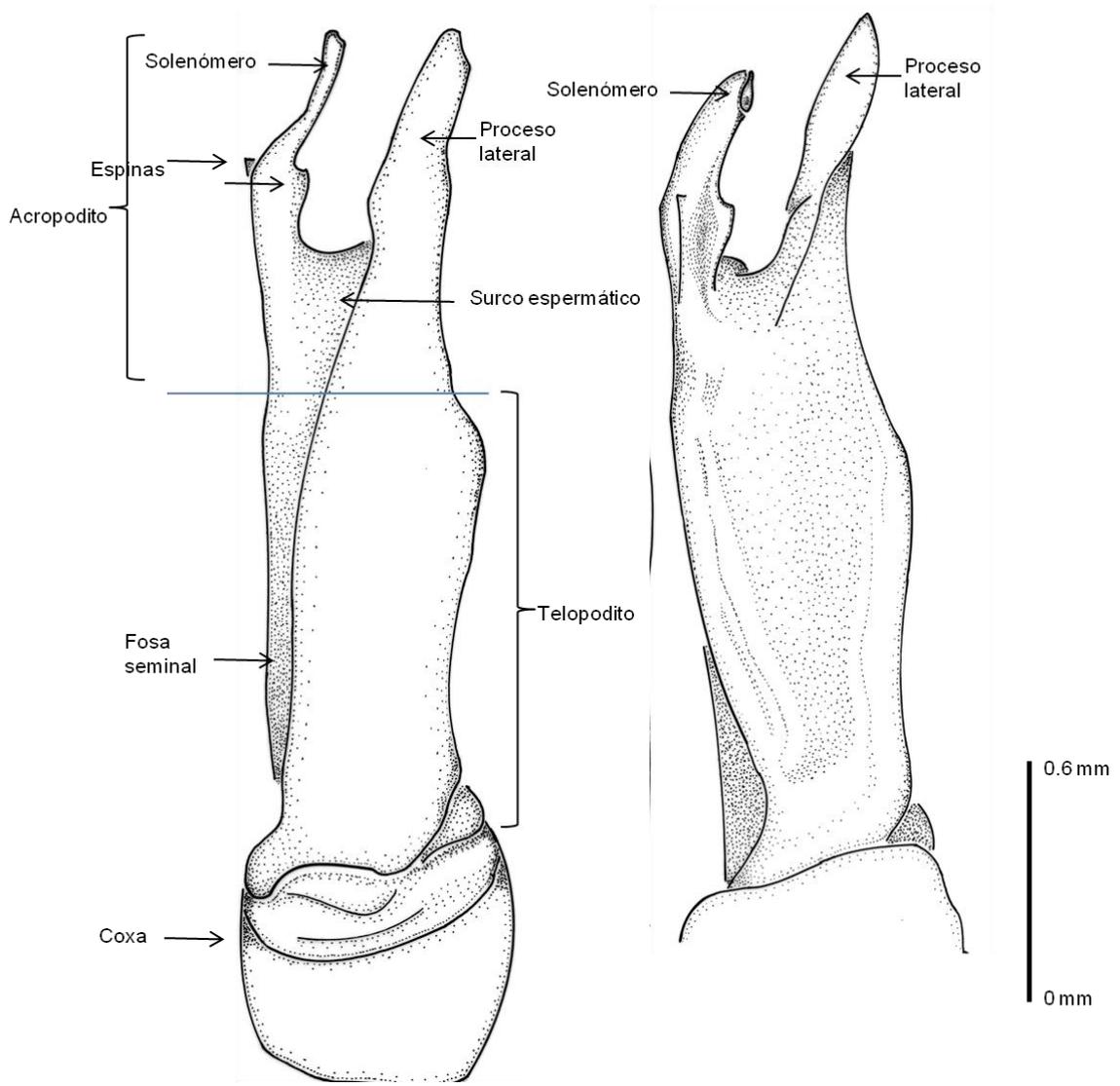


Figura 46. Distribución de *Aceratophallus* sp. D.

Comentarios: esta especie suma otra especie a las previamente descritas para Costa Rica, variando considerablemente del resto de las especies conocidas para este país por la presencia de dos dentículos sobre la superficie del solenómero, sin embargo, hace falta coleccionar un mayor número de ejemplares para conocer las posibles variaciones de la especie, así como la coloración original. En la morfología del organismo se observa la ausencia del dentículo que se encuentra en el resto de los Terguitos y que también se ha observado en otras especies del género, posiblemente la pérdida del dentículo se debe al desgaste de esta estructura por su continuo movimiento entre el sustrato, como se ha observado en *A. guatemalae*, donde los tergitos presentan la ausencia del dentículo sólo de un lado del organismo. Distribuida en el centro de Costa Rica comparte similitud en su distribución con especies como *A. unicolor*, *A. lamellifer* y *A. dux*.



A

B

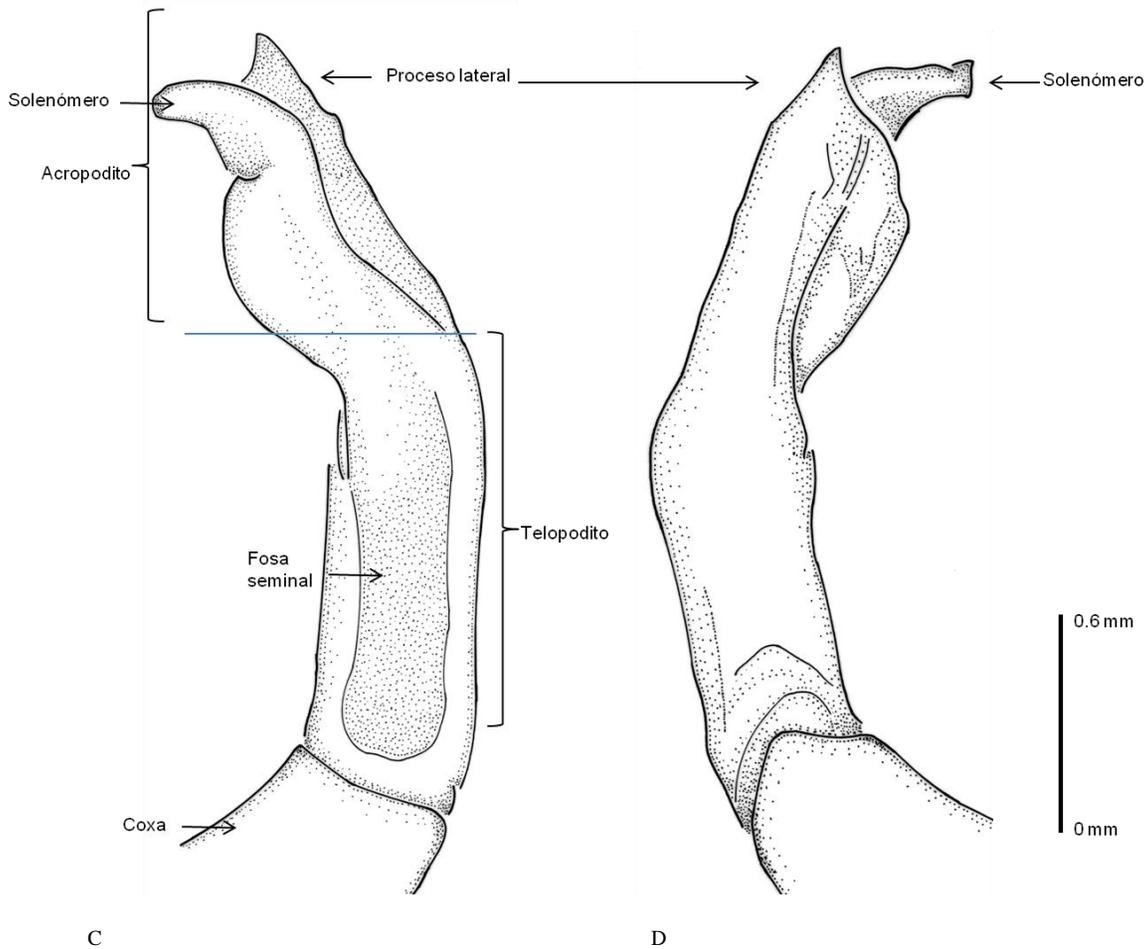


Figura 47. Gonópodo de *Aceratophallus* sp. D. A) ventral, B) dorsal, C) lateral interna y D) lateral externa.

Aceratophallus sp. E

(Figuras 48 y 49 A-D)

Diagnosis: machos adultos de *Aceratophallus* sp. E se distinguen del resto de las especies previamente descritas basados en los detalles de los gonópodos principalmente por la presencia de un denticulo sobre el solenómero y la morfología del ápice, así como el proceso lateral extendido hacia la región anterior del gonópodos en forma de “D” en vista lateral (ver descripción).

Descripción: N ♂ = 3, Longitud = 51.7 mm (50-53), Collum = 8.1 mm (8.0-8.1), segmento 7 = 7.9 mm (7.8-8.1). Cabeza, antenas y gnatoquilario sin modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita corrugadas a lisas, pleuritos con proyecciones tuberculares en un número variable,

superficie de los esternitos lisos. **Collum:** margen anterior con cuatro sedas en el área central, parcialmente recto a curvo llegando a formar una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores y el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, ángulos posteriores sub-rectangulares. Paranotos 1-4 por debajo de la superficie media dorsal de los terguitos, 5-19 horizontales con los márgenes laterales por encima del nivel de la superficie media dorsal; en 2-17 con un denticulo antero-lateral; 15-16 de mayor tamaño y con los ángulos posteriores más angulares hacia la región posterior que el resto de los segmentos. **Ozoporos:** abren dorsolateralmente. **Gonópodos** como se muestran en las Figs. 49 A-D. **Acropodito:** dividido en solenómero y un proceso lateral. **Solenómero:** es la rama interna de forma semi-curvado y se extiende hacia la región anterior del cuerpo, la terminación apical es truncada y se orienta hacia el centro del gonópodos, presenta un denticulo a la mitad de la región ventrolateral externa y el ápice se expande en forma de lámina angular. **Proceso lateral:** se expande en forma de lámina sub-rectangularmente en forma de “D” en la región lateral y hacia la región anterior; en la región lateral distal es angular y de forma sub-rectangular con las aristas redondeadas. En la región posterior presenta un número variable de 6-9 sedas. **Apertura gonopodal** ovalada, con el margen posterior en forma de lámina y supera la altura de los esternitos. **Modificaciones sexuales:** patas seis y siete sin separación entre las coxas. **Coloración:** (en alcohol) segmentos, paranotos y cabeza dorsalmente de color naranja claro, con una marcada despigmentación de los segmentos y paranotos. En la región ventral del cuerpo y las patas son de color amarillento.

Material estudiado: 3♂♂ (USNM), Belice (Honduras Británica): Benque Viejo, 1958, col. Father Straitus

Distribución: NUEVO REGISTRO: Belice: Benque Viejo (Fig. 48).

