



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA
CARRERA DE BIOLOGIA

Sistemática del género *Simognathus* Trouessart
1889 (Acari: Prostigmata: Halacaridae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
LICENCIADA EN BIOLOGIA

P R E S E N T A

CYNTHIA CARAPIA MORENO

DIRECTOR DE TESIS: DR. GERARDO RIVAS LECHUGA



CIUDAD DE MÉXICO, DICIEMBRE 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos

Si me preguntaran una y mil veces quienes son las personas más importantes en mi vida solo habría una respuesta en todas las ocasiones, solo ellos han pasado a mi lado los momentos buenos y malos, todo el trabajo realizado fue posible gracias al apoyo que me han brindado en todo momento, me han podido sacar de la inseguridad, la frustración y del llanto.

Agradezco a mi mamá Estela, quien siempre me ha apoyado incondicionalmente incluso cuando son locuras, siempre ha dado lo mejor de sí para que yo pueda lograr mis metas, mi mayor ejemplo a seguir y ha sido una de mis cómplices. A mi segundo cómplice que por azar de la vida llegue a conocer y ahora es mi esposo, Mario te agradezco que siempre respire profundo para comprenderme y logres hacerme ver una solución cuando siento que ya no puedo más, que me proporciones en cada ocasión un abrazo que me da la suficiente energía para seguir, que me seques las lágrimas cuando son incontrollables. Sin menospreciar tus desveladas para poderme apoyar en cada paso.

A mi hermosa muffin quien me dio los mejores momentos y años de vida, llego en el mejor momento y se llevó un pedacito de mi amor.

Al Dr. Gerardo Rivas, a quien admiro mucho, sin su guía no estaría aquí, me obsequio algo invaluable como lo es su tiempo, esfuerzo y apoyo desmesurado, así como todo el conocimiento que sin celo me transmitió cada día de trabajo. Siempre estará muy presente en mi vida académica.

A la M. en C. Maricela Vicencio quien me encamino siempre que fue necesario y su simple presencia me hace sentir calidez y cariño.

Al M. en C. Mauricio Ramírez pronto Dr., por la guía en varios momentos de este trabajo, por responderme dudas a pesar de la carga de trabajo que él tenía.

En General al Laboratorio de Zoología Acuática por coincidir y siempre integrarme al equipo de trabajo tan hermoso que es, los admiro mucho a cada uno. A la M. en C. Aurora Vassallo, ya casi Dra., quien me compartió experiencias personales que me hicieron sentir que no era la única que pasaba por esos momentos de crisis y ayudarme a sentirme animada.

A Jonathan quien me hace feliz por su interés en lo que hago y me ha apoyado moralmente en varios momentos cruciales. A Jesica, Nicol y Nathan quienes siempre me hacían reír para distraerme del estrés a lo largo de mi camino en la licenciatura, gracias por el cariño que me dan cuando los veo.

A mi papá por los buenos momentos que compartimos y esa afinidad a la biología que me hicieron crecer y ponerme a prueba en varias ocasiones.

Índice

RESUMEN	3
INTRODUCCIÓN	4
Generalidades de los ácaros.....	4
Generalidades de la familia Halacaridae	6
Antecedentes taxonómicos.....	8
HIPÓTESIS	11
OBJETIVOS.....	11
Objetivo general.....	11
Objetivos particulares	11
MÉTODOS	12
Cuadro 1. Lista y ubicación taxonómica de las especies del género <i>Simognathus</i> Trouessart, 1889. El arreglo sistemático es con base en Krantz y Evans (2009).....	14
Descripción de caracteres y matriz de estados de carácter	16
Árboles filogenéticos	28
DISCUSIÓN	34
CONCLUSIONES	36
REFERENCIAS.....	38

RESUMEN

Los ácaros marinos del género *Simognathus* Trouessart, 1889 (Prostigmata: Halacaridae) incluyen 44 especies válidas que se distribuyen en todos los océanos. La mayor parte de su conocimiento está limitado a sus descripciones taxonómicas, por lo que sus relaciones de parentesco aún resultan incipientes. En el presente se realizó un análisis filogenético de *Simognathus*, los caracteres se obtuvieron a partir de la literatura y se incorporaron algunos más, se empleó como grupo externo el género *Acaromantis* Trouessart y Neumann, 1893. Se presenta la primera filogenia para el género *Simognathus* con base en caracteres morfológicos. Los resultados siguiendo métodos de parsimonia, mostraron que el género *Simognathus* no es un taxón monofilético, aunque algunos de los grupos de especies dentro de éste resultaron tener resueltas sus relaciones de parentesco, es decir, no se presentaron politomías como resultado del análisis filogenético.

INTRODUCCIÓN

Generalidades de los ácaros

Dentro del Reino Metazoa, el phylum Arthropoda (del griego *árthron* “articulación”, y *poús* “pie”) representa el taxón más diverso, con alrededor de 1,500,000 especies descritas (Zhang, 2013), representando el 80% del total de los animales (Zhang 2011); esta gran riqueza de especies es el resultado de la divergencia adaptativa procedente de múltiples eventos, recolectados desde su origen, hace poco más de 500 millones de años a inicios del Paleozoico, en el periodo Cámbrico (Hoffman, 1999; Pinkus, 2010).

En virtud de esta divergencia, los artrópodos se caracterizan por la fusión de sus segmentos corporales, conformando una estructura análoga denominada tagma, así como los apéndices que se diferenciaron estructural y funcionalmente de sus homólogos (Barnes, 1996).

Entre los subphyla que conforman a los artrópodos, se encuentra Trilobitomorpha (extintos), Hexapoda, Crustacea, Myriapoda y Chelicerata, este último caracterizado por la ausencia de antenas y presentar un cuerpo conformado por dos tagmas: el prosoma (región anterior) tiene un par de quelíceros y un par de pedipalpos que pueden tener la función sensorial semejante a las antenas (Rogers et al., 2020) y el opistosoma (región posterior) puede estar o no segmentado externamente y se encuentran las estructuras reproductivas y de intercambio gaseoso (Francke, 2014). Chelicerata incluye a las clases Merostomata y Arachnida, esta última representada por las arañas, los alacranes y los ácaros, entre otros.

