



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

SISTEMÁTICA

**ESTUDIO DE LA FILOGENIA DEL GÉNERO *AMERICANURA*  
(COLLEMBOLA: NEANURIDAE)**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**BIOL. JORGE PANIAGUA NUCAMENDI**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOSÉ GUADALUPE PALACIOS VARGAS**

Facultad de Ciencias, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES**

Facultad de Ciencias, UNAM

**DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO**

Instituto de Biología, UNAM

**MÉXICO, D.F. FEBRERO, 2014**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS  
SISTEMÁTICA

**ESTUDIO DE LA FILOGENIA DEL GÉNERO *AMERICANURA***  
**(COLLEMBOLA: NEANURIDAE)**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:  
**BIOL. JORGE PANIAGUA NUCAMENDI**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOSÉ GUADALUPE PALACIOS VARGAS**  
Facultad de Ciencias, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES**  
Facultad de Ciencias, UNAM

**DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO**  
Instituto de Biología, UNAM

**MÉXICO, D.F. FEBRERO, 2014**



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

OFICIO FCIE/DEP/102/14

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 **9 de diciembre de 2013** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del (la) alumno (a) **PANIAGUA NUCAMENDI JORGE** con número de cuenta **77271961** con la tesis titulada **"Estudio de la filogenia del género *Americanura* (Collembola: Neanuridae)"**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. JOSÉ GUADALUPE PALACIOS VARGAS:**

Presidente: DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS  
Vocal: DRA. BLANCA ESTELA MEJÍA RACAMIER  
Secretario: DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO  
Suplente: M. EN C. RICARDO IGLESIAS MENDOZA  
Suplente: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES

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

**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 6 de febrero de 2014

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa

MCAA/MJFM/ASR/grf\*



## **AGRADECIMIENTOS**

La realización de este trabajo fue posible gracias a la oportunidad académica que ofrece el Posgrado en Ciencias Biológicas, y al apoyo financiero que a través del Comité Académico del Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas y el Programa de Apoyo a Estudios de Posgrado (PAEP/134) me brindó para realizar una estancia de investigación en la Universidad Autónoma de Madrid.

A los miembros de mi Comité Tutorial: Dr. José Guadalupe Palacios Vargas, Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses y Dr. Santiago Zaragoza Caballero por su apoyo e interés manifiestos en cada comentario, corrección y orientación sobre el desarrollo de la investigación, valiosa intervención que permitió el enriquecimiento y la realización de este trabajo.

A mi tutor principal, el Dr. José Guadalupe Palacios Vargas, a quién debo en gran medida mi formación, por sus conocimientos, consejos, orientación, paciencia, tiempo y sobre todo por su confianza, misma que con la concreción este trabajo espero corresponderle.

A la Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses por sus comentarios, sus atinados consejos y sugerencias, pero sobre todo por su gran calidad humana.

Al Dr. Santiago Zaragoza Caballero por su tiempo, disposición y la objetividad que muchas veces los paradigmas nos niegan.

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

Al Cap. Alt. Marco Antonio Vinaza Martínez por haberme brindado la oportunidad de estudiar esta maestría.

Al Lic. Saturnino Hermida Mayoral por su amistad, apoyo y su confianza.

Al Dr. Enrique Garcia-Barros Saura por compartir su experiencia, conocimientos y sobre todo por su cordialidad y finas atenciones.

Al M. en C. Ricardo Iglesias Mendoza, por su amistad, su tiempo y compañía en el laboratorio al esperarme que terminara mi trabajo.

Al Dr. Oswando Téllez Valdés por su vocación de servicio docente y su apoyo incondicional en el requerimiento de datos.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos por su amistad, apoyo y ánimo; especialmente a Ángela Arango Galván y Arturo García Gómez por sus atenciones, consejos y orientación.

A María Concepción Miguel Quintana por su hospitalidad, su calidez y cariño.

A Marco Antonio Lopez Tafoya por estar preste cuando necesité ayuda, por su comprensión, paciencia y ánimo.

A mis compañeros del trabajo por su apoyo y comprensión; Marcos Daniel Elizalde Mastache por su amistad incondicional y su virtuosa paciencia; Victoria del Carmen Coello Lemarroy por sus porras y su asistencia laboral; Héctor De Lille García por amistad y ánimo.

A los que reaparecieron en mi camino para alentarme y a aquellos cuya actitud negativa me impulsaba a superarme, para evitar ser igual que ellos.

## DEDICATORIA

*A Doña Consuelo Vitalia Nucamendi.*

- ❖ Por ser madre, padre y amiga;
- ❖ Por no necesitar entender la biología para reconocer en mi pasión la vocación;
- ❖ Por tus preocupaciones y tu apoyo incondicional;
- ❖ Porque tu templanza, tenacidad, constancia, honestidad y responsabilidad han sido un ejemplo a seguir;
- ❖ Porque poco es lo que puedo dar a lo mucho que he recibido de ti;
- ❖ Porque te lo mereces, porque te quiero y simplemente porque...quiero.

## ÍNDICE

RESUMEN EN ESPAÑOL .....	1
RESUMEN EN INGLÉS (Abstract).....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
Generalidades de Collembola.....	4
Clasificación taxonómica de Collembola.....	6
Generalidades de filogenia.....	8
Discordancia entre filogenia y taxonomía.....	9
Concepto de especie.....	10
Características morfológicas.....	12
Neanuridae Börner, 1901 <i>sensu</i> Deharveng, 2004.....	12
Neanurinae Börner, 1901 <i>sensu</i> Cassagnau, 1989.....	13
Sensillanurini Cassagnau, 1983.....	14
HIPÓTESIS.....	18
OBJETIVOS.....	18
Objetivos particulares.....	18
ANTECEDENTES TAXONÓMICOS Y FILOGENÉTICOS.....	18
METODOLOGÍA.....	20
Revisión e identificación del material.....	20
Determinación del grupo externo y tabulación de la quetotaxia dorsal.....	21
Determinación de caracteres, nomenclatura y abreviaturas.....	21
Definición y elaboración de la matriz de datos.....	24
Análisis de datos con Nona ver. 2/Winclada ver. 1.00.08.....	25
RESULTADOS.....	26
Prueba de monofilia.....	26
Cladogramas.....	26
Distribución de <i>Americanura</i> y geo-referenciación.....	32
Clave para la identificación de especies de <i>Americanura</i> .....	36
Discusión de resultados.....	39
DISCUSIÓN.....	43
CONCLUSIONES.....	48
LITERATURA CITADA.....	49
APÉNDICES.....	56
Apéndice I: Quetotaxia dorsal de <i>Americanura</i> y grupo externo.....	56
Apéndice II: Caracteres y opciones de estado de carácter.....	69
Apéndice III: Matriz de caracteres.....	74
Apéndice IV: Sinapomorfías del grupo de estudio por nodos.....	79
Apéndice V: Matriz de sinapomorfías del grupo de estudio por nodos.....	82
Apéndice VI: Sinapomorfías del grupo de estudio por especies.....	88

Apéndice VII: Índices de consistencia y de retención.....	90
Apéndice VIII: Cambios de carácter para hipotética monofilia de <i>Americanura</i> .....	92
Apéndice IX: Localidad, Biotopos, Altitud y Coordenadas geográficas.....	94
Apéndice X: Glosario .....	99

## RESUMEN EN ESPAÑOL

*Americanura*, *Sensillanura* y *Palmanura* son los tres géneros integrantes de la tribu Sensillanurini, comparten la reducción en el número de sedas dorsales y la diversidad de sus formas así como la hipertrofia del sensila *S7* del cuarto artejo antenal, características morfológicas que le valieron a Cassagnau para definir dicho linaje a partir de una interpretación evolutiva de la quetotaxia. No obstante que las clasificaciones taxonómicas por homología morfológica dista del resultado de un análisis filogenético, Palacios-Vargas *et al.* trataron de reconstruir la filogenia del género *Palmanura*, concluyendo que no era un grupo monofilético.

Para conocer las relaciones de parentesco entre las especies hasta ahora descritas para el género *Americanura* y en continuidad al análisis previo que Palacios-Vargas *et al* hicieron de *Palmanura*, se realizó un análisis heurístico de máxima parsimonia basado en caracteres morfológicos, cuyo grupo externo se conformó con las especies cercanas a *Americanura*, presumiblemente más primitivas de la subfamilia Neaurinae, buscando información que evidenciara la presunta monofilia del género *Americanura* y a su vez saber si se trata de un grupo hermano de *Palmanura*.

En el presente trabajo se hicieron dos análisis, el primero con 22 especies de *Americanura*, cuatro del grupo externo y 191 caracteres, obteniendo 26 árboles y un árbol de consenso estricto con un IC de 46, IR=59, L=681; el cladograma mostró dos politomías; *A. bara* emparentó con especies plesiomórficas y *P. primigenia* entre las *Americanura*.

En el segundo análisis se agregaron 13 especies más de *Palmanura* haciendo un total de 39 especies y se aumentó el número de caracteres a 193; la búsqueda heurística se hizo con los siguientes parámetros: hold (maximum trees to keep)= 3,000; mult\*n (number of replications)= 3,000; hold/ (starting trees per replicate)= 3,000; estrategia de búsqueda en Multiple TBR TBR (Mult\*Max\*), se obtuvo un árbol único con un IC=43 e IR=69, con una mejor desagregación de las especies, pero no monofilético para *Americanura*.

Los cladogramas de ambos análisis mostraron a *Americanura* como un grupo monofilético poco consistente por sus bajos índices de retención y consistencia, haciendo necesaria la inclusión de más caracteres, toda vez que la quetotaxia de las sedas dorsales no fue suficiente para definir una filogenia concluyente. *Americanura* y *Palmanura* no se mostraron como grupos hermanos, más bien como un solo género monofilético, sugiriendo revisar la actual clasificación taxonómica de ambos géneros, especialmente *P. primigenia* por su posición apical en el árbol.

## **RESUMEN EN INGLES (Abstract)**

*Americanura*, *Sensillanura* and *Palmanura* are three genera of Sensillanurini lineage who members share the reduction in the number of dorsal setae and their shape diversity and the hypertrophy sensillum S7 on antennal segment IV. These morphological allowed to define this lineage from an evolutionary interpretation of the chaetotaxy Cassagnau. Although taxonomic classifications morphological homology is far from the result of a phylogenetic analysis, Palacios-Vargas *et al* worked to reconstruct the phylogeny of the genus *Palmanura*, concluding that it is not a monophyletic group.

In that sense, to understand the relationships among the species so far described for the genus *Americanura* and continuity to the previous analysis with *Palmanura* that Palacios-Vargas *et al.* carried out, it performed an heuristic analysis of maximum parsimony based on morphological characters, whose outgroup species settled near *Americanura*, presumably most primitive that subfamily Neaurinae, seeking findings that would evidence the alleged *Americanura* monophyly of the genus and in turn, whether it is a sister group of *Palmanura*

In the present work we did two analyzes, the first with 22 species *Americanura* four outgroup and 191 characters, getting 26 trees and a strict consensus tree with a CI of 46, IR = 59, L = 681, the cladogram showed two polytomies; *A. bara* married into plesiomórficas species and *P. Primal* between *Americanura*.

In the second analysis 13 species of *Palmanura* were added making up a total of 39 species and the number of characters increased to 193, the heuristic search was done with the following parameters: hold (maximum trees to keep) = 3,000; mult \* n (number of replications) = 3,000; hold / (starting trees per rep) = 3,000; Multiple search strategy TBR TBR (Mult \*Max\*) yielded a single trees with a CI=43 and RI=69, with a better disaggregation of species, but not monophyletic for *Americanura*.

The cladograms from both analyzes showed a monophyletic group *Americanura* inconsistent by low retention and consistency, the need the inclusion of more characters, since the character set of dorsal setae was not enough and to define a conclusive phylogeny. *Palmanura*, *Americanura* and as groups were not brothers, but rather as a single monophyletic, suggesting revising the current taxonomic classification of both genders, especially *P. Primigenia* by apical position in the tree.

## **INTRODUCCIÓN**

Los colémbolos pertenecen a una familia (Neanuridae) con un registro fósil muy antiguo (*Rhyniella praecursor*), data del Devónico Medio y en la actualidad se ha adaptado a distintos medios en variadas altitudes, latitudes y climas, incluyendo ártico, antártico, tropical y templado (Rapoport, 1971); sin embargo, la reconstrucción de su historia evolutiva comprende pocos trabajos filogenéticos, hasta hora realizados sobre categorías taxonómicas como familia, subfamilia y género (Lee, 1985; Cassagnau, 1983; Deharveng, 1983, 1982). Con el fin de aportar mayor información a dicha reconstrucción, en este trabajo se realiza un análisis cladístico con las especies del género *Americanura*, uno de los tres géneros que conforman la tribu Sensillanurini (Fig. 1).

La importancia de realizar estos estudios contribuye a la comprensión de la filogenia y taxonomía de los colémbolos, enriqueciendo el conocimiento de su diversidad y su distribución geográfica, ambos relevantes por la susceptibilidad de sus especies, que se ven afectadas por los cambios en el medio ambiente y su dependencia con el microclima.

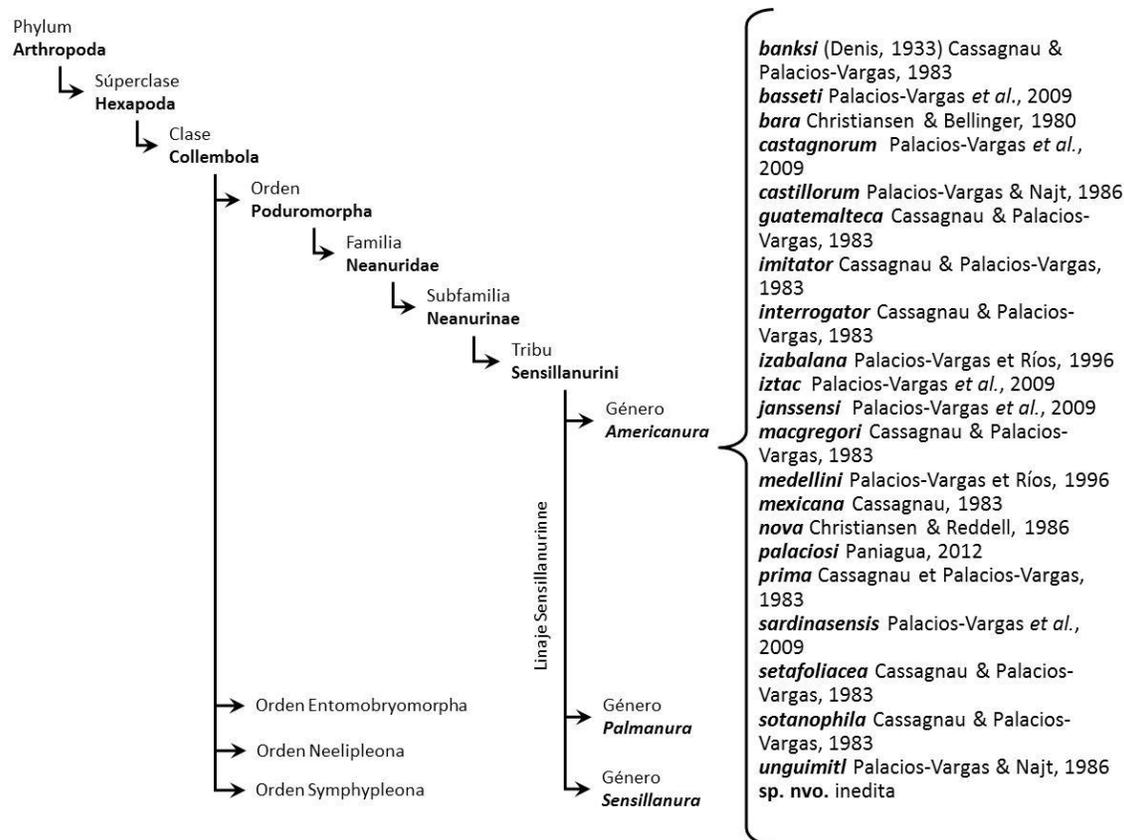


Figura 1. Taxonomía de la tribu Sensillanurini. Modificada de Bellinger *et al.* (1996-2013) y especies de *Americanura* hasta ahora descritas.

## Generalidades de Collembola

Entre los organismos edáficos, los colémbolos ocupan el segundo lugar en abundancia, después de los ácaros, pero en determinados suelos y circunstancias pueden ser mucho más numerosos que éstos (Najt, 1973). Se conocen más de 8,000 especies en el mundo, de las cuales, más de 700 se encuentran presentes en México (Castaño-Meneses, 2005). Su distribución geográfica es muy amplia, así como su capacidad de ocupar diversos hábitats; sin embargo, en algunos géneros se observa un notable endemismo (Bellinger *et al.*, 1996-2013).

Los artrópodos son organismos fundamentales para la descomposición y reciclaje de la materia orgánica en el suelo (Giribet & Edgecombe, 2012); en el proceso de descomposición de la materia orgánica y la formación de suelos los colémbolos juegan un

papel importante, muchos suelos poco desarrollados en etapa de sucesión temprana tienen un perfil formado principalmente por excremento de colémbolos, y en aquellos más desarrollados donde hay presencia de excretas de macrofauna, las de los colémbolos siguen siendo el componente dominante de la matriz del suelo (Rusek, 1998). También pueden resultar perjudiciales para los cultivos de alfalfa, hongos, tomate y caña de azúcar cuando por actividad antropogénica son introducidas accidentalmente (Palacios-Vargas *et al.*, 2000). Además, sirven de alimento a la fauna del suelo, siendo presas de escarabajos carábidos y sus larvas (Bauer, 1985), de dípteros y hormigas (Hölldobler & Wilson, 1990), de ácaros (Karg, 1971) y de otros colémbolos (Cassagnau, 1972).

Los colémbolos son de hábitos alimenticios muy diversos y se relaciona con la morfología de sus piezas bucales, los hay saprófagos y/o detritívoros, fitófagos, algívoros, micófagos, polinívoros, bacteriófagos, depredadores y/o carnívoros al alimentarse de nemátodos, rotíferos y otros colémbolos (*Proisotoma grandiceps*, *Friesea* spp.), carroñeros de invertebrados y algunos patógenos de las plantas (Cuéllar, 1998; Rusek, 1998). A los necrófagos Palacios-Vargas (1983) les tribuye la fragmentación de los cuerpos de organismos muertos y, Burges y Raw (1971) se refieren a la incorporación de la quitina al suelo gracias a la actividad de bacterias del tipo *Bacillus* sp. en su tracto digestivo; no obstante dicho régimen alimenticio, Castaño-Meneses *et al.* (2004) considera que no existe una especialización sobre hifas, esporas, bacterias, restos vegetales en descomposición, polen y partículas minerales, ya que dependiendo de su hábitat, pueden utilizar diversos recursos, incluyendo la depredación si las condiciones son propicias.

Además de la contribución ecológica en la formación de suelos, Delamare-Debouteville (1951) les atribuye importancia como indicadores ecológicos dada su reproducción en cualquier época del año, bajo condiciones favorables; por tener un ciclo de vida corto y poblaciones con un gran número de individuos muy susceptibles a los efectos medioambientales; su respiración cutánea que los hace dependientes de la humedad y de las variaciones microclimáticas; que a partir de correlacionar su presencia con factores bióticos, abióticos y tipo de micro-clima, así como la lista de especies, en su conjunto dan características del hábitat (Hopkin, 1997).

También son anfitriones de muchos parásitos y bacterias patógenas, hongos, microsporidios, coccidias, tenias y nemátodos, de tal forma que las altas tasas de individuos parasitados en la población de una especie de colémbolos, indican un ambiente altamente contaminado (Purrini, 1983).

## **Clasificación taxonómica de Collembola**

Caracteriza a los hexápodos tener tres pares de patas divididas en coxa, trocánter, fémur, tibia, tarso y pre-tarso (tibia y tarso fusionados en colémbolos), cada par de patas ubicado en cada segmento torácico, el abdomen segmentado con apéndices ventrales reducidos o perdidos; los colémbolos se encuentran entre los hexápodos apterigotas (Grimaldi, 2010), que durante mucho tiempo se había considerado un grupo no monofilético, en el que no hay desarrollo de alas en su evolución: Apteriygota (Lang, 1889) conjuntamente con Protura, Diplura, Archaeognatha y Zygentoma o Thysanura (Bellinger *et al.*, 1996-2013). Por ahora se puede considerar a Collembola+Protura (=Ellipura) como el grupo hermano de Insecta, aunque Diplura se fija como posición indefinida entre Ellipura e Insecta. Otra propuesta es que hayan derivado de los crustáceos (Lawrence, 1999; Duman-Scheel & Patel, 1999).

Entre los colémbolos hay 34 familias agrupadas en 4 Órdenes (Tabla 1): Poduromorpha, Entomobryomorpha, Neelipleona y Symphypleona (Bellinger *et al.*, 1996-2013). El Orden Poduromorpha comprende 11 familias, siendo Neanuridae la más diversa e intensamente estudiada con 1,446 especies pertenecientes a 163 géneros a nivel mundial (Palacios-Vargas *et al.*, 2009a).

En la actualidad Bellinger *et al.* (1996-2013) consideran que hay seis subfamilias (Tabla 2) dentro de Neanuridae: Capitanurinae, Frieseinae, Morulinae, Neanurinae, Pseudachorutinae y Uchidanurinae; Neanurinae, separada en seis tribus: Neanurini, Morulorini, Lobellini, Paleonurini, Paranurini y Sensillanurini.

La tribu "Sensillanurini" (Cassagnau, 1982) se caracteriza por la hipertrofia de la sensilia *S7* del cuarto artejo antenal (Fig. 8), lo cual fue la base para que Deharveng

(1981) creara el género *Sensillanura*. Posteriormente Cassagnau y Palacios-Vargas (1983) encontraron otras morfoespecies que compartían el carácter de "Sensillanurini" y crearon dos nuevos géneros (*Americanura* y *Palmanura*) con la descripción de nueve especies. Actualmente Sensillanurini comprende los géneros *Sensillanura* Deharveng, 1981; *Palmaruna* Cassagnau y Palacios-Vargas, 1983; y *Americanura* Cassagnau, 1983. A la fecha *Americanura* tiene 21 especies descritas (Fig. 1).

Tabla 1. Características morfológicas de los órdenes de la Clase Collembola.

	Poduromorpha	Entomobryomorpha	Symphyleona	Neelipleona
Morfología				
Cuerpo	alargado		subglobular	
Segmentación Abd. dorsal	bien delimitada		no definidos	
Protórax	bien definido	no definido	Fusionado	
Fúrcula	corta, reducida o ausente	siempre presente bien desarrollada	Bien desarrollada	Bien desarrollada
Colóforo	Corto	Corto	dos vesículas eversibles	
Antena	Corta	Corta	>= que la cabeza	< que la cabeza

Tabla 2. Subfamilias de Neanuridae: número de géneros y especies. Tomado de Bellinger et al. (1996-2013).

Subfamilias	Número	
	géneros	especies
Caputanurinae Lee, 1983	2	11
Frieseinae Massoud, 1967	5	188
Morulinae Börner, 1906	2	21
Neanurinae Börner, 1901 <i>sensu</i> Cassagnau, 1989	95	753
Pseudachorutinae Börner, 1906	51	457
Uchidanurinae Salmon, 1964	8	16
<b>Neanuridae</b>	<b>163</b>	<b>1,446</b>

## Generalidades de filogenia

Los trabajos con proteínas ribosomales de Timmermans *et al.* (2008) dio clara evidencia de la monofilia de Hexapoda; concluyendo en que el plan corporal de seis patas que se encuentra entre los insectos y los colémbolos evolucionó una sola vez, y no dos como el hipotético planteamiento de Nardi *et al.* (2003), donde los colémbolos y otros hexápodos constituyeron un linaje que evolucionó hacia los hexápodos sin alas y hacia los verdaderos insectos; siendo la adaptación en la transición de un medio semi-acuático a la independencia terrestre (D'Haese, 2002) la que propició que se ramificaran de Pancrustacea más temprano que los insectos y los crustáceos.

Giribet y Edgecombe (2012) sustentan la monofilia de Hexapoda a partir del enraizamiento de cinco taxones que conforman el árbol de la vida de los artrópodos (Fig. 2); en dicho árbol, Crustacea es parafilético con respecto a Hexapoda, y ambos conforman un clado denominado Pancrustacea, basado en la estructura y desarrollo del sistema nervioso y algunos órganos sensoriales (Grimaldi, 2010).

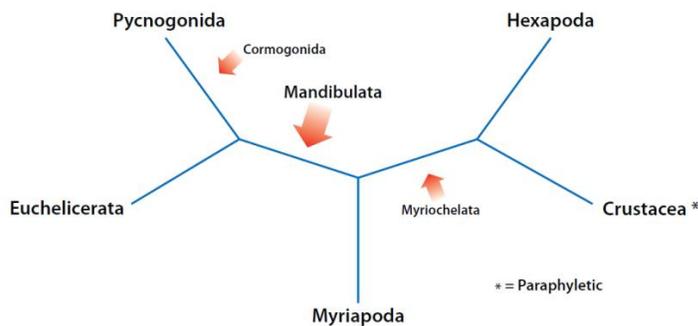


Figura 2. El problema de enraizamiento de cinco taxones de hexápoda. Tomado de Giribet & Edgecombe (2012).

Con respecto a la consideración actual en la que Collembola y Protura forman Ellipura como grupo hermano de Insecta, Giribet *et al.* (2004) obtuvieron a partir de un análisis cladístico morfológico que Hexapoda y Ellipura eran monofiléticos, pero los datos respecto a la posición de Collembola y Protura resultaron ambiguos (Fig. 3).

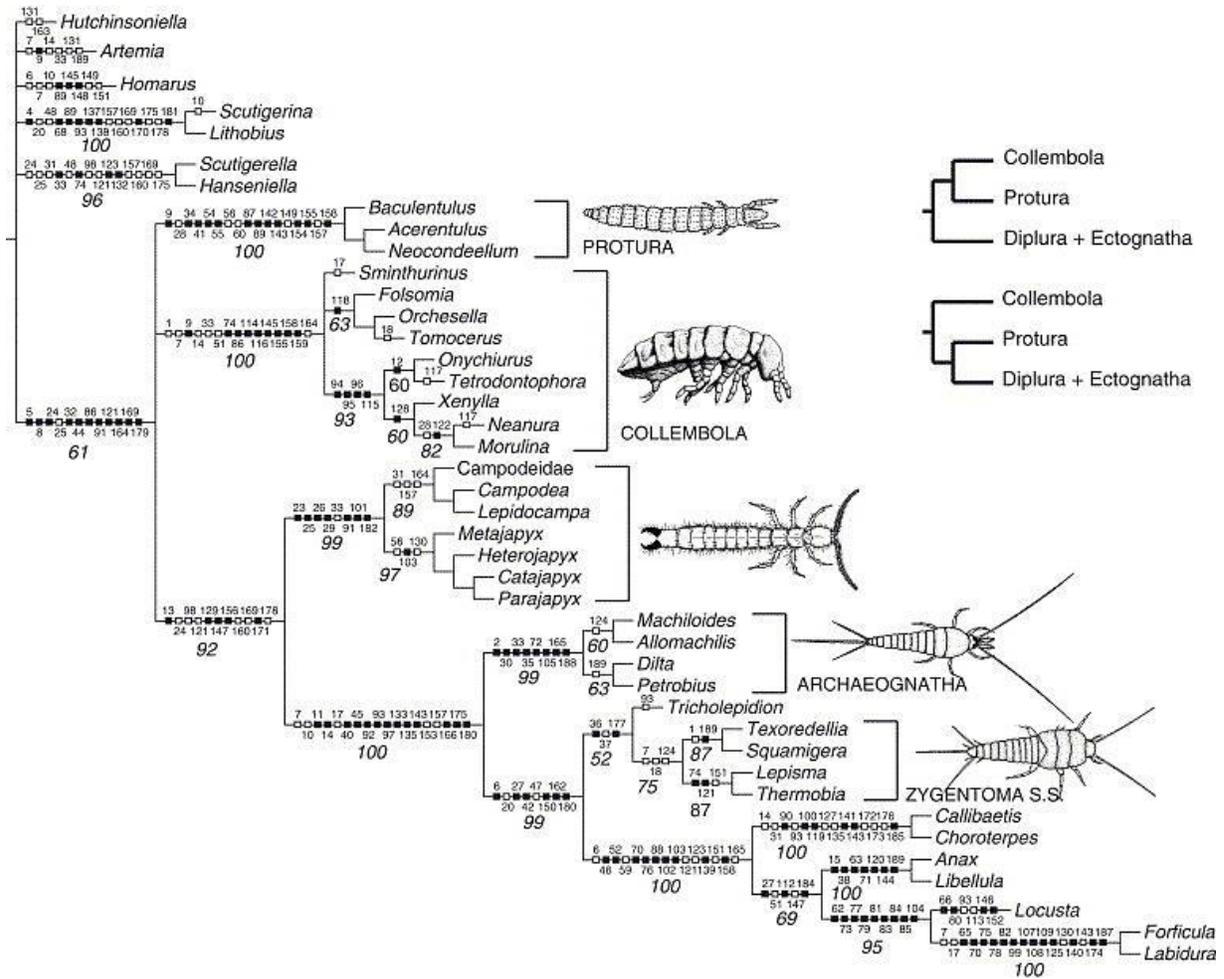


Figura 3. Árbol de consenso estricto de siete cladogramas más parsimoniosos basados en datos morfológicos. Los números en cursiva son frecuencias Jackknife para subtipos presentes en más del 50% de repeticiones Jackknife. Sólo se muestran las optimizaciones de caracteres inequívocos. Tomado de Giribet *et al.* (2004).

## Discordancia entre filogenia y taxonomía

El sistema filogenético está enfocado en el grado de relación que hay entre los organismos a partir de la probabilidad de cambios a través de las sinapomorfías, suponiendo que éstas estuvieron presentes en el ancestro de los miembros del taxón estudiado (Morrone y Espinosa, 1998), mientras que el sistema de clasificación natural está basado en la similitud entre caracteres (Mayr, 1942), que en base al concepto de homología agrupa a las entidades bajo un supuesto monofilético, dependiendo de la

presencia de caracteres en uno o diferentes organismo con respecto a otro (Wiley & Lieberman, 2011).

Los taxones en cambio, tienen una base objetiva y corresponden a los nombres con los que llamamos a un grupo de organismos, aunque algunos de estos nombres correspondan a clados; mientras que los clados representan linajes, vistos como una hipótesis, que a partir de las homologías taxonómicas trata de descubrir la monofilia de los taxones; de tal forma que, los taxones naturales supra-específicos representan el producto final de una historia de especiación, para distintas entidades biológicas sometidas a procesos evolutivos con una existencia real y natural, independiente de la percepción humana en la que el organismo sólo requiere ser descubierto (Wiley y Lieberman, 2011).

Cassagnau (1977) reconoce que la clasificación taxonómica de los colémbolos es predominantemente intuitiva, ya que rara vez se ensaya directamente sobre un aislamiento reproductivo, considerando como una exageración el que, la ausencia de dicha práctica niegue la aplicación del concepto biológico de especie.