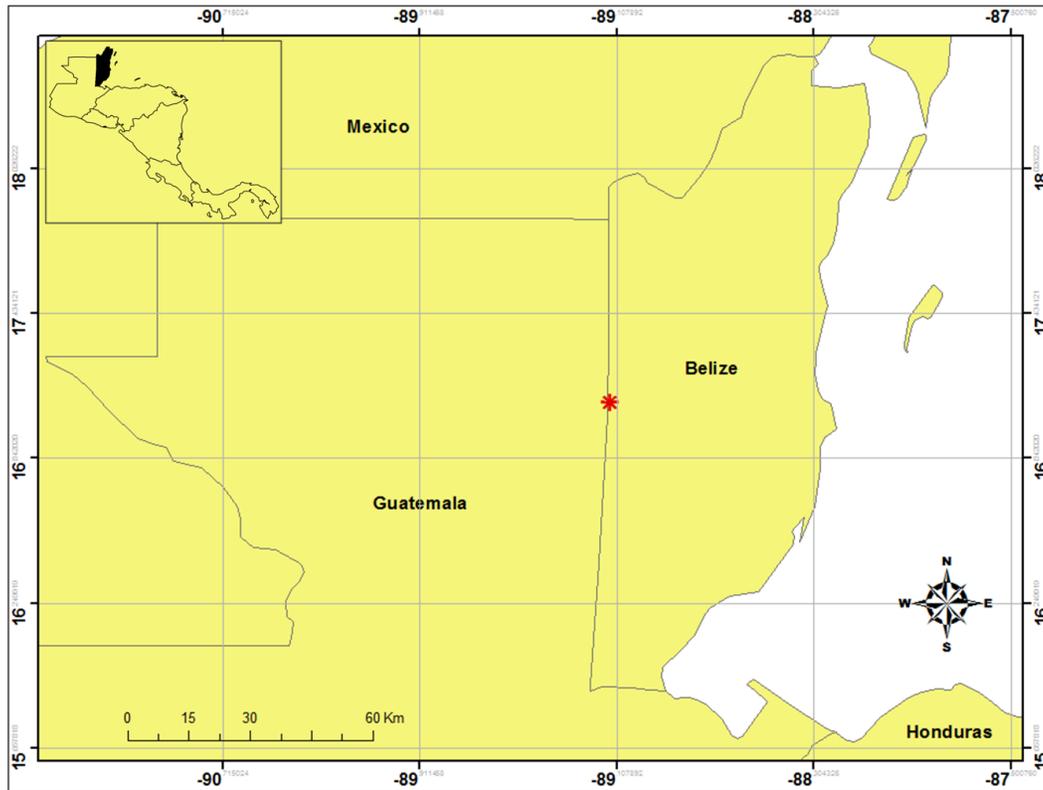
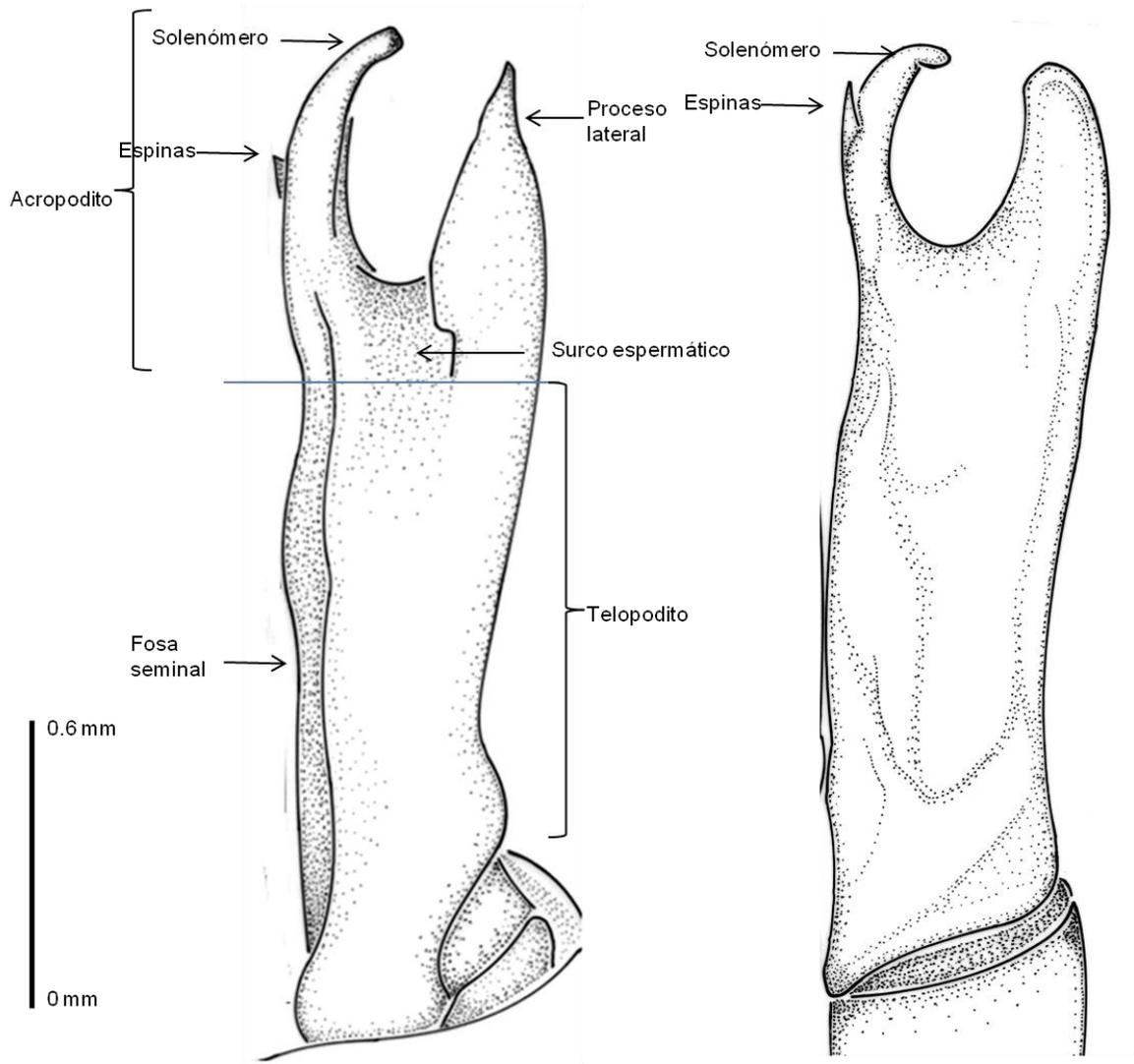


Figura 48. Distribución de *Aceratophallus* sp. E.

Comentarios: *Aceratophallus* sp. E. es la primera especie para Belice, morfológicamente es similar a otras especies del género como *A. guatemalae*, con una variación importante en la morfología de los gonópodos en donde se puede observar la presencia de un dentículo sobre el solenómero y el proceso lateral extendido hacia la región anterior en forma de “D” desde una vista lateral. Se desconoce la hembra de la especie, debido a que sólo se colectaron tres ejemplares machos, por lo que como para otras especies que sólo se conocen los machos hace falta un mayor esfuerzo de colecta. Con este nuevo registro se amplía la distribución del género dentro de la zona de la Península de Yucatán.



A

B

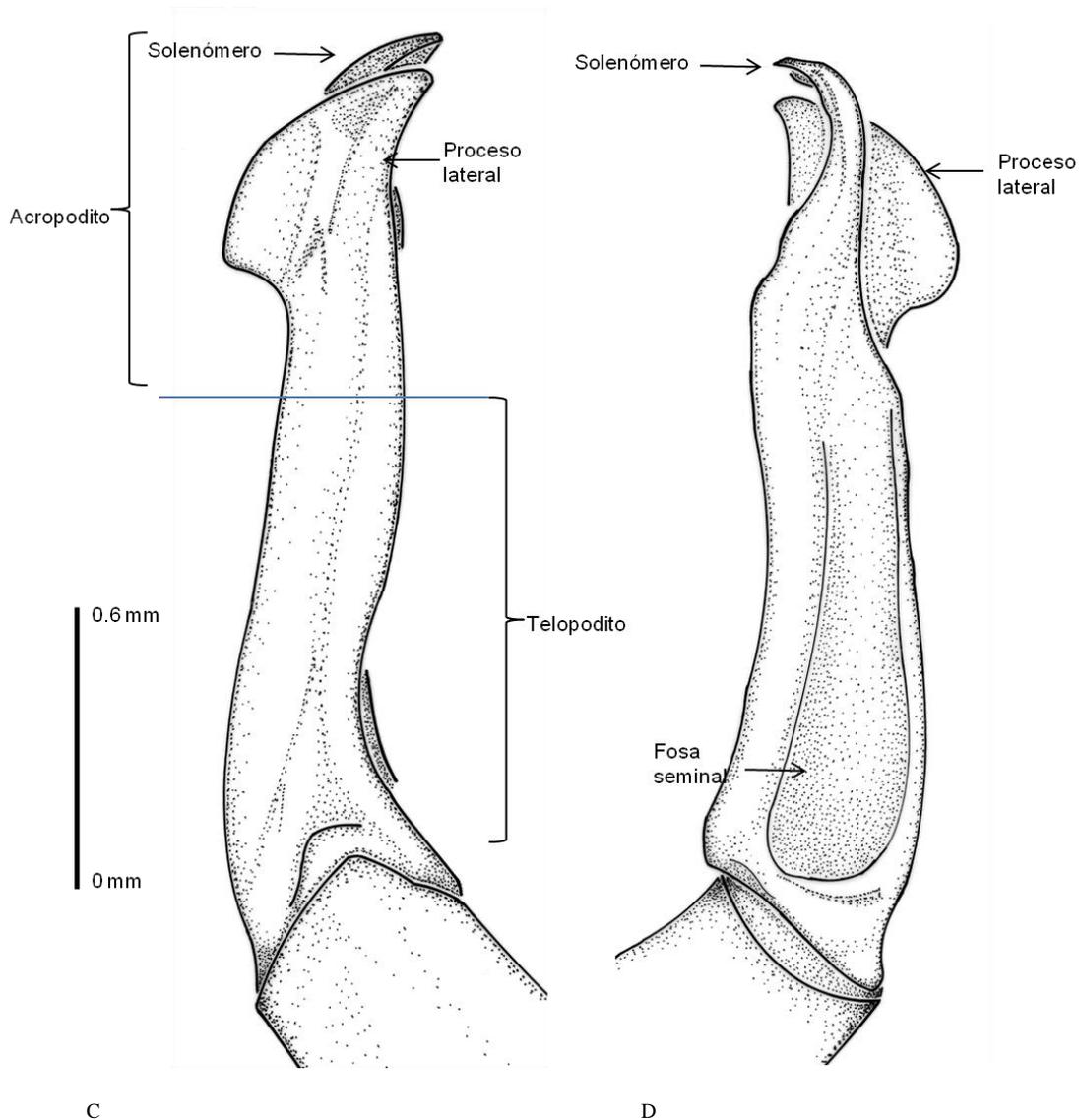


Figura 49. Gonópodo de *Aceratophallus* sp. E. A) ventral, B) dorsal, C) lateral externa y D) lateral interna.

Aceratophallus sp. F

(Figuras 50 y 51 A-D)

Diagnosis: machos adultos de *Aceratophallus* sp. F son similares con los machos de *A. lamellifer* y *Aceratophallus sumucus*, en la morfología del solenómero y el proceso lateral respectivamente, sin embargo, se distingue basado en los detalles del solenómero laminar aplanado, ápice en forma de lóbulo y con minúsculas proyecciones angulares, proceso tibiotarsal sub-rectangular; proceso lateral

con la región interior distal presenta una espina apical y en la región exterior distal es de forma sub-rectangular con las aristas redondeadas (ver descripción).

Descripción: N ♂= 6, Longitud= 21.5 mm (18-25), Collum= 2.9 mm (2.7-3.1), segmento 7= 3.3 mm (2.9-4.2); N ♀= 2, Longitud= 25.5 mm (25-26), Collum= 3.05 mm (3.0-3.1), segmento 7= 3.15 mm (3.1-3.2). Cabeza, antenas y gnatoquilarario sin modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita corrugadas a lisas, pleuritos con proyecciones tuberculares en un número variable, superficie de los esternitos lisos. **Collum:** margen anterior parcialmente recto a curvo llegando a formar una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores y el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, ángulos posteriores sub-rectangulares. Paranotos 1-4 por debajo de la superficie dorsal de los tergitos, en 5-19 horizontales con los márgenes laterales por encima del nivel de la superficie media dorsal; en 2-18 con un dentículo antero-lateral, en 16-19 con los ángulos posteriores más angulares hacia la región posterior que el resto de los segmentos. **Ozoporos:** abren dorsolateralmente. **Gonópodos** como se muestran en las Figs. 51 A-D. **Acropodito:** dividido en un solenómero con un engrosamiento tibiotarsal y un proceso lateral. **Solenómero:** es una rama delgada laminar aplanada en posición horizontal que se curva hacia la región ventral del cuerpo en el ápice, el ápice en forma de lóbulo y presenta minúsculas proyecciones angulares, presenta una muesca cóncava en la región posterior que lo divide dando lugar al solenómero en la parte anterior y en la posterior al engrosamiento tibiotarsal, la tibiotarsal es sub-rectangular y se expande laminarmente hasta la base del solenómero. **Proceso lateral:** se expande en forma de lámina sub-angularmente en la región lateral y hacia la región anterior; en la región interior distal presenta una espina apical y en la región exterior distal es de forma sub-rectangular con las aristas redondeadas. En la región posterior presenta un número variable de 6-9 sedas. **Apertura gonopodal** romboide, con el margen posterior en forma de lámina y no supera la altura de los esternitos. **Modificaciones sexuales:** patas seis y siete presentan una separación entre las coxas del mismo par de patas. **Coloración:** (en alcohol) la cabeza y los paranotos son de color

naranja claro, el margen lateral es de color naranja oscuro; región ventral del cuerpo, las antenas y las patas de color naranja claro.

Material estudiado: 6♂♂, 2♀♀ (MZUCR), Costa Rica: Guanacaste, 29 Junio 1976, col. C.E. Valerio.

Distribución: NUEVO REGISTRO: Costa Rica: Guanacaste (Fig. 50).