Actualmente los ácaros son considerados como uno de los taxones con mayor éxito de diversificación entre los quelicerados, tanto terrestres como acuáticos, encontrándose en hábitats dulceacuícolas, salobres, y marinos (Hoffman, 1999), en

casi todos los ecosistemas incluyendo desiertos, tundras, alpinos, cuevas, manantiales, aguas termales, suelo oceánico, estratos profundos del suelo (Iraola, 2001), con asociaciones diversas y hábitos como el comensalismo, foresia y parasitismo presentando especies de vida libre: saprófagos, necrófagos, fitófagos, parasitas y depredadoras (Krantz, 2009). Con poco más de 50,000 especies descritas en el mundo (Zhang, 2013). Esta diversidad se relaciona principalmente con la amplia variedad de hábitats y de relaciones ecológicas, data desde el devónico temprano, posicionándolos entre los artrópodos terrestres más antiguos (Norton et al., 1988; Rivas y Hoffmann, 2000). En México, el taxón de los ácaros está representado con 2,625 especies registradas en 5 órdenes (Pérez et al., 2014).

Su diversidad en formas, tamaños, estructuras, hábitos, biorrelaciones y hábitats les otorgan el papel de ser parte importante en las redes tróficas, tanto de ambientes terrestres y acuáticos, siendo recicladores-degradadores de materia orgánica y/o nutrientes en el agua y suelo, facilitando el papel de las bacterias y de los hongos, tanto al triturar la materia como al modificarla químicamente, por lo que indirectamente actúan como “catalizadores” al estimular la actividad microbiana (Iraola, 2001).

Estructuralmente los ácaros están conformados por un único tagma, organizado en gnatosoma (parte anterior) e idiosoma (parte posterior), el primero consta de dos pares de apéndices: los quelíceros cuya función principalmente es alimenticia con adaptaciones para raspar, cortar o triturar (Krantz, 2009) y los pedipalpos que tienen una función sensorial primordialmente, con las coxas fusionadas, conformando así la base del gnatosoma. En el caso del idiosoma, se tienen cuatro pares de apéndices (patas) en adultos y 3 en las larvas, conformados de 6 artejos: coxa, trocánter, fémur, genua, tibia y tarso (Evans, 1992).

Generalidades de la familia Halacaridae

Los ácaros que habitan el ambiente marino están representados principalmente por una familia: Halacaridae Murray (1877), la cual se ubica dentro del suborden Prostigmata y del orden Trombidiformes de la subclase Acari.

Los halacáridos tienen taxones presentes desde el Mesozoico, que colonizaron o se propagaron en la Pangea (Bartsch, 1988, 2006, 2007; Pepato, 2018). Dentro de la familia Halacaridae se encuentran descritas 1,638 especies, 76 géneros (WoRMS, 2021) y 15 subfamilias: Halacarinae Viets, 1927; Copidognathinae Bartsch, 1983; Lohmannellinae Viets, 1927; Ropohalacarinae Bartsch, 1989, todas ellas con especies que habitan aguas continentales. Por otra parte, Actacarinae Viets, 1939; Acarochelopodinae Bartsch, 1977; Werthelloidinae Bartsch, 1986; Halixodinae Viets, 1927; Enterohalacarinae Viets, 1938; Rombognathinae Viets, 1927; Astacopsiphaginae Viets, 1931; Mictognathinae Otto, 1999; Spongihalacarinae Otto, 2000; Australacarinae Otto, 2000 y Simognathinae Viets, 1927 incluyen especies exclusivamente marinas (Bartsch, 2007).

Los halacáridos se distribuyen desde la zona de mareas en el margen litoral hasta el bentos profundo (Bartsch, 2004). Algunas especies están adaptadas a zonas de trincheras de aguas profundas o de aguas salobres, habitan en casi todo tipo de sustrato dentro de algas, colonias de hidrozooos, arenas gruesas y finas, en sedimentos de marismas enraizados en sustrato fino de lagunas de agua salobre, así como en intersticios entre crustáceos, gasterópodos (Bartsch, 1988; Rivas y Hoffmann, 2000), prácticamente en cualquier intersticio en la zona intermareal y submareal, siempre formando parte del bentos con hábitos depredadores, fitófagos y en algunas especies carroñeras (Bartsch, 2009). Son dioicos, con fecundación interna, su ciclo de vida incluye una larva hexápoda y posterior a ésta un estado de ninfa con uno o tres estadios (protoninfa, deutoninfa o tritoninfa) y adulto (Bartsch, 1988).

Los halacáridos se reconocen por los dos primeros pares de patas, que están

dirigidas hacia la parte anterior (Fig. 1), mientras que el tercero y cuarto están dirigidos hacia la parte posterior. El idiosoma es de forma relativamente alargada y tiende a ser aplanado con modificaciones de acuerdo con el biotopo, por ejemplo, algunas formas intersticiales son de cuerpo blando, delgadas, forma ovalada y con placas corporales reducidas, el gnatosoma tiende a ser corto, sin embargo, otras especies son robustas y cilíndricas conformadas de placas y patas fuertemente esclerosadas protegiéndolos así de la presión del sedimento (Giere, 1993 y 2009).

La morfología de hembras y machos es muy similar, las diferencias en su mayor parte están marcadas en la región genital. No presentan fase planctónica en su desarrollo, los apéndices de las larvas presentan solo 5 artejos, en el caso de las ninfas la pata IV presenta 5 artejos y los otros 3 pares si presentan los 6 artejos (Bartsch, 1988).