## **Concepto de especie**

El concepto de especie usado para los colémbolos es un tanto pragmático, coherente con la finalidad de desarrollar una taxonomía sistemática con el menor perjuicio a la realidad biológica y filogenética; se concibe a partir de distintivos morfológicos permanentes en las poblaciones, que pongan en relieve el aislamiento genético y el principio dicotómico de la sistemática clásica, matizando nuevas direcciones de cladogénesis; requiriendo para ello, el establecer límites arbitrarios que permitan crear etapas sucesivas en la evolución continua de un carácter o de un gran número de caracteres que, permitan obtener el mejor reflejo de la realidad filogenética, eliminando el riesgo de convergencia (Cassagnau, 1978).

Cassagnau (1977) considera a los caracteres morfológicos como la base necesaria para la determinación y clasificación de las especies de colémbolos y Mayr *et al.* (1953) los reconocen como la representación de atributos por los que un organismo o grupo de ellos

se distingue de otros pertenecientes a una categoría distinta, que a su vez los ubica dentro de la clasificación formal. De tal forma que, el número de especies efectivamente contabilizadas depende del número de especies reconocidas y descritas, y que a su vez dependen del concepto de especie empleado (Kitcher, 1984).

Desde el punto de vista filogenético, se concibe a la especie evolutiva como una entidad compuesta de organismos que mantienen su identidad con respecto a otras entidades en el tiempo y en el espacio, con su propio destino evolutivo y tendencias históricas independientes, justificando la realidad de las especies como linajes vistos con independencia evolutiva, en la que las sinapomorfías permiten diagnosticar su monofilia y representan los efectos persistentes de la ascendencia común (Wiley & Mayden, 2000).

Entre los caracteres taxonómicos, los morfológicos se encuentran como los más usados en entomología, sin descartar los fisiológicos, ecológicos, etológicos y geográficos (Palacios-Vargas, 1980) que no dejan de ser señales filogenéticas presentes en los aspectos del fenotipo, siendo más fuertes entre taxones estrechamente relacionados y fenotípicamente similares, que entre aquellos filogenéticamente más distantes. Dichas señales, resultan ser claras en aquellos caracteres que estuvieron sometidos a una evolución divergente, cuando diferentes linajes de un clado evolucionaron desde la posición ancestral en diferentes direcciones ante procesos que conducen a la homoplasia, como es el caso de las inversiones, la evolución paralela y la convergencia (Klingenberg & Gidaszewski, 2010).

Un factor de cambio que afecta a los caracteres es la ecomorfía, Palacios-Vargas (1980) y Cassagnau (1977) se refieren a ella como un fenómeno de cambio ambiental que afectan a los caracteres morfológicos y anatómicos en los colémbolos, como una respuesta adaptativa metabólica a condiciones microclimáticas desfavorables; morfológicamente apreciadas como malformaciones de apéndices, partes bucales, órganos sensoriales, omatidios, hipertrofia o reducción de la granulación del tegumento y neoformaciones quitinosas cefálicas.

Porco y Deharveng (2009) proponen que la ecomorfía provoca una saturación de señales filogenéticas mediante convergencia adaptativa; donde el umbral de información filogenética está relacionado con la función ecológica de algunos caracteres, conduciendo

a la convergencia y al paralelismo; explicando con ello, la presencia de homoplasias en las ramas más profundas del cladograma, incluso en las especies que tienen los mismos requerimientos ecológicos pero están ubicados en diferentes grupos. Se ha demostrado que en Collembola, varios compuestos cuticulares están involucrados en la respuesta adaptativa a factores ecológicos e interacciones biológicas (Vannier, 1973).

## Características morfológicas

### Neanuridae Börner, 1901 *sensu* Deharveng, 2004

Las especies de la familia se caracterizan por la ausencia de placa mandibular y la presencia de un maxila con un cardo largo y delgado (Fig. 4) entre el estipe y el fulcro (Palacios-Vargas *et al.*, 2009b).

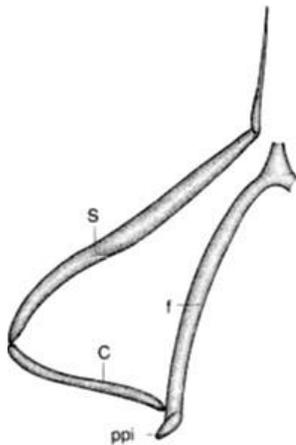


Figura 4. Maxila de *Deutonura deficiens*, c = cardo, s = estipe, f = fulcro, ppi = proceso postero-interno. Modificado de Jordana *et al.* (1997).

Poseen diferentes colores, con una quetotaxia sensilar típica desde el tórax II al abdomen V, conformado por dos pares de sedas sensoriales en el mesotórax y metatórax, y un par para cada uno de los segmentos abdominales I-V. En ocasiones pueden presentarse dos pares de sedas sensoriales en los primeros terguitos abdominales. Existe además un microsensila lateral en el mesotórax.

En la cabeza, el número de corneolas puede variar desde cero a ocho por lado, y el órgano postantenal puede o no existir (Neanurinae). Las antenas son de forma subcilíndrica o cónica, con un órgano antenal en la parte apical externa del tercer artejo, constituido de cinco sensilas: dos internas pequeñas, dos sensilas de guarda (dorsal y ventral) que por lo general son largas, y una microsensila ventro-lateral (Jordana *et al.*, 1997).

Los artejos antenales III y IV están más o menos fusionados dorsalmente. El último puede o no presentar una vesícula apical exétil; generalmente pueden presentar en posición dorsal un organito sensilar vestigial dorsal subapical, un microsensila dorso-externo y varios sensilos dorsales multiformes pero generalmente subcilíndricos, y en posición ventral puede presentar un órgano sensorial en forma de escobilla (raspa sensorial), constituido por sedas cortas y dilatadas apicalmente.

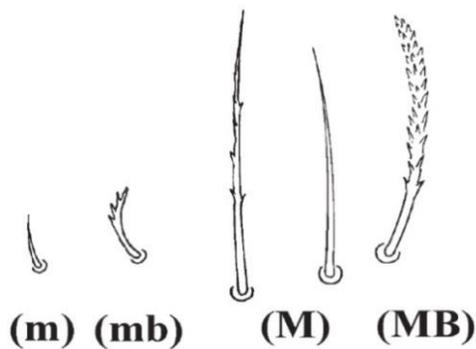
#### **Neanurinae Börner, 1901 *sensu* Cassagnau, 1989**

Los colémbolos de esta subfamilia pueden presentar o no pigmentación, y tubérculos dorsales normalmente desarrollados. El segmento abdominal VI es redondeado o bilobulado. Órgano sensorial en el antenito III con cinco sensilos típicos de la familia. Antenitos III y IV fusionados dorsalmente, éste último con una vesícula apical fusionada al ápice del artejo, no exétil, un sensila vestigial dorsal subapical, ocho sensilos subcilíndricos típicos y cuatro tripletes de largas sedas dorsales con punta roma; la microsensila dorso-externa ausente. El labio posee generalmente de 10 a 11 pares de sedas y sin la seda *L* tuberculada. Mandíbulas presentes con pocos dientes apicales y maxilas generalmente de tipo estiliforme, en ocasiones con lamelas dentadas. Labro con quetotaxia reducida, de cuatro a ocho sedas dispuestas en dos filas. Número de corneolas reducido, desde cero hasta cinco pares. Carecen de órgano postantenal, fúrcula, retináculo y espinas anales. El tubo ventral por lo general presenta tres pares de sedas distales y un par de sedas basales (Jordana *et al.*, 1997).

### Sensillanurini Cassagnau, 1983

Cassagnau (1982, 1983, 1988) definió siete linajes dentro de la subfamilia Neanurinae, con base en la pigmentación y el tipo de sedas, así como las relaciones evolutivas de los diferentes grupos de la subfamilia Neanurinae y creó el linaje Sensillanurini desde el punto de vista evolutivo de las sedas, ya que algunas de ellas se han desarrollado muy grandes, alargadas, con cilios o barbulaciones (Figs. 5 y 6), otras se han vuelto planas y con ornamentaciones que les dan la apariencia de hojas de palma (Fig. 6A).

Se aprecia una clara reducción en el número total de sedas dorsales, considerando que la quetotaxia plesiomórfica tiene sedas numerosas, largas y lisas. Los caracteres apomórficos, incluyen la reducción en el número de sedas y/o la modificación de éstas (Palacios-Vargas *et al.*, 1986); las formas laminares e incluso palmeadas; una clara reducción en el tamaño del cuerpo, así como del número de sedas dorsales en muchas especies (Palacios-Vargas *et al.*, 2009a). Actualmente, se considera que el linaje Sensillanurini constituye una tribu dentro de la subfamilia Neanurinae.



Tomado, modificado de Palacios-Vargas *et al.* (2009b)

Figura 5. Tipos de sedas en Neanurinae:

m = microsedada lisa;  
mb = microsedada barbulada;  
M = macrosedada lisa;  
MB = macrosedada barbulada

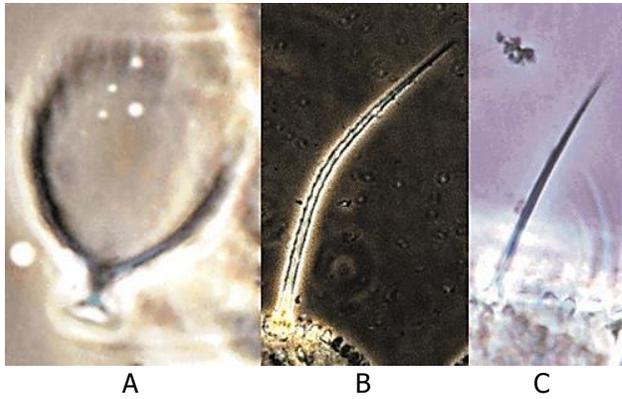


Figura 6. Modificaciones de sedas: A) palmeada, B) barbulada, C) lisa.

Cortesía del Dr. José Carlos Simón Benito y el Dr. José G. Palacios Vargas, Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Fac. de Ciencias, UNAM.

El carácter fundamental del linaje Sensillanurini está basado en la hipertrofia presente en la sensila *S7* del cuarto artejo antenal (Cassagnau, 1982), en contraste con los ocho sensilas subiguales, encontradas en otros miembros del grupo (supuestamente es una condición primitiva; Fig. 7).

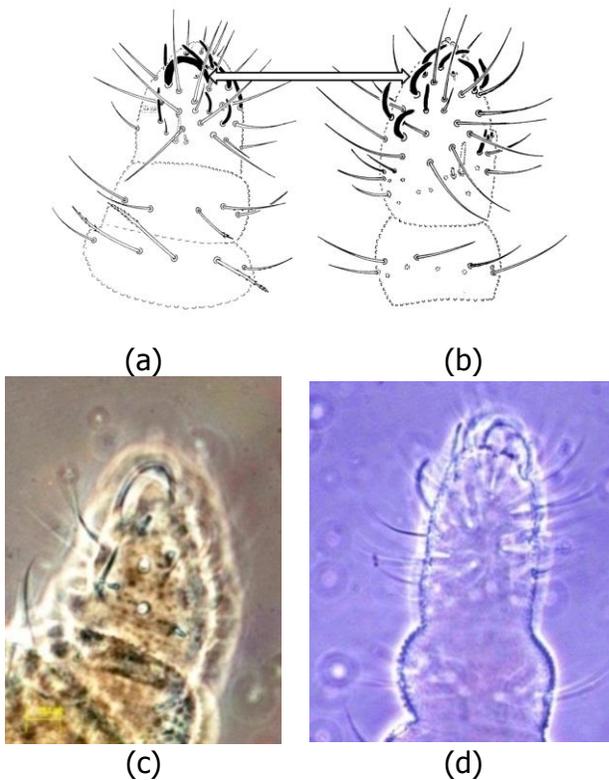


Figura 7. Ilustración y fotografía del cuarto artejo antenal muestran el sensila *S7* hipertrofiado (a y c) y los ocho sensilas subiguales (b y d). Imagen tomada de Palacios-Vargas *et al.*, 2009a y fotografías cortesía del Dr. José Carlos Simón Benito y el Dr. José G. Palacios Vargas del Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Fac. de Ciencias, UNAM).

Este linaje está desprovisto de pigmento hipodérmico azul, pero en la mayoría de los casos conserva 2+2 corneolas pigmentadas; las piezas bucales son muy reducidas y los tubérculos antenales cuando existen, están fusionados en una placa frontal única. El grado de tuberculización es variable. A la tuberculización general del cuerpo, le sigue una fusión progresiva posterior, de los tubérculos Di+De+DI sobre el abdomen V, que adopta una fácil bilobación, y en el tipo *Americanura* desaparece la seda dorso-interna en Th I.

Las formas primitivas del linaje a veces son ciegas, como ocurre con *P. caeca* y están totalmente desprovistos de tubérculos que aparecen progresivamente hasta que se completa el estado de desarrollo en todos los terguitos. Todas las formas están agrupadas en el género *Sensillanura* Deharveng, 1981. La tuberculización general del cuerpo, esta seguida de una fusión progresiva posterior en los Di+De+DI sobre el abdomen V, que adopta una fácil bilobación, aunque desaparece la seda dorso-interna en Th I (tipo *Americanura*). Una pequeña forma mexicana con quetotaxia muy reducida ve sus sedas transformadas en hojas lanceoladas y se ha aislado en el género *Palmanura*. Este linaje cubre un área muy específica, desde el sur de los Estados Unidos hasta Venezuela, pero no parece penetrar al dominio brasileño. Una especie reliquia se encuentra en los Alpes (*S. austriaca*) y refleja sin duda la distante relación laurásica del mismo modo que *Paranura sexpunctata* (Cassagnau, 1983).

Sensillanurini, es uno de los siete linajes más interesantes por su morfología y distribución, que fue revisada por Palacios-Vargas y Najt (1986), quienes concluyen que la mayor diversidad del grupo está en América. Actualmente, la tribu Sensillanurini incluye 3 géneros: *Americanura* (Cassagnau, 1983), *Sensillanura* (Deharveng, 1981) y *Palmanura* (Cassagnau, 1983). Cuyas características de diagnóstico se presentan en la Tabla 3.

Tabla 3. Caracteres diagnósticos de los géneros *Americanura* Cassagnau & Palacios-Vargas, y *Palmanura* Cassagnau y Palacios-Vargas.

<b><i>Americanura</i></b>	<b><i>Palmanura</i></b>
2 +2 corneolas pigmentada o no.	2+2 corneolas pigmentadas.
Piezas bucales reducidas con maxilas estiliformes.	Piezas bucales reducidas
Pigmento hipodérmico azul carente.	Pigmento hipodérmico azul carente.
S7 mucho más grande que las otras 7 en el último artejo antenal.	S7 de mayor grosor que S8.
Seda Di ausente en Th-I.	Seda Di ausente en Th-I.
Sedas cefálicas posteriores separadas en dos pares de tubérculos, la seda Di-1 aislada y las sedas Di-2 + De-1 + De-2 juntas, la De-2 se localiza detrás de De-1.	
El Abd. IV presenta una tendencia a la fusión de los tubérculos De y DL.	
Las sedas Di-1, Di-2 y Di-3 del Abd. V están dispuestas en una línea.	
Los tubérculos del cuerpo están bien desarrollados.	
En las región cefálica lateral se distinguen los tubérculos DL y L + So.	
Aspecto general (hábito) típicos Neanurinae.	Aspecto general (hábito) jóvenes = Sensillanura.
	De talla pequeña.
	Sedas dorsales ensanchadas en paletas alargadas (palmeadas) con bordes dentados.
	Tubérculos bien individualizados, reagrupados en una sola área sobre el Abd. V.

## **HIPÓTESIS**

A partir del análisis cladístico se espera que la reconstrucción de la filogenia de *Americanura* dé indicios de ser grupo monofilético y grupo hermano de *Palmanura*.

## **OBJETIVOS**

- Conocer las relaciones de parentesco entre las especies hasta ahora descritas dentro del género *Americanura*.
- Poner a prueba su monofilia y comparar con otros géneros de la familia de la tribu Sensillanurini.

### **Objetivos particulares**

- Hacer una revisión de todas las especies del género *Americanura*.
- Elaborar una clave dicotómica para la identificación de las especies del género.
- Realizar un análisis filogenético para comprobar la hipótesis de las relaciones evolutivas de las especies que comprenden el género *Americanura*.

## **ANTECEDENTES TAXONÓMICOS Y FILOGENÉTICOS**

Antes de 1980, para México solamente se conocían las especies *Neanura muscorum* y *Paranura caeca* (Palacios-Vargas, 1983). Particularmente, el estudio de Collembola en México comenzó con el trabajo de Schott (1896), quien registra y describe varias especies de Baja California. En 1931 Denis describe de Costa Rica *A. banksi* la que representaría la primera especie para el género *Americanura*. Es hasta la década de los 80's, que el descubrimiento de especies de *Americanura* se incrementa con los trabajos de Christiansen y Bellinger (1980), Cassagnau y Palacios-Vargas (1983), Cassagnau (1983), Christiansen y Reddell (1986), Palacios-Vargas y Najt (1986). Las contribuciones más

recientes son de Palacios-Vargas y Ríos (1995), Palacios-Vargas *et al.* (2009a), y Paniagua-Nucamendi (2012); en total, actualmente se conocen 22 especies de *Americanura*, incluyendo una especie nueva de Jamaica aún no publicada (Fig. 8).

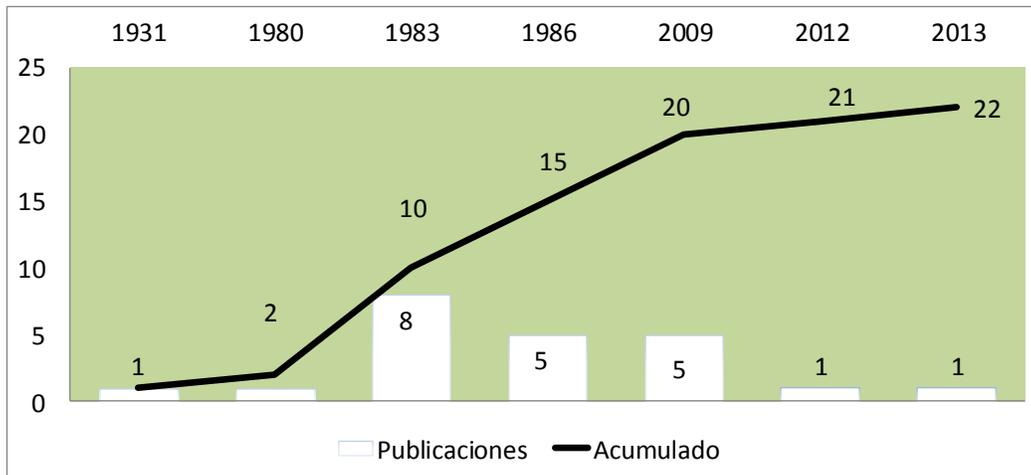


Figura 8. Número de especies de *Americanura* descritas por año de publicación y curva de acumulación de especies descritas en la bibliografía utilizada en este trabajo.

El género *Americanura* actualmente contiene 21 especies publicadas (Fig. 8), sin embargo aún se desconoce si el género es monofilético y las relaciones entre las distintas especies que lo constituyen. El grupo hermano del género es *Palmanura*, del que se ha hecho un importante avance en su filogenia (Palacios-Vargas *et al.*, 2009a); no obstante, la diversidad en la morfología, su distribución en la Región Neártica y sobre todo la Neotropical, se carece de un análisis para el género *Americanura*; de igual forma, su relación con los géneros *Sensillanura* y *Palmanura* que constituyen la tribu y que supuestamente tienen los estados de carácter más plesiomórficos y epimórficos respectivamente, así como *Neanura* que representa al grupo externo como el género más primitivo dentro de los Neanuridae.

Existen diversos trabajos cladísticos, entre ellos el análisis de una tribu de Neanuridae por Lee (1985), del género *Willemia* (Hypogastruridae) por D'Haese y Weiner (1998), y del género *Friesea* (Deharveng & Bedos, 1991). Sin embargo para la tribu

Sensillanurini sólo se ha hecho un trabajo sobre el género *Palmanura* (Palacios-Vargas *et al.*, 2009a) por lo que analizar otro género de la tribu dará solidez a los resultados hasta ahora conocidos.

En 1985, Lee cita una serie de trabajos relacionados con la filogenia de Neanuridae, señalando que algunos de ellos están restringidos a las categorías de bajo rango como la subfamilia (Cassagnau, 1983; Deharveng, 1983) o de un género (Deharveng, 1982), mientras que el nivel de familia (Neanuridae) simplemente se representa como la ramificación del sub-taxón, como parte de un árbol filogenético de Collembola (Yosii, 1961; Salmon, 1964; Cassagnau, 1971; Uchida, 1971; Massoud, 1976); a los que podemos agregar los trabajos clásicos de Neanuridae de Lee (1985) y sobre el género *Palmanura* de Palacios-Vargas & Simón Benito (2009).

## METODOLOGÍA

### Revisión e identificación del material

Se reunieron, ordenaron e identificaron por localidad/especie, todas las preparaciones permanentes de *Americanura* de distintas localidades y biotopos disponibles en la Colección del Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos de la Facultad de Ciencias, U.N.A.M. Se obtuvieron 61 preparaciones fijas en buen estado de 20 especies de *Americanura* (Tabla 4), con las que se determinó la quetotaxia dorsal y la diagnosis de una especie nueva.

Tabla 4. Número de preparaciones útiles por especies

Núm.	Especie	Núm.	Especie	Núm.	Especie	Núm.	Especie
1	<i>A. banksi</i>	4	<i>A. interrogator</i>	2	<i>A. macgregori</i>	2	<i>A. prima</i>
6	<i>A. basseti</i>	2	<i>A. izabalana</i>	2	<i>A. medellini</i>	6	<i>A. sardinasensis</i>
4	<i>A. castagnorum</i>	3	<i>A. iztac</i>	3	<i>A. mexicana</i>	6	<i>A. setafoleacea</i>
3	<i>A. castillorum</i>	3	<i>A. sp. nov.</i>	1	<i>A. nova</i>	1	<i>A. sotanophila</i> *
1	<i>A. guatemalteca</i>	3	<i>A. janssensi</i>	4	<i>A. palaciosi</i>	4	<i>A. unguimitl</i>

\* Únicamente preparación que fue necesaria remontar

## **Determinación del grupo externo y tabulación de la quetotaxia dorsal**

Para realizar el análisis filogenético, se seleccionaron como taxones representativos, las especies con estados de carácter más plesiomórficos de la subfamilia Neanurinae cercanos a *Americanura*: *Palmanura primigenia*, *Sensillanura austriaca*, *Paranura ieti* y *Neanura muscorum* como grupo externo (Palacios-Vargas *et al.*, 2009a).

Para la elaboración de tablas con la quetotaxia dorsal de las especies de *Americanura* y del grupo externo (Apéndice I), se empleó el sistema de Deharveng y Weiner (1984), modificado por Palacios-Vargas y Simón Benito (2009).

La quetotaxia de las 20 especies disponibles en preparaciones fijas antes mencionadas se determinó a partir de la observación directa bajo microscopio de contraste de fases; en el caso de *A. bara* y *A. imitator* de las cuales no se tuvieron preparaciones, el análisis se realizó a partir de sus descripciones, diagnosis y dibujos disponibles.

La quetotaxia de las especies empleadas como grupo externo, se obtuvo a partir de la decodificación de los estados de carácter en el trabajo cladístico de Palacios-Vargas *et al.* (2009a), complementado con la consulta de las diagnosis y dibujos; de igual forma se procedió con las 13 especies adicionales de *Palmanura*, considerado como grupo hermano.

## **Determinación de caracteres, nomenclatura y abreviaturas**

Se escogieron caracteres presumiblemente no adaptativos, por considerarlos una consecuencia indirecta de la segregación y la diferenciación genotípica que mejor refleja la diversificación de los linajes en los que se desarrollan rasgos adaptativos, que si bien pueden ser un efecto secundario y particular de los caracteres adaptativos, es menos probable que hayan aparecido de forma independiente varias veces durante la evolución; la quetotaxia por su parte, aportan los criterios morfológicos en un mismo plano, con las variaciones en la ubicación de las sedas, su desaparición o diferenciación, ofreciendo ciertas garantías para la presentación de dichos caracteres (Cassagnau, 1977).

La lista de caracteres (Apéndice II) se definió y estructuró a partir de caracteres de fácil observación (Fig. 9), con pocas variables dentro de una población estable y que en la medida de lo posible ya hubieran sido utilizados en la sistemática, en la integración de las especies existentes (Cassagnau, 1978).

Primeramente se distinguieron tres grupos generales (tagma: cabeza, tórax, abdomen); por cada uno de ellos se consideró el número de segmentos (exceptuando la cabeza que no los tiene) y de éstos, sus tubérculos; determinada la ubicación de los tubérculos sobre el cuerpo, se procedió a la identificación del tipo de seda, su número y forma. En esta organización, las sedas representan el nivel más particular; su conformación en los tubérculos representan la unidad evolutiva, más que el tubérculo que las porta (Cassagnau, 1978).

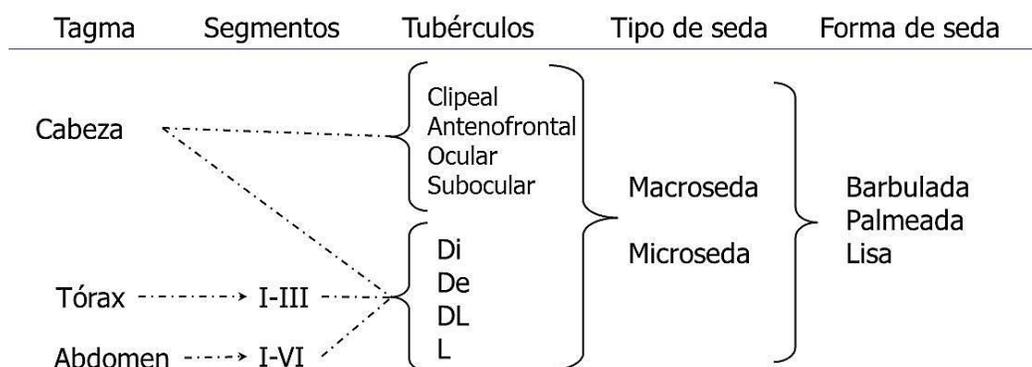


Figura 9. Esquema de caracteres y la relación entre ellos, en un nivel de organización de lo general a lo particular.

La diversidad en la forma de las sedas y su número, representó un obstáculo para una codificación binaria, por lo que, para opciones mayores a dos, se crearon intervalos y para el caso de la diversidad de formas, se consideraron las posibles combinaciones en las que se pueden presentar.

Finalmente, se obtuvo una combinación de varios caracteres previamente probados en el grupo, que permite eliminar posibles riesgos de convergencia o paralelismo de los caracteres individuales (Cassagnau, 1978).

En la descripción de caracteres se emplearon las siguientes abreviaturas, para:

Sedas:

- Oca= Ocular anterior, Ocm = Ocular media, Ocp = Ocular posterior
- MB = Macroseda barbulada, mb = microsedas barbulada, M = Macroseda lisa,
- m = microsedas lisa, mp = microsedas palmeada, MP = macroseda palmeada.

Tubérculos:

- Di = Dorso-interno, De = Dorso-externo, DL = Dorso-lateral, L = Lateral

Segmentos:

- Torácicos I a III = Th I, Th II, Th III
- Abdominales I a VI = Abd I, Abd II, Abd III, Abd IV, Abd V, Abd VI

Para la codificación con la que se determinan los estados de carácter, adicionalmente a las opciones dispuestas (Apéndice II), se utilizaron los siguientes caracteres para los casos específicos que se señalan:

? = Estado desconocido de carácter (debido a la falta de información confiable).

- = Estados no aplicables.

Para la abreviatura de países se empleó el código internacional de la IATA (International Air Transport Association); las usadas en el cladograma de área (Fig. 15) son: CR=Costa Rica; GT=Guatemala; JM=Jamaica; MX=México; PA=Panamá; VE=Venezuela.

## Definición y elaboración de la matriz de datos

Empíricamente, los estados de carácter se presentan en una matriz de datos donde los renglones son especímenes/taxones, las columnas son caracteres/series de transformación y las celdas o casillas son estados de carácter/caracteres, donde pueden alternarse las formas de un carácter o incluso la ausencia del mismo; de esta forma, el carácter es realmente la propiedad de instancia con un organismo y el estado es la interpretación que se da a esa propiedad, lo que hace la diferencia entre carácter y estado de carácter radica en qué tan distinta es una propiedad y cómo interpretarla. La matriz de datos se llena con las propiedades observadas en la muestra y las columnas con propiedades relacionadas, de las que se tienen razones para pensar que son homólogas, considerando que, cuando dos o más organismos comparten el mismo estado de carácter se dice que esta propiedad es verdaderamente un carácter y está simultáneamente presente en ambos organismos al mismo tiempo (Wiley & Lieberman, 2011).

Todo el trabajo de cómputo (captura y procesamiento de datos) se realizó bajo ambiente Windows 7 profesional con Microsoft Office 2010. Para efectos prácticos de captura, la matriz se construyó en Microsoft Excel 2010 de forma inversa a la antes expuesta para su análisis. De forma general, en la matriz se identifican tres tipos de columnas: un número consecutivo que permite el conteo de los renglones (caracteres), la descripción de los caracteres y las especies relacionadas e identificadas por un número consecutivo.

Una vez que se llenó la matriz, se procedió a invertir el arreglo de datos para que quedara según lo describen Wiley y Lieberman (2011); se procedió a su análisis en Winclada ver. 1.00.08 (Apéndice IX) y la obtención de árboles e índices.

En total, se definieron 193 caracteres: 60 en la cabeza (36 binarios, 24 multi-estado), 39 en el tórax (1 binario, 38 muti-estado), 92 en el abdomen (2 binarios, 90 multi-estado), y dos binarios más para la ponderación y obtención de la hipotética filogenia de *Americanura*.

## **Análisis de datos con Nona ver. 2/Winclada ver. 1.00.08**

Se hicieron tres análisis, todos los caracteres fueron codificados como no aditivos y la búsqueda de la máxima parsimonia se hizo con NONA ver. 2 (Goloboff, 1999b) bajo Winclada ver. 1.00.08 (Nixon, 2002).

Para el primer análisis se emplearon 26 especies (22 *Americanura* y las cuatro que se designaron como grupos externos) y 191 caracteres, con los siguientes parámetros: hold (maximun trees to keep)=500; mult\*n (number of replications)=500; hold/ (starting trees per rep)=500; estrategia de búsqueda en Multiple TBR + TBR (Mult\*Max\*).