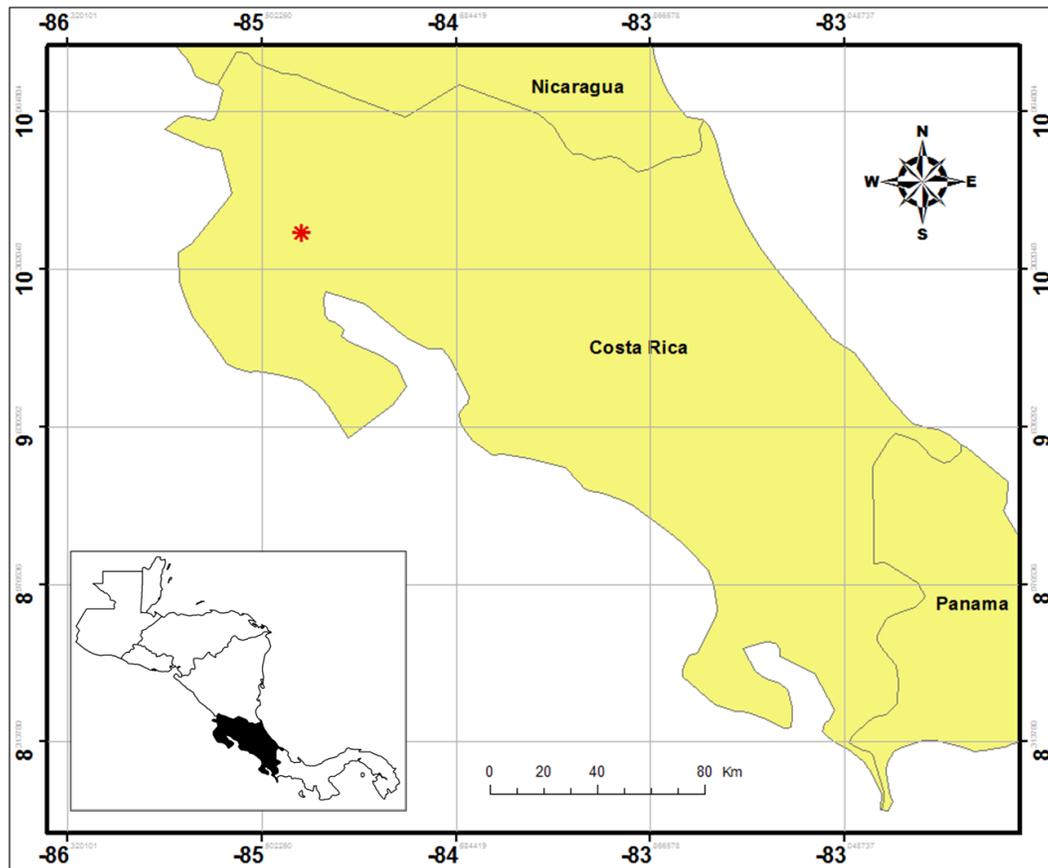
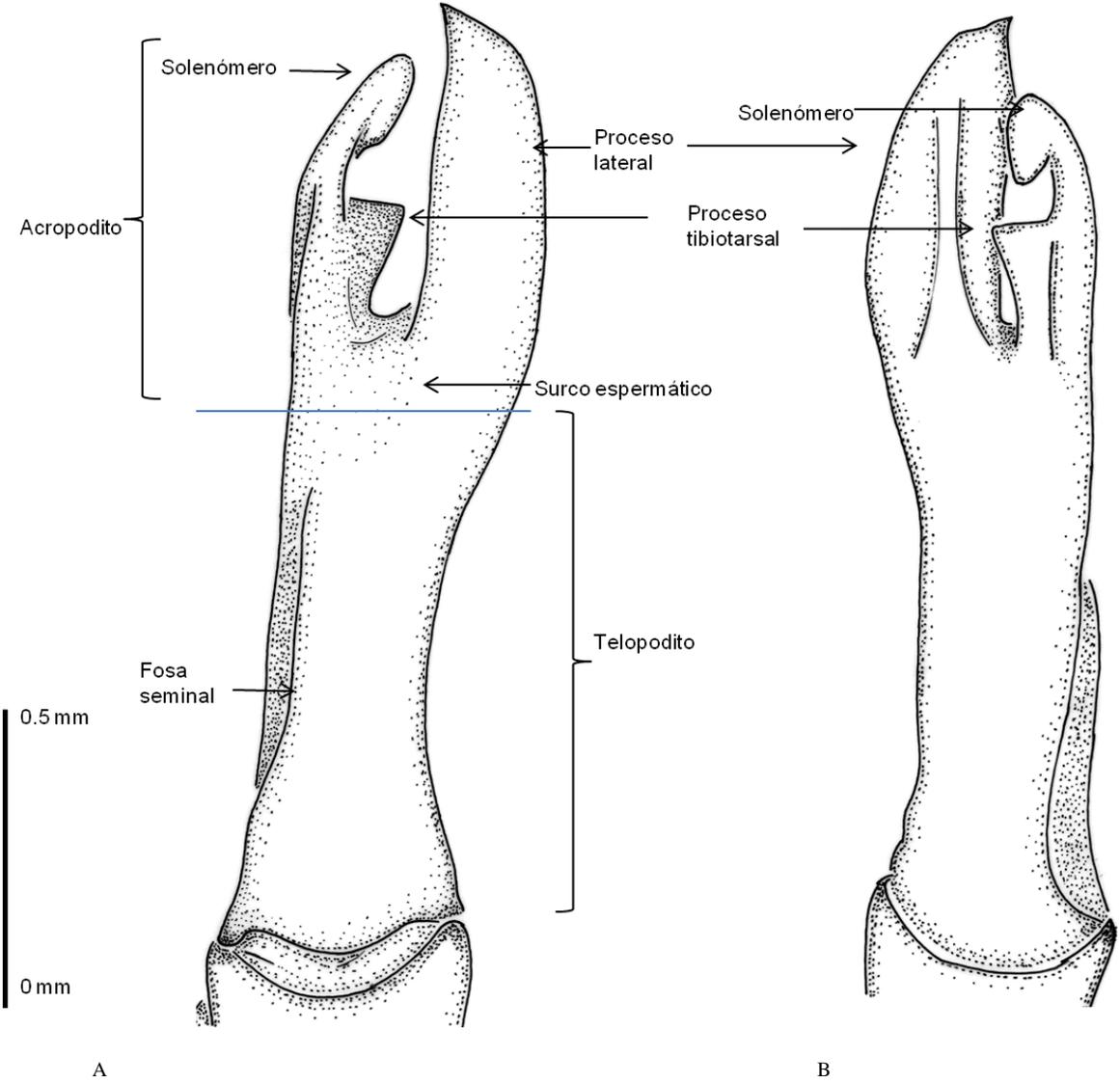


Figura 50. Distribución de *Aceratophallus* sp. F.

Comentarios: *Aceratophallus* sp. F suma una especie más a la diversidad de Costa Rica, sin embargo, hace falta coleccionar un mayor número de ejemplares para conocer las posibles variaciones de la especie, así como de la coloración. Morfológicamente es similar a otras especies del género, principalmente con *A. lamellifer* cuya variación más evidente se presenta en la forma del proceso lateral, además de otras variaciones en los gonópodos. Aunque la localidad exacta de su colecta no

se conoce, la aproximación más clara se representa en el mapa 20, geográficamente comparte una distribución similar a la de *A. lamellifer* y *A. unicolor*.



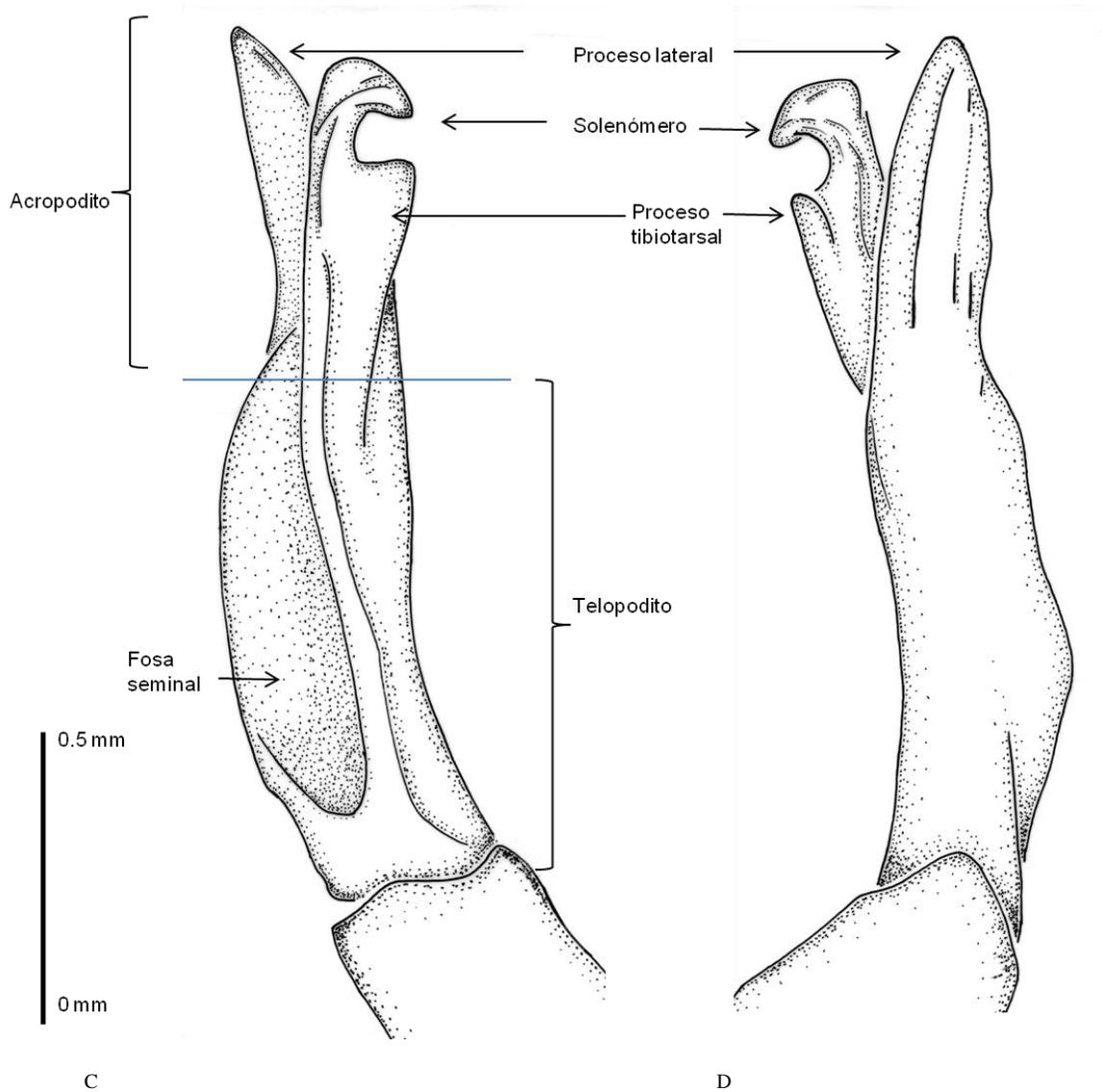


Figura 51. Gonópodo de *Aceratophallus* sp. F. A) ventral, B) dorsal, C) lateral interna y D) lateral externa.

Aceratophallus sp. G

(Figuras 52 y 53 A-D)

Diagnosis: machos adultos de *Aceratophallus* sp. G son similares a los de *A. lamellifer*, sin embargo, se distingue basado en los detalles de los gonópodos principalmente en que el proceso tibiotarsal en forma digitiforme y delgado, es similar al solenómero en proporción; el ápice de ambas ramificaciones casi se tocan entre sí (ver descripción).

Descripción: N ♂= 2, Longitud= 34 mm (33-35), Collum= 3.5 mm (3.5-3.6), segmento 7= 3.9 mm (3.8-4.0). Cabeza, antenas y gnatoquilaro sin modificaciones. **Terguitos:** superficie dorsal de metazonita lisas, pleuritos con proyecciones tuberculares en un número variable, superficie de los esternitos lisos. **Collum:** margen anterior parcialmente recto a curvo llegando a formar una línea semicircular con los márgenes laterales hasta los ángulos posteriores y el margen posterior con tres ondulaciones cóncavas, ángulos posteriores sub-rectangulares. Paranotos: en 1-4 por debajo de la superficie dorsal de los terguitos, en 5-19 horizontales con los márgenes laterales al nivel de la superficie media dorsal; en 2-18 con un dentículo antero-lateral; en 16-19 con los ángulos posteriores más angulares hacia la región posterior que el resto de los segmentos. **Ozoporos:** abren dorsolateralmente. **Gonópodos** como se muestran en las Figs. 53 A-D. **Acropodito:** dividido en solenómero con una proceso tibiotarsal y un proceso lateral. **Solenómero:** es una rama delgada casi laminar en posición horizontal que se curva hacia la región ventral del cuerpo en el ápice, presenta una muesca cóncava que lo divide dando lugar al solenómero en la parte antero-superior al solenómero y en la postero-inferior a la proceso tibiotarsal; el proceso tibiotarsal es de forma digitiforme y delgado, es similar al solenómero en proporción, y hasta la base de este; el solenómero es sub-rectangular, en el ápice se encuentra el orificio seminal en una cavidad en forma de embudo; el ápice de ambas ramificaciones casi se tocan entre sí. **Proceso lateral:** es una rama ancha que se expande sub-angularmente en la región anterior, en la región distal el ápice es truncado y formando un ángulo interno. En la región posterior presenta un grupo variable de 6-8 macrosetas rígidas, gruesas y largas. **Apertura gonopodal** ovalada, con el margen posterior en forma de lámina y no supera la altura de los esternitos. **Modificaciones sexuales:** patas seis y siete presentan una separación entre las coxas del mismo par de patas. **Coloración:** (en alcohol) cabeza, tronco y paranotos dorsalmente de color naranja y con evidencia de despigmentación en distintas zonas. La región ventral del cuerpo, las antenas y las patas de color más claras que el resto de las estructuras.

Material estudiado: 2♂♂ (MZUCR), Costa Rica: Alajuela: Orotina: entre Orotina y Río Tarcoles, 2 Junio 1970, 9.9N 84.525W 86 msnm., col. D.C. Robinson.

Distribución: NUEVO REGISTRO: Costa Rica: Alajuela: Orotina: entre Orotina y Río Tarcoles (Fig. 52).