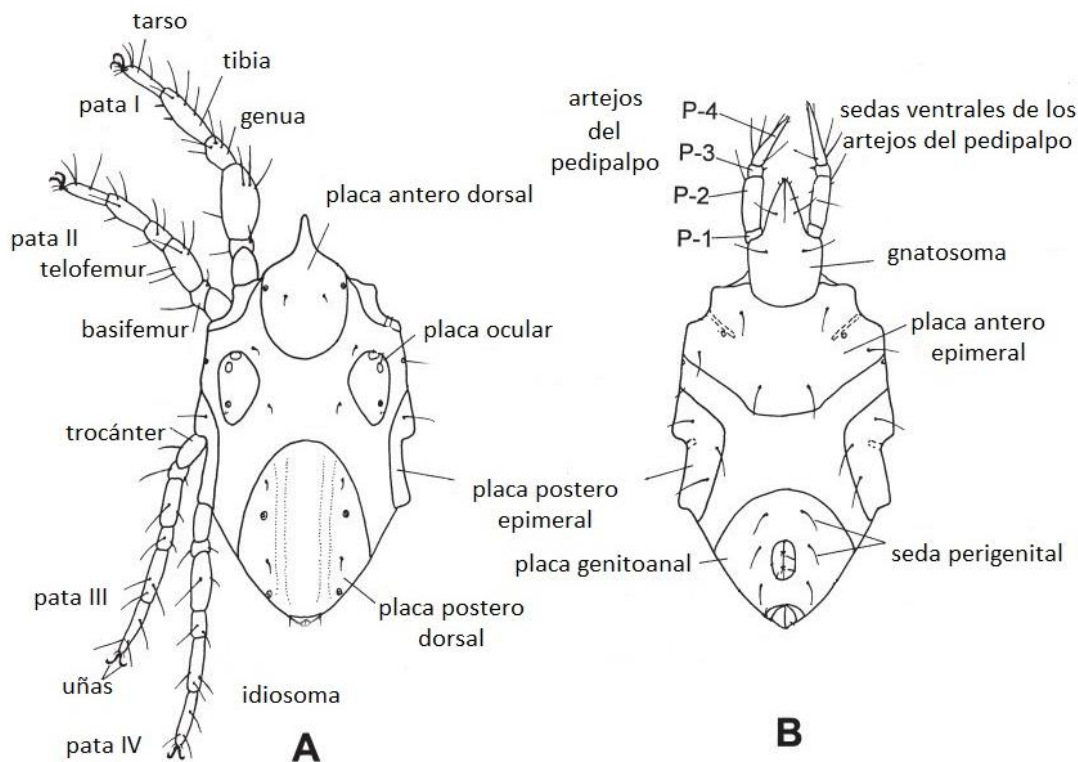


Figura 1. Morfología general de un ácaro Halacaridae, ilustración tomada de Bartsch, 2006, modificada. **A:** vista dorsal del idiosoma, **B:** Vista ventral del idiosoma y gnatosoma.

Simognathus Trouessart, 1889 comprende de 44 especies válidas (WoRMS, 2021),

que se distribuyen en todos los océanos y en todas las provincias biogeográficas tropicales, templadas, cálidas, frías y subantárticas (Bartsch, 2006); 22 especies para el Océano Pacífico, 6 en el Atlántico, 14 en el Océano Índico, y 2 en el Mediterráneo (Bartsch, 1974, 1977, 1994; Otto, 2000; Procheş, 2002; Bartsch, 2003, 2004; Chatterjee y Young-Chang, 2004; Pepato y Gonçavez-Tiago, 2004; Rivas, 2006; Bartsch, 2009).

Antecedentes taxonómicos

El estudio del género *Simognathus* comenzó con el trabajo de Hodge (1863), con la especie *S. minutus*, que se describió por primera vez como *Pachygnathus minutus* con un ejemplar en estado larval, el cual fue redescrito años después como la larva de *S. sculptus*, posteriormente redescrito como *Simognathus. Minutus* (Hodge 1863).

Posteriormente Brady (1875) describió algunos ejemplares adultos como *Pachygnathus sculptus* que más tarde Trouessart (1889) transferiría al género *Simognathus*, redescritos como *S. sculptus* (Brady, 1875) y dada la prioridad taxonómica, Fountain (1953) le dio el nombre de *S. minutus* (Hodge, 1863) y la designó como la especie tipo del género (Bartsch, 1974).

Viets (1927) propuso la subfamilia Simognathinae conformada por cuatro géneros (*Ischyrognathus* Trouessart, 1899; *Simognathus* Trouessart, 1889; *Acaromantis* Trouessart y Neumann, 1893 y *Atelopsalis* Trouessart, 1896), posteriormente incorporando el género *Acarochelopodia* Angelier, 1954. Agrupando estos géneros por presentar el primer par de patas modificadas en una estructura para sujetar, además de tener una reducción evidente en el tamaño de los pedipalpos. Sin embargo, propiamente Viets (1927) considero no satisfactoria la categoría de subfamilia, argumentando que se trataba de un grupo muy heterogéneo, que no se podía basar en esos caracteres para conformar el taxón (ya que hay otros géneros que presentan la modificación del primer par de patas), entre otras características que mostraron poca uniformidad, valorando la posibilidad de reagrupaciones o una mayor división de taxones (Bartsch, 1974). Newell (1947) describe las mismas

observaciones.

Trouessart (1901) coloca al género *Ischyrognathus* como un género independiente de *Simognathus*, mencionando los caracteres que los alejan son: los grandes pedipalpos en *I. coutieri* que se separan lateralmente entre sí en el maxilar, así como el tarso en el primer par de apéndices tiene dos uñas fuertes en forma de media luna, mientras que en *Simognathus* los pedipalpos se insertan dorsalmente en el órgano maxilar y los tarsos del primer par de apéndices tienen una uña central fuerte y dos uñas laterales más débiles.

Morselli (1970) y Travé (1972) realizaron la comparación de caracteres (principalmente a nivel de pedipalpos) en algunos géneros de Simognathinae, estableciendo que *Acaromantis* es un grupo independiente de *Simognathus*, mientras que *Acarochelopodia* y *Atelopsalis* difieren principalmente en la quetotaxia de los otros dos géneros.

Bartsch (1974) rescata la variación que presenta *Acarochelopodia* respecto a *Simognathus* que consiste en el número de segmentos del pedipalpo y la quetotaxia en la tibia del primer apéndice. Menciona que *el género Atelopsalis* tiene dos uñas y una pequeña espina central a los laterales del primer par de patas. Siendo tan controversial la agrupación de los taxones en la subfamilia, Bartsch (1974) comparo características de los taxones.

El género *Ischyrognathus* fue asignado al genero *Simognathus*. *Atelopsalis* reubicado fuera de la subfamilia, más cerca del género *Agauopsis* que de *Simognathus*.

Posteriormente la subfamilia Simognathinae quedó conformada solo por los géneros *Simognathus* y *Acaromantis*. En esta conciliación, la subfamilia queda caracterizada principalmente por pedipalpos de 2-3 artejos insertados dorsalmente y el primer par de patas modificadas en forma de pinzas para sujetar.