En el segundo análisis, se emplearon 39 especies (incluye 22 *Americanura*, cuatro del grupo externo y 13 *Palmanura*) y 193 caracteres, la búsqueda heurística se hizo con los siguientes parámetros: hold (maximun trees to keep)=3,000; mult\*n (number of replications)=3,000; hold/ (starting trees per rep)=3,000; estrategia de búsqueda en Multiple TBR+TBR (Mult\*Max\*), replicado con TNT (Goloboff, 1999a), utilizando tanto la numeración implícita de "Búsqueda Tradicional" (con 1000 repeticiones y 1000 replicas de árboles guardados para el intercambio de TBR). Adicionalmente, se realizó un nuevo muestreo por métodos Bootstrap y Jackknife (Kopuchian & Ramírez, 2010) para calcular y evaluar el apoyo de las ramas, con 500 repeticiones, mult\*n=100 y hold/=100 con NONA ver. 2.

El tercer análisis se hizo con los mismos valores que el segundo, pero se manipuló la ponderación de los caracteres (1 a 191), disminuyendo su peso de 1 a 0.1, a fin de que funcionaran subordinados a los caracteres 192 y 193 que definen a los géneros (*Americanura* y *Palmanura*) y finalmente obtener un árbol hipotético de la monofilia de *Americanura* y *Palmanura*.

## RESULTADOS

### Prueba de monofilia

#### Cladogramas

Primer análisis heurístico, exclusivo para 22 especies de *Americanura* con su grupo externo y 191 caracteres, se obtuvieron 26 árboles, y un árbol de consenso estricto (Fig. 11 y 12) con un Índice de Consistencia de 46 y un Índice de Retención de 59, con L=681.

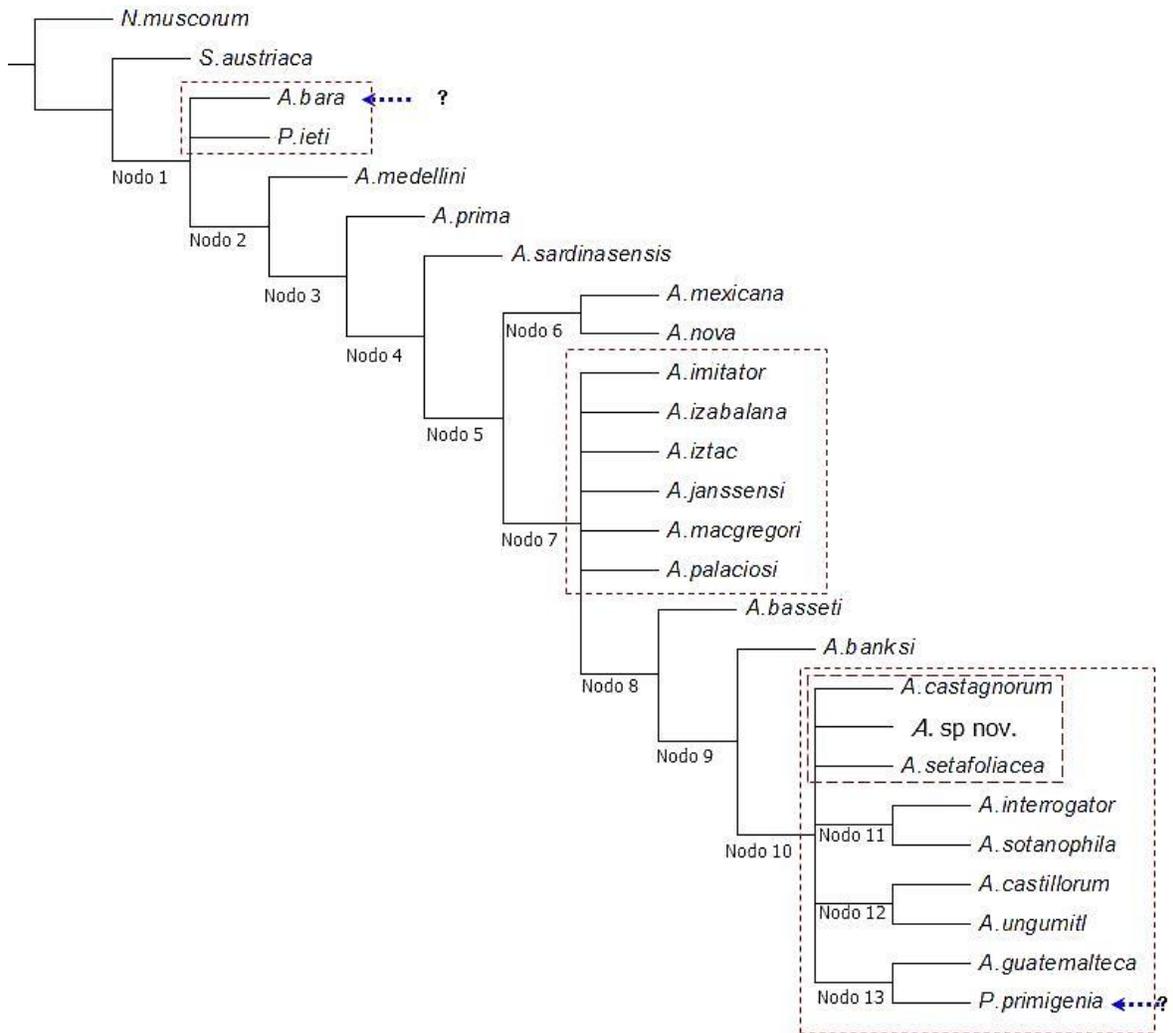


Figura 10. Árbol de consenso estricto para *Americanura* y las cuatro especies del grupo externo. Parámetros: hold=500; mult\*n=500; hold/=500, estrategia de búsqueda Multiple TBR+TBR (Mult\*Max\*).



todos los casos, la presencia de estas especies entre las de *Americanura* era persistente; todas las veces *P. primigenia* ocupó la posición apical en el árbol.

Resultado de un segundo análisis; en búsqueda de la monofilia de cada uno de los supuestos grupos hermanos, se aumentó el número de especies del grupo externo, agregando 13 especies más de *Palmanura* y los caracteres de diagnósticos de los géneros de la tribu. Se obtuvo un único árbol (Figs. 12 y 13) con un IC=43 e IR=69.

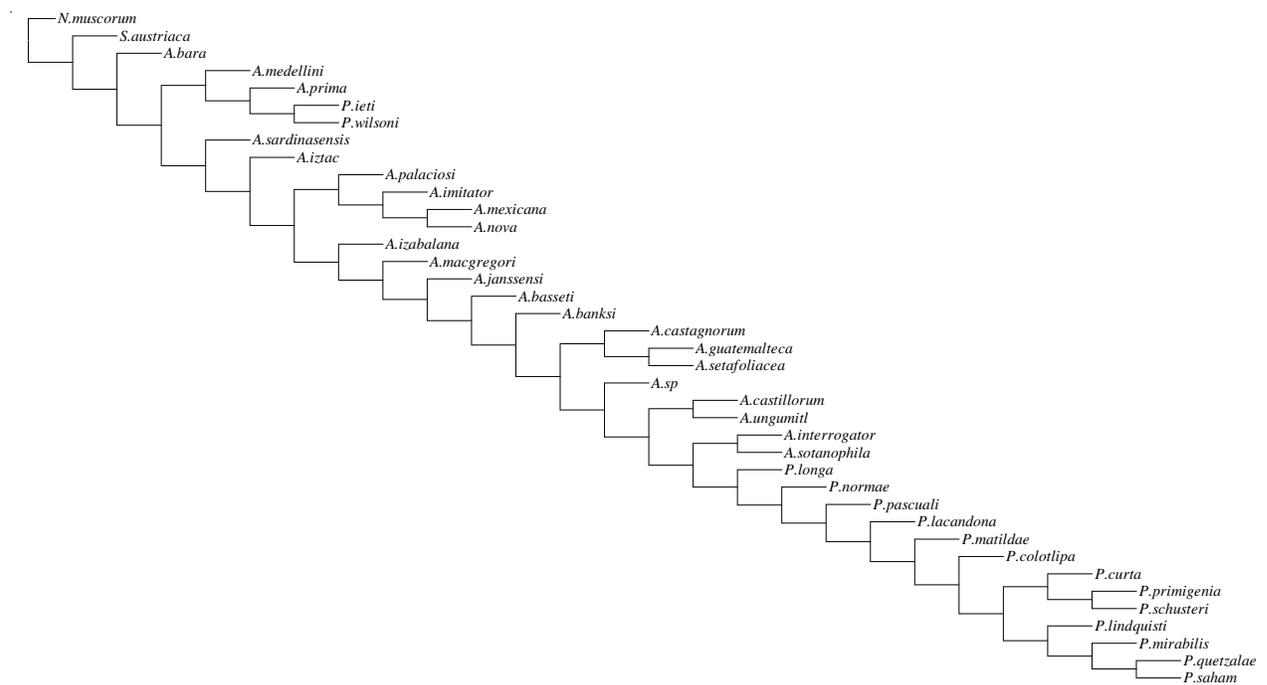


Figura 12. Árbol de consenso estricto para las especies de *Americanura* y *Palmanura*, incluyendo el grupo externo.

Para pronta referencia, en la figura 13 se enumeraron los nodos para la identificación grafica con los datos de caracteres, transiciones y valores de Bootstrap y Jackknife y referencia con las sinapomorfías del grupo de estudio por nodos obtenidas (apéndice IV). Para este árbol también se calcularon los cambios de carácter por especies (Apéndice V) y

los índices de consistencia y de retención para cada carácter indicando aquellos que no dan información: autapomorfías, plesiomorfías y los constantes (apéndice VI).

En el siguiente cladograma se marcaron nodos en rojo para distinguir tres peculiaridades con respecto a la monofilia de *Americanura*; el nodo cuatro por contener dos especies de *Americanura* fuera del clado que agrupa a la mayoría de las especies del género y que además comparte con dos especies de *Palmanura*; el nodo cinco, porque a partir de él se contiene a la mayoría de las especies de *Americanura* y *Palmanura*; y el nodo 26, que marca la separación entre *Americanura* y *Palmanura*.

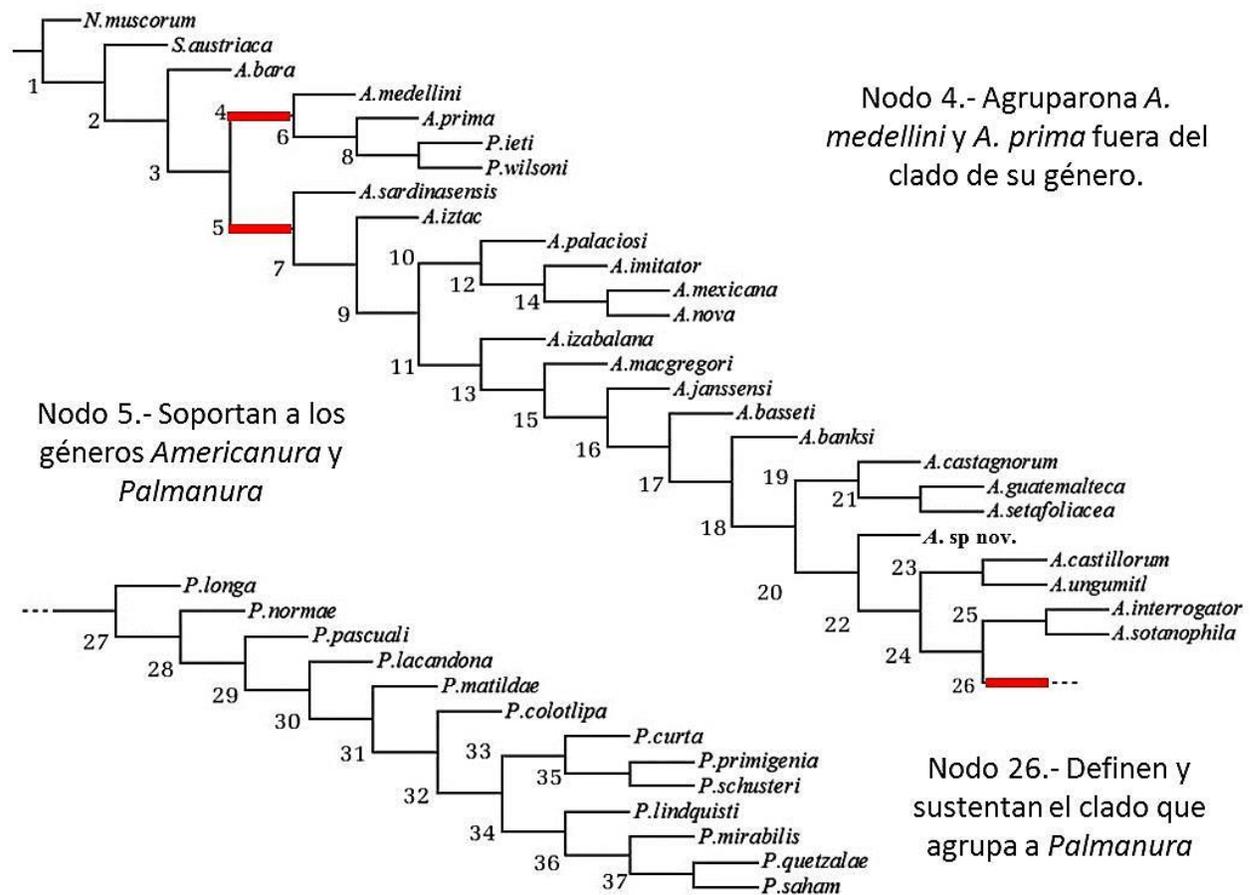


Figura 13. Se muestran los nodos del árbol de consenso estricto para las especies de *Americanura* y *Palmanura* (incluyendo el grupo externo) para referencia con la sinapomorfías del grupo de estudio por nodos (apéndice IV).

A partir de la sustitución de las especies por sus localidades, se elaboró el siguiente cladograma de área (Fig. 14)

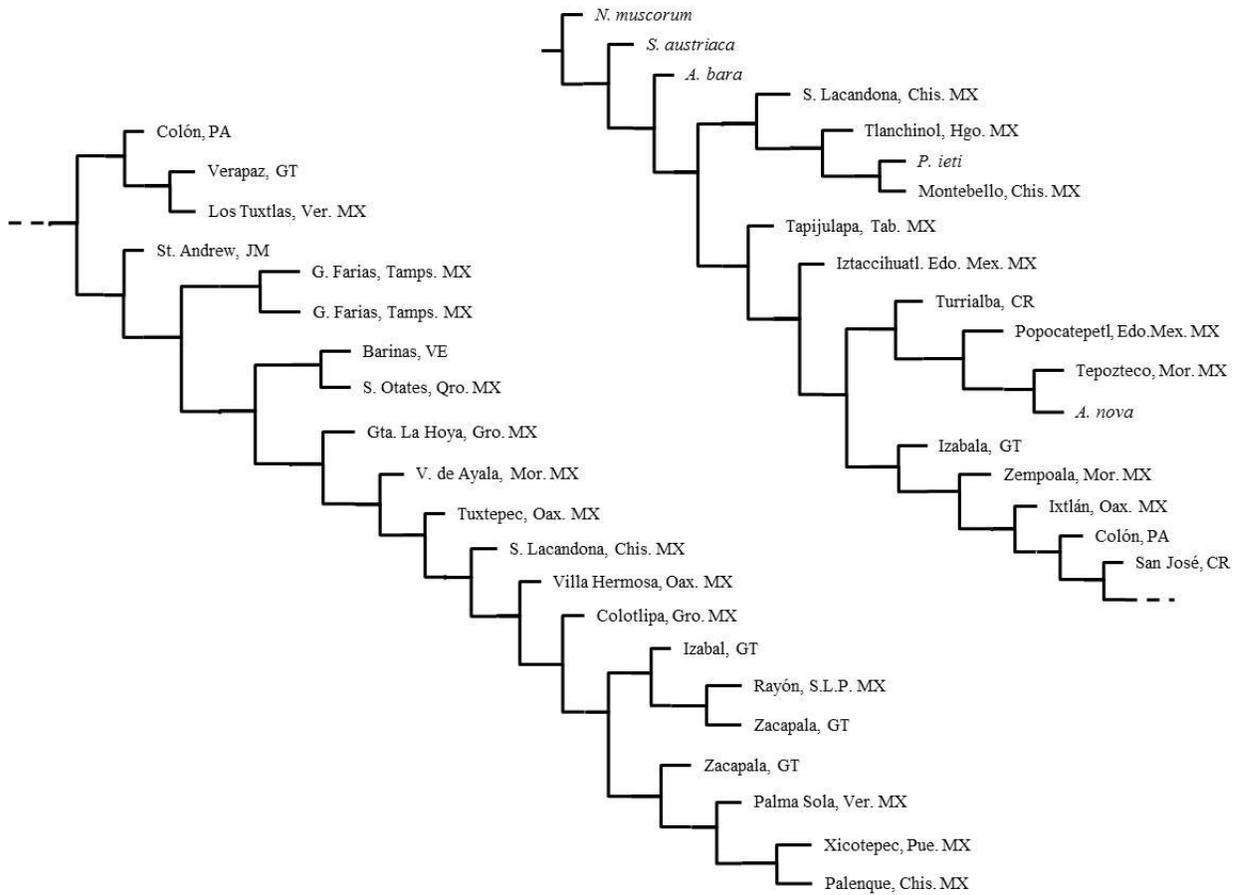


Figura 14. Cladograma de área para las especies de *Americanura* y *Palmanura*.

En virtud de no haber obtenido una topografía clara que resolviera la monofilia de *Americanura* con respecto a *Palmanura*, se hizo una ponderación, dando peso a los caracteres 192 y 193 con el fin de obtener un árbol monofilético hipotético (Fig. 16). Para este ejercicio se obtuvieron los cambios de caracteres que hipotéticamente se necesitan para definir tanto a *Americanura* como *Palmanura* como dos grupos monofiléticos hermanos (Apéndice VII), en dichos resultados también se presentan las transiciones de estados de carácter compartidos entre *Americanura* y *Palmanura*.

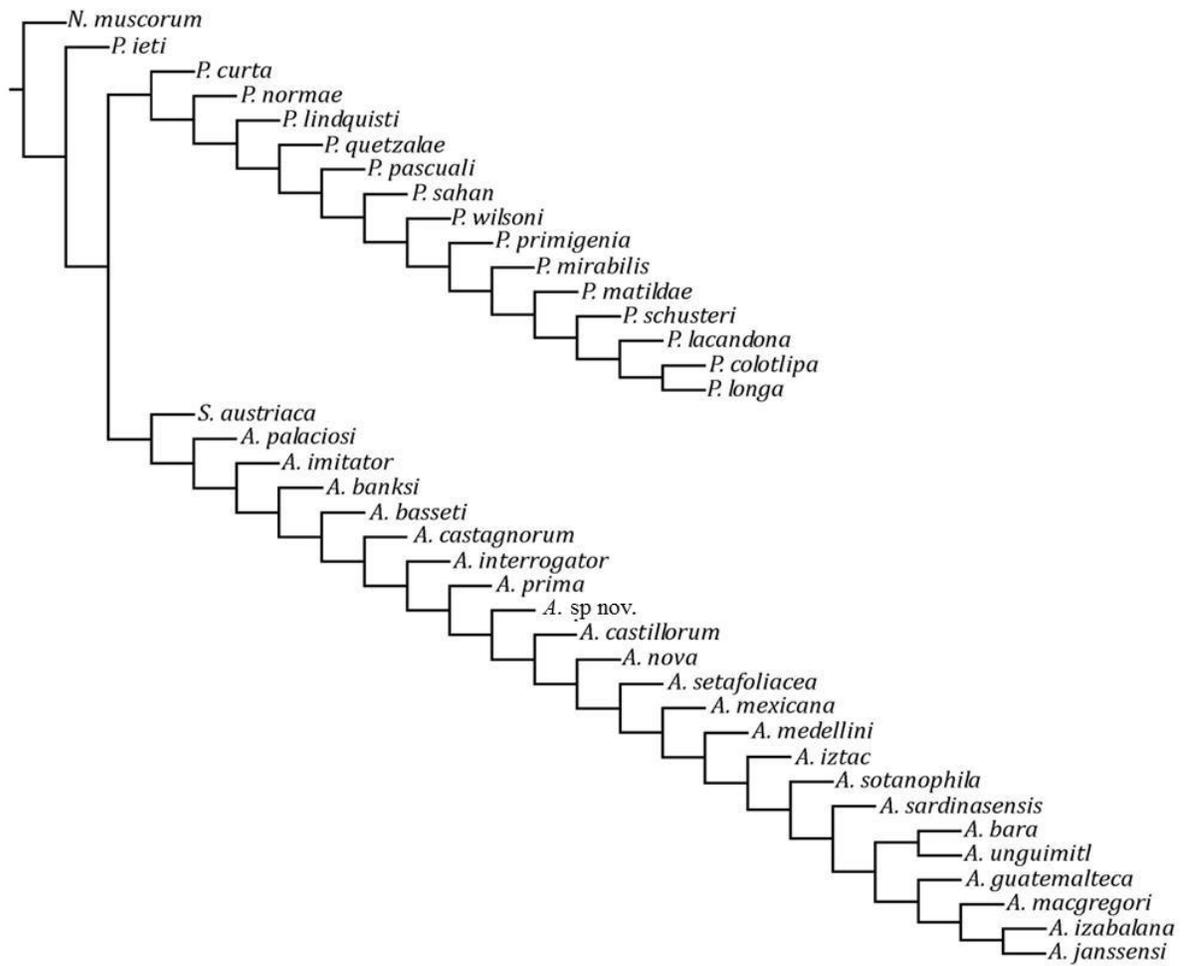


Figura 15. Árbol de consenso estricto hipotético de la monofilia de *Americanura* vs. *Palmanura*.

## Distribución de *Americanura* y geo-referenciación

Los diversos biotopos de colecta fueron: selva alta perennifolia, bosque tropical, bosque mesófilo de montaña, cuevas (del Cretácico medio), campo viejo, terreno de cacao y de sembradío de maíz; los biotopos: basura, cama de hojas muertas, corteza tronco descomposición, detritus, hojarasca húmeda y de la base del bosque, musgo arborícola y de suelo, nido de termitas y suelo.

Dadas las coordenadas de las localidades de colecta (Apéndice IX) se georeferenció la ubicación de las especies en cuatro mapas: el de división política que muestra su ubicación (Fig. 16); el altitudinal (Fig. 17), donde las especies se distribuyen en un intervalo desde los 10 m snm a los 3,650 m snm; los mapas de temperatura media anual (Fig. 18) y el de precipitación media anual (Fig. 19) a partir de los cuales se infieren intervalos de 15 a 30°C y de 1,000 a 4,000 mm, respectivamente. Se agruparon las frecuencias de las especies en clases que se determinaron a partir de la Regla de Sturges  $c = 1 + \log_2 N$ , dónde  $N$  es el número de especies.

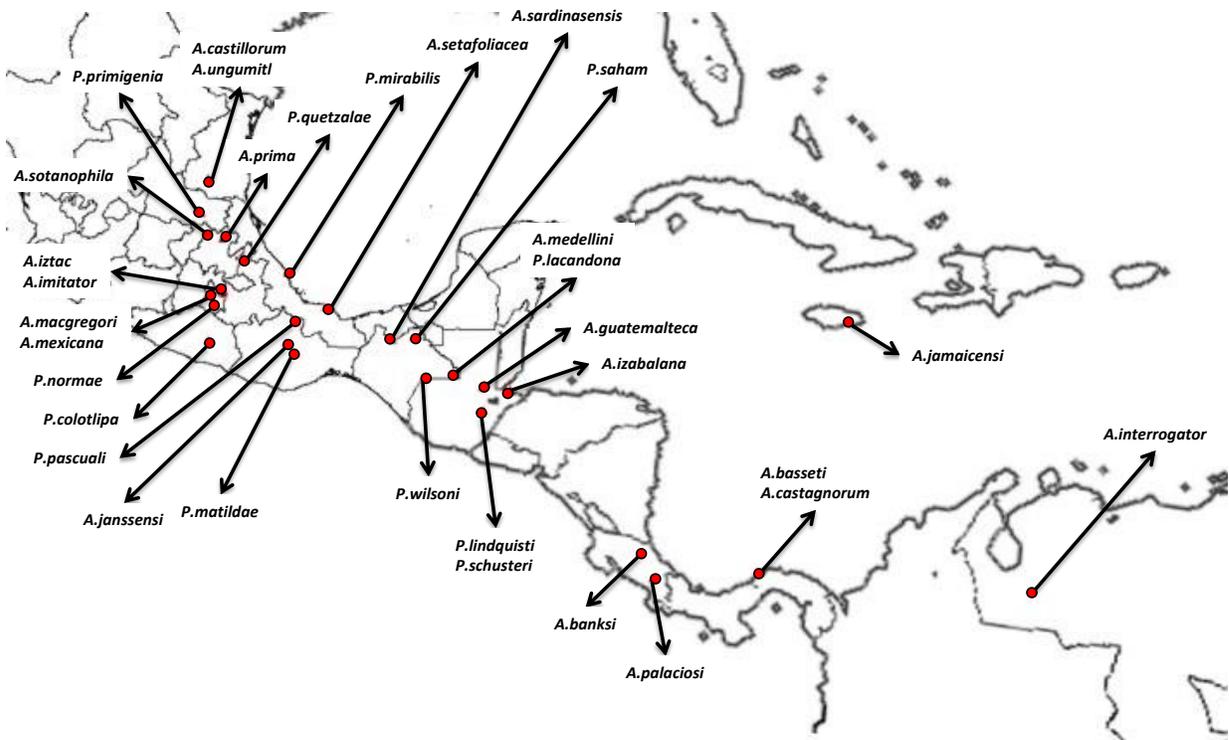


Figura 16. Ubicaciones de las especies de *Americanura* hasta ahora descritas y de *Palmanura* usadas en este trabajo.

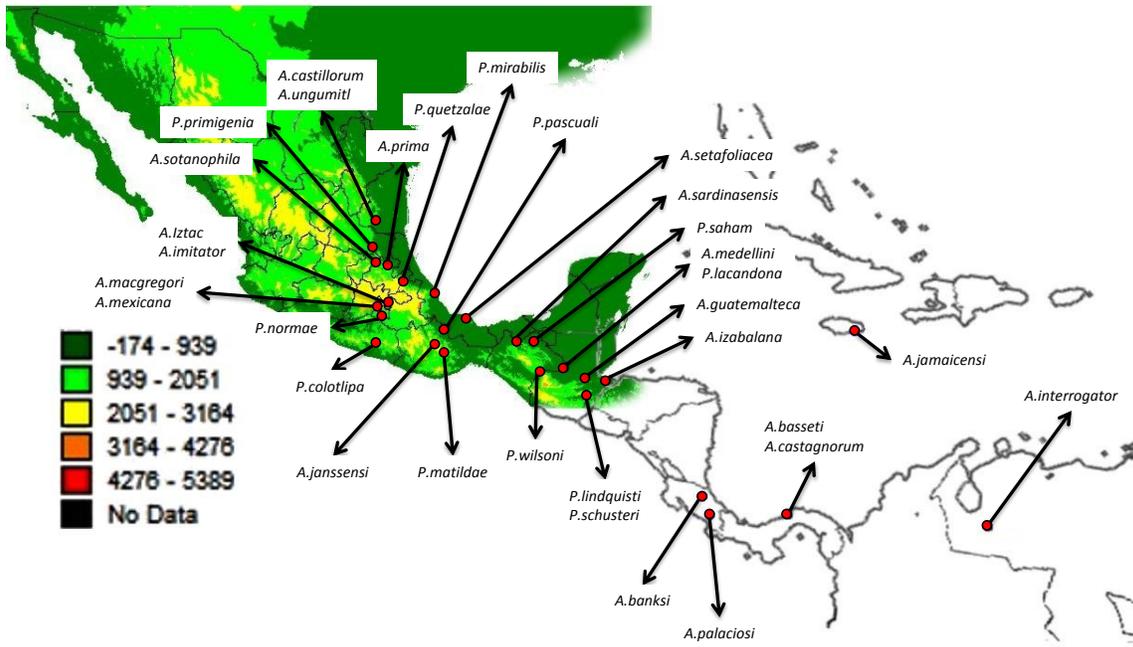
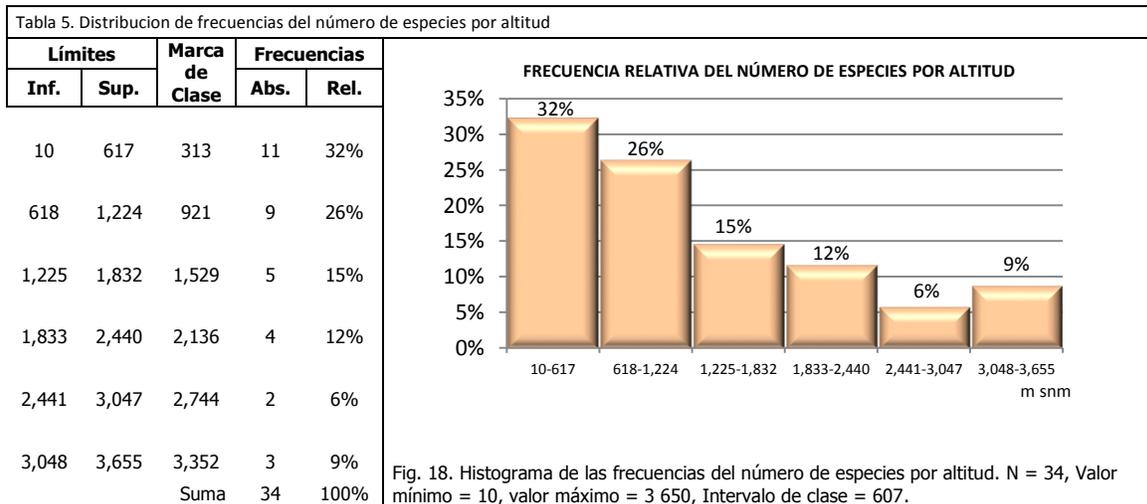


Figura 17. Las especies de *Americanura* y *Palmanura* se encuentran en un intervalo entre los 10 y 3,650 m snm.



*A. basseti*, *A. castagnorum*, *A. sardinasensis*, *A. interrogator*, *A. izabalana*, *A. setafoleacea*, *A. sp. nov.*, *P. primigenia*, *P. pascuali*, *P. saham*, *P. curta* conforman el 32% de las especies que se ubican entre los 10 y 617 m snm; mientras que *A. medellini*, *A. guatemalteca*, *A. unguimitl*, *A. castillorum*, *A. banksi*, *P. colotlipa*, *P. mirabilis*, *P. lacandona*, *P. normae*, integran el 26% entre los 618 y 1,224 m snm; el 42% restante se encuentran entre 1,225 y 3,650 m snm.