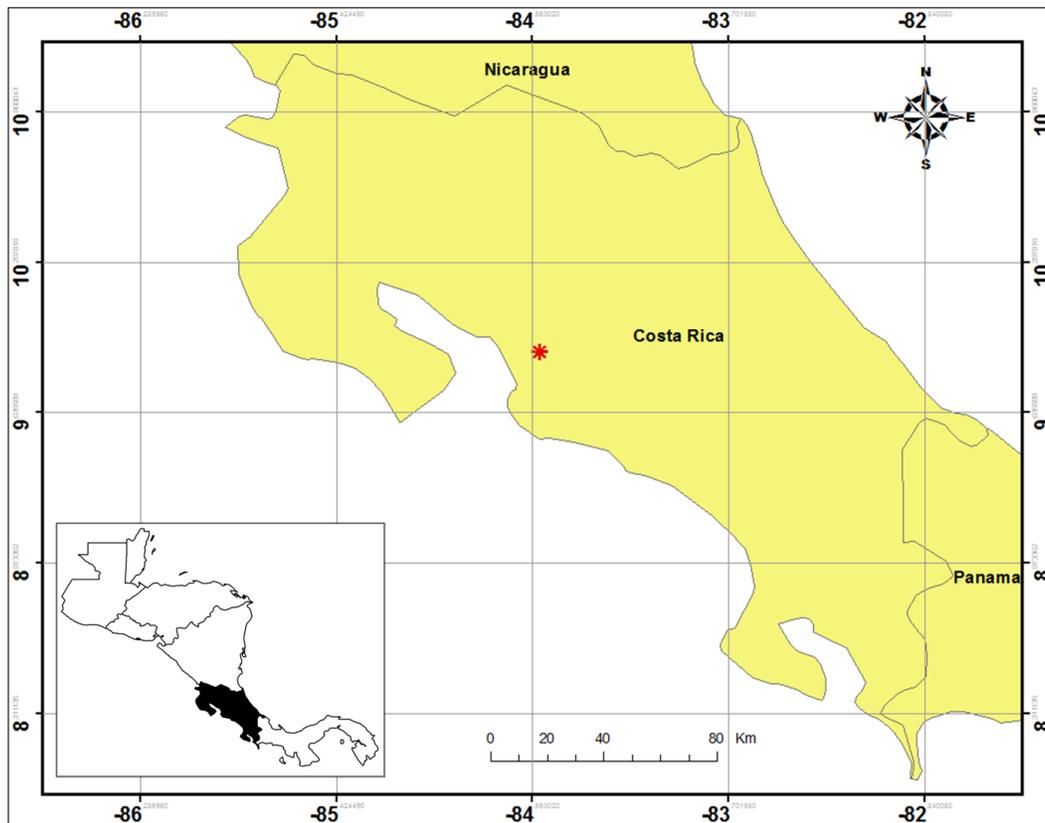
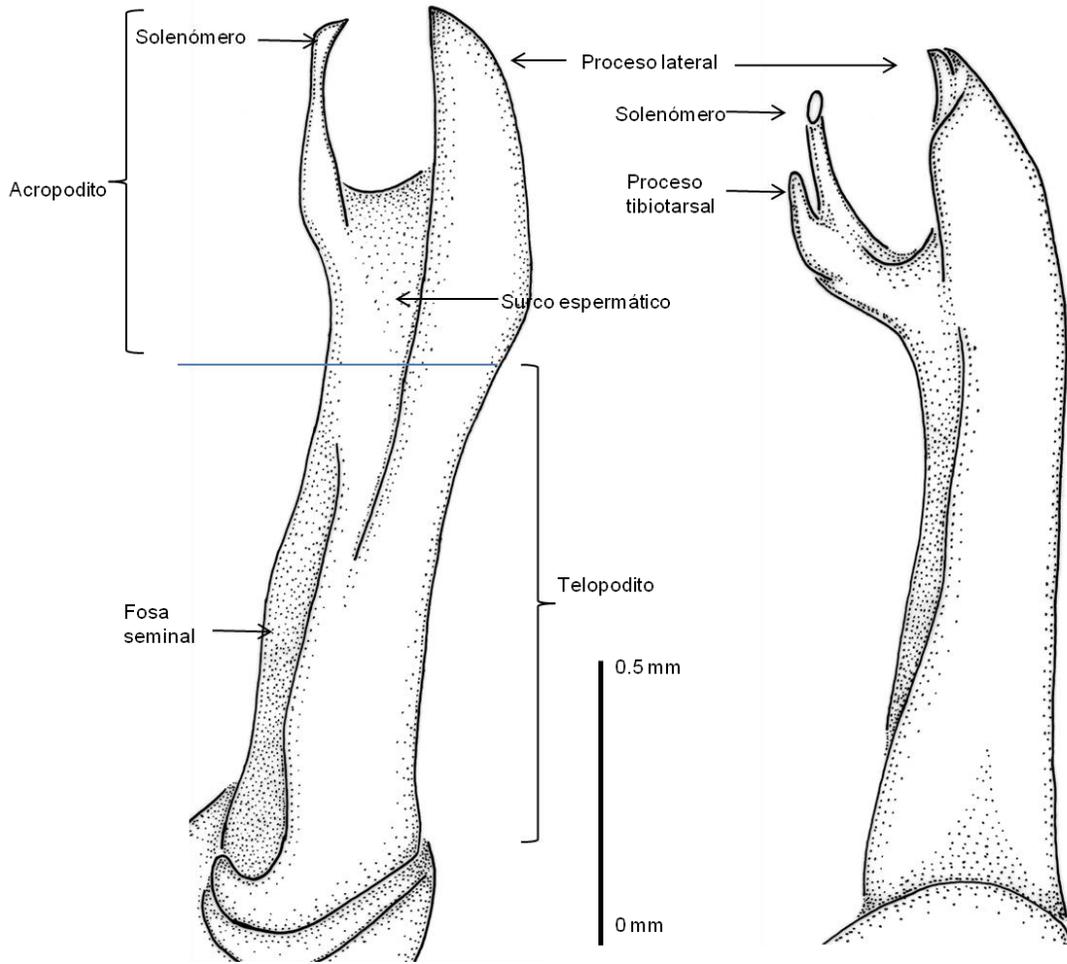


Figura 52. Distribución de *Aceratophallus* sp. G.

Comentarios: *Aceratophallus* sp. G se suma como otro nuevo registro a la distribución del género dentro de Costa Rica, así como, una nueva entidad específica para la ciencia. Sin embargo, se desconoce la hembra de la especie, debido a que sólo se colectaron dos ejemplares machos, por lo que hace falta coleccionar un mayor número de ejemplares para conocer las posibles variaciones de la especie y la coloración. Morfológicamente es similar a otras especies que presentan la misma distribución y en particular con *A. lamellifer* por la forma de los gonópodos, pero con variaciones importantes en la forma de gancho del proceso tibiotarsal.



A

B

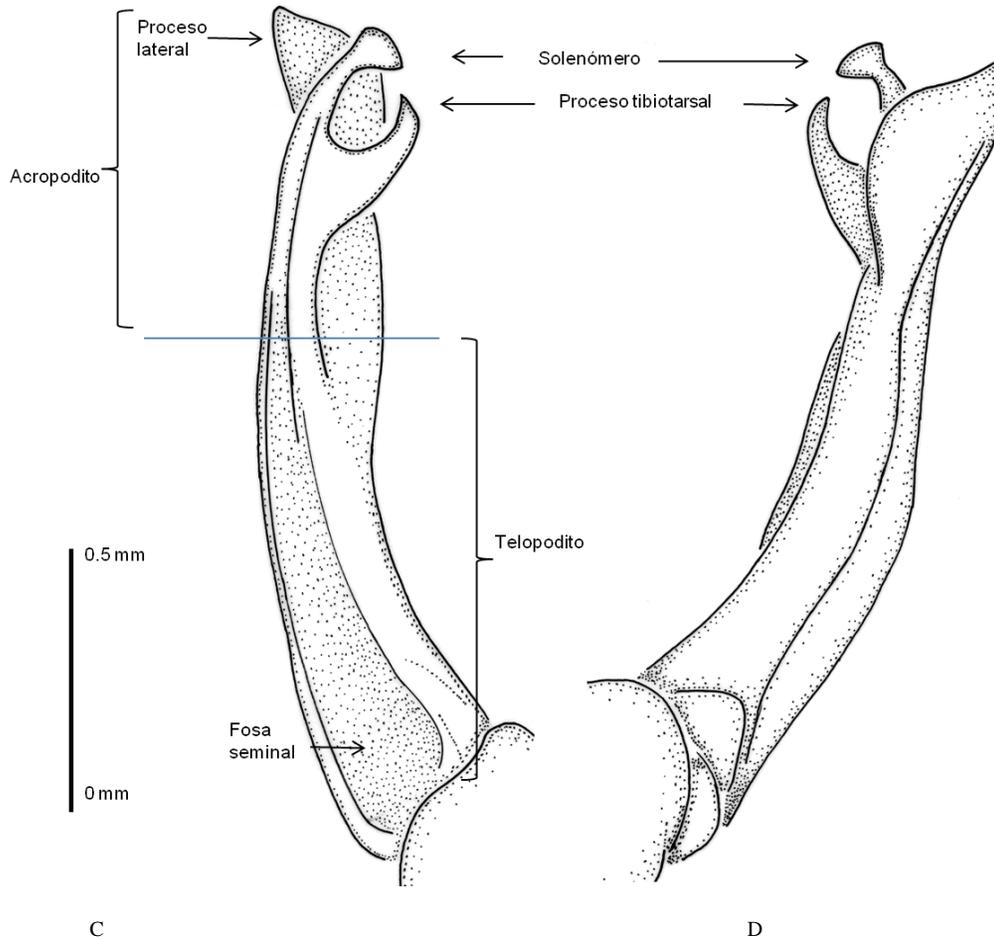


Figura 53. Gonópodo de *Aceratophallus* sp. G. A) ventral, B) dorsal, C) lateral interna y D) lateral externa.

Análisis cladístico

Se analizaron todas las especies actualmente incluidas en el género *Aceratophallus* Carl, 1902, así como las nuevas entidades específicas propuestas en el presente trabajo y los taxones seleccionados como grupos externos. Para realizar el análisis se tomaron caracteres morfológicos para establecer los estados de carácter, se propone una codificación convencional de caracteres cualitativos (Cuadro 4), y se generó la matriz con esta información (Cuadro 5).

Cuadro 4. Caracteres, estados de carácter y codificación utilizados en el análisis cladístico.

0. Dimorfismo sexual: (0) ausente, (1) presente. Se considera como el dimorfismo sexual a la variación morfológica que sólo se presenta como una muesca en los paranotos de machos del género *Rhachodesmus*, esta variación no se presenta en el resto de los géneros examinados.
1. Superficie dorsal del metazona: (0) granular, (1) lisa. El metazona presenta una superficie dorsal con una textura que puede variar entre granular y lisa.
2. Gránulos en margen posterior del metazona: (0) ausente, (1) presente. Estos gránulos son proyecciones cuticulares de mayor tamaño a los que se presentan en la textura del metazona, se presentan en una hilera sobre el margen posterior. Varían entre la misma especie en número y tamaño.
3. Tubérculos en pleuritos: (0) presente, (1) ausente. Estos tubérculos son proyecciones sobre la superficie de los pleuritos. Varían entre especies y entre la misma especie en número y tamaño, con una distribución aleatoria.
4. Forma del collum: (0) parabólico, (1) rectangular. El collum en vista dorsal presenta una morfología que varía entre parabólica y rectangular.
5. Sedas en el margen anterior del collum: (0) ausente, (1) presente. El margen anterior del collum puede presentar un par de sedas cercanas a la línea media dorsal.
6. Ondulaciones en margen posterior del collum: (0) una, (1) tres. El margen posterior del collum presenta ondulaciones cóncavas. Estas ondulaciones varía de una a tres dependiendo de la especie.
7. Inclinación de paranotos con respecto al dorso en el séptimo segmento: (0) horizontal, (1) diagonal hacia arriba. Los paranotos del segmento 7 en vista transversal presenta una inclinación con respecto a la superficie dorsal que puede ser horizontal o diagonal hacia arriba.
8. Paranotos con diente en posición antero-lateral: (0) sin diente, (1) 1 diente, (2) 2 dientes. Los paranotos sobre el margen antero-lateral pueden o no presentar pequeños dientes en número variable entre especies.
9. Margen lateral de los paranotos: (0) liso, (1) irregular. Los paranotos en vista dorsal pueden presentar márgenes laterales lisos o irregulares. Son lisos cuando son rectos o irregulares cuando presentan muescas en el margen.
10. Distribución de los ozoporos: (0) 5, 7, 9-10, 12-13, 15-19, (1) 5, 7-19. Los ozoporos son orificios de salida de una glándula interna. Abren sobre los paranotos de distintos segmentos. Se reconocieron dos patrones de distribución de éstos entre las distintas especies.
11. Solenómero: (0) ausente, (1) presente. El solenómero es la ramificación del acropodito por donde corre el ducto espermático.
12. Orientación apical del solenómero: (0) dorsal, (1) ventral, (2) lateral interior. El ápice del solenómero se puede orientar hacia la parte dorsal, ventral o lateral interna con respecto al gonópodo.
13. Forma del solenómero: (0) cáliz (1) digitiforme (2) curvado laminar. El solenómero puede adquirir distintas morfologías dependiendo de los géneros. La forma de cáliz como su nombre lo dice tiene forma de copa; la forma digitiforme es cuando se alarga y es similar a un dedo o rama; y la forma curvada laminar
14. Espinas en el solenómero: (0) ausente (1) una espina (2) dos espinas. El solenómero puede o no presentar espinas cortas como ornamentaciones, presentándose de una a dos de ellas.
15. Proceso tibiotarsal: (0) ausente (1) presente. El proceso tibiotarsal es una ramificación que se encuentra sobre el solenómero y puede o no estar presente en las diferentes especies.
16. Forma del proceso tibiotarsal: (0) sub-rectangular (1) digitiforme. El proceso tibiotarsal cuando está presente adquiere dos formas básicas, ambas se observan desde una vista lateral del gonópodo. La forma sub-rectangular es cuando se