Por otro lado Otto (2000) menciona que *Simognathus* y *Acaromantis* son géneros similares en varios caracteres, redefiniendo *Acaromantis* como todas las especies de Simognathinae con dos artejos en el pedipalpo, una seda espinosa en la genua

I y sin uñas pareadas en el tarso I; análogamente las de *Simognathus* presentan tres artejos en el pedipalpo, ausencia de seda espinosa en la genua I y con uñas pareadas delgadas tipo seda en el tarso I; refiriendo así una posibilidad de duda de que éstos dos géneros pudieran ser grupos monofiléticos, considerando el caso de *Simognathus* con una mayor incertidumbre.

El único estudio filogenético donde se incluye a *Simognathus*, aunque con un muestreo reducido, es el de Pepato et al. (2018), en la inferencia de la filogenia molecular de los Halacaridae, donde se establecieron las relaciones de parentesco y los tiempos de divergencia en esta familia, basada en las unidades ADNr 18S, ADNr 28S y de citocromo oxidasa I. Se reconoció que Simognathinae es un grupo parafilético (Pepato et al. 2018).

HIPÓTESIS

A partir del análisis cladístico, se espera que la filogenia de *Simognathus* evidencie su monofilia y eventualmente también se puedan establecer grupos monofiléticos de especies.

OBJETIVOS

Objetivo general

- Realizar un análisis filogenético de las especies del género *Simognathus*, a partir de caracteres morfológicos.

Objetivos particulares

- Elaborar un análisis filogenético de máxima parsimonia del género *Simognathus*.
- Poner a prueba la monofilia del género *Simognathus*
- Conocer las relaciones de parentesco del género *Simognathus*

MÉTODOS

Se realizó la búsqueda de las descripciones originales, así como de literatura especializada para los géneros *Simognathus* Trouessart, 1889 y *Acaromantis* Trouessart y Neumann, 1893. Para la corroboración de las especies válidas y consulta de sinonimias se utilizó la base de datos World Register of Marine Species (WoRMS).

Respecto a los caracteres morfológicos y estados de carácter, se consideraron aquellos usados en identificación taxonómica, así como las apreciaciones de Bartsch (1994 y 2005). En aquellas diagnósis donde no se incluyen datos morfométricos, se midieron indirectamente las magnitudes de algunos artejos de importancia taxonómica con el programa ImaJ, FijiJ (Schindelin *et al.* 2012; Schneider, 2012), el cual se calibró en micrómetros, utilizando la conversión de píxeles-micrómetros. Con relación a cada estructura se ajustó la amplitud de micrómetros conforme la escala establecida en las figuras de las descripciones (10 μ m, 20 μ m, 50 μ m, 100 μ m).

Posteriormente se construyó una matriz de caracteres morfológicos en Excel 2018 para desglosar la información de las especies de *Simognathus*, más algunas del género *Acaromantis* como grupo externo, acorde al método estandarizado por Nixon y Carpenter (1993). Para el manejo y procesamiento de los datos, se organizó la matriz de Excel en Mesquite versión 3.61 (Maddison y Maddison, 2019). Los estados de carácter se codificaron de cero como el estado “más plesiomórfico”, sucesivamente hasta 3, estado considerado el “más derivado”. Posteriormente la matriz se exportó en formato Nexus para poderla analizar en el programa TNT.

En el programa TNT versión 1.5 (Goloboff *et al.* 2003; Goloboff *et al.* 2008; Goloboff y Catalano, 2016) se realizó el análisis mediante parsimonia, con “pesos implicados” con el valor de K=8, (Goloboff, 1993; Goloboff *et al.* 2003; Goloboff *et al.* 2008; Goloboff y Catalano, 2016, Diaz-Cruz, 2019) que se refiere la función de concavidad en la homoplasia de los caracteres. Se realizó una búsqueda en la que

se maximiza el ajuste de los caracteres de acuerdo con su homoplasia (Goloboff, 1993; Hormiga y Giribet, 2004). Se aplicó el comando “Xinact” para exhibir e inactivar los caracteres no informativos.

Se ejecutó una búsqueda tradicional (heurística), ya que el criterio de parsimonia usa el mínimo de supuestos *a priori* en los caracteres utilizados, en el que se asume que cualquier carácter heredable sea una potencial homología (Morrone, 2000; Peña, 2011) esto se logra mediante un “mapeo” de los caracteres sobre un cladograma para obtener el árbol filogenético que necesita el menor número de pasos. Se analizó con 10 réplicas para el intercambio de TBR (Tree Bisection and Reconnection). A partir de los árboles obtenidos se buscó el árbol consenso estricto de Nelsen.

Posteriormente, se estimaron los valores de Bootstrap en una frecuencia absoluta, con un total de 1,000 réplicas con intercambio de TBR. Se calcularon los índices de retención (RI) y de consistencia (CI) del árbol obtenido. La visualización y la edición de los árboles obtenidos fue mediante el uso del programa Fig Tree v.1.4.4.

RESULTADOS

Se recuperaron 16 caracteres recopilados de Bartsch (1994; 2005), los cuales fueron completados para los taxones faltantes (los descritos posterior a 2005). Adicionalmente se incorporaron como caracteres las relaciones de largo-ancho, del gnatosoma, idiosoma, de las placas antero-postero dorsal (AD-PD) así como de la seda ventral y medial en la Tibia I y II.

En total se incluyeron 47 taxones: 44 especies de *Simognathus* (Cuadro 1) y 3 especies de *Acaromantis* como grupo externo, a su vez se trabajaron con 24 caracteres (7 binarios y 17 multiestado), con pesos iguales (Cuadros 2, 3 y 4).

Cuadro 1. Lista y ubicación taxonómica de las especies del género *Simognathus* Trouessart, 1889. El arreglo sistemático es con base en Krantz y Evans (2009).