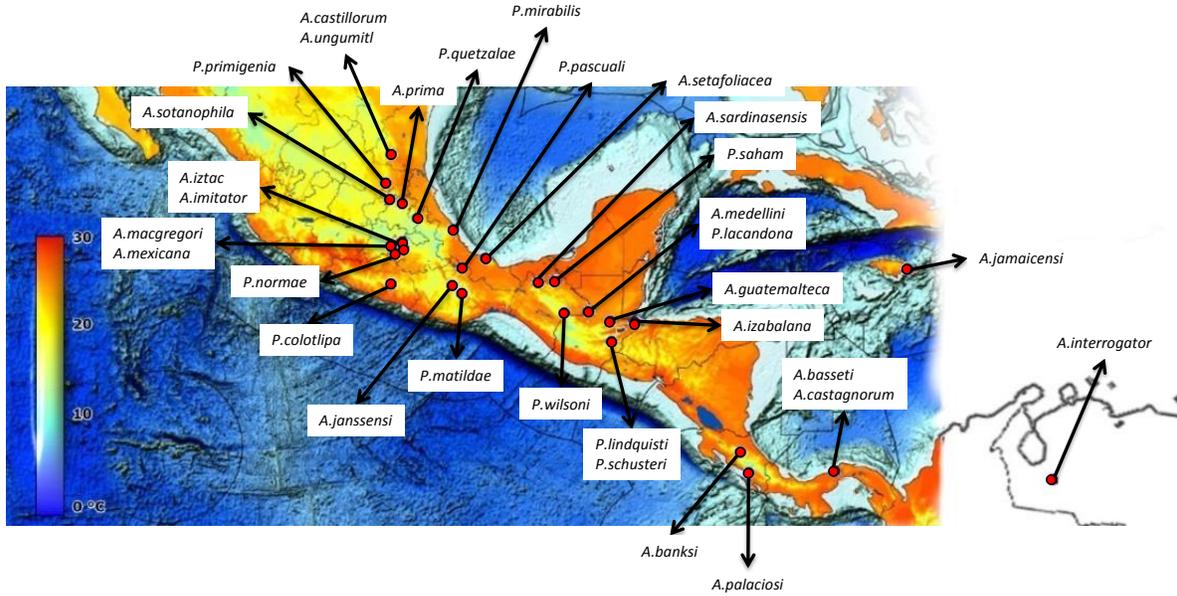
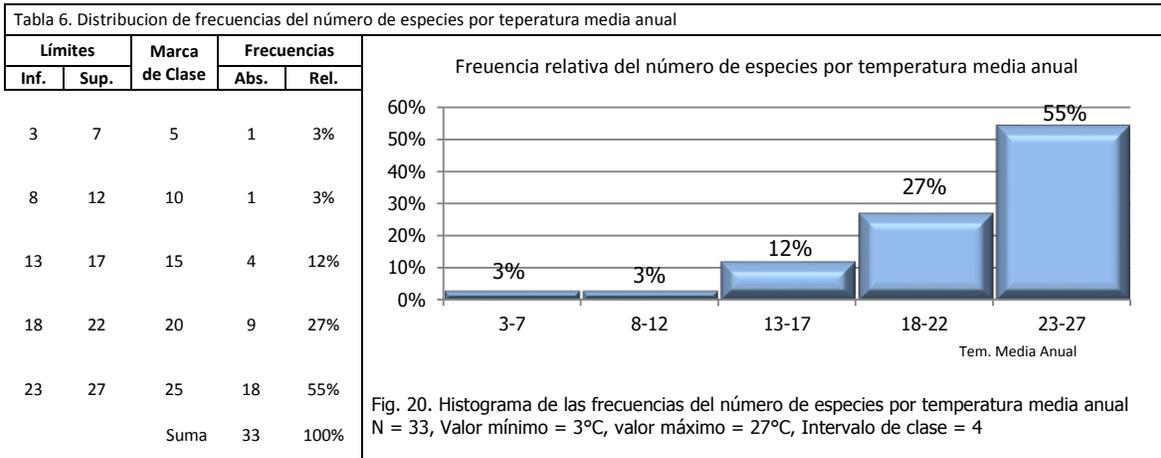


Figura 19. Geo-referenciación de la especies de *Americanura* y *Palmanura* sobre el mapa de temperatura media anual para México y Centro América.



El 55% de las especies entre los 23 y 27 °C son: *A. basseti*, *A. castagnorum*, *A. guatemalteca*, *A. interrogator*, *A. izabalana*, *A. medellini*, *A. palaciosi*, *A. sardinasensis*, *A. setafoleacea*, *P. colotlipa*, *P. curta*, *P. lacandona*, *P. lindquisti*, *P. mirabilis*, *P. normae*, *P. pascuali*, *P. saham*, *P. schusteri*. El 27% entre 18 y 22 °C., *A. banksi*, *A. castillorum*, *A. prima*, *A. sotanophila*, *A. sp nov.*, *A. unguimitl*, *P. primigenia*, *P. quetzalae*, *P. wilsoni*; el 18% restante entre 3 y 17 °C.

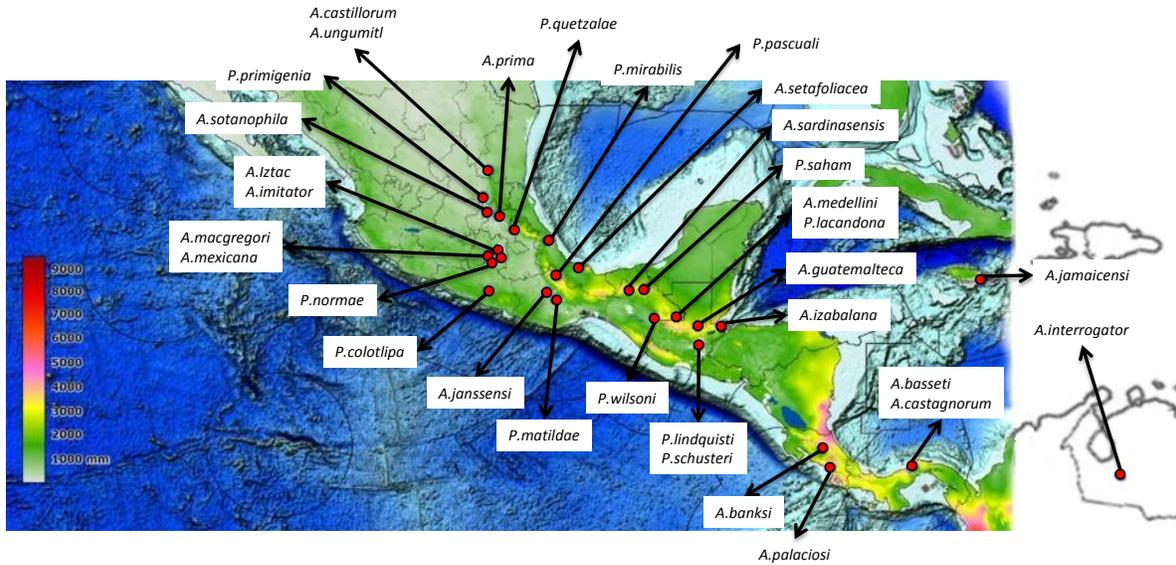
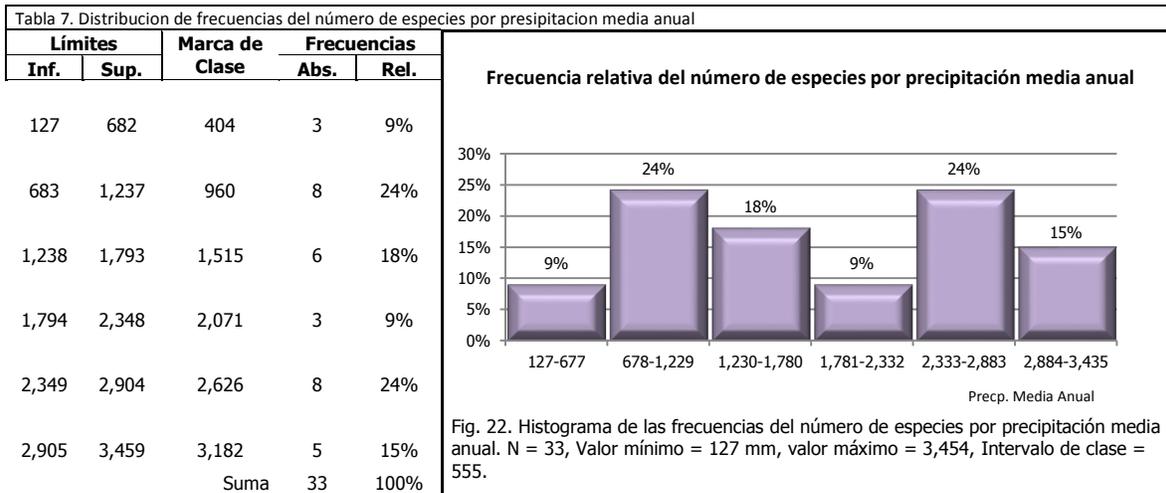


Figura 21. Geoferencia de la especies de *Americanura* y *Palmanura* sobre mapa de precipitación media anual para México y Centro América.



Se observan dos grupos con el 24% de la especies, el primero en un intervalo de precipitación entre 683 y 1,237 mm, conformado con las especies de *A. macgregori*, *A. mexicana*, *A. unguimitl*, *A. castillorum*, *A. imitator*, *A. sotanophila*, *P. primigenia*, *P. normae*; el segundo, entre 2,349 y 2,904 mm lo integran *A. guatemalteca*, *A. izabalana*, *A. medellini*, *A. sp nov.*, *P. curta*, *P. lacandona*, *P. quetzalae*, *P. saham*. En un tercer y cuarto grupo corresponden al 18% cuya marca de clase es de 1,515 mm se agrupan *A. interrogator*, *A. iztac*, *A. prima*, *P. colotlipa*, *P. matildae*, *P. mirabilis*; *A. basseti*, y el 15% con 3,182 mm con *A. castagnorum*, *A. palaciosi*, *A. sardinensis*, *A. setafoliacea*.

Tabla 8. Reagrupación de especies por marcas de clase de altitud, temperatura y precipitación.

Gpo.	Especies	Altitud (m snm)	Temperatura (°C)	Precipitación (mm)
1	<i>Americanura basseti</i>	313	25	3,182
	<i>Americanura castagnorum</i>	313	25	3,182
	<i>Americanura sardinasis</i>	313	25	3,182
	<i>Americanura setafoleacea</i>	313	25	3,182
2	<i>Palmanura colotlipa</i>	921	25	1,515
	<i>Palmanura mirabilis</i>	921	25	1,515
3	<i>Americanura guatemalteca</i>	921	25	960
	<i>Americanura medellini</i>	921	25	960
	<i>Palmanura lacandona</i>	921	25	960
	<i>Palmanura normae</i>	921	25	960
4	<i>Americanura izabalana</i>	313	25	960
	<i>Palmanura curta</i>	313	25	960
	<i>Palmanura saham</i>	313	25	960
5	<i>Americanura castillorum</i>	921	20	960
	<i>Americanura unguimitl</i>	921	20	960
6	<i>Americanura</i> sp nov.	313	20	960
	<i>Palmanura primigenia</i>	313	20	960

### Clave para la identificación de especies de *Americanura*

1. Tubérculos dorso-internos en el segundo segmento torácico con 3 sedas. . . . . 2  
     Tubérculos dorso-internos en el segundo segmento torácico con menos de 3 sedas. . . . . 12
2. Seda cefálica A ausente. . . . . 3  
     Seda cefálica A presente. . . . . 7
3. Tubérculo torácico DL con 2 sedas. . . . . *A. palaciosi* Paniagua-Nucamendi, 2012  
     Tubérculo torácico DL con 3 sedas. . . . . 4
4. Tubérculo cefálico dorso-externo con 2 sedas. . . . . *A. medellini* Palacios-Vargas & Rios, 1996  
     Tubérculo cefálico dorso-externo con 3 sedas. . . . . 5
5. Tubérculo ocular con menos de 3 sedas. . . . . 6  
     Tubérculo ocular con 3 sedas. . . . . *A. sardinasis* Palacios-Vargas *et al.*, 2009b

6. Tubérculo ocular con 1 seda. . . . .	<i>A. macgregori</i> Cassagnau & Palacios-Vargas, 1983	
Tubérculo ocular con 2 sedas. . . . .	<i>A. iztac</i> Palacios-Vargas <i>et al.</i> , 2009b	
7. Tubérculo cefálico dorso-externo con 2 sedas. . . . .		8
Tubérculo cefálico dorso-externo con 3 sedas. . . . .		9
8. Tubérculo ocular con 3 sedas; unguis con 1 diente. . .	<i>A. unguimitl</i> Palacios-Vargas & Najt, 1986	
Tubérculo ocular con 2 sedas; unguis sin diente. . .	<i>A. castillorum</i> Palacios-Vargas & Najt, 1986	
9. Tubérculo dorso-externo y dorso-lateral del segundo segmento abdominal con 2 sedas; ojos 2+2. . . . .		10
Tubérculo dorso-externo y dorso-lateral del segundo segmento abdominal con 3 sedas; ojos ausentes. . . . .	<i>A. nova</i> Christiansen & Reddell, 1986	
10. Sedas del cuerpo barbuladas; tubérculo dorso-lateral del cuarto segmento abdominal con seda. . . . .		11
Sedas del cuerpo lisas; tubérculo dorso-lateral del cuarto segmento abdominal sin seda. . . . .	<i>A. prima</i> Cassagnau & Palacios-Vargas, 1983	
11. Tubérculos dorso-lateral y lateral del cuarto segmento abdominal fusionados. . . . .	<i>A. imitator</i> Cassagnau & Palacios-Vargas, 1983	
Tubérculos dorso-lateral y lateral del cuarto segmento abdominal no fusionados. . . . .	<i>A. mexicana</i> Cassagnau, 1983	
12. Tubérculo dorso-interno del segundo segmento torácico con solo 1 seda. . . . .		13
Tubérculo dorso-interno del segundo segmento torácico con 2 sedas. . . . .		20
13. Seda cefálica ausente. . . . .		14
Seda cefálica presente. . . . .		17
14. Tubérculo ocular con 1 seda. . . . .		15
Tubérculo ocular con 2 sedas. . . . .		16
15. Tubérculos dorso-lateral del segundo y tercer segmento torácico con 1 seda; tubérculo lateral en el primero y segundo segmento abdominal con 2 sedas. . . . .	<i>A. guatemalteca</i> Cassagnau & Palacios-Vargas, 1983	

- Tubérculos dorso-lateral del segundo y tercer segmento torácico con 2 sedas; tubérculo lateral en el primero y segundo segmento abdominal con 2 sedas. . . . .  
. . . . . *A. castagnorum* Palacios-Vargas *et al.*, 2009b
16. Tubérculo dorso-lateral del primer y segundo segmento abdominal con 1 seda; tubérculo dorso-lateral del segundo y tercer segmento torácico con 1 seda. . . . .  
. . . . . *A. setafoleacea* Cassagnau & Palacios-Vargas, 1983
- Tubérculo dorso-lateral del primer y segundo segmento abdominal con 2 sedas; tubérculo dorso-lateral del segundo y tercer segmento torácico con 3 sedas. . . . .  
. . . . . *A. basseti* Palacios-Vargas *et al.*, 2009b
17. Tubérculo ocular con 3 sedas. . . . . *A. bara* Christiansen & Reddell, 1986
- Tubérculo ocular con 2 sedas. . . . . 18
18. Tubérculo dorso-lateral del segundo y tercer segmento torácico con 2 sedas. . . . . 19
- Tubérculo dorso-lateral del segundo y tercer segmento torácico con 3 sedas. . . . .  
. . . . . *A. interrogator* Cassagnau & Palacios-Vargas, 1983
19. Tubérculo lateral del segundo y tercer segmento torácico con 2 sedas. . . . .  
. . . . . *A. banksi* Cassagnau & Palacios-Vargas, 1983
- Tubérculo lateral del segundo y tercer segmento torácico con 3 sedas. . . . .  
. . . . . *A. sotanophila* Cassagnau & Palacios-Vargas, 1983
20. Tubérculo ocular con 1 sola seda; tubérculo del tercer segmento abdominal y/o cuarto segmento abdominal algunas veces fusionados. . . *A. izabalana* Palacios-Vargas & Rios, 1996
- Tubérculo ocular con 2 sedas; tubérculos del tercer segmento abdominal y/o cuarto segmento abdominal no fusionado. . . . . *A. janssensii* Palacios-Vargas *et al.*, 2009

## Discusión de resultados

En un primer intento por reconstruir la filogenia de *Americanura*, la búsqueda heurística dio un árbol de consenso estricto (Figs. 10 y 11) a partir de 26 árboles con un IC=46 e IR=56.

Es el nodo 2 con seis sinapomorfías (**17:0>1**, **76:1>2**, **78:0/1>2**, **92:1>0**, **94:0/1>2**, **156:0>1**) el que sustenta los taxones terminales de *Americanura* (exceptuando *A. bara*), con cambios consistentes en la desaparición de la seda cefálica C, el incremento a dos microsedas y la desaparición de macrosedas en el tubérculo dorso-lateral del Th-II y Th-III, y la aparición de una microseda en el tubérculo dorso-externo del Abd-IV.

Todas las especies del grupo externo (*outgroup*) ocupan una posición basal excepto *P. primigenia* que queda entre los taxones terminales de *Americanura*, estrechamente relacionada con *A. guatemalteca* en el nodo 13 sustentado con 17 cambios de estados de carácter, de los cuales 5 son homoplásicos (98:1>2, 130:2>1, 131:2>0, 133:1>3, 137:1>3,) 12 sinapomórficos (**63:1>2**, **69:1>2**, **73:1>2**, **77:1>2**, **85:1>2**, **89:1>2**, **93:1>2**, **101:1>3**, **105:1>3**, **109:1>3**, **117:1>3**, **121:1>3**). Las homoplasias se dieron sobre el número de microsedas en el tubérculo lateral de Th-III y Abd-II; en el tercer segmento torácico las sedas aumentaron a dos y en el segundo segmento abdominal disminuyeron a una, en este tubérculo lateral de Abd-II también se definen microsedas barbuladas únicas a partir de la presencia combinada de lisas y barbuladas; por último, la aparición de macrosedas palmeadas a partir de barbuladas en los tubérculos dorso-interno y dorso-externo del Abd-III. Por otro lado, todos los estados derivados compartidos plesiomórficos, se refieren a la aparición de macrosedas palmeadas a partir de las barbuladas en los tubérculos dorso-internos en Th-II, Th-III, Adb-I y Abd-II; los dorso-externos en Th-I, Th-II, Th-III, Adb-I y Abd-II; y dorso-lateral en Th-II, Th-III y Abd-I.

Las características del nodo 13, para definirse como especie en esta posición a *P. primigenia* le requirió el mayor número de cambios (33) que cualquier otra especie en el cladograma; de estos cambios, sólo 11 son apomórficos (**7:1>2**, **13:1>2**, **16:1>2**, **32:1>2**, **35:1>2**, **40:1>2**, **47:1>2**, **125:1>3**, **141:1>3**, **151:1>3**, **155:1>3**)

consistentes en la adquisición de macroседas palmeadas a partir de barbuladas de las siguientes sedas cefálicas F, A, B, OCm, OCp, Di1, De1 y en los tubérculos DL de Abd II y III, Di y De en el Abd-IV; las 22 restantes corresponden a homoplasias. A pesar de haber realizado varias búsquedas heurísticas bajo distintos parámetros y modificación de caracteres, la topología variaba muy poco y *P. primigenia* siempre quedaba entre las *Americanura*, de tal forma que la posición de *P. primigenia* resulta cuestionable.

A partir del nodo 7 (Bootstrap=77) sustentado con 8 cambios de estado de carácter (6 plesiomórficos, 2 homoplásicos) hay una primera politomía cuyas ramas terminales contienen 6 taxones sin resolver (*A. imitator*, *A. isabalana*, *A. iztac*, *A. janssensii*, *A. magregori* y *A. palaciosi*). Las novedades evolutivas en este nodo son la ausencia de Oca y el cambio de forma lisa a barbulada en microседas cefálicas Di-2 y De-2 y en las microседas del tubérculo De del Th-II y Th-III, la reducción de 8 a 6 microседas en L+So (**27:0>1**, **43:0>1**, **49:0>1**, **58:8>6**, **75:0>1**, **91:0>1**); los cambios homoplásicos son la ausencia de la seda cefálica Di2 en De y la disminución de macro y microседas en L+So (41:0>1, 60:0>1).

El área que delimita la ubicación de estas seis especies de la primera politomía es muy grande, va desde los 9° a 19° latitud norte y 83° a 99° longitud oeste, con altitudes entre los 187 y 3,650 m snm. Si acaso por su cercanía, solo *A. macgregori*, *A. imitator*, y *A. iztac* pueden tener una afinidad geográfica ya que se encuentran en los 19° Lat. Nte., 99° Log Ote., entre los 2,525 y 3,650 m snm.

La segunda politomía con un valor Bootstrap de 53, contiene tres taxones sin resolver (*A. castagnorum*, *A. sp. nov.* y *A. setafoleacea*) y se sustenta en los siguientes 8 cambios homoplásicos en el tórax y abdomen (78:2>0, 94:2>0, 98:2>1, 99:1>2, 110:1>0, 126:1>0, 142:1>0, 189:2>3): la disminución de 2 a 1 microседа en DL del Th-II y L del Th-III, la ausencia de microседа en DL del Th-III y, la adquisición de microседas mixtas (barbuladas y lisas) en el tubérculo L del Th-III; en los segmentos abdominales I a III la desaparición de microседas en el tubérculo DL y el aumento de 2 a 3 macroседas lisas en Abd-VI.

Por más optimista que pueda resultar el árbol de consenso estricto de la Fig. 10, vale la pena considerar que el número de pasos reales fue mayor que lo esperado, dado

que la homoplasia relativa (IC) que se obtuvo fue del 46%, considerando que el máximo valor óptimo con cero homoplasias es de 1; por otro lado, el número de cambios de estados que ocurrieron en los nodos internos dio un IR=59.

En virtud de que el cladograma de las Figs. 12 y 13, no presentan politomías, a continuación sólo se describen las características y propiedades de los nodos:

- Nodo 4, con un Bootstrap de 16%, se sustenta en la desaparición de la seda C; este único cambio homoplásico requirió cinco pasos con un IC=66 e IR= 93, soporta a *A. medellini*, *A. prima*, *P. wilsoni*, *P. ieti*.

De acuerdo al cladograma de área y a los datos de ubicación geográfica en el apéndice IX, las tres primeras especies se ubican en un área geográfica que va desde los 16° Lat. Nte. 90° Long. Ote. hasta los 20° Lat. Nte., 98° Long. Ote., en un intervalo altitudinal entre 900 y 1,400 m.s.n.m. Dentro de un intervalo de temperatura media anual y precipitaciones son entre 20 y 30 °C, con y 2,000 y 3,000 mm (Fig. 19 y 21).

- Nodo 10 con un Bootstrap=13%, sustenta la pérdida de una microsedas en DL de Th II en 7 pasos con un IC=28 e IR=66; y la transformación de una microsedas lisa en barbulada que requirió 2 pasos con un IC=50 e IR=50, incluye a las especies *A. palaciosi*, *A. imitator*, *A. mexicana* y *A. nova*.

Excepto *A. nova* que se encuentra a 1,940 m snm las otras tres se encuentran en altitudes mayor o igual a los 3,000 m snm (Apéndice IX), su ubicación queda circunscrita en un área geográfica que va desde los 9° Lat. Nte. 83° Long. Ote. hasta los 23° Lat. Nte. 99° Long. Ote. Correlacionando con los mapas de las figuras 19 y 21, la temperatura y precipitación medias anuales se encuentran en el orden de los 20 °C y 2,500 mm.

- Nodo 19 con un Bootstrap=38%, se sustenta en la presencia de dos formas de microsedas (lisas y barbuladas) en el tubérculo lateral de Th II y III requirió de 5 y 7 pasos respectivamente (IC=40, IR=70; IC=28, IR=50); así como la presencia de macrosedas lisas y barbuladas en el tubérculo DL de Abd IV que requirió de 9

pasos con un IC=33 e IR=60, incluye a las especies *A. castagnorum*, *A. guatemalteca*, *A. setafoleacea*.

Estos tres cambios de estados de carácter homoplasidos relacionan especies con altitudes de 10 a 1,000 m.s.n.m., ubicados en un área delimitada entre 9° Lat Nte. 80° Long. Ote hasta 18° Lat. Nte. 95° Long. Ote. De acuerdo a los patrones de colores de las figuras 19 y 21, la temperatura media anual fluctúa entre los 20 y 30 °C y la precipitación entre los 2,000 y 3,000 mm.

- Nodo 23 con un Bootstrap de 100 tiene el mayor número de homoplasias, la mayoría en la presencia e incremento de macrosetas. El cambio de la seda G de lisa a barbulada requirió de 6 pasos con un IC y IR=16; la presencia de dos sedas en el tubérculo cefálico De, con 2 pasos y un IC=50 e IR=0; el incremento en el número de macrosetas en los tubérculos Di de Th II y III y Abd I, II, IV y V, obtuvieron respectivamente los siguientes pasos e índices IC/IR: 2/50/66, 2/50/66, 3/33/33, 2/50/50, 2/50/50, 2/50/50; aumento de macrosetas en el tubérculo dorso-externo de los tres primeros segmento del tórax y abdomen (N° de pasos/IC/IR: 3/33/33, 4/50/33, 4/50/33, 2/50/50, 2/50/50, 2/50/50), así como en el DL del Th II, Th III y del Abd I al III (N° de pasos/IC/IR: 11/18/47, 10/20/50, 3/33/50, 3/33/50, 4/25/40, 3/66/50). Incluye dos especies: *A. castillorum* y *A. unguimitl*, geográficamente ambas especies están muy relacionadas, las dos se encuentran a una altitud de 1,120 m snm en los 23° Lat. Nte 99° Long. Ote. De acuerdo a la geo-referenciación en los mapas de las figuras 19 y 20 la temperatura y precipitación medias anuales están en el orden de los 20 y 30 °C y de 2,000 a 3,000 mm. Respectivamente.
- Nodo 25 (Bootstrap de 32%), con un solo cambio homoplásico en la presencia de macrosetas lisas y barbuladas requirió de 7 pasos con IC=42 e IR=50. Incluye *A. interrogator* y *A. sotanophila*, especies relacionadas por una única homoplasia, geográficamente muy distantes y separadas latitudinalmente por una diferencia de 1,250 m snm.

Para tener una referencia de nuestra hipótesis, donde *Americanura* y *Palmanura* son grupos monofiléticos hermanos, se agregaron los caracteres 192 y 193, forzando la

separación de las dos especies en grupos monofiléticos hermanos a partir de la ponderación de los caracteres, obteniendo así un cladograma hipotético de dicha monofilia (Fig. 15). En esta ocasión fue *S. austriaca* la que quedó más relacionada con *Americanura* que con cualquiera de las especies de *Palmanura* o del grupo externo, si por otro lado consideramos las transiciones del apéndice VIII, *Americanura* habría experimentado mayores cambios que *Palmanura*, con respecto al estado plesiomórfico.

## DISCUSIÓN

En el 2009, Palacios-Vargas, García-Barros y Simón-Benito hicieron una reconstrucción filogenética de *Palmanura* a partir de caracteres morfológicos, mediante diversos enfoques basados en parsimonia; sus resultados no fueron contundentes debido al bajo apoyo en la mayoría de las ramas del cladograma, concluyendo en que *Americanura* y *Palmanura* no representaban un conjunto monofilético, sugiriendo que se realizaran más análisis en los que se incluyeran el mayor número posible de especies del grupo externo.

A partir de los resultados, es por demás evidente cuan relativo resultan las topologías de un cladograma dependiendo del número de caracteres y especies utilizadas; si bien el primer cladograma (Fig. 10) con bajos índices de consistencia y retención (46 y 59 respectivamente) no fue consistente para resolver la monofilia de *Americanura*, al agregar más caracteres y especies de *Palmanura* a la matriz de datos, se obtuvo un único cladograma (Fig. 12) con índices de consistencia y retención igualmente bajos (43 y 69 respectivamente), en el que todas las especies de *Americanura* y *Palmanura* conforman un único grupo monofilético.

En el primer intento por reconstruir la filogenia de *Americanura*, el árbol de consenso estricto (Fig. 10) tuvo un número de pasos mayor a los esperados, de tal forma que su homoplasia relativa fue muy baja (IC=46%) si consideramos que el máximo valor óptimo con cero homoplasias es de uno. El número de cambios de estados en los nodos internos tuvo un valor IR no muy favorable (59%). Los caracteres que sustentan a la mayoría de las especies de *Americanura* (exceptuando *A. bara*) son seis sinapomorfías

(**17:0>1**, **76:1>2**, **78:0/1>2**, **92:1>0**, **94:0/1>2**, **156:0>1**) que representan cambios consistentes en la desaparición de la seda cefálica C, el incremento a dos microsedas y la desaparición de macrosedas en el tubérculo dorso-lateral del Th-II y Th-III, y la aparición de una microseca en el tubérculo dorso-externo del Abd-IV.

*A. bara* quedó fuera del nodo 2 bajo una perspectiva más plesiomórfica relacionada con *P. ieti* en un taxón terminal no resuelto, justificada por la no disposición de los caracteres y estados de carácter de los tubérculos laterales del tórax y abdomen, dado que no se contó con el material tipo, la descripción es breve e incompleta y el dibujo poco claro. Estos caracteres son indispensables para su inclusión en el clado de las especies de *Americanura*.

En la clave dicotómica (Fig. 23), las especies están agrupadas de acuerdo a sus semejanzas y/o diferencias morfológicas, pudiendo haber más de una clave con diversas estructuras y jerarquías; de tal forma que, la relación entre las especies, sin perder su individualidad, dependerá de cómo se estructure dicha clave, pero como se muestra a continuación, la taxonomía y la filogenia son discrepantes, toda vez que, hasta ahora la taxonomía emplea los caracteres morfológicos presentes y visibles al margen de su hipotética filogenia. Aunque para ésto, Deharveng (1989) recomienda ser cautelosos, antes de tomar cualquier decisión taxonómica basada en los resultados de un análisis filogenético, sobre todo que la afectación de las homoplasias sobre los géneros resulta algo muy frecuente durante la evolución.

No obstante el uso de la morfología para agrupar taxonómicamente a las especies, el resultado del análisis filogenético puede complementarlo desde el hipotético origen de las mismas, esto es que, al revisar la clave para identificación de especies del género, *Americanura*, *A. palaciosi*, *A. medellini*, *A. sardinasensis*, *A. macgregori*, y *A. iztac* están relacionadas por poseer tres sedas en el tubérculo Di Th-II y la ausencia de la seda cefálica A, pero al comparar con los cambios de estados de carácter en el cladograma de la figura 10, *A. castillorum* y *A. unguimitl*, adquieren las tres sedas del tubérculo Di Th-II como una homoplasia en el nodo 12, mientras que la pérdida de la seda cefálica A es un estado de carácter homoplásico específico para *A. bara*, *A. medellini*, *A. sardinasensis*, *A. iztac*, *A. macgregori*, *A. palaciosi*, *A. basseti* y *A. castagnorum*. Si lo vemos desde la

perspectiva filogenética, tres de las cinco especies en cuestión (*A. palaciosi*, *A. macgregori*, *A. iztac*) pertenecen a un clado sin resolver, sustentado por caracteres del nodo siete ya descrito, que a su vez comparten las sinapomorfías y homoplasias de los nodos a los que pertenecen *A. medellini* y *A. sardinaensis* y a los que de alguna forma están anclados.