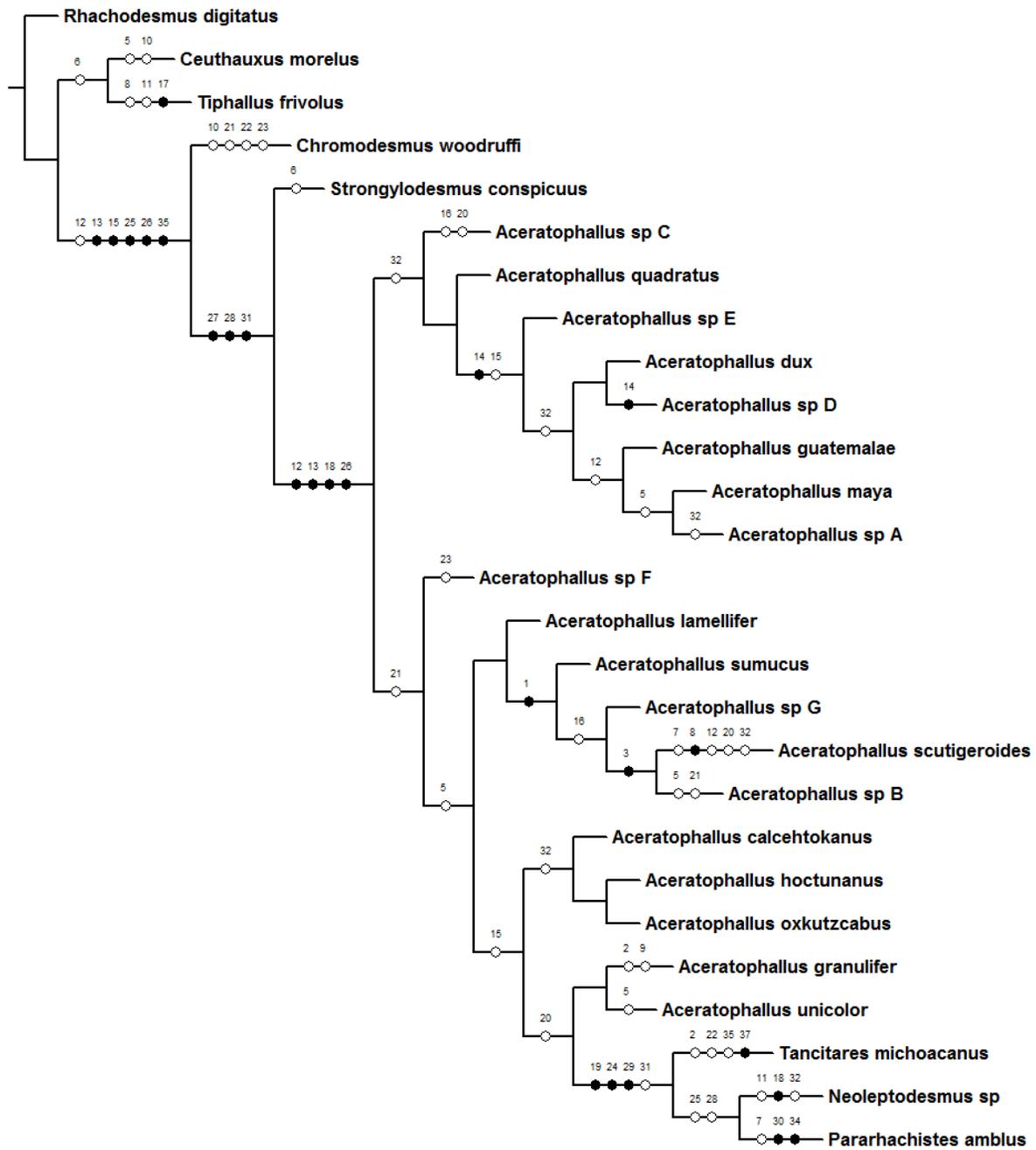
- observa en forma rectangular con las aristas redondeadas y con una longitud variable. La digitiforme es cuando se observa en forma cilíndrica con una longitud y anchura variable.
17. Proceso lateral del gonópodo: (0) ausente (1) presente. El proceso lateral es una ramificación adicional del gonópodo e independiente del solenómero. Cuando se presenta se ubica en distintas posiciones a lo largo de los ejes longitudinal y transversal.
 18. Posición longitudinal del proceso lateral: (0) lateral exterior (1) dorsal (2) lateral interior. Posición del proceso lateral con respecto al eje longitudinal del gonópodo.
 19. Posición transversal del proceso lateral: (0) basal (1) apical. Posición del proceso lateral con respecto al eje transversal del gonópodo.
 20. Forma del proceso lateral: (0) laminar (1) digitiforme (2) lobulado. El proceso lateral puede adquirir distintas formas. La forma laminar es una lámina rectangular de extensión y tamaño variable; la digitiforme es una rama en forma de cilindro de longitud y grosor variable; y la forma lobulada es una agrupación de lóbulos laminares.
 21. Margen apical del proceso lateral: (0) redondeado (1) puntiagudo. El ápice del proceso lateral puede adquirir dos formas básicas que son la redondeada y la puntiaguda o angular.
 22. Tamaño de la extensión apical del proceso lateral: (0) menor a la mitad del proceso lateral (1) mayor a la mitad del proceso lateral. El ápice del proceso lateral puede presentar una extensión adicional de una longitud variable que puede ser menor o mayor a la mitad del proceso lateral.
 23. Dentículo apical en el proceso lateral: (0) ausente (1) presente. El proceso lateral puede presentar una ornamentación en forma de dentículo cercano al ápice.
 24. Macrosedas dorsales en el proceso lateral: (0) ausente (1) presente. El proceso lateral puede presentar un grupo de macrosedas en la parte dorsales.
 25. Surco espermático: (0) ausente (1) presente. El surco espermático es una región cóncava que va de la base del acropodito a la fosa seminal y no presenta sedas.
 26. Posición del surco espermático: (0) ventral (1) lateral interior. El surco espermático puede correr de la basa del acropodito a la fosa seminal por la región ventral o lateral interna del gonópodo.
 27. Constricción entre el acropodito y el telopodito: (0) ausente (1) presente. Entre el acropodito y el telopodito se puede o no presentar una constricción que divide a ambas regiones del gonópodo.
 28. Grosor del telopodito: (0) angosto (1) grueso. El telopodito es el segmento del gonópodo que se encentra entre la coxa y el acropodito. Esta estructura presenta un grosor distinto entre especies.
 29. Telopodito: (0) desarrollado (1) reducido. El telopodito se puede presentar desarrollado o reducido. Es desarrollado cuando su longitud es mayor a la del acropodito y es reducido cuando su longitud es menor al acropodito
 30. Ornamentaciones en el telopodito: (0) ausente (1) presente. El telopodito puede presentar o no ornamentaciones en forma de espinas en la base.
 31. Apertura gonopodal: (0) cuadrangular con ángulos redondeados (1) ovalada. La apertura gonopodal es el orificio que se abre en el esternito del séptimo segmento y por donde emergen los gonópodos. Este orificio puede presentar dos formas básicas que son un rectángulo con los ángulos redondeados u ovalado.
 32. Lámina de la apertura gonopodal: (0) menor a las coxas (1) mayor a las coxas. La lámina gonopodal es una estructura en el margen posterior de la apertura gonopodal. Esta lámina puede tener un tamaño que varía con respecto a la longitud de las coxas de las patas del segmento 7.
 33. Espacio intercoxal entre patas pregonopodales: (0) ausente (1) presente. Se denomina espacio intercoxal al espacio se forma entre las coxas de las patas del sexto segmento.

34. Procesos coxales en el 2do par de patas: (0) ausente (1) presente. Los procesos coxales son proyecciones cuticulares en el 2do par de patas y son independientes de las gonópofisis.
35. Procesos coxales en el 3er par de patas: (0) ausente (1) presente. Los procesos coxales son proyecciones cuticulares en el 3er par de patas.
36. Procesos en las patas del segmento 6: (0) ausente (1) presente. Los procesos coxales son proyecciones cuticulares que se pueden encontrar en las patas del segmento 6, delante de los gonópodos.
37. Procesos en las patas del segmento 8: (0) ausente (1) presente. Los procesos coxales son proyecciones cuticulares que se pueden encontrar en las patas del segmento 8, detrás de las patas del segmento 7.

Cuadro 5. Matriz de datos utilizada en el análisis cladístico.

<i>Rhachodesmus digitatus</i>	1000011111	0130-0-111	00-0100110	00000110
<i>Ceuthauxus morelus</i>	0000000010	1130-0-111	00-010-110	00010100
<i>Chromodesmus woodruffi</i>	0000111011	1122-10111	0101111110	00010000
<i>Neoleptodesmus</i> sp.	0000000000	00----120	11-000-011	00100000
<i>Pararhachistes amblus</i>	0000001110	0113-0-100	11--00-011	10001000
<i>Strongylodesmus conspicuus</i>	0000110010	0122010111	00-0111000	01000000
<i>Tiphallus frivulus</i>	0000010000	00----0--	----0-110	00010100
<i>Tancitares michoacanus</i>	0010000000	0121-0-100	1100010001	00000101
<i>Aceratophallus calcehtokanus</i>	0000001010	0101-0-101	0110110000	01100000
<i>Aceratophallus dux</i>	0000011010	010110-101	00-0110000	01000000
<i>Aceratophallus granulifer</i>	0010001011	0101-0-101	11-0110000	01000000
<i>Aceratophallus guatemalae</i>	0000011010	0111-0-101	00-0110000	01000000
<i>Aceratophallus hoctunanus</i>	0000001010	0101-0-101	0100110000	01100000
<i>Aceratophallus lamellifer</i>	0000001010	0101010101	01-0110000	01000000
<i>Aceratophallus maya</i>	0000001010	0111-0-101	00-0110000	01000000
<i>Aceratophallus oxkutzcabus</i>	0000001010	0101-0-101	0100110000	01100000
<i>Aceratophallus quadratus</i>	0000011010	0101010101	00-0110000	01100000
<i>Aceratophallus scutigeroideus</i>	0101001120	0111011101	11-0110000	01100000
<i>Aceratophallus sumucus</i>	0100001010	0101010101	01-0110000	0?000000
<i>Aceratophallus unicolor</i>	0000011010	0101-0-101	11-0110000	01000000
<i>Aceratophallus</i> sp. A	0000001010	0111-0-101	00-0110000	01100000
<i>Aceratophallus</i> sp. B	0101011010	0101011101	00-0110000	01000000
<i>Aceratophallus</i> sp. C	0000011010	0101011101	10-0110000	01100000
<i>Aceratophallus</i> sp. D	0000011010	010120-101	00-0110000	01000000
<i>Aceratophallus</i> sp. E	0000011010	010110-101	00-0110000	01100000
<i>Aceratophallus</i> sp. F	0000011010	0101010101	01-1110000	01000000
<i>Aceratophallus</i> sp. G	0100001010	0101011101	01-0110000	01000000

Se obtuvieron seis árboles igualmente parsimoniosos del análisis, de los cuales se obtuvo un árbol consenso estricto. En el cladograma se incluyeron los datos relativos a los índices de consistencia (**IC**), de retención (**IR**) y longitud (**L**) con el fin de evaluar el desempeño de la matriz. De la información analizada se presenta la siguiente propuesta de relaciones entre las especies del género *Aceratophallus* y otros géneros de la familia Rhachodesmidae (Fig. 54).



L = 86, IC = 52, IR = 63

Figura 54. Cladograma del análisis filogenético de las especies del género *Aceratophallus*.

Se analizaron los subgrupos que se formaron por la especies de *Aceratophallus* para conocer cuáles caracteres apoyan los subgrupos formados en el cladograma. El análisis muestra que existe

una mayor proporción de caracteres que presentan homoplasia, lo cual se observa en el cladograma por los caracteres señalados con círculos blancos. Un menor número de caracteres homólogos que aporten una mayor información se representa con los círculos negros, estos son los caracteres que dan estructura al cladograma obtenido.

Los resultados del análisis filogenético muestran que hay una recuperación de las especies del género *Aceratophallus* dentro de uno de los grupos obtenidos, sin embargo, basados en los caracteres analizados, este grupo no representa un grupo monofilético. El grupo obtenido representa un grupo parafilético, ésto debido a que agrupa a otras especies que no se encontraban agrupados dentro del género, sino, que son géneros tradicionalmente considerados independientes de *Aceratophallus*. Con base en este resultado se propone una revisión de los géneros *Tancitaires*, *Neoleptodesmus* y *Pararhachistes* para aclarar las relaciones con el género *Aceratophallus* y determinar si es necesario sinonimizar a estos géneros.

Dentro del grupo formado por las especies de *Aceratophallus* y las especies adicionales se forman dos grandes grupos, el primer grupo formado por ocho especies, el segundo por 14 especies, donde además de estar formados por las especies del género se encuentran las especies de los géneros *Tancitaires*, *Neoleptodesmus* y *Pararhachistes*. El primer grupo está formado por las especies *Aceratophallus* sp. C, *A. quadratus*, *Aceratophallus* sp. E, *A. dux*, *Aceratophallus* sp. D, *A. guatemalae*, *A. maya* y *Aceratophallus* sp. A. De este primer grupo es interesante mencionar que las últimas tres especies (*A. guatemalae*, *A. maya* y *Aceratophallus* sp. A) presentan un patrón de distribución similar, es decir, se les encuentran en la región Sur-Sureste de México y la frontera con Guatemala, lo que nos podría estar hablando de la estrecha relación morfológica como en distribución, pero caracterizados por la variación morfológica particular de cada especie en los gonópodos y que hace evidente su separación en especies distintas.

En el segundo grupo tiene como grupo hermano a *Aceratophallus* sp. F y se puede observar una subdivisión donde se agrupan a los taxones *A. lamellifer*, *A. sumucus*, *Aceratophallus* sp. G, *A.*

*scutigeroide*s y *Aceratophallus* sp. B, se encuentran separados por una serie de caracteres que hacen a cada taxón de este grupo independiente, estos taxones se agrupan por la textura lisa de la superficie dorsal de los terguitos, sin embargo, su distribución se encuentra poco relacionada a nivel regional.

Un subgrupo formado por las especies *A. calcehtokanus*, *A. oxkutzcabus* y *A. hoctunanus*, se encuentra relacionado entre sí, debido a la correspondencia en su distribución, así como la similitud en rasgos morfológicos, como se había mencionado en los comentarios de la redescipción de *A. oxkutzcabus* y *A. hoctunanus*, sin embargo, se encuentran más relacionados entre sí que con *A. calcehtokanus*, lo que probablemente se deba a que sean la misma especie. Lo que aún falta por comprobar con un mayor muestreo de ejemplares y datos morfológicos. Los taxones *A. granulifer* y *A. unicolor* forman otro de los subgrupos agrupado principalmente por la morfología del proceso lateral, ya que sus caracteres somáticos los hacen independientes entre sí, así como el rango de distribución de cada taxón.