- Phylum **Arthropoda** Von Siebold, 1848
 - Subphylum **Chelicerata** Heymons, 1901
 - Clase **Arachnida** Cuvier, 1812
 - Subclase **Acari** Sundevall, 1833
 - Superorden **Acariformes** Zakhvatkin, 1952
 - Orden **Trombidiformes** Reuter, 1909
 - Suborden **Prostigmata** Kramer, 1877
 - Superfamilia **Halacaroidea** Cunliffe, 1954
 - Familia **Halacaridae** Murray, 1877
 - Subfamilia **Simognathinae** Viets 1927
 - Género ***Simognathus*** Trouessart, 1889
 - 1. ***S. abnormalus* Otto, 2000**
 - 2. ***S. actius* Otto, 2000**
 - 3. ***S. adriaticus* Viets, 1940**
 - 4. ***S. areolatus* Newell, 1984**
 - 5. ***S. aspidiotus* Otto, 2000**

6. *S. clypeatus* Otto, 2000
7. *S. coreensis* Chatterjee & Chang, 2004
8. *S. corneatus* Otto, 2000
9. *S. coutieri* Trouessart, 1899
10. *S. cramerae* Rivas, 2006
11. *S. cruciferus* Bartsch, 2005
12. *S. delicatus* Bartsch, 1994
13. *S. disparilis* Bartsch, 1977
14. *S. euphractus* Pepato & Tiago, 2004
15. *S. exoticus* Otto, 2000
16. *S. foveolatus* Bartsch, 1991
17. *S. fuscus* Viets, 1936
18. *S. gibberosus* Bartsch, 1994
19. *S. glaber* Bartsch, 1986
20. *S. glareus* Bartsch, 1986
21. *S. gracilis* Bartsch, 1994
22. *S. hulingsi* Newell, 1984
23. *S. latitarsus* Proches, 2002
24. *S. leiomerus* Trouessart, 1894
25. *S. maculatus* Bartsch, 1994
26. *S. magellanicus* Newell, 1984
27. *S. minor* Bartsch, 1979
28. *S. minutus* Hodge, 1863
29. *S. obtusus* Newell, 1971
30. *S. pectinatus* Newell, 1984
31. *S. pygmaeus* Otto, 2000
32. *S. salebrosus* Bartsch, 2003
33. *S. scutatus* Bartsch, 1993
34. *S. serratus* Bartsch, 2004
35. *S. similis* Bartsch, 1977
36. *S. specialis* Otto, 2000
37. *S. subobtusus* Newell, 1984
38. *S. tener* Bartsch, 2003
39. *S. trachys* Otto, 2000
40. *S. tropicalis* Chatterjee & De Troch, 2000
41. *S. uniscutatus* Bartsch, 1994
42. *S. variolosus* Bartsch, 1994
43. *S. versicolor* Otto, 2000
44. *S. xandarus* Otto, 2000

Descripción de caracteres y matriz de estados de carácter

Caracteres diagnósticos para el género *Simognathus*, tomados de Bartsch (1994; 2005) y adicionales generados en el presente trabajo indicados con *.

Carácter 1." ADc", coloración de la placa antero dorsal

(0) placas incoloras

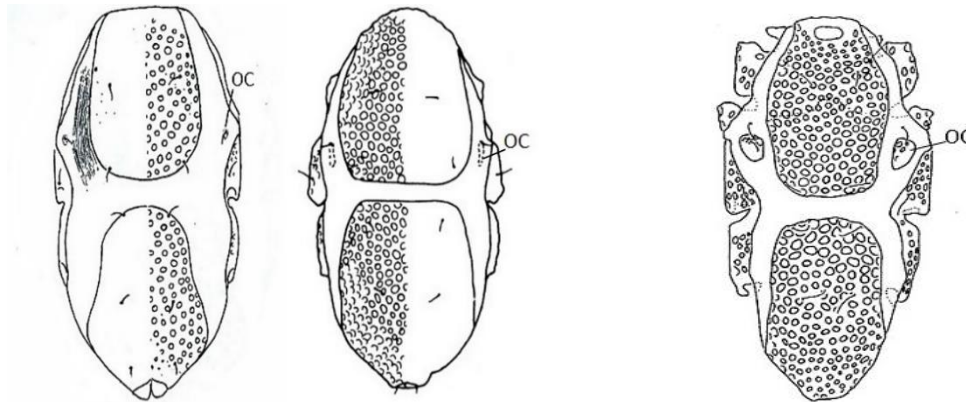
(1) área posterior con coloración marrón oscuro

(2) color uniforme

Carácter 2. Placas oculares (OC), dispuestas en la parte antero dorsal pueden variar de forma

(0) pequeñas o reducidas a esclerito

(1) grande triangular o redondeadas



Carácter 3. "fovAE", placas ventrales: antero epimeral (AE) y postero epimeral (PE), por fusión de los epimeros I y II, presencia de foveas en las placas

(0) AE marginal y mediana foveada

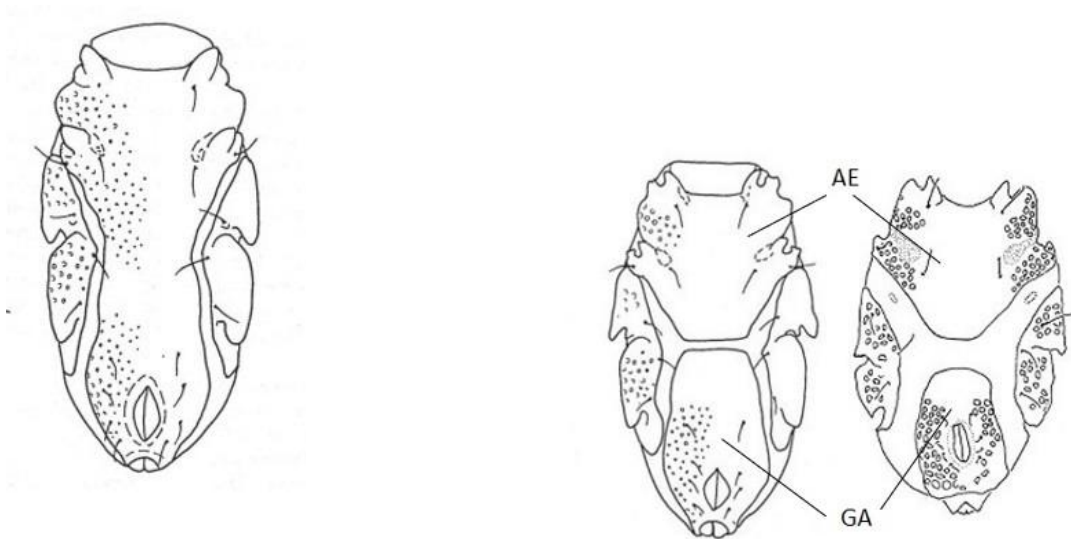
(2) placa mediana punteada, no foveada a AE marginal foveado