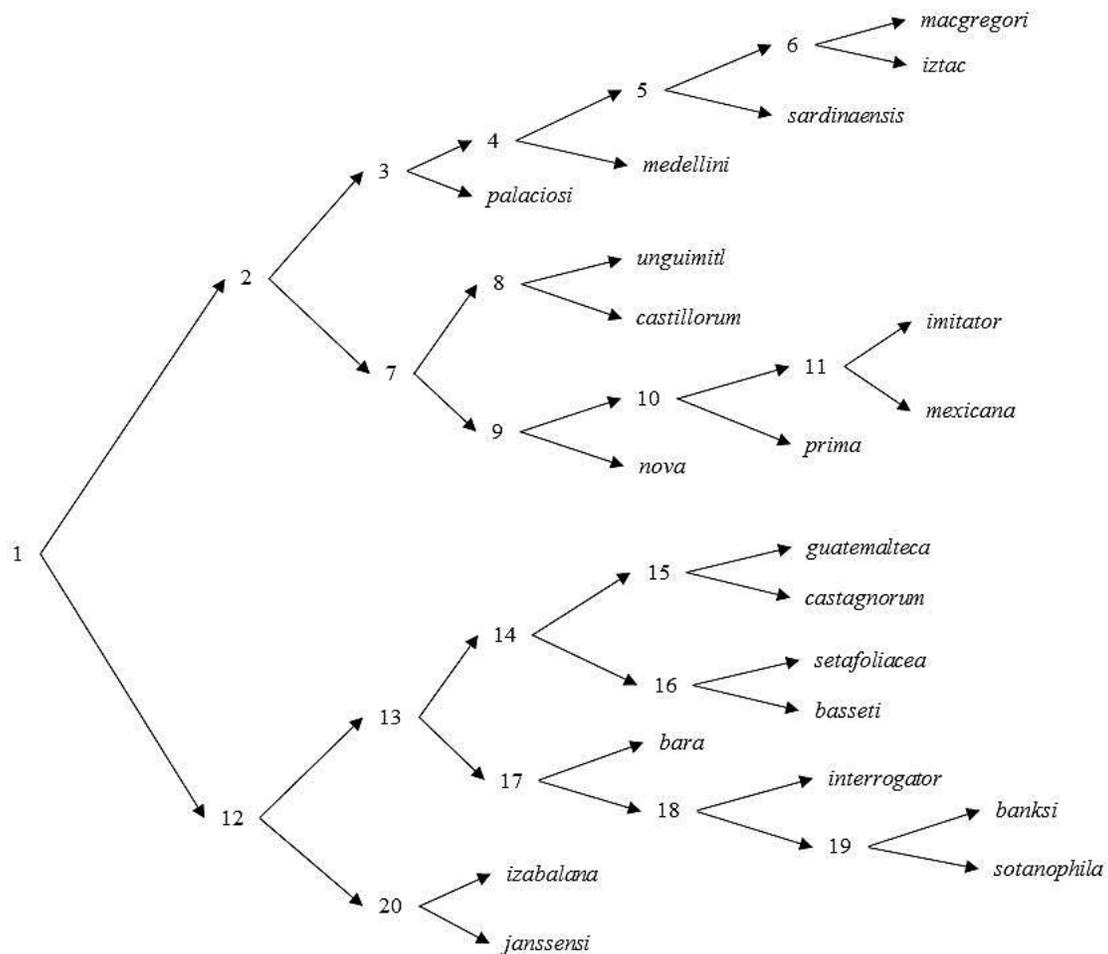


Figura 23. Dicotomía de la clave para la identificación de especies del género *Americanura*.

En el segundo análisis, al incorporar las especies que Palacios-Vargas *et. al.* (2009a) trabajaron en la reconstrucción filogenética de *Palmanura*, se obtuvo un único árbol (Figs. 13 y 14) con una mejor resolución para todas las especies; *A. bara* siguió

ocupando su posición basal atribuible a las razones antes descritas; *P. primigenia* continuó en una posición distal del cladograma pero ahora relacionada con *P. schwsteri* en lugar de *A. guatemalteca*. No obstante, ambos géneros (*Americanura* y *Palmanura*) no se definieron como dos grupos monofiléticos independientes, ni como grupos hermanos miembros de un mismo linaje; contrariamente a lo esperado, *Americanura* y *Palmanura* formaron un continuo, como si ambos grupos de especies pertenecieran un solo género y que sólo en su conjunto integraban un grupo monofilético.

De las 39 especies (22 *Americanura*, 14 *Palmanura*, 1 *Neanura*, 1 *Sensillanura*, 1 *Paranura*), *A. bara*, *A. medellini* y *A. prima* quedaron fuera del grupo de *Americanura*, en su mayoría se definen a partir del nodo cinco; las dos últimas de estas tres especies están más relacionadas con *P. ieti* y *P. wilsoni* bajo las características descritas para el nodo 4; *A. bara*, continúa excluida y más próxima al estado plesiomórfico, ya que después de *S. austriaca*, se relaciona en segundo lugar con *N. muscorum*.

El haber obtenido un cladograma en el que *Americanura* y *Palmanura* conformen un grupo monofilético puede tener ciertas premisas, como:

1) Análisis filogenético heurístico y parsimonioso, en pos de encontrar las relaciones de proximidad evolutiva entre las distintas especies, reconstruyó una hipotética historia de su diversificación a partir de la probabilidad de cambio en caracteres independientes, que a partir de la constante correlación entre ellos Cassagnau (1977) infiere el aislamiento reproductivo.

2). Al margen de los intuitivos criterios con los que se asocian taxonómicamente las especies, Nona sólo analizó un conjunto de datos pertenecientes a entidades biológicas sin saber que taxonómicamente se trataba de especies de dos géneros distintos;

3). *Americanura* y *Palmanura* fueron creados de forma artificial a partir de la homología de caracteres, con la intención de establecer una taxonomía sistemática coherente sin perjuicio de la realidad biológica y filogenética (Cassagnau, 1977); sin embargo para este análisis, las características con las que se definieron los dos géneros (Tabla 3) no fueron determinantes para definir una filogenia independiente y la hermandad entre ambos grupos, como se podría esperar en el cladograma de la figura 15.

4). De las características (Tabla 3) con las que se describen los géneros de *Americanura* y *Palmanura* sólo se consideraron aquellas que eran distintivas, particulares y únicas, excluyendo las compartidas, cualitativas y ambiguas o inconsistentes; Por ejemplo: decir que *Palmanura* son de talla pequeña, lo vuelve relativo; la referencia de presencia o ausencia de pigmentos en las corneolas de *Americanura* contra las pigmentadas de *Palmanura* vuelve a este carácter ambiguo no excluyente, ya que pueden haber *Americanura* que compartan la presencia de pigmentos con *Palmanura*.

Con respecto a la caracterización de los géneros, Cassagnau (1983) plantea que cuanto más similitudes hay al inicio del linaje es más probable que ocurra un cambio cladístico con especial prioridad en los caracteres de los géneros, mientras que la aparición tardía de los caracteres a menudo es un criterio para la confirmación de subgéneros o subespecies, cuya estabilización queda sometida al largo tiempo.

A pesar de la conveniencia que dan las tablas quetotaxicas al colocar los criterios morfológicos en el mismo plano, Cassagnau (1977) admite que no necesariamente reflejan la relación filogenética de las especies, pero que son de importancia para establecer y ajustar los linajes. En vista de esto, la mayoría de los caracteres y los estados de carácter incluidos en este trabajo partieron de tablas quetotaxicas, bajo la hipótesis de pertenecer a dos de tres géneros (*Americanura* y *Palmanura*) que conforman el linaje Sensillanurini (Cassagnau, 1983); pero que, de acuerdo a nuestros resultados, estos no fueron suficientes ni determinantes para definir a los dos géneros como grupos hermanos independientes, brindando la oportunidad de una revisión y/o unificación taxonómica de ambos géneros, concordantes a una monofilia en la que *Americanura* y *Palmanura* son un solo grupo monofilético.

Si bien las variaciones en la ubicación, la desaparición o la diferenciación de sedas, que para Cassagnau (1977) ofrecen ciertas garantías como caracteres no adaptativos, con la mínima posibilidad de aparecer de forma independiente varias veces durante la evolución, por considerarelos una consecuencia indirecta de la segregación y diferenciación genotípica que mejor refleja los linajes, dada el forzado árbol (Fig. 15) a partir de la ponderación de dos caracteres, resultaría conveniente considerar la inclusión de los caracteres que él establece como criterios morfológicos: estructuras de la piel y

apéndices, la estructura de los granos tegumentarios, el tamaño del cuerpo y el tamaño relativo de los segmentos, forma y fusión de los segmentos, el desarrollo de los lóbulos o de la expansión lateral, el color de fondo y la disposición de los puntos, la distribución de grano fino de los pigmentos, los tubérculos tegumentario, la estructura del grano primario y secundario de la cutícula y la diferenciación de las diversas regiones del cuerpo, apófisis, espinas, protuberancias quitinosas; órganos sensoriales: sedas sensoriales y organitos del 3er y 4to artejo antenal, sedas sexuales, de tergitos, post-antenal y corneolas.

Si bien la morfología no deja de ser un fenotipo, no está por demás obviar el peso que un análisis molecular tendría, no sólo para definir la monofilia de los grupos, sino incluso la confirmación estado plesiomórfico en colémbolos a partir de la coalescencia.

## CONCLUSIONES

La reconstrucción filogenética del género *Americanura*, a partir de datos morfológicos, dio indicios de ser un grupo monofilético. La topología del primer cladograma (Fig. 10) muestra a *Americanura* como un grupo monofilético con bajos índices de Consistencia y de Retención, que agrupa a la mayoría de la especies, esta monofilia fue confirmada con el cladograma de la figura 12.

No se obtuvieron señales de que *Americanura* y *Palmanura* sean grupos hermanos, en el primer cladograma (Fig. 10) *P. primigenia* se ubicó en la misma rama que *Americanura* en una posición apical del árbol; al incluir al resto de las especies de *Palmanura* (Fig. 12), éstas se ubicaron de igual forma en la misma rama de *Americanura*, distinto a los esperado en cladograma de la figura 15.

Con respecto a la relación con *Sensillanura* y *Paranura*, *Americanura* pertenece a una rama independiente que se divide a partir del nodo 2 (Fig. 10).

## LITERATURA CITADA

- Bauer, T. 1985. Beetles which use a setal trap to hunt springtails: the hunting strategy and apparatus of *Leistus* (Coleoptera, Carabidae). *Pedobiologia* **28**, 275–287
- Bellinger, P. F., Christiansen, K. A. & Janssens, F. 1996-2013. Checklist of the Collembola of the World. <http://www.collembola.org> 28-Feb-2013.
- Burges, A. & F. Raw. 1971. *Biología del Suelo*. Ediciones Omega. 596 pp.
- Cassagnau, P. 1971. La phylogénie des Collemboles a la lumière des structures endocrines rétro-cérébrales. I Simposio Internacional Zoolfilogenia, 14-17 Octobre 1969. Universidad de Salamanca: 333-349.
- Cassagnau, P. 1972. Un Collembole adapté à la predation: *Cephalotoma grandiceps* (Reuter). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 2: 5-12.
- Cassagnau, P. 1977. Quelques problèmes relatifs aux critères spécifiques et à la notion d'espèce chez les collembolles. In Bocquet, C. 19. Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. Société zoologique de France. Tome II: 57-93.
- Cassagnau, P. 1978. Nouveaux critères pour un redécoupage phylogénétique des collemboles Neanurinae (S. Massoud 1967). *Academia delle Scienze di Siena de Fisiocritici*. First International Seminary on Apterygota: 115-132.
- Cassagnau, P. 1982. Sur les Neanurinae primitifs suceurs et les lignées que en dérivent (Collembolles). *Travaux du Laboratoire d'Ecobiologie des Arthropodes Edaphiques*, 3 (3): 1-11.
- Cassagnau, P. 1983. Un nouveau modèle phylogénétique chez les Collemboles Neanurinae. *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 13(1): 3-27.
- Cassagnau, P. 1988. Les collemboles Neanurinae des massifs du sud de l'Inde et de Ceylan. *Travaux du Laboratoire d'Ecobiologie des Arthropodes Edaphiques*, Toulouse, 5: 21-51.

- Cassagnau P. & J. G. Palacios-Vargas. 1983. Contribution à l'étude des collemboles Neanurinae d'Amérique Latine. Travaux du Laboratoire d'Ecobiologie des Arthropodes Edaphiques, Toulouse, 4:1-16.
- Castaño-Meneses, G. 2005. Catálogo de los colémbolos (Hexapoda: Collembola) de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. Revista Mexicana de Biodiversidad, 76: 107-108.
- Castaño-Meneses, G., J. G. Palacios-Vargas y L. Q. Cutz-Pool. 2004. Feeding habits of Collembola and their ecological niche. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología, 75: 135-142.
- Christiansen, K. & P. Bellinger. 1980. The Collembola of North America North of the Rio Grande, Grinnell College, Iowa, 1322 pp.
- Christiansen, K. & J. R. Reddell. 1986. The cave collembolan of Mexico. Texas Memorial Museum, Speleological Monograph, 1: 127-162.
- Cuéllar C., J. L. 1998. Contribución al conocimiento de los Sminthuridae (Collembola: Symphypleona) de México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 82pp.
- D'Haese, C. A. 2002. Were the first springtails semi-aquatic? A phylogenetic approach by means of 28S rDNA and optimization alignment. Proceedings of the Royal Society Biologica, Sciences, 269(1496): 1143-1151.
- D'Haese, C. & W. M. Weiner. 1998. A review of *Willemia buddenbrocki* group (Collembola, Poduromorpha, Hypogastruridae) with cladistic analysis. Journal of Natural History 32: 969-986.
- Deharveng, L. 1981. La chetotaxie dorsal de l'antenne et son intérêt phylogenetique chez les Collemboles Neanuridae. Nouvelle Revue d'Entomologie, 11: 3-13.
- Deharveng, L. 1982 Contribution a la connaissance taxonomique et phylogénétique des Neanuridae. 1. Le genre *Rusekella* n.g. et ses implications phylogénétiques. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse, 118: 235-251.

- Deharveng, L. 1983. Morphologie évolutive des Collemboles Neanurinae en particulier de la lignée néanuriénne. Travaux du Laboratoire d'Ecobiologie des Arthropodes Edaphiques, 4(2): 1-6.
- Deharveng, L. 1989. The problema of homoplasies in neanurinae (insecta: collembola): microcomputer assisted phylogeny of the genus *deutonura*. 3er. International seminar on apterygota. R. Dallas editor, 183-193.
- Deharveng, L. & A. Bedos. 1991. Taxonomy and cladistic analysis of the Thai species of *Friesea* Dalla Torre 1895 (Collembola, Neanuridae). Tropical Zoology Journal, 4: 287-315.
- Deharveng, L. & W. M. Weiner. 1984. Collemboles de Corée du Nord. III - Morulinae et Neanurinae, Toulouse, Travaux Laboratoire Ecobiologie des Arthropodes Edaphiques, 4: 1-64.
- Delamare-Deboutteville, C. 1951. Microfaune du sol. Des pays tempérés et tropicauax. Vie et Milieu, Suppl., 1: 360 pp.
- Denis, J. R. 1931. Collemboles de Costa Rica avec une contribution au species de l'orde. Contributio alla conoscenza del "MICROGENTON" di Costa Rica, II., Bulletino del Labortorio di Zoologia Generale e Agraria de Portici, 25: 111-120.
- Duman-Scheel, M. & N. H. Patel. 1999. Analysis of molecular marker expression reveals neuronal homology in distant related arthropods. Jornal of cell Science. 126(11): 2327-2334.
- Giribet, G. & G. D. Edgecombe. 2012. Reevaluating the Arthropod Tree of Life. Annual Review of Entomology, 57: 167-186.
- Giribet, G. & G. D. Edgecombe, J. M. Carpenter, C. A. D'Haese, S. C. Wheeler. 2004. Is Ellipura monophyletic? A combined analysis of basal hexapod relationships with emphasis on the origin of insects. Organisms, Diversity & Evolution, 4: 319-340

- Goloboff, P. A. 1999a. Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics*, 15(4): 415-428.
- Goloboff, P. A. 1999b. NONA ver. 2. Publicado por el autor Tucumán. Tucumán, Argentina. [Disponible en <http://www.cladistics.com>; descargado en febrero de 2013.
- Grimaldi, D. A. 2010. 400 million years on six legs: On the origin and early evolution of Hexapoda. *Arthropod structure & development*, 39(2-3):191-203
- Hölldobler, B. and E. O. Wilson. 1990. *The Ants* Springer, Berlin, 732 pp.
- Hopkin, S.P. 1997. *Biology of the springtails (Insecta: Collembola)*. Oxford University Press, Oxford.
- Jordana, R., Arbea J. I., Simon C. & Luciáñez M. 1997. *Collembola Poduromorpha*. En Ramos M. A., J. Alba., X. Bellés., J. Gosálvez., A. Guerra., E. Mcpherson., F. Martín., J. Serrano & J. Templado. Ed. Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), Fauna Ibérica Vol. 8. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, España, 807 pp.
- Karg, W., 1971. *Acari (Acarina) Milben, Unterordnung Anactinochaeta (Parasitiformes), Die freilebenden Gamasina (Gamasides), Raubmilben. Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise, Jena: Fischer, T 59: 475p. Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteil, Nr. 59, Jena: Gustav Fischer Verlag, 59: 475*
- Kitcher, P. 1984. *Species. Philosophy of Science Association*, 51: 308-333.
- Klingenberg, C. P. & N. A. Gidaszewski. 2010. Testing and Quantifying Phylogenetic Signals and Homoplasy in Morphometric Data. *Systematic Biology*, 59(3): 245-261.
- Kopuchian, C. & M. J. Ramírez. 2010. Behaviour of resampling methods under different weighting schemes, measures and variable resampling strengths. *The Willi Hennig Society. Cladistics*, Volume 26, Issue 1, 86-97pp.

- Lawrence, P. N. 1999. From Whence and Whither the Collembola? Evolution versus Taxonomy, Part 1, *Crustaceana*, 72: 1110-1122.
- Lee, B. H. 1985. Cladistic analysis of Neanuridae (Collembola) using character weighted and character unweighted approaches. *Korean Journal of Systematic Zoology*, 1: 3-20.
- Mayr, E. 1942 . Systematics and the Origin of Species. Columbia University Press, *from the view point of a zoologist*. New York. 315 pp.
- Mayr, E. et al.1953. Methods and Principles of Systematic Zoology. MacGraw-Hill Book Co., Inc. 328 pp.
- Morrone, J. J. y D. Espinosa. 1998. La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia (México)*, 49(3): 12-16.
- Massoud, Z. 1976. Essai te synthese sur la phylogénie des Collemboles. *Revista de Ecología y Biología de Suelo*, 13: 241-252.
- Najt, J. 1973. Algunos conceptos sobre la biología de los suelos como ciencia de muestreo tiempo. *IDIA, Supl.*, 29: 97-105.
- Nardi F., G. Spinsanti., J. Boore., A. Carapelli., R. Dallai & F. Frati. 2003. Hexapod Origins: Monophyletic or Paraphyletic [Collembola included] *Science*, 299: 1887-1889.
- Nixon, K. C. 2002. Winclada ver. 1.00.08, vers. 1.00.08. Publicada por el autor. Ithaca, Nueva York. [Disponible en <http://www.cladistics.com>; descargado en febrero de 2013]
- Palacios-Vargas, J. G. 1980. Problemas taxonómicos en Collembola debido a la variación intraespecífica. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México*, 23: 85-95.
- Palacios-Vargas, J. G. 1983. Catálogo de los colémbolos mexicanos, *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México*, 27: 61-76.

- Palacios-Vargas, J. G. & J. Najt. 1986. Collembola de la reserva de la Biosfera Mexicana, (I). Neanurinae. *Folia Entomológica Mexicana*, 68: 5-27.
- Palacios-Vargas, J. G. & G. Ríos. 1995. Two new species of *Americanura* (Collembola: Neanuridae) from Central America. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 68(4): 437-443.
- Palacios-Vargas, J. G., J. C. Simón Benito. 2009. Three New Species of *Palmanura* (Collembola: Neanuridae) from Latin America. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 82(3): 263-272.
- Palacios-Vargas, J. G., Castaño-Meneses, G. & Mejía-Recamier, B. 2000. Collembola Cap. 12, pp. 249-273. En: Llorente-Bousquets, J.E.; González-S., E. y Papavero, N. (Eds.). 2000. Biodiversidad, Taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. II. UNAM, México.
- Palacios-Vargas, J. G., E. García-Barros & J. C. Simón Benito. 2009a. Phylogeny of the genus *Palmanura* (Colembola: Neanuridae). *Cladistics*, 25: 1-15.
- Palacios-Vargas, J. G., J. C. Simón Benito & J. Paniagua. 2009b. New species of *Americanura* (Collembola: Neanuridae) from Latin America. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80: 431-443.
- Paniagua-Nucamendi, J. 2012. Especie nueva de *Americanura* (Collembola: Neanuridae) de Costa Rica. *Dugesiana*, 19(2): 87-90
- Porco, D. & L. Deharveng. 2009. Phylogeny of Collembola based on cuticular compounds: inherent usefulness and limitation of a character type, *Naturwissenschaften*, 96: 943-954
- Purrini, K. 1983. Soil invertebrates infected by microorganisms. In *New Trends in Soil Biology* (H.M. Lebrun et al., eds.) pp. 176-178., Louvain la Neuve: Dieu-Brichard.
- Rapoport, E. H. 1971. The geographical distribution of Neotropical and Antarctic Collembola. *Pacific insects monographs*, 25: 99-118.

- Rusek, J. 1998. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. *Biodiversity and Conservation*, 7: 1207-1219.
- Salmon, J. T. 1964. An index to the Collembola. *Royal Society of New Zealand*, 1(7): 71-144.
- Schott, H. 1896. North American Apterygogenea. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 6(2): 169-196.
- Timmermans M. J. T. N., D. Roelofs, J. Marien & N. M. Straalen. 2008. Revealing pancrustacean relationships: Phylogenetic analysis of ribosomal protein genes places Collembola (springtails) in a monophyletic Hexapoda and reinforces the discrepancy between mitochondrial and nuclear DNA markers. *BMC Evolutionary Biology*. 8: 83. The electronic version of this article is the complete one and can be found online at: <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/8/83>
- Uchida. H. 1971. Tentative key to the Japanese genera of Collembola in relation to the world genera of this order. 1. *The Science Reports of the Hirosaki University*, 18: 64-76.
- Vannier, G. 1973. Régulation du flux d'évaporation corporelle chez un Insecte Collembole vivant dans une atmosphère totalement desséchée. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences*, 277: 85-88
- Wiley, E. O. & B. S. Lieberman. 2011. *Phylogenetics: Theory and practice of phylogenetic systematics*. Second Edition, Wiley-Blackwell. New Jersey, 432 pp.
- Wiley, E. O. & R. L. Mayden. 2000. The evolutionary species concept. In: *Species Concepts and Phylogenetic Systematics. A Debate* (Q. D. Wheeler and R. Meier, eds.). Columbia University Press, New York: 70-89.
- Yosii. R. 1961. Phylogenetische Bedeutung der Chaetotaxie bei den Collembolen. *Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University*, 12: 1-37.

## APÉNDICES

### Apéndice I: Quetotaxia dorsal de *Americanura* y grupo externo

<b><i>Americanura banksi</i></b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	MB, m	F, G
Af	1	2	2MB	A, B
Oc	1	3	2MB, m	Oca, Ocm, Ocp
Di	1	1	MB	Di1
De	1	1	MB	De1
DL+L+So	1	11	4MB, M, 6m	
Nº Total	6	20		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	MB	MB	-
II	MB	MB +s	MB, mb, m +s	MB, 2mb
III	MB	MB +s	MB, mb, m +s	MB, 2mb
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	MB	MB +s	MB, m	MB, mb
II	MB	MB +s	MB, m	MB, mb
III	MB	MB +s	MB, m	MB, mb
IV	MB	2MB +s	2MB, 2m	
V	3MB +s			
VI	2MB, 2M, 3m			

<b><i>Americanura basseti</i></b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	MB, m	F, G
Af	1	1	MB	B
Oc	1	2	2MB	Ocm, Ocp
Di	1	1	MB	Di1
De	1	1	MB	De1
DL+L+So	1	8	5MB, mb, 2m	
Nº Total	6	15		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	MB	MB	-
II	MB	MB +s	MB, 2mb + s	MB, 2mb
III	MB	MB, mb +s	MB, 2mb + s	MB, mb, m
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	MB	MB, mb +s	MB, mb	MB, mb, m
II	MB	MB, mb +s	MB, mb	MB, mb, m
III	MB	MB, mb +s	MB, mb	MB, mb, m
IV	MB	2MB, mb +s	MB, 3mb, M	
V	2MB, mb +s			
VI	3MB, 2M, 2m			

<b>Americanura bara</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	M, m	F, G
Af	1	2	2M	C, B
Oc	1	2	2M	Oca, Ocm
Di	1	1	M	Di1
De	1	1	M	De1
DL+L+So	1	3	3M	
Nº Total	6	11		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	M	M	-
II	M	M +s	2M	?
III	M	M +s	2M	?
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	M	M +s	M	?
II	M	M +s	M	?
III	M	M +s	M, m	?
IV	M	M +s	2M, m	
V	3M	3M		
VI	5M, 2m			

<b>Americanura castagnorum</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	MB, m	F, G
Af	1	1	MB	B
Oc	1	1	MB	Ocm
Di	1	1	MB	Di1
De	1	1	MB	De1
DL+L+So	1	9	2MB, 3M, 4m	
Nº Total	6	15		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	MB	MB	-
II	MB	MB +s	MB, mb +s	MB, mb, m
III	MB	MB +s	MB, mb +s	MB, mb, m
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	MB	MB +s	MB	MB, mb, m
II	MB	MB +s	MB	MB, mb, m
III	MB	MB +s	2MB, 2m	MB, 2M, 2m
IV	MB	2MB +s	MB, 2M, 2m	
V	3MB +s			
VI	MB, mb, 3M, 2m			

<b>Americanura castillorum</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	MB, mb	F, G
Af	1	2	2MB	B, A
Oc	1	2	2MB	Ocm, Ocp
Di	1	1	MB	Di1
De	1	2	2MB	De1, De2
DL+L+So	1	13	6MB, 1mb, 1M, 5m	
Nº Total	6	22		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	2MB	MB	-
II	3MB	2BM +s	3MB +s	2MB, mb
III	3MB	2BM +s	3MB +s	2MB, mb
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	2MB	2MB +s	2MB	2MB, M
II	2MB	2MB +s	2MB	2MB, M
III	2MB	2MB +s	2MB	2MB, M
IV	2MB	2MB +s	MB	2MB
V	2MB	2MB +s		
VI	2MB, 3M, 2m			

<b>Americanura guatemalteca</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	P, m	F, G
Af	1	1	P	B
Oc	1	1	MB	Ocm
Di	1	1	P	Di1
De	1	1	P	De1
DL	1	3	3P	
L+So	1	3	MB, M, m	
Nº Total	7	12		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	P	P	-
II	P	P +s	P +s	P, mb, m
III	P	P +s	P +s	P, mb, m
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	P	P +s	P	MB
II	P	P +s	MB	MB, m
III	P	P +s	MB	mb, m
IV	MB	2MB +s	M, mb	
V	2MB, mb +s			
VI	3M, 4m			

<b>Americanura imitator</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>N° de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	MB, mb	F, G
Af	1	2	MB, m	A, D
Oc	1	2	MB, m	Ocm, Ocp
Di	1	1	MB	Di1
De	1	3	MB, 2mb	De1, De2, Di2
DL+L+So	1	8	3MB, 5M	
N° Total	6	18		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	MB, mb	MB	-
II	MB, mb, m	MB, mb +s	3MB, mb +s	2MB
III	MB, mb, m	MB, mb +s	MB, 2mb	2MB
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	MB, 2mb
II	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	MB, mb
III	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	MB
IV	MB, mb	3MB, mb		
V	2MB, mb			
VI	?			