El subgrupo formado por los taxones de los géneros *Tancitares*, *Neoleptodesmus* y *Pararhachistes*, aunque dentro del grupo interno, muestra caracteres que los agrupan y separan al interior del mismo. Es un grupo emparentado quizá entre ellos, mostrando que hay una relación morfológica cercana con *Aceratophallus*, quizá son los grupos más derivados del género, pero a nuestra consideración hace falta una revisión más intensa de los caracteres que pueda afirmar o refutar esta relación con *Aceratophallus*.

La relación formada entre las especies que se encuentran ampliamente separadas geográficamente, es quizá, un indicio de que aún hace falta profundizar en el análisis de caracteres, así como en la distribución de las especies en la región de México y Centroamérica. Al interior del grupo un mayor muestreo de caracteres en un mayor número de aquellas especies que presentan un ejemplar podría resolver dudas que surgieron en la codificación de los caracteres. Por otro lado las especies distribuidas en Costa Rica que se encuentran en localidades próximas en ellas, se observa

que se distribuyen entre los dos clados formados por las especies de *Aceratophallus*. Esta topografía nos indica que cada uno de los taxones puede ser considerados como especies distintas, como se plantea en la revisión taxonómica. Estas especies son *A. dux*, *A. lamellifer*, *A. unicolor*, *Aceratophallus* sp. D, *Aceratophallus* sp. F, *Aceratophallus* sp. G.

Hacia afuera del grupo principal, se pueden observar las relaciones entre otros taxones de la familia Rhachodesmidae. El género *Strongylodesmus* es quizá el género más emparentado con el género *Aceratophallus*, lo cual aún haría falta confirmar en trabajos posteriores donde se utilicen a los 17 géneros que forman parte de la familia Rhachodesmidae. Así como la relación entre los géneros *Ceuthauxus* y *Tiphallus*, de los cuales a la fecha se conoce un número bajo de especies (seis y tres especies respectivamente) en comparación con las especies que se conocen para *Aceratophallus*.

DISCUSIÓN

Se presenta una discusión general de cada una de las especies a manera de comentarios dentro de los resultados. En esta sección se abordan las implicaciones de la revisión genérica y los aspectos relevantes obtenidos a través del análisis filogenético.

Aceratophallus sigue siendo el género con el mayor número de especies descritas de la familia Rhachodesmidae (Hoffman, 1999; Hernández, 2009). En este trabajo se presenta la primera revisión para el género *Aceratophallus* Carl, 1902 con las 12 especies descritas, siete nuevas entidades específicas aún por describir de manera formal y que se proponen como parte de este género.

La revisión aporta información correspondiente a las medidas de las tallas y estructuras de los ejemplares, lo que permite establecer un rango aproximado del tamaño que pueden alcanzar los ejemplares del género. Esta información es presentada en la redescipción de cada especie, detallándose aspectos somáticos y de las estructuras reproductoras de los machos adultos, basando

en la nomenclatura publicada para el orden Polydesmida y la familia Rhachodesmidae (Mesibov, 2010; Hoffman, 2011). La escala de las figuras detalla la talla de los gonópodos que sólo se ha presentado en los trabajos de Shelley (1997) y Hernández (2009), aunque, los esquemas presentados en la literatura detallan de forma muy precisa la morfología de las especies, pero sin una aparente escala de referencia (Hernández, 2009).

Adicional a la información morfológica, se presenta la primera clave taxonómica, siendo la segunda revisión del género y la segunda clave presentada para *Aceratophallus*, casi 100 años después del trabajo de Pocock (1910) en la que se incluyen únicamente a las especies *A. unicolor* y *A. lamellifer*. La nueva clave incorpora las características observadas en los ejemplares revisados y características diagnósticas adicionales a las presentadas en las descripciones previas de las especies. Dentro de los objetivos planteados inicialmente en este trabajo, se pretendía realizar una clave taxonómica para las hembras del género, sin embargo, esto no pudo ser posible. Una de las dificultades con las que se enfrentó este objetivo fue el de obtener ejemplares hembras de todas las especies, y por otro lado la sobre posición de la distribución de las especies que comparte similitudes morfológicas y de talla, lo cual complicó la identificación. Asimismo, las hembras de las especies examinadas en su mayor parte correspondieron a las series tipo depositadas en los museos, por lo que no fue posible realizar una disección de tales ejemplares.

El mapa de distribución del género *Aceratophallus* refleja la distribución general de estos organismos, mostrando la distribución potencial de la familia Rhachodesmidae en México y Centroamérica, y permite inferir que posiblemente existen aún especies sin describir, principalmente en las regiones que comprenden los países de Belice, Nicaragua y Honduras. Por otro lado algunas regiones de Guatemala y México podrían también presentar sino nuevas especies, quizá nuevos registros de las especies ya conocidas.

Los nuevos registros de las especies identificadas muestran que la distribución del género aún es desconocida en distintas regiones de México y Centroamérica, destacando la región que abarca

los países de Honduras y Nicaragua. Lo que se reduciría con un mayor número de muestreos, permitiendo conocer la distribución de especies que cuentan con un sólo registro como *A. sumucus*, del cual sólo se conoce un ejemplar. Georeferenciar localidades tipo de especies colectadas durante del siglo XX, muchas de las cuales se desconocen, lo que implicaría establecer neotipos para estas especies.

El material depositado dentro de las colecciones de México presenta una diversidad baja, comparado con la que se tiene en otras instituciones fuera del país. De las cinco especies previamente documentadas para el país, sólo se cuenta con dos especies (*A. calcehtokanus* y *A. guatemalae*), haciendo falta coleccionar y ubicar las localidades tipos del resto de las especies (*A. hoctunanus*, *A. oxkutzcabus* y *A. scutigeroides*). Adicional a este material se cuenta con ejemplares colectados en Guatemala (*A. maya*).

La baja diversidad representada en las colecciones contrasta con el amplio número de ejemplares coleccionado para cada especie. Este aspecto también se refleja en los países de México y Centroamérica, donde no existen colecciones que resguarden este tipo de ejemplares, pero que resguardan un número indeterminado de ejemplares sin identificar de distintos órdenes. Las especies mejor representadas fueron *A. guatemalae* con 32 adultos en México, *A. lamellifer* con 48 adultos y *A. unicolor* con 51 adultos en las colecciones de Costa Rica. El resto de las especies no superaron los 15 ejemplares adultos. Las especies de las que se necesita un mayor número de ejemplares por estar representados por uno o dos organismos son *A. granulifer*, *A. quadratus*, *A. scutigeroides*, *A. sumucus*, *Aceratophallus* sp. B, *Aceratophallus* sp. C, *Aceratophallus* sp. D, *Aceratophallus* sp. E, *Aceratophallus* sp. F y *Aceratophallus* sp. G.

Se verificaron los museos donde se encuentran depositados las series tipo de cada una de las especies y se actualizaron los datos de los museos que los resguardan. Los holotipos de las especies del género *Aceratophallus* se encuentran depositados en colecciones europeas y/o de Estados Unidos en su mayor parte, donde no se distribuyen estas especies, pero donde sí existen colecciones

que resguardan a estos ejemplares. A la fecha ninguna colección de los países de México y Centroamérica resguarda holotipos de los géneros de la familia Rhachodesmidae.

Se realizó el primer análisis filogenético del género *Aceratophallus* y parte de la familia Rhachodesmidae en el que se incluye a las 12 especies descritas que componen al género *Aceratophallus*, y a siete entidades específicas propuestas dentro del mismo y nueve de los 17 géneros que componen a la familia. El análisis puso a prueba el supuesto origen natural de lo que se considera el género *Aceratophallus* a través de datos morfológicos bajo las premisas del método cladístico. Los resultados de este análisis muestran que se recuperó a las especies del género *Aceratophallus* dentro del mayor clado obtenido, sin embargo, basados en los caracteres analizados, este grupo parece representar un grupo monofilético más amplio. El clado obtenido muestra que el género *Aceratophallus* representa un grupo parafilético, esto debido a que agrupa a otras especies que se consideran incluidas dentro de otros géneros. A saber, *Tancitaires*, *Neoleptodesmus* y *Pararhachistes*, los cuales son considerados géneros independientes de *Aceratophallus*. Con lo que se propone una revisión de los géneros *Tancitaires*, *Neoleptodesmus* y *Pararhachistes* para aclarar las relaciones entre estos género y determinar si es necesario sinonimizarlos. Asimismo, se corroboraron algunas de la relaciones mencionadas en las descripciones y redescripciones de la especies de *Aceratophallus*.

Por otro lado, el análisis abordó de forma somera las relaciones entre los géneros de la familia Rhachodesmidae. Adicional a la información obtenida haría falta realizar un nuevo análisis en que se pudieran incluir a cada uno de los representantes de cada género que conforman a la familia Rhachodesmidae. De un análisis posterior, se espera obtener una resolución más clara sobre las relaciones que existen al interior de esta familia. Esta primera aproximación comienza a mostrar aspectos de las relaciones que existen entre los géneros, lo que en trabajos posteriores serán corroborados.

CONCLUSIONES

Aceratophallus muestra lo que han mencionado distintos autores sobre la subestimación de la diversidad de las especies que componen a la familia Rhachodesmidae.

Se identificaron siete entidades específicas dentro de México y Centroamérica, tres de estas entidades específicas se encuentran distribuidas en territorio mexicano, tres más se encuentran dentro de territorio costarricense y la última especie pertenece al territorio de Belice.

Se presenta la primera clave taxonómica donde se incluyen a todas las especies del género previamente descritas y a las entidades específicas propuesta para el género antes mencionadas.

Los datos presentados aportan detalles de las variaciones morfológicas que se presentan en *Aceratophallus*, así como corrobora y estandariza parte de la nomenclatura de las estructuras dentro del grupo.

Se actualizaron los registros del material depositado en las diversas colecciones. Se incrementaron los registros de las especies conocidas y se georeferenciaron los puntos de distribución, salvo algunas excepciones, donde se desconocen las localidades por la falta de referencia de la localidad citada o localidades aledañas.

El análisis filogenético recupera a las especies de *Aceratophallus* dentro del mayor clado obtenido, sin embargo, este grupo parece representar un grupo monofiléticamente más amplio. El clado obtenido representa un grupo parafilético, esto debido a que agrupa especies incluidas dentro de otros géneros.

Se propone una revisión de los géneros *Tancitares*, *Neoleptodesmus* y *Pararhachistes* para aclarar las relaciones con el género *Aceratophallus* y determinar si es necesario sinonimizar a estos géneros.

Hace falta un mayor muestreo de estos organismos, lo que permitiría conocer la distribución potencial de las especies y la posibilidad de encontrar posibles especies nuevas.

LITERATURA CITADA

- Adis, J. 2002. Taxonomical classification and biodiversity. En: Adis, J. (ed.): Amazonian Arachnida and Myriapoda. Pensoft Publishers, Sofia–Moscow: 13–15.
- Álvarez-Padilla, F. & S.P. Benjamin. 2011. Phylogenetic placement and redescription of the spider genus *Atelidea* Simon, 1895 (Araneae, Tetragnathidae). *Zootaxa* 2761: 51–63.
- Anderson, J.M. & D.E. Bignell. 1980. Bacteria in the food, gut contents and faeces of the litter-feeding milliped *Glomeris marginata* (Villers). *Soil Biology & Biochemistry*. 12: 251-254.
- Attems, C.M.T. 1914. Die Indo-australischen Myriopoden. *Archiv Naturg.* 80(A4): 1-398.
- Attems, C.M.T. 1926. Myriopoda, en Kükenthal & Krumbach, *Handbuch der Zoologie, Eine naturgeschichte der stämme des tierreiches* 4: 1-402.
- Attems, C.M.T. 1933. Ergebnisse der Osterreichischen Biologischen Costa Rica Expedition 1930, Teil III, Neue Polydesmiden von Costa Rica. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 46, pp. 257-269.
- Attems, C.M.T. 1940. Fam. Polydesmidae, Vanhoeffenidae, Cryptodesmidae, Oniscodesmidae, Sphaerotrachopidae, Peridotodesmidae, Rhachidesmidae, Macellophidae, Pandiodesmidae, in *Das Tierreich*, 70: 1-577.
- Attems, C.M.T. 1944. Neue Polydesmiden. *Zool. Anz.*, 144: 223-251.
- Brölemann, H.W. 1905. Myriapodes de Costa Rica recueillis par M. le Professeur P. Biolley. *Ann. Soc. Ent. France*, 74: 337-380.
- Brölemann, H.W. 1915. Essai de classification des Polydesmiens (Myriapodes). *Ann. Soc. Ent. France*, 84(4): 523-608.
- Bonor-Villarejo, J.L. 1987. Exploraciones en las Grutas de Calcehtok y Oxkintok, Yucatán, México. En: *Mayab*, 3: 24-31. Sociedad Española de Estudios Mayas-Instituto de Cooperación Iberoamericana. Madrid.
- Bueno-Villegas, J. 1996. Estudio faunístico y taxonómico de la clase Diplopoda en la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz. Tesis profesional de Licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa, 84 pp.
- Bueno-Villegas, J. 2001. Diplopoda, pp: 47-52. En: Vázquez, G. Ma. M. (Ed.). *Fauna edáfica de las selvas tropicales de Quintana Roo*. SEP-CONACYT.
- Bueno-Villegas, J. & P. Rojas. 1999. Fauna de milpiés (Arthropoda: Diplopoda) edáficos de una selva alta de los Tuxtlas, Ver. México. *Acta Zool. Méx.* (n.s.) 76: 59-83.
- Bueno-Villegas, J., P. Sierwald & J. Bond. 2004. Diplopoda. pp. 569-599 En: Llorente Bousquets, J., J. J. Morrone, O. Yáñez & I. Vargas (Eds.). *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Vol. IV. UNAM. México.
- Bueno-Villegas, J., P. Sierwald & A. Espinosa de los Monteros. 2008. Phylogeny of the millipede genus *Sphaeriodesmus* Peters, 1864 (Polydesmida: Sphaeriodesmidae) based on morphological characters. *Organisms Diversity & Evolution*, 8 (2): 99-120.
- Carl, J. 1902. Exotische Polydesmiden. *Rev. Suisse Zool.*, 10: 563-679.
- Carl, J. 1903. Revision amerikanischer Polydesmiden. *Rev. Suisse Zool.*, 11: 543-562.
- Causey, N. B. 1971. Millipedes in the collection of the Association for Mexican Cave Studies (Diplopoda). *Assoc. Mex. Cave Stud. Bull.*, 4: 23-32.
- Causey, N.B. 1973. Millipedes in the collection of the Association for Mexican Caves Studies II. Key and Additional Records and Descriptions (Diplopoda). *Assoc. Mex. Caves Stud. Bull.*, 5: 107-122.
- Causey, N.B. 1977. Millipedes in the collection of the Association for Mexican Caves Studies IV. New records and descriptions chiefly from the northern Yucatan Peninsula, Mexico (Diplopoda). *Assoc. Mex. Caves Stud. Bull.*, 6: 167-183.
- Chamberlin, R.V. 1914. On a collection of Myriapoda from Costa Rica. *Trans. American Ent. Soc.*, 40: 185-194.
- Chamberlin, R.V. 1922. The millipeds of Central America. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 60(8): 1-75.