(1) AE mediana punteada y finamente foveado, AE marginal foveado

Carácter 4. "AE/GA F" condición de las placas ventrales en hembras

(0) placas fusionadas

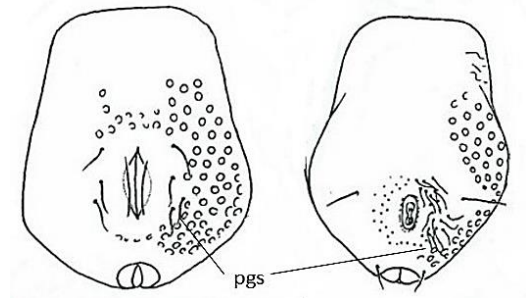
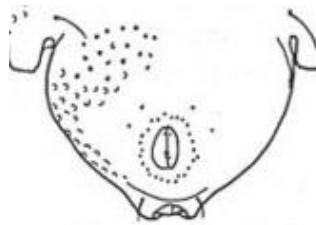
(1) placas separadas



Carácter 5. "pgs F", sedas perigenitales en hembras*

(0) ausencia de sedas perigenitales

(1) presencia de sedas perigenitales



Carácter 6. "AE/GA M", condición de las placas ventrales en machos

(0) placas fusionadas

(1) placas separadas.

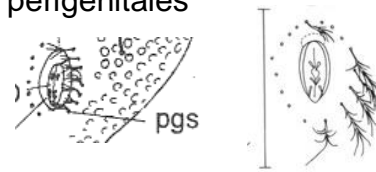
véase en carácter 4, es igual en machos que hembras

Carácter 7. "pgs M", sedas perigenitales en machos

(0) ausencia de sedas perigenitales

véase en carácter 5 "pgs f", es igual en machos y hembras

(1) presencia de sedas perigenitales

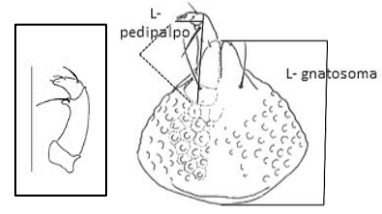


Carácter 8." LP/Lgnt", longitud de los pedipalpos respecto al largo del gnatosoma

(0) Pedipalpos más cortos que 0.5 de la longitud del gnatosoma

(1) Pedipalpos = 0.5 de la longitud del gnatosoma

(2) Pedipalpos más largos que 0.5 de longitud del gnatosoma



Carácter 9." PVP-2", proyección ventral en el segundo artejo del pedipalpo

(0) sin proyección ventral, presencia de seda ventral

(1) proyección ventral en la que se inserta la seda ventral



(2) proyección ventral separada (independiente) de la seda ventral



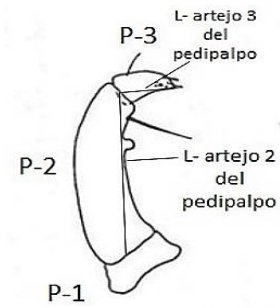
Carácter 10." LP-2/LP-3", relación de longitud entre el segundo (P2) y tercer (P3) artejo del pedipalpo

(0) P-3 más largo que la mitad de la longitud de P-2

(1) P-3 más corto que la mitad de la longitud de P-2

(2) P-3 más corto que 0.35 de la longitud de P-2

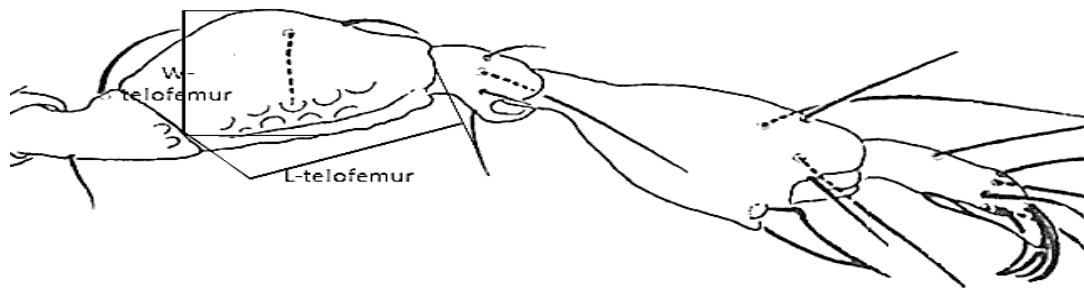
(3) P-3 más corto que 0.25 de la longitud de P-2



Carácter 11." L/W Telo femur I", relación largo(L)-ancho(W) del telofemur de la pata uno

(0) el ancho es mayor que 0.5 de la longitud,
= robusto

(1) el ancho es menor que 0.5
de la longitud, = delgado

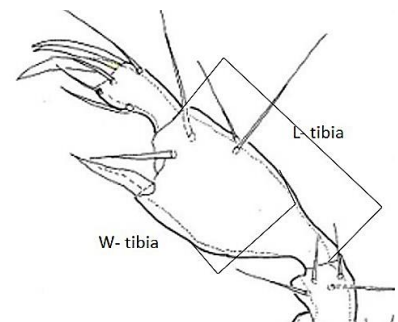


Carácter 12." L/W Tibia I", relación largo(L)-ancho(W) de la Tibia en la pata uno

(0) el ancho es mayor que 0.5 de la longitud, = Tibia robusta

(1) el ancho es menor que 0.5 de la longitud, =Tibia delgada

(2) ancho menor a 0.35 de la longitud, = Tibia muy alargada

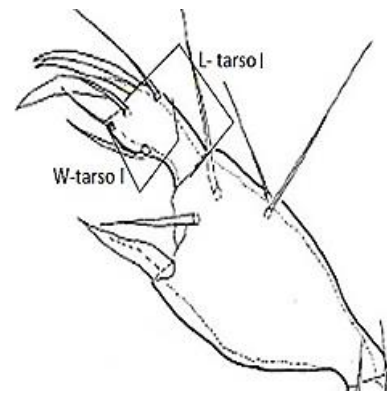


Carácter 13. "L/W Tarso I", relación como en los caracteres anteriores

(0) el ancho es mayor que 0.5 de la longitud, = Tarso robusto

(1) el ancho es menor que 0.5 de la longitud, =Tarso más largo que ancho

(2) ancho menor a 0.35 de la longitud, = Tarso muy alargado



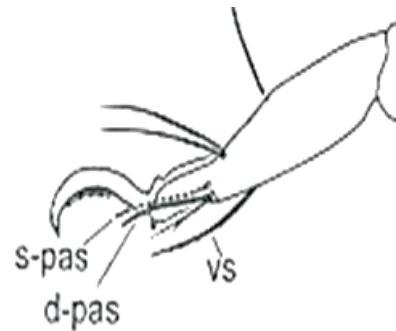
Carácter 14. "No. vs / No. pas en el Tarso IV", número de sedas ventrales (vs) y parambulacrales (pas) en el tarso de la pata cuatro