<b>Americanura interrogator</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>N° de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	MB, m	F, G
Af	1	2	2MB	A, B
Oc	1	2	2MB	Ocm, Ocp
Di	1	1	MB	Di1
De	1	1	MB	De1
DL+L+So	1	11	3MB, 2M, 6m	
N° Total	6	19		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	MB	MB	-
II	MB	MB +s	2MB +s	2MB, m
III	MB	MB +s	2MB +s	2MB, m
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	MB	MB +s	MB	2MB, m
II	MB	MB +s	MB	2MB, m
III	MB	MB +s	MB	2MB, m
IV	MB	MB +s	MB	MB, M, 2m
V	MB +s	MB, mb		
VI	MB, mb, 3M, 2m			

<b>Americanura izabalana</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>N° de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	MB, m	F, G
Af	1	1	MB	A
Oc	1	1	MB	Ocm
Di	1	1	MB	Di1
De	1	1	MB	De1
DL	1	3	3MB	
L+So	1	5	5mb	
N° Total	7	14		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	2MB, m	MB	-
II	MB, mb	MB, mb + s	MB, 2mb + s	2MB, mb
III	MB, mb	MB, mb + s	MB, 2mb + s	2MB, mb
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	MB, mb	MB, mb + s	2MB, mb + s	2MB
II	MB, mb	MB, mb + s	2MB	MB, mb, m
III	MB, mb	MB, mb + s	2MB	MB, mb, 2m
IV	MB, mb	MB, mb + s	2MB	3mb
V	MB, m	MB, 2mb, m + s	2mb + s	
VI	2MB, 3mb, 2M			

<b>Americanura iztac</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>N° de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	MB, mb	F, G
Af	1	2	MB, m	C, D
Oc	1	2	MB, mb	Ocm, Ocp
Di	1	1	MB	Di1
De	1	3	MB, 2mb	De1, De2, Di2
DL+L+So	1	7	4MB, mb, M, m	
N° Total	6	17		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	BM, bm	BM	-
II	MB, 2mb	MB, mb + s	MB, 2mb, + s	MB, 2mb
III	MB, 2mb	MB, mb + s	MB, 2mb, + s	MB, 2mb
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	MB, mb	MB, mb + s	MB, mb	MB, mb, m
II	MB, mb	MB, mb + s	MB, mb	MB, mb, m
III	MB, mb	MB, mb + s	MB, mb	MB, mb, m
IV	MB, mb	2MB, mb + s	2MB, mb, M, m	
V	MB, m	2MB, mb + s	MB, 2mb, 2M	
VI	5MB, 2M			

<b>Americanura sp. nvo.</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	MB, m	F, G
Af	1	1	MB	C
Oc	1	2	2MB	Ocm, Ocp
Di	1	1	MB	Di1
De	1	1	MB	De1
DL+L+So	1	11	3MB, 2M, 6m	
Nº Total	6	18		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	MB	MB	-
II	MB	MB +s	2MB +s	MB, mb
III	MB	MB +s	2MB +s	MB, mb
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	MB	MB +s	MB	MB, mb, m
II	MB	MB +s	MB	MB, mb, m
III	MB	MB +s	MB	MB, mb, m
IV	MB	MB +s	MB	MB, M, m
V	MB	3MB +s		
VI	MB, mb, 3M, 2m			

<b>Americanura janssensi</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>BM</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	MB, m	F, G
Af	1	2	mb, MB,	A, B
Oc	1	2	2MB	Ocm, Ocp
Di	1	1	MB	Di1
De	1	1	MB	De1
DL+L+So	1	12	4MB, mb, M, 6m	
Nº Total	6	20		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	mb	MB	-
II	MB, mb	MB, mb +s	2MB, mb +s	MB, 2mb
III	MB, mb	MB, mb +s	2MB, mb +s	MB, 2mb
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	MB, mb, m
II	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	MB, mb, m
III	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	MB, mb, m
IV	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	2MB, mb, m
V	3MB, mb +s			
VI	MB, 5M, m			

<b>Americanura macgregori</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	MB, mb	F, G
Af	1	1	MB	B
Oc	1	1	MB	Ocm
Di	1	1	MB	Di 1
De	1	2	MB, mb	De1, De2
DL	1	3	2MB, mb	
L+So	1	8	MB, mb, M, 5m	
Nº Total	7	18		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	MB, mb	MB	-
II	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb, m +s	2MB, mb
III	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb, m +s	2MB, mb
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	MB, mb, m
II	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	MB, mb, m
III	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	MB, mb, m
IV	MB, mb	MB, mb +s	BM, 2M, 2bm,	
V	2MB, bm, m +s			
VI	MB, 6m			

<b>Americanura medellini</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	M, m	F, G
Af	1	1	M	B
Oc	1	3	2M, m	Ocm, Ocp, Oca
Di	1	1	M	Di1
De	1	2	M, m	De1, De2
DL+L+So	1	7	5M, 2m	
Nº Total	6	16		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	M, m	M	-
II	M, 2m	M, m +s	M, 2m +s	2M, m
III	M, 2m	M, m +s	M, 2m +s	M, 2m
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	M, m	M, m +s	M, m	M, 2m
II	M, m	M, m +s	M, m	M, 2m
III	M, m	M, m +s	M, m	M, 2m
IV	M, m	M, m +s	2M, 2m	
V	M	2M, 2m +s		
VI	3M, 4m			

<b>Americanura mexicana</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	MB, m	F, G
Af	1	3	2MB, m	A, B, D
Oc	1	3	2MB, m	Ocm, Ocp, oca
Di	1	1	MB	Di1
De	1	3	MB, 2m	De1, De2, Di2
DL	1	4	2MB, mb, m	
L+So	1	12	2MB, mb, M, 8m	
Nº Total	7	28		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	MB, m	MB	-
II	MB, mb, m	MB, m +s	2MB, mb +s	3MB
III	MB, mb, m	MB, m +s	2MB, mb +s	3MB
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	MB, mb, m
II	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	MB, mb, m
III	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	MB, mb, m
IV	MB, mb	MB, mb +s	MB	2MB, 2mb
V	MB, mb	MB, mb +s	2MB, 2mb	
VI	3MB, 2M, 2m			

<b>Americanura nova</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	MB, mb	F, G
Af	1	3	2MB, m	A, B, D
Oc	1	3	2MB, m	Ocm, Ocp, Oca
Di	1	1	MB	Di1
De	1	3	MB, 2m	De1, De2, Di2
DL	1	3	3MB	
L+So	1	11	3MB, 8m	
Nº Total	7	26		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	MB, mb	MB	-
II	MB, 2mb	MB, m +s	MB, mb +s	2MB
III	MB, 2mb	MB, m +s	MB, mb +s	2MB
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	MB, mb, m
II	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	MB, mb, m
III	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	MB, mb, m
IV	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb, M	
V	MB, 2mb +s			
VI	4MB, mb, 2M			

<b>Americanura palaciosi sp nvo.</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	MB, m	F, G
Af	1	2	MB, m	B, D
Oc	1	2	2MB	Ocm, Ocp
Di	1	1	MB	Di1
De	1	2	2MB	De1, De2
DL	1	2	MB, m	
L+So	1	6	MB, M, 3m, mb	
Nº Total	7	17		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	MB, mb	MB	-
II	MB, 2mb	MB, mb +s	MB, mb +s	2MB, mb
III	MB, 2mb	MB, mb +s	MB, mb +s	2MB, mb
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	MB, 2mb
II	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	MB, 2mb
III	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	MB, 2mb
IV	MB, mb	MB, mb +s	MB, mb	2mb, M
V	MB, mb	MB +s	MB	
VI	2MB, 3M, 2m			

<b>Americanura prima</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	M, m	F, G
Af	1	3	M, 2m	B, A, D
Oc	1	3	M, 2m	Ocm, Ocp, Oca
Di	1	1	M	Di1
De	1	3	M, 2m	Di1, De2, Di2
DL	1	1	M	
L+So	1	9	2M, 7m	
Nº Total	7	22		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	M, m	M	-
II	M, 2m	M, m +s	M, 2m +s	M, 2m
III	M, 2m	M, m +s	M, 2m +s	M, 2m
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	M, m	M, m +s	M, m	M, 2m
II	M, m	M, m +s	M, m	M, 2m
III	M, m	M, m +s	M, m	M, 2m
IV	M, m	M, m +s	M	2M, 2m
V	M, m	2M +s		
VI	4M, 3m			

<b>Americanura sardinasensis</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>N° de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	MB, m	F, G
Af	1	2	MB, m	B, C
Oc	1	3	2MB, m	Ocm, Ocp, Oca
Di	1	1	MB	Di1
De	1	3	MB, 2m	De1, De2, Di2
DL+L+So	1	13	4MB, M, 8m	
N° Total	6	24		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	MB, m	MB	-
II	MB, 2m	MB +s	MB, mb, m +s	MB, M, m
III	MB, 2m	MB, m +s	MB, mb, m +s	MB, 2m
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	MB, m	MB, m +s	MB, mb	MB, mb, m
II	MB, m	MB, m +s	MB, mb	MB, mb, m
III	MB, m	MB, m +s	MB, mb	MB, mb, m
IV	MB, m	MB, m +s	MB, mb, 2m	
V	MB	2MB +s		
VI	2MB, M, 4m,			

<b>Americanura setafoleacea</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>N° de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	1	MB	F
Af	1	1	MB	B
Oc	1	2	2MB	Ocm, Ocp
Di	1	1	MB	Di1
De	1	1	MB	De1
DL	1	2	2MB	
L+So	1	8	2MB, 6m	
N° Total	7	16		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	MB	MB	
II	MB	MB +s	MB +s	2MB, m
III	MB	MB +s	MB +s	2MB, m
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	MB	MB +s	MB	MB
II	MB	MB +s	MB	MB
III	MB	MB +s	MB	MB
IV	MB	2MB +s	MB, M, m	
V	2MB, mb +s			
VI	mb, 2M, 4m			

<b>Americanura sotanophila</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	MB, m	F, G
Af	1	2	2MB	A, B
Oc	1	2	2MB	Ocm, Ocp
Di	1	1	MB	Di1
De	1	1	MB	De2
DL	1	3	2MB, m	
L+So	1	12	4MB, 2M, 6m	
Nº Total	7	23		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	MB	MB	-
II	MB	MB +s	2MB+s	2MB, m
III	MB	MB +s	2MB+s	2MB, m
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	MB	MB +s	MB	2MB, m
II	MB	MB +s	MB	2MB, m
III	MB	MB +s	MB	2MB, m
IV	MB	MB +s	MB	2MB, 2M, 2m
V	3MB + s			
VI	2MB, 4M, m			

<b>Americanura unguimitl</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	MB, mb	F, G
Af	1	3	2MB, mb	A, B, C
Oc	1	3	2MB, m	Ocp, Ocm, Oca
Di	1	1	MB	Di1
De	1	2	2MB	De1, De2
DL+L+So	1	9	6MB, 3m	
Nº Total	6	20		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	2MB	MB	-
II	3MB	2MB +s	3MB +s	4MB
III	3MB	2MB +s	3MB +s	2MB, m
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	2MB	2MB +s	2MB	2MB, m
II	2MB	2MB +s	2MB	2MB, bm, m
III	2MB	2MB +s	2MB	2MB, bm, m
IV	2MB	3MB +s	4MB, mb	
V	2MB	2MB +s		
VI	4MB, 3M			

***Sensillanura austriaca* daGama, 1963**

<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	2m	F, G
Af	1	2+4	6m	(A, B) (C, D, E, O)
Oc	1	3	m, 2M	Oca, Ocm, Ocp
Di	1	1	m	Di1
De	1	3	3m	De1, De2, Di2
DL	1	2	M, m	
L+So	1	3+8	3M + (4M, 4m)	
Nº Total	7	28		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	m	M, m	M	-
II	3M	2M +s	3M +s	2M, m
III	3M	2M +s	3M +s	2M, m
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	M, m	M +s	2M	2M, m
II	M, m	M +s	2M	2M, m
III	M, m	M +s	2M	2M, 2m
IV	M, m	M +s	2M	2M, 4m
V	M, m	3M, m		
VI	4M, 3m			

***Paranura ieti***

<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	M, m	F, G
Af	1	6	M, 5(m)	B (A, C, D, E, O)
Oc	1	3	2M, m	Ocm, Ocp, Oca
Di	1	2	M, m	Di1, Di2
De	1	2	M, m	De1, De2
DL	1	6	3M, 3m	
L+So	1	10	2M, 8m	
Nº Total	7	31		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	m	M, m	M	-
II	M, 2m	2M, m	2M, m	M, 2m
III	M, 2m	2M, 2m	2M, m	M, 2m
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	M, m	M, 2m	M, m	M, 2m
II	M, m	M, 2m	M, m	M, 2m
III	M, m	M, 2m	M, m	M, 2m
IV	M, m	M, 2m	2M, m	3M, 2m
V	M, 2m	4M, 2m		
VI	3M, 4m			

<i>Out Group</i> <b><i>Neanura muscorum</i> Templeton, 1835</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	2	M, m	F, G
Af	1	5	2M, 3m	A, B, C, D, E
Oc	1	3	2M, m	Ocm, Ocp, Oca
Di	1	1	M	Di1
De	1	2	M, m	De1, De2
DL	1	10	6M, 4m	
L+So	1	(0+7)	4M, 3m	
Nº Total	7	30		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	M	2M	M	-
II	3M	3M, m	3M, m	2M, m
III	3M	3M, 2m	3M, m	2M, m
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	2M	2M, m	2M	3M
II	2M	2M, m	2M	3M
III	2M	2M, m	2M	3M, m
IV	2M	2M	3M	5M, m
V	2M, m	6M, m		
VI	6M, m			

<b><i>Palmanura primigenia</i> Palacios-Vargas, 1986</b>				
<b>Cabeza</b>	<b>Tubérculo</b>	<b>Nº de sedas</b>	<b>Tipo de sedas</b>	<b>Seda</b>
Cl	1	1	P	F
Af	1	2	2P	A, B
Oc	1	2	2P	Ocm, Ocp
Di	1	1	P	Di1
De	1	1	P	De1
DL	1	2	M, P	
L+So	1	3	M, 2m	
Nº Total	7	12		
<b>Tórax</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	-	P	MB	-
II	P, 2p	P	2P	MB, m
III	P, 2p	P	2P	MB, 2m
<b>Abdomen</b>	<b>DI</b>	<b>DE</b>	<b>DL</b>	<b>L</b>
I	P, mb	P	P	2MB, m
II	P, mb	P	P	2MB, m
III	P, mb	P	P	MB, 2m
IV	P	P	P	MB, 3m
V	P	3MB		
VI	2MB, 5m			

## Apéndice II: Caracteres y opciones de estado de carácter

### Cabeza:

- 1 Quetotaxia dorsal reducida en todo el cuerpo: Presente (0), Ausente (1)
- 2 Tuberculos bien individualizados: Presente (0), Ausente (1)
- 3 Macroседas laminares aserradas en los bordes: Presente (0), Ausente (1)
- 4 Sensila S7 Ant. IV: tamaño normal (0), hipertrofiada (1)
- 5 Seda F: presente (0), ausente (1)
- 6 Tipo de seda F: microsedada (0), macroseda (1)
- 7 Forma de seda F: lisa (0), barbulada (1), palmeada (2)
- 8 Seda G: presente (0), ausente (1)
- 9 Tipo de seda G: microsedada (0), macroseda (1)
- 10 Forma de seda G: lisa (0), barbulada (1), palmeada (2)
- 11 Seda A: presente (0), ausente (1)
- 12 Tipo de seda A: microsedada (0), macroseda (1)
- 13 Forma de A: lisa (0), barbulada (1), palmeada (2)
- 14 Seda B: presente (0), ausente (1)
- 15 Tipo de seda B: microsedada (0), macroseda (1)
- 16 Forma de la seda B: lisa (0), barbulada (1), palmeada (2)
- 17 Seda C: presente (0), ausente (1)
- 18 Tipo de seda C: microsedada (0), macroseda (1)
- 19 Forma de C: lisa (0), barbulada (1), palmeada (2)
- 20 Seda D: presente (0), ausente (1)
- 21 Tipo de seda D: microsedada (0), macroseda (1)
- 22 Forma de D: lisa (0), barbulada (1), palmeada (2)
- 23 Seda E: presente (0), ausente (1)
- 24 Tipo de seda E: microsedada (0), macroseda (1)
- 25 Forma de E: lisa (0), barbulada (1), palmeada (2)
- 26 Seda O: presente (0), ausente (1)
- 27 Seda OCa: presente (0), ausente (1)
- 28 Tipo de seda OCa: microsedada (0), macroseda (1)
- 29 Forma de la OCa: lisa (0), barbulada (1), palmeada (2)
- 30 Seda OCm: presente (0), ausente (1)
- 31 Tipo de seda OCm: microsedada (0), macroseda (1)
- 32 Forma de seda OCm: lisa (0), barbulada (1), palmeada (2)
- 33 Seda OCp: presente (0), ausente (1)
- 34 Tipo de seda OCp: microsedada (0), macroseda (1)
- 35 Forma de seda OCp: lisa (0), barbulada (1), palmeada (2)
- 36 Seda cefálica posterior en 2 grupos: Presente (0), Ausente (1)
- 37 Sedas De1, De2 y Di2 alineación perpendicular: Presente (0), Ausente (1)
- 38 Sedas en Di: una (0), dos (1)
- 39 Tipo de seda Di1: microsedada (0), macroseda (1)
- 40 Forma de seda Di1: lisa (0), barbulada (1), palmeada (2)
- 41 Seda Di2 en tubérculo De: presente (0), ausente (1)
- 42 Tipo de seda Di2: microsedada (0), macroseda (1)
- 43 Forma de seda Di2: lisa (0), barbuladas (1), palmeada (2)
- 44 De contiene sedas De1+De2+Di2: Presente (0), Ausente (1)

- 45 Sedas en De: una (0), dos (1), tres (2)
- 46 Tipo de seda De1: microsedada (0), macroseda (1)
- 47 Forma de seda De1: lisa (0), barbuladas (1), palmeada (2)
- 48 Tipo de seda De2: microsedada (0), macroseda (1)
- 49 Forma de seda De2: lisa (0), barbuladas (1), palmeada (2)
- 50 DL siempre separado: Presente (0), Ausente (1)
- 51 Número de macrosedas en DL: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 52 Tipo de macrosedas en DL: lisa (0), barbuladas (1), palmeada (2), M/MP (3)
- 53 Número de microsedas en DL: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 54 Tipo de microsedas en DL: lisa (0), barbuladas (1), palmeada (2), m/mb (3)
- 55 L+So fusionados: Presente (0), Ausente (1)
- 56 Número de macrosedas en L+So: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 57 Combinación de tipos macrosedas en L+So: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3), M/MP (4), M/MB/MP (5), MB/MP (6)
- 58 Número de microsedas en L+So: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 59 Combinación de tipos microsedas en L+So: m (0), mb (1), m/mb (2), m/p (3)
- 60 Total de (macro y micro) sedas en L+So:  $\leq$  cuatro (0), cinco (1), seis (2), siete (3), ocho (4), nueve (5), diez (6), once (7), doce (8)

### **Tórax:**

- 61 Th I Di Tubérculo/seda: presente (0), ausente (1)
- 62 Th I-De núm. de macroseda: una (0), dos (1), tres (2)
- 63 Th I-De forma de macroseda: M (0), MB (1), MP (2)
- 64 Th I-De núm. de microsedada: ausente (0), una (1), dos (2)
- 65 Th I-De forma de microsedada: m (0), mb (1), mp (2)
- 66 Th I-DL núm. de macroseda: una (0), dos (1), tres (2)
- 67 Th I-DL forma de macroseda: M (0), MB (1), MP (2)
- 68 Th II-Di núm. de macroseda: una (0), dos (1), tres (2)
- 69 Th II-Di forma de macroseda: M (0), MB (1), MP (2)
- 70 Th II-Di núm. de microsedada: ausente (0), una (1), dos (2)
- 71 Th II-Di forma de microsedada: m (0), mb (1), m/mb (2), mp (3)
- 72 Th II-De núm. de macroseda: una (0), dos (1), tres (2)
- 73 Th II-De forma de macroseda: M (0), MB (1), MP (2)
- 74 Th II-De núm. de microsedada: ausente (0), una (1), dos (2)
- 75 Th II-De forma de microsedada: m (0), mb (1), mp (2)
- 76 Th II-DL núm. de macroseda: una (0), dos (1), tres (2)
- 77 Th II-DL forma de macroseda: M (0), MB (1), MP (2)
- 78 Th II-DL núm. de microsedada: ausente (0), una (1), dos (2)
- 79 Th II-DL forma de microsedada: m (0), mb (1), m/mb (2), mp (3)
- 80 Th II-L núm. de macroseda: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 81 Th II-L forma de macroseda: M (0), MB (1), MP (2) MB/MP (3)
- 82 Th II-L núm. de microsedada: ausente (0), una (1), dos (2)
- 83 Th II-L forma de microsedada: m (0), mb (1), m/mb (2)
- 84 Th III-Di núm. de macroseda: una (0), dos (1), tres (2)
- 85 Th III-Di forma de macroseda: M (0), MB (1), MP (2)
- 86 Th III-Di núm. de microsedada: ausente (0), una (1), dos (2)
- 87 Th III-Di forma de microsedada: m (0), mb (1), m/mb (2)
- 88 Th III-De núm. de macroseda: una (0), dos (1), tres (2)

- 89 Th III-De forma de macroseda: M (0), MB (1), MP (2)
- 90 Th III-De núm. de macroseda: ausente (0), una (1), dos (2)
- 91 Th III-De forma de macroseda: m (0), mb (1), mp (2)
- 92 Th III-DL núm. de macroseda: una (0), dos (1), tres (2)
- 93 Th III-DL forma de macroseda: M (0), MB (1), MP (2)
- 94 Th III-DL núm. de macroseda: ausente (0), una (1), dos (2)
- 95 Th III-DL forma de macroseda: m (0), mb (1), m/mb (2), mp (3)
- 96 Th III-L núm. de macroseda: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 97 Th III-L forma de macroseda: M (0), MB (1), MP (2), MB/MP (3)
- 98 Th III-L núm. de macroseda: ausente (0), una (1), dos (2)
- 99 Th III-L forma de macroseda: m (0), mb (1), m/mb (2)

### **Abdomen:**

- 100 Abd I-Di, núm. de macrosedas: una (0), dos (1), tres (2)
- 101 Abd I-Di, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 102 Abd I-Di, núm. de macrosedas: ninguna (0), una (1), dos (2)
- 103 Abd I-Di, forma de macroseda: m (0), mb (1), m/mb (2), MP (3)
- 104 Abd I-De, núm. de macrosedas: una (0), dos (1), tres (2)
- 105 Abd I-De, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 106 Abd I-De, núm. de macrosedas: ninguna (0), una (1), dos (2)
- 107 Abd I-De, forma de macroseda: m (0), mb (1), m/mb (2), MP (3)
- 108 Abd I-DL, núm. de macrosedas: una (0), dos (1), tres (2)
- 109 Abd I-DL, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 110 Abd I-DL, núm. de macrosedas: ninguna (0), una (1), dos (2)
- 111 Abd I-DL, forma de macroseda: m (0), mb (1), m/mb (2), MP (3)
- 112 Abd I-L, núm. de macrosedas: una (0), dos (1), tres (2)
- 113 Abd I-L, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 114 Abd I-L, núm. de macrosedas: ninguna (0), una (1), dos (2)
- 115 Abd I-L, forma de macroseda: m (0), mb (1), m/mb (2)
- 116 Abd II-Di, núm. de macrosedas: una (0), dos (1), tres (2)
- 117 Abd II-Di, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 118 Abd II-Di, núm. de macrosedas: ninguna (0), una (1), dos (2)
- 119 Abd II-Di, forma de macroseda: m (0), mb (1), m/mb (2), MP (3)
- 120 Abd II-De, núm. de macrosedas: una (0), dos (1), tres (2)
- 121 Abd II-De, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 122 Abd II-De, núm. de macrosedas: ninguna (0), una (1), dos (2)
- 123 Abd II-De, forma de macroseda: m (0), mb (1), m/mb (2), MP (3)
- 124 Abd II-DL, núm. de macrosedas: una (0), dos (1), tres (2)
- 125 Abd II-DL, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 126 Abd II-DL, núm. de macrosedas: ninguna (0), una (1), dos (2)
- 127 Abd II-DL, forma de macroseda: m (0), mb (1), m/mb (2), MP (3)
- 128 Abd II-L, núm. de macrosedas: una (0), dos (1), tres (2)
- 129 Abd II-L, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3), M/MP (4)
- 130 Abd II-L, núm. de macrosedas: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 131 Abd II-L, forma de macroseda: m (0), mb (1), m/mb (2), mp (3)
- 132 Abd III-Di, núm. de macrosedas: una (0), dos (1), tres (2)
- 133 Abd III-Di, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 134 Abd III-Di, núm. de macrosedas: ninguna (0), una (1), dos (2)

- 135 Abd III-Di, forma de microsedas: m (0), mb (1), m/mb (2), mp (3)
- 136 Abd III-De, núm. de macroседas: una (0), dos (1), tres (2)
- 137 Abd III-De, forma de macroседas: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 138 Abd III-De, núm. de microседas: ninguna (0), una (1), dos (2)
- 139 Abd III-De, forma de microседas: m (0), mb (1), m/mb (2), mp (3)
- 140 Abd III-DL, núm. de macroседas: una (0), dos (1), tres (2)
- 141 Abd III-DL, forma de macroседas: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 142 Abd III-DL, núm. de microседas: ninguna (0), una (1), dos (2)
- 143 Abd III-DL, forma de microседas: m (0), mb (1), m/mb (2), mp (3)
- 144 Abd III-L, núm. de macroседas: una (0), dos (1), tres (2)
- 145 Abd III-L, forma de macroседas: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3), M/MP (4)
- 146 Abd III-L, núm. de microседas: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 147 Abd III-L, forma de microседas: m (0), mb (1), m/mb (2), mp (3)
- 148 Tendencia a fusión de De y DL del Abd IV: Presente (0), Ausente (1)
- 149 Abd IV, tubérculos fusionados: ninguno (0), DL+L (1), De+DL+L (2)
- 150 Abd IV-Di, núm. de macroседas: una (0), dos (1), tres (2)
- 151 Abd IV-Di, forma de macroседas: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 152 Abd IV-Di, núm. de microседas: ninguna (0), una (1), dos (2)
- 153 Abd IV-Di, forma de microседas: m (0), mb (1), m/mb (2), mp (3)
- 154 Abd IV-De, núm. de macroседas: una (0), dos (1), tres (2)
- 155 Abd IV-De, forma de macroседas: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 156 Abd IV-De, núm. de microседas: ninguna (0), una (1), dos (2)
- 157 Abd IV-De, forma de microседas: m (0), mb (1), m/mb (2)
- 158 Abd IV-DL, núm. de macroседas: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 159 Abd IV-DL, forma de macroседas: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 160 Abd IV-DL, núm. de microседas: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 161 Abd IV-DL, forma de microседas: m (0), mb (1), m/mb (2)
- 162 Abd IV-L, núm. de macroседas: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 163 Abd IV-L, forma de macroседas: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 164 Abd IV-L, núm. de microседas: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 165 Abd IV-L, forma de microседas: m (0), mb (1), m/mb (2)
- 166 Tubérculos reagrupados en Abd V: Presente (0), Ausente (1)
- 167 Abd V, tubérculos fusionados: De+DL+L (0), DL+L (1), Di+De+DL+L (2)
- 168 Abd V-Di, núm. de macroседas: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 169 Abd V-Di, forma de macroседas: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 170 Abd V-Di, núm. de microседas: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 171 Abd V-Di, forma de microседas: m (0), mb (1), m/mb (2)
- 172 Abd V-De, núm. de macroседas: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 173 Abd V-De, forma de macroседas: M (0), MB (1), M/MB (2)
- 174 Abd V-De, núm. de microседas: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 175 Abd V-De, forma de microседas: m (0), mb (1), m/mb (2)
- 176 Abd V-DL+L, núm. de macroседas: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 177 Abd V-DL+L, forma de macroседas: M (0), MB (1), M/MB (2)
- 178 Abd V-DL+L, núm. de microседas: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 179 Abd V-DL+L, forma de microседas: m (0), mb (1), m/mb (2)
- 180 Abd V-De+DL+L, núm. de macroседas: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)
- 181 Abd V-De+DL+L, forma de macroседas: M (0), MB (1), M/MB (2), MB/MP (3)
- 182 Abd V-De+DL+L, núm. de microседas: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)

- 183 Abd V-De+DL+L, forma de microsedas: m (0), mb (1), m/mb (2)  
184 Abd V-Di+De+DL+L, núm. de macrosedas: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)  
185 Abd V-Di+De+DL+L, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2)  
186 Abd V-Di+De+DL+L, núm. de microsedas: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)  
187 Abd V-Di+De+DL+L, forma de microsedas: m (0), mb (1), m/mb (2)  
188 Abd VI, núm. de MB: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)  
189 Abd VI, núm. de M: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)  
190 Abd VI, núm. de mb: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)  
191 Abd VI, Núm. de m: ausente (0), 1 a 8 (núm. sedas),  $\geq 9$  (9)

**Otro:**

- 192 Es *Americanura*: No (0), Si (1)  
193 Es *Palmanura*: Si (0), No (1)

## Apéndice III: Matriz de caracteres

Orden en el que se incluyeron las especies en la matriz y el numero con que se identificaron.	
Orden matriz	<b>Americanura</b> Cassagnau, 1983
1	<i>A. banksi</i> Denis, 1933
2	<i>A. basseti</i> Palacios-Vargas <i>et al.</i> , 2009b
3	<i>A. bara</i> Christiansen & Bellinger, 1980
4	<i>A. castagnorum</i> Palacios-Vargas <i>et al.</i> , 2009b
5	<i>A. castillorum</i> Palacios-Vargas & Najt, 1986
6	<i>A. guatemalteca</i> Cassagnau & Palacios-Vargas, 1983
7	<i>A. imitator</i> Cassagnau & Palacios-Vargas, 1983
8	<i>A. interrogator</i> Cassagnau & Palacios-Vargas, 1983
9	<i>A. izabalana</i> Palacios-Vargas & Ríos, 1996
10	<i>A. iztac</i> Palacios-Vargas <i>et al.</i> , 2009b
11	<i>Americanura</i> sp nov.
12	<i>A. janssensi</i> Palacios-Vargas <i>et al.</i> , 2009b
13	<i>A. macgregori</i> Cassagnau & Palacios-Vargas, 1983
14	<i>A. medellini</i> Palacios-Vargas & Ríos, 1996
15	<i>A. mexicana</i> Cassagnau, 1983
16	<i>A. nova</i> Christiansen & Reddell, 1986
17	<i>A. palaciosi</i> Paniagua-Nucamendi, 2012
18	<i>A. prima</i> Cassagnau & Palacios-Vargas, 1983
19	<i>A. sardinasensis</i> Palacios-Vargas <i>et al.</i> , 2009b
20	<i>A. setafoleacea</i> Cassagnau & Palacios-Vargas, 1983
21	<i>A. sotanophila</i> Cassagnau & Palacios-Vargas, 1983
22	<i>A. unguimitl</i> Palacios-Vargas & Najt, 1986
<b>Grupo externo</b>	
23	<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, R in Templeton, R & Westwood, JO, 1836:97) Mac Gillivray, 1893, t.t., B
24	<i>Sensillanura austriaca</i> da Gama, 1963
25	<i>Paranura ieti</i> (Yosii, 1966) Deharveng, L, 1989:104
26	<i>Palmanura primigenia</i> Palacios-Vargas, 1986
<b>Palmanura</b> Cassagnau, 1983	
27	<i>P. colotlipa</i> Palacios-Vargas, 1996
28	<i>P. curta</i> Palacios-Vargas, 1996
29	<i>P. lacandona</i> Palacios-Vargas, 1996
30	<i>P. lindquisti</i> Palacios-Vargas, 1996
33	<i>P. longa</i> Palacios-Vargas, 1996

- 31 *P. matildae* Palacios-Vargas, 1996  
 32 *P. mirabilis* Cassagnau, 1983  
 34 *P. normae* Palacios-Vargas, 1996  
 35 *P. pascuali* Palacios-Vargas, 1996  
 36 *P. quetzalae* Palacios-Vargas, 1984  
 37 *P. saham* Vázquez and Palacios-Vargas, 2005  
 38 *P. schusteri* Palacios-Vargas, 1996  
 39 *P. wilsoni* Palacios-Vargas, 1996