- Chamberlin, R.V. 1933. On a collection of centipeds and millipeds from Costa Rica. *Pan-Pacific Ent.*, 9 (1).
- Chamberlin, R.V. 1938. Diplopoda from Yucatan, en Pearse, *Fauna of the caves of Yucatan*. Carnegie Inst. Washington Publ., No. 491, pp. 165-182.
- Chamberlin, R.V. 1941. On five new polydesmid millipeds from Mexico. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 54: 63-66.
- Chamberlin, R.V. 1942a. New millipeds from Michoacan. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 55: 57-62.
- Chamberlin, R.V. 1942b. On centipeds and millipeds from Mexican caves. *Bull. Univ. Utah*, 33(4): 3-19.
- Chamberlin, R.V. 1943. On Mexican millipeds. *Bull. Univ. Utah*, 34(7): 3-103.
- Chamberlin, R.V. 1947. Some records and descriptions of diplopods chiefly in the collection of the Academy. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 99: 21-58.
- Chamberlin, R.V. 1952. Some American polydesmid millipeds in the collection of the Chicago Museum of Natural History. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 45 (4): 553-584.
- Chamberlin, R.V. 1956. Three new Nicaraguan millipeds. *Ent. News*, 67(6): 157-159.
- Crawford, C. 1992. Millipedes as model detritivores. *Ber. Natwiss.-Mediz. Verein Innsbruck*, 10: 277-288.
- Cupul-Magaña, F. G. & J., Bueno-Villegas. 2006. Primer registro de *Asiomorpha coarctata* (DeSaussure, 1860) (Diplopoda: Polydesmida: Paradoxosomatidae) para Jalisco y Nayarit, México. *Dugesiana*, 13(1): 45-48.
- De Pinna, M. C. C. (1991). "Concepts and tests of Homology in the cladistic paradigm." *Cladistics* 7: 367 - 394.
- DeSaussure, H. 1860. *Essai d'une faune des myriapodes du Mexique. Avec la description de quelques espèces des autres parties de l'Amérique*. *Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, 15 (1): 1-135.
- Esgueva-Gómez, A. 2006. Nicaragua en los documentos Tomo I 1523-1857. Instituto de Historia de Nicaragua y Centroamérica. Managua, Nicaragua. pp. 163.
- Goloboff, P., 1999. NONA (NO NAME), vers. 2. Publicado por el autor. Tucumán, Argentina. [Disponible en www.cladistics.com]
- Goloboff, P. A., Farris, J. S. & Nixon, K. 2004. T. N. T. Tree analysis using new technology. [Disponible en www.zmuc.dk/public/phylogeny]
- Golovatch, S.I. & R.D. Kime. 2009. Millipede (Diplopoda) distributions: A review. *Soil Organisms*, 81 (3): 565-597.
- Golovatch, S.I., R.L. Hoffman, J. Adis & J.W. de Morais. 1995. Identification plate for the millipede orders populating the Neotropical region South of Central Mexico (Myriapoda, Diplopoda). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 30: 159-164.
- Hättenschwile S. & P. Gasser. 2005. Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *PNAS*, 102: 1519-1524.
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Eudeba, Buenos Aires.
- Hernández, M. A. 2009. Diversidad taxonómica de la Familia Rhachodesmidae (Diplopoda: Polydesmida) representada en colecciones de la Universidad Nacional Autónoma de México. Tesis profesional de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 93 pp.
- Hoffman, R.L. 1980. Classification of the Diplopoda. *Mém. Hist. Nat. Genève*. pp. 237.
- Hoffman, R.L. 1990. Diplopoda. pp. 835-860, In: Dindal, D. L. 1990. *Soil Biology Guide*. John Wiley & Sons Inc. USA.
- Hoffman, R.L. 1999. Checklist of the millipeds of North and Middle America. Virginia Museum of Natural History. Special Publication 8. 584 pp.

- Hoffman, R.L. 2011. The curious genitalic structures of *Tancitares michoacanus* (Polydesmida: Rhachodesmidae). *International Journal of Myriapodology* 5: 27–33. [Disponible en <http://dx.doi.org/10.3897/ijm.5.1899>]
- Hoffman, R.L., S. I. Golovatch, J. Adis & J.W. de Morais, 1996. Practical keys to the orders and families of millipedes of the Neotropical region (Myriapoda: Diplopoda). *Amazoniana*, 14 (1/2): 1-35.
- Hopkin, S.P. & H.J. Read. 1992. *The Biology of Millipedes*. Oxford University Press, Oxford. pp. 233.
- Janssen, R., P. Nikola-Michael & W. GM Damen. 2006. A review of the correlation of tergites, sternites, and leg pairs in diplopods. *Front Zool.*, 3: 2.
- Jeekel, C.A.W. 1971. Nomenclator generum et familiarum Diplopodorum: A list of the genus and family-group names in the Class Diplopoda from the 10th edition of Linnaeus, 1758, to the end of 1957. *Monogr. Nederl. Entom. Ver.*, 5: 1-412.
- Kraus, O. 1954. Myriapoden aus El Salvador. *Senck. Biol.*, vol. 35 (5/6): 293-349
- Krantz, G.W. 1978. *A Manual of Acarology*, second ed. Oregon State University Book Stores, Inc., Corvallis, OR.
- Krantz, G.W. & D.E. Walter, 2009. *A Manual of Acarology*, third ed. Texas Tech University Press, Lubbock, TX.
- Loomis, H.F. 1961. New and previously known millipeds of Panamá. *Proc. U.S.Nat. Mus.*, 113:77-123.
- Loomis, H.F. 1964. The millipeds of Panamá (Diplopoda). *Fieldiana: Zoology, Chicago Nat. Hist. Mus.*, 47 (1): 1-136.
- Loomis, H.F. 1966. Description and records of Mexican Diplopoda. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 59(1): 11-27.
- Loomis, H.F. 1968a. New species and records of millipeds from Nuevo Leon, Mexico. *J. Kansas Ent. Soc.*, 41: 382-394.
- Loomis, H.F. 1968b. A Checklist of the Millipeds of Mexico and Central America. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 84 (21): 175-176.
- Loomis, H.F. 1971. Rectified type locality from two millipeds formerly credited to Panamá Smithsonian Institution Press. *U.S. Nacional Museum Bulletin* 266.
- Loomis, H.F. 1976. Some blue-green rhachodesmid millipeds of Mexico related to *Strongylodesmus* Saussure. *Florida Ent.*, 59: 397-402.
- Lucas, R. 1903. Myriopoda für 1902. *Archiv für Naturgeschichte*. Berlin. pp.1073-1130.
- Llorente, B.J. (ed.). 1991. *Historia de la Biogeografía: centros de origen y vicarianza*. Servicios editoriales. Facultad Ciencias. UNAM. México, 96 p.
- Mesibov, R. 2010. The millipede genus *Tasmaniosoma* Verhoeff, 1936 (Diplopoda, Polydesmida, Dalodesmidae) from Tasmania, Australia, with descriptions of 18 new species. *ZooKeys* 41: 31–80. doi: 10.3897/zookeys.41.420.
- Mesibov, R. 2011. External Anatomy of Polydesmida. Tasmania, Australia. <http://www.polydesmida.info/polydesmida/index.html>
- Minelli, A. & S. I. Golovatch. 2001. Myriapods. – In: Levin, S. A. (ed.): *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, San Diego 4: 291–303.
- Nicholas, B.G. 1962. Checklist of troglobitic organisms of Middle America. *Amer. Midl. Nat.* 68(1): 165-188.
- Nixon, K.C. 1999-2002. WinClada ver. 1.0000 Published by the author, Ithaca, NY, USA. [Disponible en www.cladistics.com]
- Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. Pp. 2 1-74 *en* K. A. Joysey and A. E. Friday, eds. *Problems of phylogenetic reconstruction*. Academic Press, London.
- Patterson, C. 1988. Homology in classical and molecular biology. *Mol. Biol. Evol.* 5:603-625.
- Pearse, A.S. 1945. La fauna. *Enciclopedia Yucatanense*. pp. 109-271.

- Peck, S.B. & J. H. Peck. 1973. 1969 Mexico-Guatemala Cave Biology Field Trip Report. Assoc. Mex. Caves Stud. Bull., 2 (4): 63-70.
- Pérez-Asso, A.R. 1996. Revisión del género *Amphelictogon* (Diplopoda: Polydesmida: Chelodesmidae) en Cuba. *Insecta Mundi*, 10 (1-4): 181-216.
- Pocock, R.I. 1910. Chilopoda and Diplopoda, pp. 41-217. In: *Biologia Centrali-Americana, Zoology*.
- Reddell, J.R. 1971. A Preliminary Bibliography of Mexican Cave Biology, with a Checklist of Published Records. Assoc. Mex. Caves Stud. Bull., 3: 1-184.
- Reddell, J.R. 1981. A review of the cavernicole fauna of Mexico, Guatemala, and Belize. *Texas Mem. Mus. Bull.*, 27, 327 p.
- Reddell, J.R. & R.W. Mitchell. 1971. A check list of the cave fauna of Mexico. I. Sierra de El Alba, Tamaulipas and San Luis Potosí, pp. 137-180. En: Reddell & Mitchell (eds.). *Studies on the cavernicole fauna of Mexico, Association for Mexican Cave Studies, Bulletin 4*.
- Rieppel, O. & M. Kearney. 2002. Similarity. *Biological journal of the Linnean Society*, 75: 59-82.
- Schmidt, K.P. 1936. Guatemalan salamanders of the genus *Oedipus*. *Field Museum of Natural History Publication. Zoological Series 20*:135-166
- Selander, R.B. & P. Vaurie. 1962. A Gazetteer to Accompany the "Insecta" Volumes of the "Biologia Centrali-Americana". *American Museo Novitates*, 2099:1-70.
- Shear, W.A. 1969. A synopsis of the cave millipeds of the United States, with an illustrated key to genera. *Psyche*. 126-143.
- Shear, W.A. 1973. Millipeds (Diplopoda) from Mexican and Guatemala caves. I *Quad. Accademia Nazionale dei Lincei, Probl. Att. Sci. Cult.* 171/2: 239-305.
- Shear, W.A. 1986. Millipeds from caves in Mexico and Central America. V. New species and records of Glomeridae, Trichopetalidae, Cleidogonidae, Fuhrmannodesmidae, Cryptodesmidae, Cambalidae, Typhlobolellidae, Rhachodesmidae, and Sphaeriodesmidae. *Texas Mem. Mus. Bull., Speleol. Mon.*, 1: 63-86.
- Shear, W.A. 1999. "Millipeds: these 'thousand-legged' arthropods are little known but appear to hold many secrets for scientists". *American Scientist*, 87.3 (May-June 1999): 232 (8).
- Shear, W.A. 2011. Class Diplopoda de Blainville in Gervais, 1844. En: Zhang, Z.-Q. (Ed.) *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa 3148*: 159–164.
- Shelley, R.M. 1997. *Diuncustoma cylidricum*, n. gen., n. sp., a rhachodesmid millipede with two gnatochilarial projections (Polydesmida). *Myriapodologica*, 4(10): 85-88.
- Shelley, R.M. 1999. Centipedes and Millipedes, with emphasis on North America fauna. *The Kansas School Naturalist*, 45(3): 1-15.
- Shelley, R.M. 2003. A revised, annotated, family-level classification of the Diplopoda. *Arthropoda Selecta*, 11 (3): 187-207.
- Shelley, R.M. 2007. Taxonomy of extant Diplopoda (millipeds) in the modern era: perspectives for future advancements and observations on the global diplopod community (*Arthropoda: Diplopoda*). *Zootaxa*, 1668, 343–362.
- Sierwald, P., J.E. Bond & G.T. Gurda. 2005. The millipede type specimens in the Collections of the Field Museum of Natural History (*Arthropoda: Diplopoda*). *Zootaxa*, 1005: 1-64.
- Sierwald, P. & J.E. Bond. 2007. Current status of the Myriapod class diplopoda (millipedes): Taxonomic Diversity and Phylogeny. *Annu. Rev. Entomol.* 52: 401-20.
- Strand, E. 1906. Myriopoda für 1905. *Archiv für Naturgeschichte*. Berlin. pp.741-749.
- Strand, E. 1909. Myriopoda für 1909. *Archiv für Naturgeschichte*. Berlin. pp. 1-22.
- Waterhouse, C.O. & D. Sharp. 1912. *Index Zoologicus No. II. Zoological Society of London. Londres*. pp. 324.