(0) 1 seda ventral sola

(1) 1+1= 1 seda ventral y 1 seda parambulacral

(2) 1+2= 1 seda ventral y 2 sedas parambulacrales, o al revés

(3) 2+2= 2 sedas ventrales y 2 sedas parambulacrales



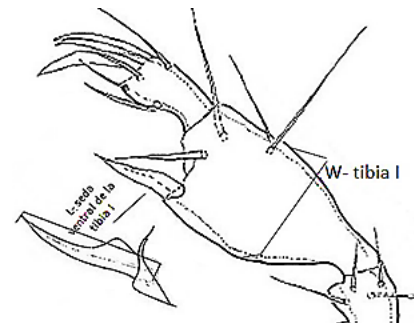
Carácter 15." WTibial/L seda ventrl Ti I", Relación ancho de la tibia respecto al largo de la espina ventral *

(0) longitud de la seda ventral es mayor que el ancho de la tibia I

(1) longitud de la seda ventral es mayor que 0.6 del ancho de la tibia I

(2) longitud de la seda ventral igual a la mitad del ancho de la tibia

(3) longitud de la seda ventral menor a la mitad del ancho de la tibia I



Carácter 16." WTibial/Lseda ventrml Ti I", relación ancho de la tibia respecto al largo de la seda ventromedial *

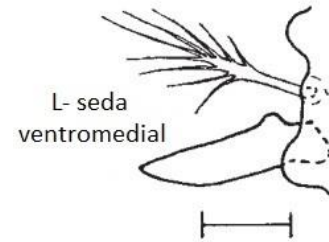
(0) longitud de la seda ventral es mayor que el ancho

de la tibia I

(1) longitud de la seda ventral es mayor que 0.6 del ancho de la tibia I

(2) longitud de la seda ventral igual a la mitad del ancho de la tibia

(3) longitud de la seda ventral menor a la mitad del ancho de la tibia I



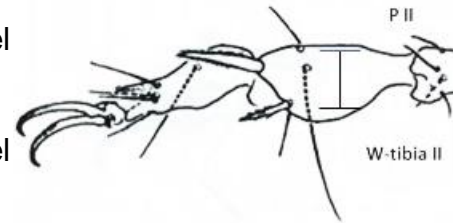
Carácter 17." WTibiall/L seda ventrl Ti II", relación ancho de la tibia respecto al largo de la espina ventral *

(0) longitud de la seda ventral es mayor que el ancho de la tibia II,

(1) longitud de la seda ventral es mayor que 0.6 del ancho de la tibia II

(2) longitud de la seda ventral igual a la mitad del ancho de la tibia II

(3) longitud de la seda ventral menor a 0.5 del ancho de la tibia II



Carácter 18." WTiill /Lseda ventrml Ti II", relación ancho de la tibia respecto al largo de la seda ventromedial *

(0) longitud de la seda ventral es mayor que el ancho de la tibia II

(1) longitud de la seda ventral es mayor que 0.6 del ancho de la tibia II

(2) longitud de la seda ventral igual a la mitad del ancho de la tibia II

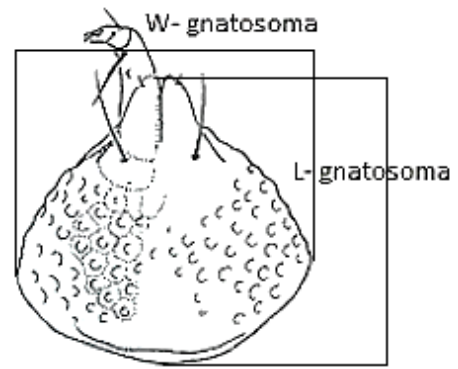
(3) longitud de la seda ventral menor a 0.5 del ancho de la tibia II

Carácter 19. "L/W gnat", relación de largo(L) - ancho(W) del gnatosoma*.

(0) más ancho que el largo

(1) longitud es igual al ancho,

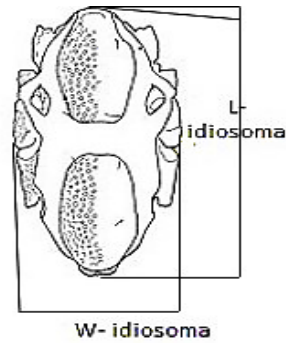
(2) más largo que ancho



Carácter 20." LW IDF", relación de tamaño corporal relativo, proporción largo-ancho del idiosoma. *

(0) más ancho que largo

(1) más largo que ancho

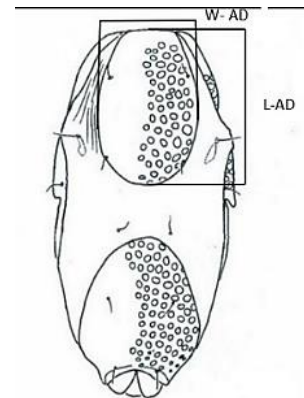


Carácter 21." LW AD", relación largo-ancho de la placa antero dorsal. *

(0) ancho mayor al largo

(1) el largo y ancho de la placa es igual

(2) el largo es mayor que el ancho

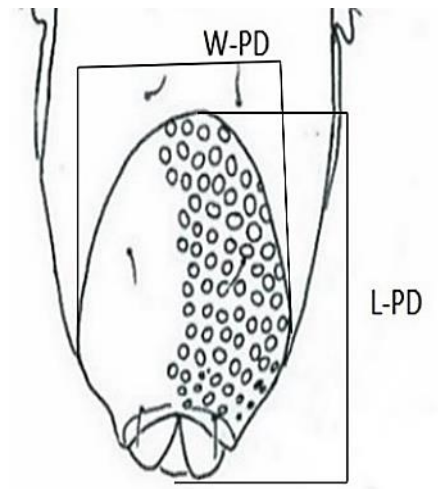


Carácter 22." LW PD", relación largo-ancho de la placa postero dorsal*

(0) ancho mayor al largo

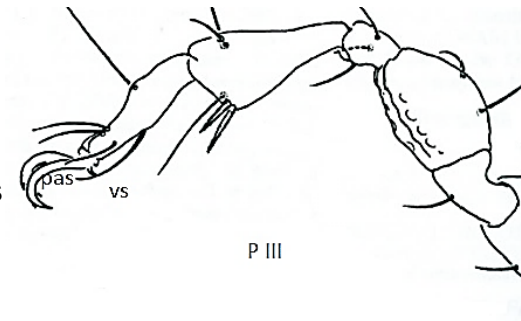
(1) el largo y ancho de la placa es igual