### Caracteres 1 – 50

<i>N. muscorum</i>	1111010000	0100100000	0000010000	1001011010	1—1110001
<i>A. banksi</i>	0111011000	0110111—1	—1—10110	1100001011	1—0011—0
<i>A. basseti</i>	0111011000	1—0111—1	—1—11—0	1101101011	1—0011—0
<i>A. bara</i>	0111010000	1—0100101	—1—10100	101—01010	1—0010—0
<i>A. castagnorum</i>	0111011000	1—0111—1	—1—11—0	111—01011	1—0011—0
<i>A. castillorum</i>	0111011001	0110111—1	—1—11—0	1101101011	1—0111110
<i>A. guatemalteca</i>	0111011001	0110111—1	—1—11—0	1101101011	1—0111110
<i>A. imitator</i>	0111011001	0111—1—0	001—11—0	1101101011	0010211010
<i>A. interrogator</i>	0111011000	0110111—1	—1—11—0	1101101011	1—0011—0
<i>A. izabalana</i>	0111011000	0111—1—1	—1—11—0	111—01011	1—0011—0
<i>A. iztac</i>	0111011001	1—1—0110	001—11—0	1100101011	0010211010
<i>A. jamaicensi</i>	0111011000	1—1—0111	—1—11—0	1101101011	1—0011—0
<i>A. janssensi</i>	0111011000	0010111—1	—1—11—0	1101101011	1—0011—0
<i>A. macgregori</i>	0111011001	1—0111—1	—1—11—0	111—01011	1—0111010
<i>A. medellini</i>	0111010000	1—0101—1	—1—10000	1001001010	1—0110000
<i>A. mexicana</i>	0111011000	0110111—0	001—10000	1101101011	0000211000
<i>A. nova</i>	0111011001	0110111—0	001—10000	1101101011	0000211000
<i>A. palaciosi</i>	0111011000	1—0111—0	001—11—0	1101101011	1—0111110
<i>A. prima</i>	0111010000	0000101—0	101—10000	1000001010	0000210000
<i>A. sardinasensis</i>	0111011000	1—0110001	—1—10000	1101101011	0000211000
<i>A. setafoleacea</i>	01110111—	1—0111—1	—1—11—0	1101101011	1—0011—0
<i>A. sotanophila</i>	0111011000	0110111—1	—1—11—0	1101101011	1—0011—0
<i>A. ungumitl</i>	0111011001	0110110011	—1—10000	1101101011	1—0111110
<i>S. austriaca</i>	1111000000	0000000000	0000000000	1001000000	0000200000
<i>P. ieti</i>	0000010000	0000100000	0000000000	1001011110	1001110001
<i>P. primigenia</i>	00010121—	0120121—1	—1—11—0	1201211012	1—1012—1
<i>P. colotlipa</i>	00010120??	0120121—1	—1—11—0	1200211012	1—1012—1
<i>P. curta</i>	00010120??	0120121—1	—1—11—0	1200211012	1—1012—1
<i>P. lacandona</i>	00010120??	0120121—1	—1—11—1	—01211012	1—1012—1
<i>P. lindquisti</i>	00010120??	0120121—1	—1—11—0	1200211012	1—1012—1
<i>P. matildae</i>	00010121??	0120121—1	—1—11—0	1200211012	1—1012—1
<i>P. mirabilis</i>	00010120??	0120121—1	—1—11—0	1200211012	1—1012—1
<i>P. longa</i>	00010110??	0110111—1	—1—11—0	1100111011	1—1011—1
<i>P. normae</i>	00010110??	0110111—1	—1—11—0	1100111011	1—1011—1
<i>P. pascuali</i>	00010121??	0120121—1	—1—11—0	111—11012	1—1011—1

<i>P. quetzalae</i>	00010121??	0120121—1	—1—11—0	1201211012	1—1012—1
<i>P. saham</i>	00010120??	0120121—1	—1—11—0	1201211012	1—1012—1
<i>P. schusteri</i>	00010120??	0120121—1	—1—11—0	1001211012	1—1012—1
<i>P. wilsoni</i>	00010020??	0020021—1	—1—11—0	0200211012	1—1012—1

### Caracteres 51–100

<i>N. muscorum</i>	6040140303	0100—00200	—201020102	010200—202	0201020101
<i>A. banksi</i>	—0—	1010—01010	—010—01221	121010—010	—012211210
<i>A. basseti</i>	—0—	1010—01010	—010—01211	121010—011	1012111220
<i>A. bara</i>	—0—	1000—00000	—000—100—?	???000—000	—100—????0
<i>A. castagnorum</i>	—0—	1010—01010	—010—01111	122010—010	—011111220
<i>A. castillorum</i>	—0—	1110—01210	—110—210—2	111210—110	—210—21111
<i>A. guatemalteca</i>	—0—	1020—02020	—020—020—1	222020—020	—020—12220
<i>A. imitator</i>	—0—	1011101012	2011121112	10—0122011	10121210—0
<i>A. interrogator</i>	—0—	1010—01010	—010—110—2	110010—010	—110—21100
<i>A. izabalana</i>	310—00—511	1111001011	1011101212	1110111011	1012121110
<i>A. iztac</i>	—0—	1011101012	1011101211	1210121011	1012111210
<i>A. jamaicensi</i>	—0—	1010—01010	—010—110—1	111010—010	—110—11110
<i>A. janssensi</i>	—0—	1—1101011	1011111111	1210111011	1111111210
<i>A. macgregori</i>	2111022620	1011101011	1011101222	1110111011	1012221110
<i>A. medellini</i>	—0—	1001000002	0001000202	0100020001	0002010200
<i>A. mexicana</i>	2123032928	1011001012	2011011113	10—0122011	01111310—0
<i>A. nova</i>	3103031807	1011101012	1011001112	10—0121011	00111210—0
<i>A. palaciosi</i>	1110022422	1011101012	1011101112	1110121011	1011121110
<i>A. prima</i>	100—020705	1001000002	0001000201	0200020001	0002010200
<i>A. sardinasensis</i>	—0—	1011001012	0010—01222	3100120011	0012211200
<i>A. setafoleacea</i>	210—021604	1010—01010	—010—010—2	110010—010	—010—21100
<i>A. sotanophila</i>	2110062608	1010—01010	—010—110—2	110010—010	—110—21100
<i>A. unguimitl</i>	—0—	1110—01210	—110—210—4	10—210—110	—210—21101
<i>S. austriaca</i>	1010070407	0001000200	—100—200—2	010200—100	—200—20100
<i>P. ieti</i>	3030120806	1001000002	0101010101	0200020101	0101010200
<i>P. primigenia</i>	230—110200	1020—00022	3020—120—1	1100223020	—120—11200
<i>P. colotlipa</i>	110—113?—?	1020—??020	—020—110—2	110020—020	—110—12100
<i>P. curta</i>	130—154203	1020—?2020	—020—120—2	110020—020	—120—11100
<i>P. lacandona</i>	120—135302	1020—?1020	—020—020—1	210020—020	—020—12101
<i>P. lindquisti</i>	220—142424	1020—?2020	—020—120—2	110020—020	—120—11100
<i>P. matildae</i>	120—131403	1020—?1020	—020—020—1	122020—020	—020—11210
<i>P. mirabilis</i>	220—144404	1020—?2020	—020—120—2	310020—020	—120—23100
<i>P. longa</i>	210—146404	1010—?1010	—010—110—2	110010—010	—110—21100
<i>P. normae</i>	210—132302	1010—?0010	—010—010—1	10—010—010	—010—11100
<i>P. pascuali</i>	210—1240—0	1020—?2020	—020—020—1	20—020—020	—020—110—0
<i>P. quetzalae</i>	220—1450—0	1020—?2020	—020—020—2	110020—020	—020—21100
<i>P. saham</i>	1210154304	1020—?2020	—020—020—2	310020—020	—020—23100
<i>P. schusteri</i>	120—126200	1020—?0000	—020—110—2	110020—020	—110—21100
<i>P. wilsoni</i>	0—22120705	1—12?0—1	3—12—230	—20—10—1	0—23—20—

### Caracteres 101–150

<i>N. muscorum</i>	00-1010100	-200-100-1	010100-200	-100-10101	00-2010101
<i>A. banksi</i>	10-010-011	00111010-0	10-0110011	1010-010-0	1100111110
<i>A. basseti</i>	10-0111011	10122010-0	1110111012	2010-01110	1110122110
<i>A. bara</i>	00-000-000	-????000-0	00-000-???	?000-000-0	010????110
<i>A. castagnorum</i>	10-010-010	-0122010-0	10-010-012	2010-010-1	1202220110
<i>A. castillorum</i>	10-110-110	-320-110-1	10-110-320	-110-110-1	10-320-101
<i>A. guatemalteca</i>	30-030-030	-010-030-0	30-010-011	0030-030-0	10—22110
<i>A. imitator</i>	1110111011	1012101110	1110111011	1011101110	111010-120
<i>A. interrogator</i>	10-010-010	-1110010-0	10-010-111	0010-010-0	10-1110100
<i>A. izabalana</i>	1110111111	1110-01110	111110-012	2011101111	10-0132100
<i>A. iztac</i>	1110111011	1012201110	1110111012	2011101110	1110122110
<i>A. jamaicensi</i>	10-010-010	-0122010-0	10-010-012	2010-010-0	10-0122100
<i>A. janssensi</i>	1110111011	1012201110	1110111012	2011101110	1110122100
<i>A. macgregori</i>	1110111011	1012201110	1110111012	2011101110	1110122110
<i>A. medellini</i>	0100010001	0002000100	0100010002	0001000100	0100020110
<i>A. mexicana</i>	1110111011	1012201110	1110111012	2011101110	1110122100
<i>A. nova</i>	1110111011	1012201110	1110111012	2011101110	1110122110
<i>A. palaciosi</i>	1110111011	1012101110	1110111012	1011101110	1110121110
<i>A. prima</i>	0100010001	0002000100	0100010002	0001000100	0100020100
<i>A. sardinasensis</i>	1100110011	1012201100	1100111012	2011001100	1110122110
<i>A. setafoleacea</i>	10-010-010	-010-010-0	10-010-010	-010-010-0	10-010-110
<i>A. sotanophila</i>	10-010-010	-1110010-0	10-010-111	0010-010-0	10-1110100
<i>A. unguimtl</i>	10-110-110	-1110110-1	10-110-112	2110-110-1	10-1122111
<i>S. austriaca</i>	010000-100	-101000100	00-100-101	00010000-1	00-1020000
<i>P. ieti</i>	0100020001	0002000100	0200010002	0001000200	0100020100
<i>P. primigenia</i>	311030-030	-111003110	30-030-111	00311030-0	30-0120100
<i>P. colotlipa</i>	30-030-030	-0110030-0	30-030-011	0030-030-0	30-01101?0
<i>P. curta</i>	30-030-030	-1110030-0	30-030-111	0030-030-0	30-01101?0
<i>P. lacandona</i>	30-030-030	-010-030-0	30-030-010	-030-030-0	30-01101?0
<i>P. lindquisti</i>	30-030-030	-0110030-0	30-030-011	0030-030-0	30-01101?0
<i>P. matildae</i>	30-030-030	-0110030-0	30-030-011	0030-030-0	30-01201?0
<i>P. mirabilis</i>	30-030-030	-130-030-0	30-030-141	0030-030-0	30-14101?0
<i>P. longa</i>	10-010-010	-1110010-0	10-010-111	0010-010-0	10-11101?0
<i>P. normae</i>	10-010-010	-010-010-0	10-010-010	-010-010-0	10-01101?0
<i>P. pascuali</i>	10-030-030	-0110030-0	30-030-011	0030-030-0	30-030-1?0
<i>P. quetzalae</i>	10-030-030	-030-010-0	30-030-030	-010-030-0	30-01201?0
<i>P. saham</i>	30-030-030	-030-030-0	30-030-031	1030-030-0	30-03101?0
<i>P. schusteri</i>	30-030-030	-1111030-0	30-030-111	1030-030-0	30-01201?0
<i>P. wilsoni</i>	-13-21-1	?-11-13-	-13-1?-1	1-13-13-	-11-101?-

### Caracteres 151–193

<i>N. muscorum</i>	00-100-300	-501010201	0———6	010——060	100
<i>A. banksi</i>	10-110-212	0——12—	—————	——310-220	310
<i>A. basseti</i>	10-1111113	1——12—	—————	——2111320	210
<i>A. bara</i>	00-000-201	0——10300	—————3	00——050	210

<i>A. castagnorum</i>	10-110-122	0—12—	—————	—310-131	210
<i>A. castillorum</i>	10-110-110	-210-10210	—————2	10—230	210
<i>A. guatemalteca</i>	10-110-101	1—12—	—————	—2111030	410
<i>A. imitator</i>	1112111—	—12—	—————	—2111???	?10
<i>A. interrogator</i>	10-010-110	-222010110	—————1	111—131	210
<i>A. izabalana</i>	1110111210	-300-11111	011320-21-	————223	010
<i>A. iztac</i>	1111111322	2—11111	021113221-	————520	010
<i>A. jamaicensi</i>	10-010-110	-221010110	—————3	10—131	210
<i>A. janssensi</i>	1110111111	1212212—	—————	—3111150	110
<i>A. macgregori</i>	1110111322	1—12—	—————	—2122100	610
<i>A. medellini</i>	0100010202	0—10100	—————2	020—030	410
<i>A. mexicana</i>	1110111110	-212111111	111112121-	————320	210
<i>A. nova</i>	1110111221	1—12—	—————	—1121421	010
<i>A. palaciosi</i>	111010-110	—11111	1110-110—	————230	210
<i>A. prima</i>	0100010100	-202010101	0—2	00—040	310
<i>A. sardinasensis</i>	1100110113	2—10110	—————2	10—210	410
<i>A. setafoleacea</i>	10-110-221	0—12—	—————	—2111021	410
<i>A. sotanophila</i>	10-010-110	-422012—	—————	—310-240	110
<i>A. ungumitl</i>	10-210-411	1—10210	—————2	10—430	010
<i>S. austriaca</i>	010000-200	-204011101	03010—	————040	300
<i>P. ieti</i>	0100020201	0302000102	0—4	020—030	400
<i>P. primigenia</i>	30-030-130	-113000130	—————3	10—200	501
<i>P. colotlipa</i>	30-030-110	-112?00130	—————2	10—???	?01
<i>P. curta</i>	30-030-130	-221?00130	—————2	30—???	?01
<i>P. lacandona</i>	30-030-100	-102?00130	—————1	111—???	?01
<i>P. lindquisti</i>	30-030-110	-113?00130	—————2	30—???	?01
<i>P. matildae</i>	30-030-110	-112?00130	—————1	111—???	?01
<i>P. mirabilis</i>	30-030-110	-112?00130	—————2	30—???	?01
<i>P. longa</i>	10-010-110	-110-00110	—————2	10—???	?01
<i>P. normae</i>	10-010-110	-????00110	—————1	111—???	?01
<i>P. pasquali</i>	30-030-110	-????00130	—————1	110—???	?01
<i>P. quetzalae</i>	30-030-130	-113?00130	—————2	10—???	?01
<i>P. saham</i>	30-030-131	0131?00130	—————2	30—???	?01
<i>P. schusteri</i>	30-030-130	-11?00130	—————2	10—???	?01
<i>P. wilsoni</i>	-13-1?-1	1-1?00-1	1—0	-20—???	?01

#### Apéndice IV: Sinapomorfías del grupo de estudio por nodos

Sintaxis: Nodo/ Carácter /Transición; (Bootstrap/Jackknife).

(100 replicaciones, mult\*n = 100 y hold /= 100 con NONA).

Los caracteres no homoplásticos fueron señalados en negritas, los homoplásticos se dejaron normales, de tal forma que tengan correspondencia distintiva con los puntos negros y blancos del árbol.

---

Nodo 01. No sinapomorfías; (100/100).

Nodo 02. **1:1>0**; **11:0>1**; **23:0>1**; **61:0>1**; **68:2>0**; **84:2>0**; **108:1>0**; **124:1>0**; **140:1>0**; **142:0>1**; 149:0>1; **192:0>1**; (87/86).

Nodo 03. 70:0>2; **78:0>2**; 86:0>2; **90:0>1**; 94:0>2; **110:0>1**; **126:0>1**; **156:0>1**; (43/48).

Nodo 04. 17:0>1; (16/14).

Nodo 05. **7:0>1**; **16:0>1**; **32:0>1**; **35:0>1**; **40:0>1**; **47:0>1**; **63:0>1**; **67:0>1**; **69:0>1**; **73:0>1**; 77:0>1; **85:0>1**; **89:0>1**; 93:0>1; **97:0>1**; 101:0>1; **105:0>1**; **109:0>1**; **113:0>1**; **115:0>2**; 117:0>1; **121:0>1**; **125:0>1**; **129:0>1**; **131:0>2**; 133:0>1; **137:0>1**; **141:0>1**; 143:0>1; **145:0>1**; **147:0>2**; **151:0>1**; **155:0>1**; 158:2>1; **159:0>1**; **161:0>2**; **169:0>1**; 181:0>1; 188:0>2; (56/61).

Nodo 06. 11:1>0; 80:2>1; 82:1>2; 149:1>0; (11/19).

Nodo 07. **19:0>1**; 27:0>1; **49:0>1**; **65:0>1**; **71:0>1**; **83:0>1**; **87:0>1**; **91:0>1**; 99:0>1; **103:0>1**; 107:0>1; **119:0>1**; **123:0>1**; **135:0>1**; **139:0>1**; **153:0>1**; **157:0>1**; 167:0>1; (43/51).

Nodo 08. 2:1>0; 3:1>0; 36:0>1; 44:0>1; 50:0>1; 55:0>1; **106:1>2**; 160:0>1; 166:1>0; 192:1>0; (43/53).

Nodo 09. 17:0>1; 96:1>2; 98:2>1; 161:2>1; (4/5).

Nodo 10. 78:2>1; 171:0>1; (13/13).

Nodo 11. 45:2>0; 70:2>1; 86:2>1; (5 /7).

Nodo 12. 11:1>0; 82:1>0; 98:1>0; (20/17).

Nodo 13. 160:0>2; 167:1>2; 188:2>1; (4/7).

Nodo 14. 27:1>0; 49:1>0; 75:1>0; 91:1>0; (46/45).

Nodo 15. 80:2>1; 82:1>2; 96:2>1; 98:1>2; (8/10).

Nodo 16. 64:1>0; 70:1>0; 74:1>0; 86:1>0; 102:1>0; 118:1>0; 134:1>0;  
152:1>0; 154:0>1; (44/51).

Nodo 17. 90:1>0; 106:1>0; 122:1>0; 138:1>0; 143:1>0; 156:1>0; 161:1>0;  
**186**:1>0; (43/51).

Nodo 18. 78:2>0; 94:2>0; 110:1>0; 126:1>0; 142:1>0; 189:2>3; (36/47).

Nodo 19. 83:1>2; 99:1>2; 159:1>2; (38/46).

Nodo 20. 76:0>1; 82:2>1; 92:0>1; 98:2>1; 149:1>0; 160:2>0; 167:2>0;  
(27/34).

Nodo 21. 114:2>0; 160:2>1; 184:3>2; 186:0>1; 188:1>0; 191:2>4; (37/47).

Nodo 22. 11:1>0; 80:1>2; 96:1>2; 112:0>1; 114:2>1; 115:2>0; 128:0>1;  
144:0>1; 188:1>2; (29/35).

Nodo 23. 10:0>1; 45:0>1; 62:0>1; 68:0>2; 72:0>1; 76:1>2; 84:0>2; 88:0>1;  
92:1>2; 100:0>1; 104:0>1; 108:0>1; 116:0>1; 120:0>1; 124:0>1; 132:0>1;  
136:0>1; 140:0>1; 150:0>1; 168:1>2; (100/100).

Nodo 24. 83:1>0; 130:2>1; 131:2>0; 146:2>1; 147:2>0; (21/31).

Nodo 25. 163:1>2; (32/35).

Nodo 26. 2:1>0; 3:1>0; 34:1>0; 36:0>1; 44:0>1; 50:0>1; 55:0>1; **162**:2>1;  
166:1>0; 192:1>0; 193:0>1; (33/42).

Nodo 27. 60:4>2; 76:1>0; 80:2>1; 92:1>0; 96:2>1; 112:1>0; 128:1>0;  
144:1>0; (32/39).

Nodo 28. 7:1>2; 13:1>2; 16:1>2; 40:1>2; **57**:2>4; 63:1>2; 69:1>2; 73:1>2; 77:1>2; 85:1>2; 89:1>2; 93:1>2; 105:1>3; 109:1>3; 117:1>3; 121:1>3; **125**:1>3; 133:1>3; 137:1>3; **141**:1>3; **151**:1>3; **155**:1>3; **169**:1>3; (47/55).

Nodo 29. 47:1>2; 51:2>1; **52**:1>2; 101:1>3; (20/22).

Nodo 30. 60:2>3; (4/6).

Nodo 31. **56**:3>1; 76:0>1; 80:1>2; 92:0>1; 180:1>2; 182:1>0; (21/24).

Nodo 32. **164**:2>3; (8/10).

Nodo 33. **58**:4>2; 112:0>1; 128:0>1; 159:1>3; (19/23).

Nodo 34. 51:1>2; 56:1>4; 60:3>4; (10/13).

Nodo 35. 34:0>1; 60:3>0; 67:2>0; 146:1>2; (25/29).

Nodo 36. 96:1>2; **113**:1>3; 114:1>0; (25/28).

Nodo 37. 34:0>1; 76:1>0; 92:1>0; 159:1>3; (38/36).

## Apéndice V: Matriz de sinapomorfías del grupo de estudio por nodos

Ordenamiento de las sinapomorfías (Apéndice IV) en una matriz que permite observar: qué, cuántos, dónde y tipo es el cambio que se da en los estados de carácter de cada nodo.

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37						
Bootskap Jackknife	B=87 J=86	B=43 J=48	B= 16 J=14	B= 56 J=61	B= 11 J=19	B=43 J=51	B= 43 J=53	B= 4 J=5	B= 13 J=13	B= 5 J=7	B= 20 J=17	B= 4 J=7	B= 46 J=45	B= 8 J=10	B= 44 J=51	B= 43 J=51	B= 36 J=47	B= 38 J=46	B= 27 J=34	B= 37 J=47	B= 29 J=35	B= 100 J=100	B= 21 J=31	B= 32 J=35	B= 33 J=42	B= 32 J=39	B= 47 J=55	B= 20 J=22	B= 4 J=6	B= 21 J=24	B= 8 J=10	B= 19 J=23	B= 10 J=13	B= 25 J=29	B= 25 J=28	B= 38 J=36						
1	1>0																																									
2							1>0																			1>0																
3							1>0																			1>0																
7				0>1																								1>2														
10																							0>1																			
11	0>1				1>0						1>0										1>0																					
13																												1>2														
16				0>1																								1>2														
17			0>1					0>1																																		
19						0>1																																				
23	0>1																																									
27						0>1							1>0																													
32				0>1																																						
34																										1>0											0>1		0>1			
35				0>1																																						
36								0>1																		0>1																
40				0>1																									1>2													
44							0>1																			0>1																
45											2>0												0>1																			
47				0>1																										1>2												
49						0>1							1>0																													
50							0>1																			0>1																
51																														2>1								1>2				



Werkstück Bezeichnung	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37								
Bezeichnung Jackknife	B=87 J=86	B=43 J=48	B= 16 J=14	B= 56 J=61	B= 11 J=19	B=43 J=51	B= 43 J=53	B= 4 J=5	B= 13 J=13	B= 5 J=7	B= 20 J=17	B= 4 J=7	B= 46 J=45	B= 8 J=10	B= 44 J=51	B= 43 J=51	B= 36 J=47	B= 38 J=46	B= 27 J=34	B= 37 J=47	B= 29 J=35	B= 100 J=100	B= 21 J=31	B= 32 J=35	B= 33 J=42	B= 32 J=39	B= 47 J=55	B= 20 J=22	B= 4 J=6	B= 21 J=24	B= 8 J=10	B= 19 J=23	B= 10 J=13	B= 25 J=29	B= 25 J=28	B= 38 J=36								
87						0>1																																						
88																							0>1																					
89				0>1																							1>2																	
90		0>1														1>0																												
91						0>1							1>0																															
92																			0>1				1>2				1>0				0>1										1>0			
93				0>1																								1>2																
94		0>2																2>0																										
96							1>2							2>1								1>2					2>1														1>2			
97				0>1																																								
98							2>1			1>0				1>2						2>1																								
99						0>1													1>2																									
100																							0>1																					
101				0>1																										1>3														
102															1>0																													
103						0>1																																						
104																								0>1																				
105				0>1																									1>3															
106							1>2									1>0																												
107						0>1																																						
108	1>0																						0>1																					
109				0>1																									1>3															
110		0>1															1>0																											
112																							0>1				1>0												0>1					
113				0>1																																							1>3	
114																																											1>0	
115				0>2																																								
116																							0>1																					
117				0>1																									1>3															

Boortras Jackknife	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37					
	B=87 J=86	B=43 J=48	B= 16 J=14	B= 56 J=61	B= 11 J=19	B=43 J=51	B= 43 J=53	B= 4 J=5	B= 13 J=13	B= 5 J=7	B= 20 J=17	B= 4 J=7	B= 46 J=45	B= 8 J=10	B= 44 J=51	B= 43 J=51	B= 36 J=47	B= 38 J=46	B= 27 J=34	B= 37 J=47	B= 29 J=35	B= 100 J=100	B= 21 J=31	B= 32 J=35	B= 33 J=42	B= 32 J=39	B= 47 J=55	B= 20 J=22	B= 4 J=6	B= 21 J=24	B= 8 J=10	B= 19 J=23	B= 10 J=13	B= 25 J=29	B= 25 J=28	B= 38 J=36					
118															1>0																										
119					0>1																																				
120																						0>1																			
121				0>1																								1>3													
122																1>0																									
123					0>1																																				
124	1>0																					0>1																			
125				0>1																								1>3													
126		0>1															1>0																								
128																					0>1					1>0									0>1						
129				0>1																																					
130																									2>1																
131				0>2																					2>0																
132																						0>1																			
133				0>1																								1>3													
134															1>0																										
135					0>1																																				
136																						0>1																			
137				0>1																								1>3													
138																1>0																									
139					0>1																																				
140	1>0																					0>1																			
141				0>1																								1>3													
142	0>1																1>0																								
143				0>1												1>0																									
144																						0>1					1>0														
145				0>1																																					
146																									2>1													1>2			
147				0>2																					2>0																





## Apéndice VI: Sinapomorfías del grupo de estudio por especies

(100 replicaciones, mult\*n = 100 y hold /= 100 con NONA).

Los caracteres no homoplásticos fueron señalados en negritas, los homoplásticos se dejaron normales, de tal forma que tengan correspondencia distintiva con los puntos negros y blancos del árbol.

---

*N. muscorum*: No autapomorfías.

*A. banksi*: 11:1>0; 27:1>0; 28:0>1; **29:0>1**; 34:1>0; 35:1>0; 79:1>2; 95:1>2; 114:2>1; 115:2>1; 130:2>1; 131:2>1; 146:2>1; 147:2>1; 158:1>2; 188:1>2; 191:2>3.

*A. basseti*: 99:1>2; 160:2>3; 188:1>3.

*A. bara*: 18:0>1; 28:0>1; 33:0>1; 45:1-2>0; 160:0>1; **168:1>3**.

*A. castagnorum*: 33:0>1; 78:0>1; 94:0>1; 140:0>1; **142:0>2**; 144:0>2; 145:1>2; 147:2>0;

*A. castillorum*: **112:1>3**; **113:1>2**; 114:1>0; **128:1>3**; **129:1>2**; 130:2>0; **144:1>3**; 145:1>2; 146:2>0.

*A. guatemalteca*: 11:1>0; 45:0>1; 63:1>2; 67:1>2; 69:1>2; 73:1>2; 77:1>2; 81:1>2; 85:1>2; 89:1>2; 93:1>2; 97:1>2; 101:1>3; 105:1>3; 109:1>3; 117:1>3; 121:1>3; 133:1>3; 137:1>3; 159:2>0; 161:0>1.

*A. imitator*: 14:0>1; 76:0>2; 130:2>1; 146:2>0; **149:1>2**; 154:0>2.

*A. interrogator*: 188:2>1; 190:0>1.

*A. izabalana*: 11:1>0; 14:0>1; **56:2>0**; **59:2>1**; 62:0>1; 65:1>0; 108:0>1; 112:0>1; 114:2>0; 124:0>1; 126:1>0; 140:0>1; 142:1>0; **146:2>3**; 149:1>0; 158:1>2; 162:2>3; 164:2>0; **190:0>3**.

*A. iztac*: 10:0>1; 14:0>1; 34:1>0; 80:2>1; 82:1>2; 154:0>1; 158:1>3; 159:1>2; 160:0>2; **188:2>5**.

*A. sp nov.*: 14:0>1; 17:1>0; 163:1>2; 164:2>1; 180:2>3.

*A. janssensii*: 11:1>0; 12:1>0; 76:0>1; 78:2>1; 92:0>1; 94:2>1; 149:1>0; 160:2>1; **165:0>2**; 189:2>5.

*A. macgregori*: 10:0>1; 45:0>1; 53:0>1; **54:0>1**; 79:1>2; 95:1>2; 158:1>3; 159:1>2; **187:1>2**; 189:2>0.

*A. medellini*: 160:0>2.

*A. mexicana*: 3:0>2; 60:7>8; 65:1>0; 76:0>1; **80**:2>3; 92:0>1; **96**:2>3; 149:1>0.

*A. nova*: 57:2>1; 158:1>2; 159:1>2; 160:0>1; 190:0>1.

*A. palaciosi*: 45:2>1; 48:0>1; 53:0>1; 60:7>2; 147:2>1; 156:1>0; **174**:1>0; **178**:2>0; 189:2>3.

*A. prima*: **21**:0>1; 41:1>0; 158:2>1; 191:4>3.

*A. sardinasensis*: 160:0>3.

*A. setafoleacea*: 7:0>1; 80:1>2; 82:2>1; 83:2>0; 96:1>2; 98:2>1; 99:2>0; 146:2>0; 158:1>2; 189:3>2.

*A. sotanophila*: **162**:2>4; 167:0>2; 189:3>4; 191:2>1.

*A. ungumitt*: 17:1>0; 27:1>0; **80**:2>4; 82:1>0; 149:0>1; **158**:1>4; 160:0>1; 188:2>4; 191:2>0.

*S. austriaca*: 6:1>0; 15:1>0; 26:1>0; **37**:1>0; **39**:1>0; 41:1>0; **46**:1>0; **148**:1>0; 167:0>1.

*P. ieti*: **4**:1>0; 17:1>0; 23:1>0; 26:1>0; **38**:0>1; 58:7>8; **60**:5>6; 78:2>1; 94:2>1; **122**:1>2; **138**:1>2; **156**:1>2; **170**:1>2.

*P. primigenia*: 8:0>1; 51:1>2; 70:0>2; 80:2>1; 86:0>2; 98:1>2; 102:0>1; 118:0>1; 134:0>1; 180:2>3.

*P. colotlipa*: 52:2>1; **57**:4>3; 77:2>1; 93:2>1; 97:1>2.

*P. curta*: 56:1>5; 162:1>2; 163:1>2; 164:3>1.

*P. lacandona*: **30**:0>1; 34:0>1; 57:4>5; 97:1>2; 100:0>1; 114:1>0; 130:1>0; 159:1>0; 163:1>0.

*P. lindquisti*: 57:4>2; 59:0>2.

*P. matildae*: 8:0>1; 57:4>1; 82:1>2; 83:0>2; 98:1>2; 99:0>1; 146:1>2.

*P. mirabilis*: 112:0>1; 128:0>1; 144:0>1; **145**:1>4; 164:3>2.

*P. longa*: 57:2>6; 164:2>0.

*P. normae*: 67:1>0; 114:1>0; 130:1>0.

*P. pascuali*: 7:0>1; 33:0>1; **58**:3>0; 60:2>0; 67:1>2; 98:1>0; 145:1>3; 146:1>0; 183:1>0.

*P. quetzalae*: 7:0>1; 57:4>5; 60:4>0; 101:3>1; 117:3>1; 130:1>0; 133:3>1; 146:1>2; 181:3>1.

*P. saham*: 51:2>1; 53:0>1; 56:4>5; 145:1>3; 160:0>1; **163**:1>3; 164:3>1.