APÉNDICE 1

Localidades de distribución del género *Aceratophallus*.

Espece	País	Estado	Municipio	Localidad	Latitud (N)	Longitud (W)	Altitud (msnm)	Autor
<i>Aceratophallus calchetokanus</i>	México	Yucatán	Opichén	Calcehtok, Grutas de Calcehtok	20.55106	-89.91256	62	Chamberlin 1938
<i>Aceratophallus calchetokanus</i>	México	Yucatán	Opichén	Cueva Sazich				Chamberlin 1938
<i>Aceratophallus calchetokanus</i>	México	Yucatán	Opichén	Cueva Xkyc (=Xkyk)				Chamberlin 1938
<i>Aceratophallus dux</i>	Costa Rica	Cartago	Jiménez	Juan Viñas	9.891	-83.748	1169	Chamberlin 1914
<i>Aceratophallus dux</i>	El Salvador	Sonsonate	Acajutla					Attems 1940
<i>Aceratophallus dux</i>	El Salvador	Sonsonate	Izalco	Finca La Joya	13.76	-89.58	600	Kraus 1954
<i>Aceratophallus dux</i>	El Salvador	San Salvador		Barranco			700	Kraus 1954
<i>Aceratophallus dux</i>	El Salvador	Cuscatlán	Suchito	Hacienda Colima	14.05	-89.13	240	Kraus 1954
<i>Aceratophallus dux</i>	El Salvador	San Vicente	Santa Clara	Laguna de Apastepeque	13.683333	-89.733333	500	Kraus 1954
<i>Aceratophallus dux</i>	El Salvador	San Miguel	San Miguel	Volcán San Miguel	13.43	-88.3	850	Kraus 1954
<i>Aceratophallus dux</i>	El Salvador	Usulután	Alegría	Laguna de Alegría	13.483333	-88.483333	1300	Kraus 1954
<i>Aceratophallus granulifer</i>	Guatemala	San Marcos	Tajumulco	Volcán Tajumulco	15.05	-91.916667	2100	Chamberlin 1952
<i>Aceratophallus guatemalae</i>	Guatemala	Petén	La Libertad	Piedras Negras	17.166667	-91.25	197	Chamberlin 1947
<i>Aceratophallus guatemalae</i>	México	Campeche	Calakmul	Nueva Vida	18.8	-89.35	190	
<i>Aceratophallus guatemalae</i>	México	Campeche	Calakmul	Calakmul	18.104103	-89.810281		
<i>Aceratophallus guatemalae</i>	México	Campeche	Carmen	Cd. Del Carmen	18.655603	-91.748378		
<i>Aceratophallus guatemalae</i>	México	Chiapas	Ocosingo	Reserva Comunal El Cartón	16.783333	-90.916667	98	
<i>Aceratophallus guatemalae</i>	México	Chiapas	Ocosingo	Km 160 carr. Crucero Corozal-Benemérito	16.683333	-90.816667	108	
<i>Aceratophallus guatemalae</i>	México	Chiapas	Ocosingo	Arroyo Nayte, Sierra de la Cojolita.	16.783333	-91.033333	209	
<i>Aceratophallus guatemalae</i>	México	Chiapas	Ocosingo	El Encaño, Sierra de la Cojolita	16.8	-91.066667	165	
<i>Aceratophallus guatemalae</i>	México	Chiapas	Ocosingo	El Taller, Sierra de la Cojolita	16.75	-91.016667	257	

Continuación

<i>Aceratophallus guatemalae</i>	México	Chiapas	Ocosingo	Ruinas de Bonampak	16.7	-91.05	167	
<i>Aceratophallus hoctunanus</i>	México	Yucatán	Hoctún	Cueva Hoctún	20.866667	-89.333333	26	Chamberlin 1938
<i>Aceratophallus hoctunanus</i>	México	Yucatán	Tecoh	Grutas de Tzab Nah	20.73047	-89.47467	23	
<i>Aceratophallus lamellifer</i>	Costa Rica	San José	San José	La Caja	9.934	-84.075	1166	Attems 1944
<i>Aceratophallus lamellifer</i>	Costa Rica	San José	San José	San José, Unidad			1148	
<i>Aceratophallus lamellifer</i>	Costa Rica	San José	Montes de Oca	Bosquecito de Biología Universidad de Costa Rica	9.934	-84.054		
<i>Aceratophallus lamellifer</i>	Costa Rica	Limón	Guácimo	Parismina	10.2	-83.65	60	Chamberlin 1933
<i>Aceratophallus lamellifer</i>	Costa Rica	Cartago	Turrialba	Chitaría	9.937	-83.596	775	Chamberlin 1933
<i>Aceratophallus lamellifer</i>	Costa Rica	Cartago	Paraíso	Puente Negro, Orosi	9.81	-83.868	1100	
<i>Aceratophallus lamellifer</i>	Costa Rica	Guanacaste	Tilarán	50 km al noreste de Tilarán	10.788889	-84.764167	47	Attems 1933
<i>Aceratophallus lamellifer</i>	Costa Rica	Guanacaste	Tilarán	Río Bebedero	10.25	-85.25	28	Attems 1940
<i>Aceratophallus lamellifer</i>	Costa Rica	Guanacaste	La Cruz	Sector Orosi, sendero a Mata redonda	10.956111	-85.513333	430	
<i>Aceratophallus lamellifer</i>	Costa Rica	Guanacaste	La Cruz	Sector Orosi (antes: Maritza); sendero Casa Fram.	10.961111	-85.495833	600	
<i>Aceratophallus lamellifer</i>	Costa Rica	Guanacaste	La Cruz	Estación Orosi, Sendero Las Yeguitas	10.965	-85.490556	500	
<i>Aceratophallus lamellifer</i>	Costa Rica	Guanacaste	Nandayure	Cerro Azul, Carmona Guanacaste	9.998	-85.256	100	
<i>Aceratophallus lamellifer</i>	Costa Rica	Heredia	Barva	Iglesia de Barva, Heredia	10.022778	-84.124722	1180	
<i>Aceratophallus lamellifer</i>	Costa Rica	Alajuela	Upala	San José de Upala	10.953	-85.139	50	
<i>Aceratophallus lamellifer</i>	Costa Rica	Alajuela	San Carlos	El Venado, San Carlos	10.558	-84.752	230	
<i>Aceratophallus maya</i>	Guatemala	Petén	Flores	Tikal	17.215833	-89.6175	307	Loomis 1964
<i>Aceratophallus maya</i>	Guatemala	Petén	Dolores	800 m. desv. a Las Ilusiones en carr. Flores-Dolores	16.5575	-89.47	500	

Continuación

<i>Aceratophallus maya</i>	Guatemala	Petén	La Libertad	400 m. desv. a La Esperanza en carr. Sayaxché-Santa Ana	16.800556	-90.102222	270	
<i>Aceratophallus oxkutzcabus</i>	México	Yucatán	Oxkutzcab	Cueva Góngora				Chamberlin 1938
<i>Aceratophallus oxkutzcabus</i>	México	Yucatán	Oxkutzcab	Cueva Puz (=P'us)				Chamberlin 1938
<i>Aceratophallus oxkutzcabus</i>	México	Yucatán	Tinum	Chichen Itzá	20.683783	-88.568764		
<i>Aceratophallus oxkutzcabus</i>	México	Yucatán	Tekax	Cueva Xmahit (=Xmait)	20.195556	-89.305833	55	Chamberlin 1938
<i>Aceratophallus oxkutzcabus</i>	México	Yucatán	Hoctún	Cueva de Hoctum Izamal	20.870278	-89.214722		Chamberlin 1938
<i>Aceratophallus quadratus</i>	Nicaragua	Chinandega	Chinandega	Amaya (entre Corintio y Chinandega)	12.55	-87.133333	35	Loomis 1961
<i>Aceratophallus scutigeroides</i>	Guatemala	Alta Verapaz	Senahú	Cueva Sepacuite #1	15.471389	-89.779722	976	Shear, 1973
<i>Aceratophallus scutigeroides</i>	Guatemala	Alta Verapaz	Senahú	Cueva Sepacuite #2	15.471389	-89.779722		Shear, 1973
<i>Aceratophallus scutigeroides</i>	México	Chiapas	Comitán	Cueva del Sumidero de San Juan del Arco	16.1	-91.683333		Shear, 1973
<i>Aceratophallus sumucus</i>	Nicaragua	Zelaya	Musawas	Río Waspuc (=Waspuk).	14.391111	-84.599722	103	Chamberlin, 1956
<i>Aceratophallus unicolor</i>	Costa Rica	Heredia	Barva	El Gallito	10.099	-84.099		Chamberlin 1933
<i>Aceratophallus unicolor</i>	Costa Rica	San José	San José	La Uruca	9.951	-84.102		Pocock 1910
<i>Aceratophallus unicolor</i>	Costa Rica	San José	San José	San José	9.934	-84.082		Carl 1902
<i>Aceratophallus unicolor</i>	Costa Rica	Puntarenas	Monteverde	Estación la Casona	10.304167	-84.796111	1520	
<i>Aceratophallus unicolor</i>	Costa Rica	Puntarenas	Monteverde	Sendero Bosque eterno	10.305833	-84.794167	1600	
<i>Aceratophallus unicolor</i>	Costa Rica	Puntarenas	Monteverde	Sendero el Río	10.307778	-84.793333	1600	
<i>Aceratophallus unicolor</i>	Costa Rica	Puntarenas	Monteverde	Estación la Casona	10.304167	-84.796111	1520	
<i>Aceratophallus unicolor</i>	Costa Rica	Puntarenas	Golfito	Conte, Punta Burica	8.441	-83.041	44	
<i>Aceratophallus</i> sp. A	México	Quintana Roo	Felipe Carrillo Puerto	Sian Ka'an	19.795	-87.734444	8	

Continuación

<i>Aceratophallus</i> sp. A	México	Quintana Roo	Chetumal	Área Campus (Jardín de la Universidad de Quintana Roo)	18.523056	-88.271111	9	
<i>Aceratophallus</i> sp. A	México	Quintana Roo	Chetumal	ECOSUR	18.544167	-88.263889	11	
<i>Aceratophallus</i> sp. A	México	Quintana Roo	Solidaridad	Cenote Hooxbal, Cheyumil (Tulum?)	20.294167	-87.367222	6	
<i>Aceratophallus</i> sp. A	México	Yucatán	Tekax	Cueva Actún Chocantes	20.227778	-89.320833	31	
<i>Aceratophallus</i> sp. A	México	Yucatán	Tekax	Tekax	21.202222	-89.2875	33	
<i>Aceratophallus</i> sp. A	México	Yucatán	Tekax	Carretera Federal 180, 3 km al W de la desviación a Izmal-Hoactun	20.88	-89.219444	23	
<i>Aceratophallus</i> sp. A	México		Panabá	San Juan del Río	21.45729	-88.16765	10	
<i>Aceratophallus</i> sp. A	México	Campeche	Calakmul	Gruta Actún Kin	19.533333	-89.15	253	
<i>Aceratophallus</i> sp. A	México	Campeche	Calakmul	Gruta Actún Kin	18.215833	-89.481667	243	
<i>Aceratophallus</i> sp. A	México	Campeche	Escarcega	10 km al E de Escarcega	18.574722	-90.543611	130	
<i>Aceratophallus</i> sp. B	México	Oaxaca	Santiago Astata	1km NW Barra de la Cruz	15.983333	-95.666667	25	
<i>Aceratophallus</i> sp. C	México	Quintana Roo		Parque Xcaret	19.2	-89.151111	8	
<i>Aceratophallus</i> sp. C	México	Yucatán	Tinum	Chichen Itza	20.683783	-88.568764		
<i>Aceratophallus</i> sp. D	Costa Rica	Cartago	Turrialba	Turrialba	9.908	-83.686		
<i>Aceratophallus</i> sp. E	Belice	Cayo		Benque Viejo	17.066667	-89.133333	129	
<i>Aceratophallus</i> sp. F	Costa Rica	Guanacaste		Guanacaste	10.45	-85.333333		
<i>Aceratophallus</i> sp. G	Costa Rica	Alajuela	Orotina	Entre Orotina y Río Tarcoles	9.9	-84.525	86	

APÉNDICE 2

Material utilizado como grupo externo en el análisis cladístico.

Ceuthauxus morelus Chamberlin, 1943. Holotipo 1♂ (USNM) Tepoztlán: Morelos, México. 1♂
3♀♀ (CNAN) Tepozteco: Tepoztlán, Morelos, México.

Chromodesmus woodruffi Loomis, 1976. 1♂ (CNAN) El Zoquital: Hidalgo, México.

Neoloeptodesmus sp. Carl, 1903. 3♂♂ (LAAH) México.

Pararhachistes amblus Chamberlin, 1942b. Holotipo 1♂ (USNM) Cueva de Jutxlahuaca: Guerrero,
México. 2♂♂, 1♀ (LAAH) Cueva de Jutxlahuaca: Guerrero, México.

Rhachodesmus digitatus Causey, 1973. Holotipo macho (USNM) Huautla: Oaxaca, México. 1♂
(LAAH) Cueva Emilio: Puebla, México.

Strongylodesmus conspicuus Causey, 1973. Holotipo 1♂ (USNM) Rancho el Cielo: Gómez Farías,
Tamaulipas, México. 6♂♂, 3♀♀ (LAAH) Sótano de la Tinaja: San Luis Potosí, México.

Tiphallus frivolus Causey, 1973. Holotipo 1♂ (USNM) Cuevecita de Nopales, 7 km S San
Francisco, San Luis Potosí, México. 1♂ (CNAN) El Derrumbe: San Luis Potosí, México.

Tancitares michoacanus Chamberlin, 1942a. Holotipo 1♂ (USNM) Pedregal: Tancitaro,
Michoacán, México.