*P. schusteri*: 32:2>0; 56:1>2; 69:2>0; 77:2>1; 93:2>1; 96:1>2; 115:0>1; 131:0>1.

*P. wilsoni*: 6:1>0; 7:0>2; 13:0>2; 15:1>0; 16:0>2; 27:0>1; **31**:1>0; 32:0>2; 35:0>2; 40:0>2; 47:0>2; **54**:0>2; **65**:0>2; 70:2>1; 71:0>3; **75**:0>2; **79**:0>3; **80**:1>0; 86:2>1; **95**:0>3; **103**:0>3; 107:0>1; 114:2>1; 115:0>1; **119**:0>3; **123**:0>3; 130:2>1; 131:0>1; **135**:0>3; **139**:0>3; 143:0>1; 146:2>1; **153**:0>3; 161:0>1; 164:2>1; 171:0>1; 193:0>1.

## Apéndice VII: Índices de consistencia y de retención

Carácter	Pasos	Ci	Ri
1	1	100	100
2	2	50	92
3	2	50	92
6	2	50	0
7	3	66	93
8	5	20	0
10	6	16	16
11	8	12	22
12	3	33	50
13	3	66	92
14	4	25	0
15	2	50	0
16	3	66	93
17	5	20	42
18	3	33	0

Carácter	Pasos	Ci	Ri
72	4	50	33
73	3	66	93
74	4	25	75
75	3	66	80
76	11	18	47
77	5	40	78
78	7	28	66
79	5	60	60
80	11	36	46
81	7	42	50
82	10	20	42
83	5	40	70
84	2	50	66
85	3	66	93
86	5	40	75

Carácter	Pasos	Ci	Ri
127	2	50	66
128	7	42	50
129	4	100	100
130	12	16	47
131	9	22	53
132	2	50	50
133	4	50	86
134	4	25	78
135	2	100	100
136	2	50	50
137	3	66	93
138	4	50	84
139	2	100	100
140	4	25	40
141	2	100	100

Carácter	Pasos	Ci	Ri
19	1	100	100
20	5	20	50
23	2	50	50
26	2	50	0
27	5	20	60
28	2	50	0
32	4	50	85
33	5	20	0
34	8	12	30
35	4	50	86
36	3	33	86
40	3	66	93
41	5	20	33
43	2	50	0
44	3	33	86
45	10	20	38
47	3	66	93
48	2	50	66
49	2	50	83
50	3	33	86
51	11	36	30
52	5	60	80
53	9	44	0
54	3	100	100
55	3	33	86
56	13	53	40
57	12	50	50
58	14	57	40
59	5	40	0
60	15	53	36
61	1	100	100
62	3	33	33
63	3	66	93
64	3	33	84
65	4	50	60
67	6	33	73
68	2	50	66
69	4	50	87
70	5	40	75
71	5	60	60

Carácter	Pasos	Ci	Ri
87	4	75	80
88	4	50	33
89	3	66	93
90	3	66	92
91	2	50	83
92	10	20	50
93	5	40	78
94	8	25	60
95	5	60	60
96	9	22	56
97	6	50	57
98	9	22	53
99	7	28	50
100	3	33	33
101	4	50	85
102	4	25	78
103	2	100	100
104	2	50	50
105	3	66	93
106	4	50	84
107	2	50	75
108	3	33	50
109	3	66	93
110	2	50	92
111	2	50	66
112	8	37	44
113	3	100	100
114	11	18	59
115	7	28	58
116	2	50	50
117	4	50	86
118	4	25	78
119	2	100	100
120	2	50	50
121	3	66	93
122	4	50	84
123	2	100	100
124	3	33	50
125	2	100	100
126	3	33	84

Carácter	Pasos	Ci	Ri
142	4	50	85
143	3	33	60
144	7	42	33
145	6	66	66
146	12	25	40
147	5	40	72
149	8	25	45
150	2	50	50
151	2	100	100
152	3	33	84
153	2	100	100
154	7	28	37
155	2	100	100
156	4	50	81
157	1	100	100
158	10	30	22
159	9	33	60
160	13	23	23
161	6	33	42
162	6	66	75
163	7	42	50
164	11	36	12
166	2	50	92
167	7	28	61
168	3	66	50
169	2	100	100
170	5	40	57
171	2	50	50
180	9	55	33
181	4	50	71
182	6	33	42
183	2	50	66
184	4	50	33
186	4	50	33
188	11	45	50
189	13	46	30
190	6	33	0
191	15	40	18
192	3	33	87
193	2	50	92

Caracteres que no dan información (excluyendo ambigüedades):

- Autapomórficos/plesiomórficos: 4, 21, 29, 30, 31, 37, 38, 39, 46, 148, 165, 172, 173, 174, 175, 176, 177, 178, 187.
- Constantes: 5, 9, 22, 24, 25, 42, 66, 179, 185.

### **Apéndice VIII: Cambios de carácter para hipotética monofilia de *Americanura***

7: 0>1; 16: 0>1; 32: 0>1; 35: 0>1; 40: 0>1; 47: 0>1; 63: 0>1; 67: 0>1; 69: 0>1; 73: 0>1; 77: 0>1; 83: 0>1; 85: 0>1; 89: 0>1; 93: 0>1; 99: 0>1; 105: 0>1; 109: 0>1; 110: 0>1; 115: 0>1; 117: 0>1; 121: 0>1; 125: 0>1; 126: 0>1; 131: 0>1; 133: 0>1; 137: 0>1; 141: 0>1; 142: 0>1; 149: 0>1; 151: 0>1; **153**: 0>1; 155: 0>1; 169: 0>1; **192**: 0>1.

- 7.- Forma de seda F: lisa (0), barbulada (1), palmeada (2)
- 16.- Forma de la seda B: lisa (0), barbulada (1), palmeada (2)
- 32.- Forma de seda OCm: lisa (0), barbulada (1), palmeada (2)
- 35.- Forma de seda OCp: lisa (0), barbulada (1), palmeada (2)
- 40.- Forma de seda Di1: lisa (0), barbulada (1), palmeada (2)
- 47.- Forma de seda De1: lisa (0), barbuladas (1), palmeada (2)
- 63.- Th I-De forma de macroseda: M (0), MB (1), MP (2)
- 67.- Th I-DL forma de macroseda: M (0), MB (1), MP (2)
- 69.- Th II-Di forma de macroseda: M (0), MB (1), MP (2)
- 73.- Th II-De forma de macroseda: M (0), MB (1), MP (2)
- 77.- Th II-DL forma de macroseda: M (0), MB (1), MP (2)
- 83.- Th II-L forma de microsedas: m (0), mb (1), m/mb (2)
- 85.- Th III-Di forma de macroseda: M (0), MB (1), MP (2)
- 89.- Th III-De forma de macroseda: M (0), MB (1), MP (2)

- 93.- Th III-DL forma de macroseda: M (0), MB (1), MP (2)
- 99.- Th III-L forma de macroseda: m (0), mb (1), m/mb (2)
- 105.- Abd I-De, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 109.- Abd I-DL, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 110.- Abd I-DL, núm. de macrosedas: ninguna (0), una (1), dos (2)
- 115.- Abd I-L, forma de macroseda: m (0), mb (1), m/mb (2)
- 117.- Abd II-Di, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 121.- Abd II-De, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 125.- Abd II-DL, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 126.- Abd II-DL, núm. de macrosedas: ninguna (0), una (1), dos (2)
- 131.- Abd II-L, forma de macroseda: m (0), mb (1), m/mb (2), mp (3)
- 133.- Abd III-Di, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 137.- Abd III-De, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 141.- Abd III-DL, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 142.- Abd III-DL, núm. de macrosedas: ninguna (0), una (1), dos (2)
- 149.- Abd IV, tubérculos fusionados: ninguno (0), DL+L (1), De+DL+L (2)
- 151.- Abd IV-Di, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 153.- Abd IV-Di, forma de macroseda: m (0), mb (1), m/mb (2), mp (3)
- 155.- Abd IV-De, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 169.- Abd V-Di, forma de macroseda: M (0), MB (1), M/MB (2), MP (3)
- 192.- Es *Americanura*: No (0), Si (1)

Transición de estados de caracteres compartidos entre *Americanura* y *Sensillanura*: **36**: 0>1; **44**: 0>1; **50**: 0>1; **55**: 0>1; **60**: 3>7; 167: 0>1.

- 36.- Seda cefálica posterior en 2 grupos: Presente (0), Ausente (1)
- 44.- De contiene sedas De1+De2+Di2: Presente (0), Ausente (1)
- 50.- DL siempre separado: Presente (0), Ausente (1)
- 55.- L+So fusionados: Presente (0), Ausente (1)
- 60.- Total de (macro y micro) sedas en L+So: ≤ cuatro (0), cinco (1), seis (2), siete (3), ocho (4), nueve (5), diez (6), once (7), doce (8)
- 167.- Abd V, tubérculos fusionados: De+DL+L (0), DL+L (1), Di+De+DL+L (2)

## Apéndice IX: Localidad, Biotopos, Altitud y Coordenadas geográficas

### Localidades y biotopos

ESPECIES	LOCALIDAD	BIOTOPO	SUBSTRATO
<i>Americanura basseti</i>	Bosque San Lorenzo, Provincia de Colón, Panamá.	Bosque	Suelo
<i>Americanura castagnorum</i>	Bosque San Lorenzo, Provincia de Colón, Panamá.	Bosque	Suelo
<i>Americanura castillorum</i>	Rancho del cielo, Gómez Farías, Tamaulipas, MX	Bosque mesófilo de montaña	Corteza tronco descomposición
<i>Americanura ungumitl</i>	Rancho del cielo, Gómez Farías, Tamaulipas, MX	Bosque mesófilo de montaña	Corteza tronco descomposición
<i>Americanura izabalana</i>	La Escobas, Depto. de Izabal, Guatemala.	Bosque tropical	Basura
<i>Palmanura lacandona</i>	Estación biológica tropical Chajul, Montes Azul, Selva Lacandona, Chiapas, MX	Bosque tropical	Suelo
<i>Neanura muscorum</i>	Países Nórdicos, Distribución cosmopolita	Bosque, Zona costera abierta,	Matorral alpino
<i>Palmanura quetzalae</i>	La Unión, Xicotepec de Juárez, Puebla, MX	Cafetal	Hojarasca
<i>Americanura sardinasensis</i>	Cueva de las sardinas (2da y 3ra cámaras), Tapijulapa, Tabasco, MX	Cueva	Hojarasca
<i>Americanura setafoleacea</i>	Estación experimental Los Tuxtlas, Veracruz, MX	Selva alta perennifolia	Cama de hojas muertas
<i>Americanura nova</i>	Sumidero de Oyamel, Conrado Castillo, Tamaulipas, MX	Sistema de purificación: cuevas del Cretácico medio	N/D

<b>ESPECIES</b>	<b>LOCALIDAD</b>	<b>BIOTOPO</b>	<b>SUBSTRATO</b>
<i>Palmanura mirabilis</i>	Palma Sola, Veracruz, MX	N/D	Arbustos bajos
<i>Palmanura colotlipa</i>	Cerca del rio camino hacia Colotlipa, Guerrero, MX	N/D	Basura
<i>Palmanura curta</i>	La Escobas, Depto. de Izabal, Guatemala.	N/D	Basura
<i>Palmanura matildae</i>	Cerro pelón, Vista Hermosa, Oaxaca MX	N/D	Basura
<i>Palmanura pascuali</i>	Arroyo Metate, Tuxtepec, Oaxaca, MX	N/D	Basura
<i>Palmanura schusteri</i>	Sierra de las Minas, San Lorenzo, Depto. Zacapa, Guatemala.	N/D	Basura
<i>Palmanura primigenia</i>	El Sabinito, Mpio. Rayón, San Luis Potosí, MX	N/D	Bosque
<i>Americanura guatemalteca</i>	Chahal, Depto. Alta Verapaz, Guatemala.	N/D	Detritus
<i>Palmanura wilsoni</i>	Arco de piedra, Montebello, Chiapas, MX	N/D	Detritus
<i>Americanura medellini</i>	Estación biológica tropical Chajul, Montes Azul, Selva Lacandona, Chiapas, MX	N/D	Detritus, nido de termitas, tierra de campo de maíz, terreno de cacao, campo viejo, basura.
<i>Palmanura lindquisti</i>	Sierra de las Minas San Lorenzo, Depto. Zacapa, Guatemala.	N/D	Hojarasca de roble
<i>Americanura prima</i>	Tlanchinol, Hidalgo, MX	N/D	Hojarasca en la base del bosque
<i>A. sp nov.</i>	Saint Andrew, Jamaica	N/D	Hojarasca húmeda

<b>ESPECIES</b>	<b>LOCALIDAD</b>	<b>BIOTOPO</b>	<b>SUBSTRATO</b>
<i>Americanura iztac</i>	Volcán Iztaccihuatl (vertiente noroeste), Edo. de Méx, MX	N/D	Musgo arborícola y suelo
<i>Americanura janssensi</i>	Santa Cruz Yagavila, Ixtlan de Juárez, Oaxaca, MX	N/D	Podzol
<i>Palmanura normae</i>	Villa de Ayala, Morelos, MX	N/D	Pulpa de banana
<i>Americanura mexicana</i>	Derrame Chichinautzin, Morelos: Tepozteco / Zempoala. MX	N/D	Tronco en descomposición
<i>Americanura macgregori</i>	Derrame Chichinautzin, Morelos: Tepozteco / Zempoala. MX	N/D	Tronco en descomposición y cama de hojas
<i>Americanura banksi</i>	Apaican, San Jose, Costa Rica	N/D	N/D
<i>Americanura bara</i>	Canadá y EE.UU.	N/D	N/D
<i>Americanura imitator</i>	Popocatepetl (Paso de Cortés), MX	N/D	N/D
<i>Americanura interrogator</i>	Caimital, Mpio. Obispos, Edo. Barinas, Venezuela.	N/D	N/D
<i>Americanura palaciosi</i>	Turrialba, Costa Rica.	N/D	N/D
<i>Americanura sotanophila</i>	Sotano de Otates, Queretaro, MX	N/D	N/D
<i>Sensillanura austriaca</i>	Alpes	N/D	N/D
<i>Paranura ieti</i>	N/D	N/D	N/D
<i>Palmanura longa</i>	Grieta la Hoya (alrededores de), Guerrero, MX	N/D	N/D
<i>Palmanura saham</i>	Palenque, Chiapas, MX	N/D	N/D

N/D = No disponible

Datos de ubicación geográfica en coordenadas, altitud, temperatura y precipitación anuales.

ESPECIES	ALTITUD (M SNM)	TMA °C	PMA (mm p)	LAT. NORTE	LONG. OESTE
<i>Americanura banksi</i>	1,160	20	2,008	9° 57' 38"	84° 03' 23"
<i>Americanura basseti</i>	10	27	3,357	9° 19' 21"	80° 00' 09"
<i>Americanura bara</i>	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D
<i>Americanura castagnorum</i>	10	27	3,357	9° 19' 21"	80° 00' 09"
<i>Americanura castillorum</i>	1,120	21	971	23° 04' 00"	99° 11' 00"
<i>Americanura guatemalteca</i>	1,000	25	2,738	15° 47' 20"	89° 35' 12"
<i>Americanura imitator</i>	3,650	8	1,000	19° 05' 12"	98° 38' 49"
<i>Americanura interrogator</i>	170	27	1,607	8° 40' 00"	70° 13' 00"
<i>Americanura izabalana</i>	187	27	2,489	15° 40' 60"	88° 37' 60"
<i>Americanura iztac</i>	$\overline{3,345}$ 3,250-3,440	3	1,320	19° 11' 28"	98° 39' 06"
A. sp nov.	413	22	2,400	18° 04' 00"	76° 45' 00"
<i>Americanura janssensii</i>	$\overline{1,975}$ 1,400-2,550	16	127	17° 19' 50"	96° 29' 14"
<i>Americanura macgregori</i>	$\overline{2,525}$ 2,400-2,650	17	913	<b>19° 00' 03"</b> <b>19° 03' 13"</b>	<b>99° 06' 04"</b> <b>99° 18' 54"</b>
<i>Americanura medellini</i>	$\overline{900}$ 300-1,500	25	2,424	16° 15' 51"	90° 37' 16"
<i>Americanura mexicana</i>	$\overline{3,100}$ 2,400-3,800	17	913	<b>19° 00' 03"</b> <b>19° 03' 13"</b>	<b>99° 06' 04"</b> <b>99° 18' 54"</b>
<i>Americanura nova</i>	1,940	N/D	N/D	23° 56' 13"	99° 28' 47"
<i>Americanura palaciosi</i>	$\overline{3,000}$ 2,800-3,200	26	3,361	9° 05' 12"	83° 37' 30"
<i>Americanura prima</i>	1,590	19	1,725	20° 59' 21"	98° 40' 43"
<i>Americanura sardinensis</i>	100	25	3,449	17° 27' 05"	92° 47' 00"
<i>Americanura setafoleacea</i>	200	25	3,454	18° 35' 00"	95° 04' 00"
<i>Americanura sotanophila</i>	1,420	20	1,043	21° 09' 19"	99° 12' 57"
<i>Americanura unguimtl</i>	1,120	21	971	23° 04' 00"	99° 11' 00"
<i>Neanura muscorum</i>	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D
<i>Sensillanura austriaca</i>	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D
<i>Paranura ieti</i>	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D

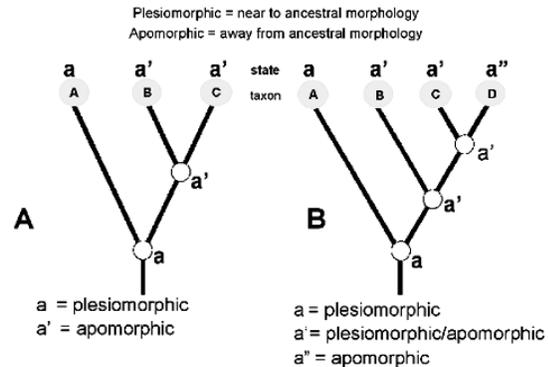
<b>ESPECIES</b>	<b>ALTITUD (M SNM)</b>	<b>TMA °C</b>	<b>PMA (mm p)</b>	<b>LAT. NORTE</b>	<b>LONG. OESTE</b>
<i>Palmanura primigenia</i>	430	21	758	21° 53' 49"	99° 25' 30"
<i>Palmanura colotlipa</i>	700	25	1,262	17° 24' 25"	99° 10' 51"
<i>Palmanura curta</i>	150	27	2,506	15° 40' 60"	88° 37' 60"
<i>Palmanura lacandona</i>	$\overline{900}$ 300-1,500	25	2,424	16° 15' 51"	90° 37' 16"
<i>Palmanura lindquisti</i>	1,700	27	657	14° 58' 00"	89° 32' 00"
<i>Palmanura matildae</i>	1,350	15	1,381	16° 59' 42"	96° 06' 39"
<i>Palmanura mirabilis</i>	870	26	1,260	19° 46' 20"	96° 25' 54"
<i>Palmanura longa</i>	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D
<i>Palmanura normae</i>	1,200	24	877	18° 46' 00"	98° 59' 00"
<i>Palmanura pascuali</i>	50	25	2,348	18° 00' 89"	95° 93' 89"
<i>Palmanura quetzalae</i>	$\overline{2,000}$ 1,500-2,500	19	2,801	20° 17' 00"	97° 57' 00"
<i>Palmanura saham</i>	60	27	2,394	17° 30' 33"	91° 58' 56"
<i>Palmanura schusteri</i>	2,100	27	657	14° 58' 00"	89° 32' 00"
<i>Palmanura wilsoni</i>	1,400	19	2,344	16° 07' 00"	91° 40' 00"

TMA = Temperatura Media Anual (°C); PMA = Precipitación Media Anual (mm p)

## Apéndice X: Glosario

**Apomorfía:** Es aquel que surge a partir del estado plesiomorfo, es decir que resulta de una transformación del carácter dentro del grupo en estudio (Morrone, 2010). Estado de carácter derivado de una condición general. Surge a partir del estado

plesiomórfico, es decir que resulta de una transformación dentro del grupo en estudio. Se define en función de un cladograma determinado (Humphries y Pareti, 1999; Morrone, 2001). Se refiere a innovaciones evolutivas o rasgos evolutivamente novedosos derivados de un estado o carácter primitivo (plesiomórfico) perteneciente a un taxón ancestral filogenéticamente próximo.



**Autapomorfía:** Estado apomórfico presente en un único taxón (Morrone, 2010). Estado de carácter apomórfico que se presenta en un único taxón (Goloboff, 1998; Morrone, 2000 y 2001).

**Bootstrapping:** Índice que consiste en eliminar al azar la mitad de los caracteres de una matriz de datos, duplicarlos (para obtener una matriz del mismo tamaño) y analizar esta nueva matriz para obtener los cladogramas más parsimoniosos. Este proceso se repite cien veces y el número de veces (porcentaje) que aparece cada componente se considera un índice de soporte (Felsenstein, 1985; Li & Zharkikh, 1994).

Se utiliza para obtener los valores de apoyo o robustez mediante remuestreos, la estimación del árbol óptimo debe repetirse muchas veces a partir de cada matriz replicada y después calcular el consenso, da el porcentaje de error para cada muestra, debido a que este proceso está basado en la selección aleatoria existe la

probabilidad de que haya algunos datos del conjunto original que no sean usados y otros que intervengan en más de un subconjunto.

**Carácter:** En sistemática, cualquier atributo observable en un taxón, que permite distinguirlo de otro. Cabe aclarar que no toda la variación que encontramos en los seres vivos posee valor taxonómico (Morrone, 2001; Zunino, 2003). Propiedad característica, expresión o parte de un organismo que es casi-independiente de otras propiedades del organismo (modificado de Wagner, 1999).

**Cladística:** método para construir clasificaciones naturales que preceden a los planteamientos de índole filogenéticos, ver filogenia.

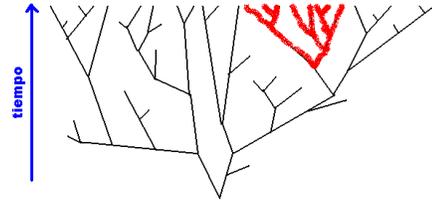
**Clado:** Grupo monofilético o natural, es decir que incluye a todos los descendientes de un ancestro común (Morrone, 2000). Del griego clado = rama, se refiere a cada una de las ramas del árbol filogenético propuesto para agrupar a los seres vivos, interpretado como un conjunto de especies emparentadas y que comparten un antepasado común.

**Cladograma de consenso estricto:** Es el resultado de combinar en el cladograma de consenso, únicamente aquellos componentes que aparezcan repetidos en todos los cladogramas originales (Nelson, 1979; Sokal & Rohlf, 1981).

**Estado de carácter:** Cada una de las diferentes alternativas de un carácter taxonómico (Morrone, 2001). Interpretación de la naturaleza de un organismo que se utiliza para comparar el carácter de ese organismo con otro organismo, corresponde a un atributo o característica de las entidades (Wiley & Lieberman, 2011).

**Filogenia:** Historia evolutiva de un taxón. Se deduce a partir de un cladograma (MacDonald, 2003; Morrone, 2001).

**Grupo monofilético:** Es un taxón compuesto por dos o más especies, que incluye las especies ancestrales y a todos y sólo los descendientes de la especie ancestral; en este grupo están más

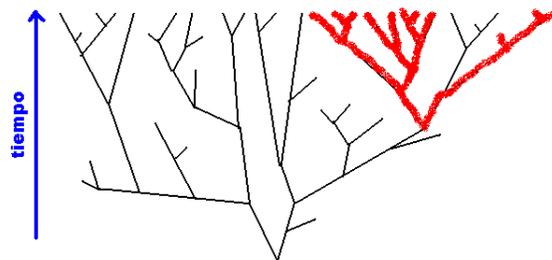


estrechamente relacionadas todas las especies con las demás especies que a cualquier otra especie que esté clasificada fuera del grupo (Hennig, 1966:73; Wiley & Lieberman, 2011).

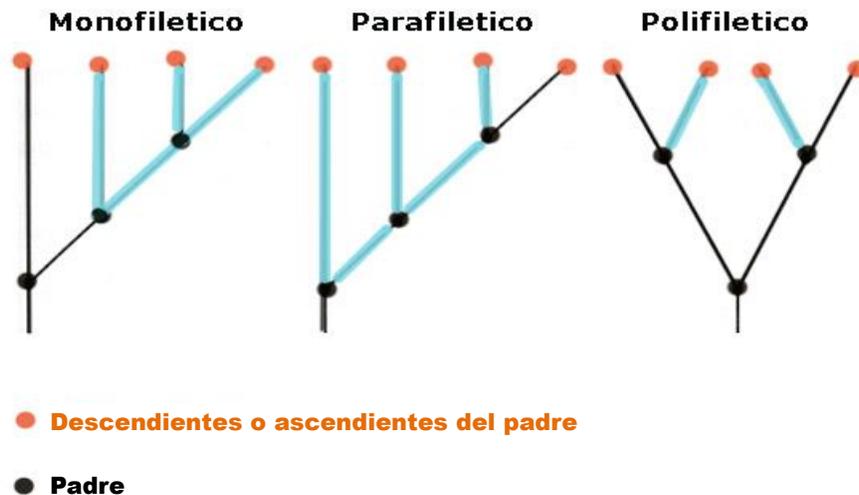
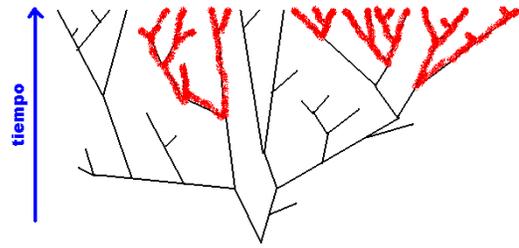
**Grupo externo:** es una especie o un taxón superior utilizados en el análisis filogenético para evaluar qué supuestos homólogos indican las relaciones genealógicas en el grupo estudiado y que son simplemente caracteres primitivos; se utiliza para enraizar el árbol y determinar carácter de polaridad (Wiley & Lieberman, 2011).

**Grupo hermano:** Es una sola especie o un grupo monofilético que es el pariente genealógico más cercano de otra especie o un grupo monofilético de las especies, que comparten una única especie ancestral común - una especie ancestral que no comparten con ninguna otra especie o grupo monofilético-. En el análisis, el grupo hermano es el grupo externo más influyente para determinar el mérito relativo de las presuntas homologías para indicar las relaciones genealógicas en el grupo estudiado (Wiley & Lieberman, 2011).

**Grupo parafilético:** Son grupos incompletos en los que uno o más de los descendientes del antepasado común no están incluidos en el grupo (Wiley & Lieberman, 2011).



**Grupo polifilético:** Grupos considerados irreales en la naturaleza, contruidos artificialmente, formados por descendientes de un antepasado absolutamente excluido del grupo (Wiley & Lieberman, 2011). No incluye al antepasado común más reciente de todos sus miembros.



Historia del desarrollo evolutivo de un grupo de organismos. Aunque el término también aparece en lingüística histórica para referirse a la clasificación de las lenguas humanas según su origen común, el término se utiliza principalmente en su sentido biológico.

**Homoplasia:** Es la similitud lograda (convergencia) por la evolución independiente en diferentes partes del árbol de la vida (Lankester, 1870); también puede darse por la reversión de una apomorfía a un estado indistinguible del plesiomorfo. Que tienen diferentes orígenes evolutivos y por lo tanto representan diferentes (aunque similares) novedades evolutivas (Wiley & Lieberman, 2011).

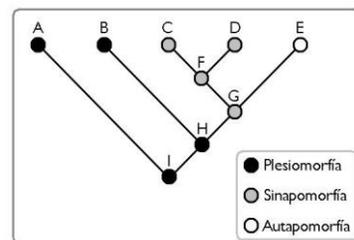
**Índice de consistencia (IC):** Cuantifica la homoplasia relativa de un carácter (Morrone, 2010). Es la relación entre el número mínimo de pasos o cambios que

podría sufrir un carácter y el número de cambios o pasos que en realidad experimenta la topología de un árbol en particular topología. Su expresión matemática es:  $IC = m / s$ , donde ***m*** es el número total de pasos necesarios para explicar mínimamente para la evolución de la homologías (es decir, para tres estados de caracteres,  $m = 2$ ; para cuatro estados de caracteres,  $m = 3$ , etc., y ***s*** es el número de pasos reales de formas evolutivas (Wiley & Lieberman, 2011).

**Jackknife:** Índice que consiste en eliminar al azar caracteres o taxones sin reponerlos. Es un procedimiento estadístico para estimar la varianza paramétrica de los datos observados, por medio del promedio de las varianzas de pseudo-réplicas (muestras más pequeñas). Los datos originales son muestreados sin remplazamiento para producir pseudomatrices que luego serán analizadas con algún método de búsqueda (árboles de Wagner), y finalmente se realiza un consenso estricto para ver la proporción (porcentaje) de grupos monofiléticos.

**Parsimonia:** Principio metodológico de acuerdo con el cual los datos observados se deben explicar de la manera más simple, es decir que no deben emplearse más conceptos (reglas, principios o supuestos) de los necesarios para explicar un fenómeno. Permite seleccionar los cladogramas mejor sustentados a partir de un conjunto de caracteres, maximizando las homologías y minimizando el número de cambios requeridos para explicar la hipótesis (Ferrater, 1994; Humphries, 1999).

**Plesiomorfía:** Estado ancestral o primitivo de un carácter. Es aquel que surge primero en el tiempo, ya que se halla o se infiere que se hallaba en el antecesor del grupo de estudio (Morrone, 2010). Estado de carácter generalizado o ancestral, que surge primero en el tiempo. Se halla o se infiere que se encontraba en el antecesor del grupo en estudio (Humphries, 1999; Morrone, 2001).



**Quetotaxia:** Arreglo de las celdas en un insecto: especialmente importante en la clasificación de los dípteros, Collembola y otros grupos.

**Índice de retención (IR):** Cuantifica la homoplasia observada en un carácter en función de la homoplasia posible; su expresión matemática es:  $IR = (g-s) / (g-m)$ , donde  $g$  literalmente traducido representa la medida de "lo mejor del peor" rendimiento posible de cada carácter en relación con el desempeño real del mismo. "Lo mejor del peor" está representado por el valor más pequeño;  $m$  es el número total de pasos necesarios para explicar mínimamente para la evolución de la homología y  $s$  es el número real de pasos evolutivos (Farris, 1989; Siebert, 1992; Wiley & Lieberman, 2011).

**Simplesiomorfía:** Carácter que representa el estado ancestral, compartido por dos taxones emparentados cuando éste coincide con el carácter presente en el antepasado común de ambos. Es un estado plesiomórfico presente en dos o más taxones (Morrone, 2010). Estado de carácter generalizado compartido por todos los miembros de un grupo (Morrone, 2001).

**Sinapomorfía:** Novedad evolutiva compartida por dos o más taxones. Estado apomórfico compartido por dos o más taxones. Estado de carácter derivado compartido por todos los miembros de un grupo (Morrone, 2001).