(2) el largo es mayor que el ancho



Carácter 23. "No. de sedas vs y pas P-III", número de sedas ventrales (vs) y parambulacrales (pas) presentes en la pata tres

(0) 1+1= una seda ventral y parambulacral o 2 sedas ventrales y falta de parambulacral



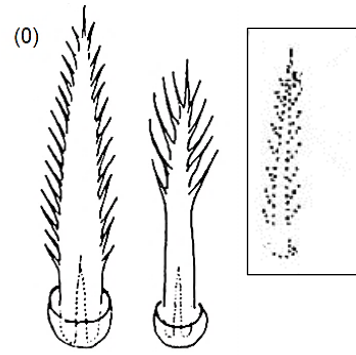
(1) 1+2= una seda ventral y par de sedas parambulacrales

(2) 1+2(d)= una seda ventral y par de sedas parambulacrales una de ellas duplicada, (3) 2+2= dos sedas ventral y par de sedas parambulacrales

(3) 2+2= dos sedas ventral y par de sedas parambulacrales

Carácter 24. Forma de la seda ventromedial

(0) bipectinada



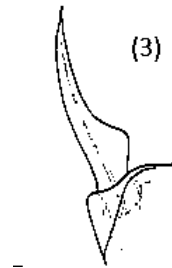
(1) delgada



(2) espiniforme



(3) ancha, aunque setiforme



Cuadro 2. Matriz de caracteres y estados de carácter. Parte 1

| Taxon \ Character | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|-------------------|----------------|-----|----|-------|---------|-------|---------|-------|--------|
| | | ADc | OC | fovAE | EA/GA F | pgs F | EA/GA M | pgs M | LP/gnt |
| 1 | A diazpuhdoi | ? | 0 | 0 | ? | ? | 1 | 1 | 0 |
| 2 | A gradiculus | ? | 0 | 0 | ? | ? | 1 | 1 | 0 |
| 3 | A subasper | ? | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 4 | S abnormalus | 0 | ? | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 5 | S actius | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | ? |
| 6 | S adriaticus | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 7 | S areolatus | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| 8 | S aspidiotus | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 |
| 9 | S clypeatus | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 2 |
| 10 | S coreensis | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | ? | ? | 2 |
| 11 | S corneatus | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| 12 | S coutieri | 2 | 0 | 0 | ? | ? | 1 | 1 | 2 |
| 13 | S crameræ | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 14 | S cruciferus | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | ? | ? | 2 |
| 15 | S delicatus | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 16 | S disparilis | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 17 | S euphractus | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | ? | ? | 2 |
| 18 | S exoticus | 2 | 1 | ? | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| 19 | S foveolatus | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| 20 | S fuscus | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | ? | ? | 2 |
| 21 | S gibberosus | 2 | 1 | 2 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 22 | S glaber | 2 | 1 | 0 | 1 | ? | ? | ? | 2 |
| 23 | S glareus | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | ? | ? | 2 |
| 24 | S gracilis | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 25 | S hulingsi | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | ? |
| 26 | S latitarsus | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| 27 | S leiomerus | 2 | 0 | 0 | 1 | ? | 1 | ? | 2 |
| 28 | S maculatus | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | ? | ? | 2 |
| 29 | S magellanicus | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | ? | 0 | 2 |
| 30 | S minor | 2 | 0 | 1 | ? | ? | 1 | ? | 2 |
| 31 | S minutus | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | ? | 1 | 2 |
| 32 | S obtusus | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | ? | 1 |
| 33 | S pectinatus | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | ? | ? | 1 |
| 34 | S pygmaeus | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | ? | 1 | 2 |
| 35 | S salebrosus | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| 36 | S scutatus | ? | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | ? | 0 |
| 37 | S serratus | ? | 1 | 0 | 1 | 1 | ? | ? | 2 |
| 38 | S similis | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | ? | ? | 2 |
| 39 | S specialis | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | ? | ? | 0 |
| 40 | S subobtusus | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | ? | 1 | 2 |
| 41 | S tener | ? | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 |
| 42 | S trachys | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | ? | 2 |
| 43 | S tropicalis | ? | ? | ? | 0 | 1 | ? | ? | 2 |
| 44 | S uniscutatus | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | ? | 0 | 2 |
| 45 | S variolosus | 2 | 0 | 0 | ? | ? | 1 | 1 | 2 |
| 46 | S versicolor | 1 | 1 | 1 | 1 | ? | ? | ? | ? |
| 47 | S xandarus | 2 | 1 | 0 | 1 | ? | ? | ? | ? |

Cuadro 3. Matriz de caracteres y estados de carácter. Parte 2

| Taxon \ Character | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 |
|-------------------|------|---------|----------------|------------|------------|-----------------------------|---------------------------------|---------------------------|
| | pvP2 | LP2/LP3 | LW Telofemur I | LW Tibia I | LW Tarso I | no. sedas pas ambr Tarso IV | W Tibia I / L Espina ventr Ti I | W Ti I / LSeda ventr Ti I |
| 1 A diazpuilidoi | ? | - | 1 | 1 | 0 | 2 | 2 | 2 |
| 2 A gradiculus | 0 | - | 0 | 1 | 1 | 2 | ? | ? |
| 3 A subasper | 0 | - | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | ? |
| 4 S abnormalus | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 2 |
| 5 S actius | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 6 S adriaticus | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| 7 S areolatus | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 3 | ? | ? |
| 8 S aspidiotus | 2 | 3 | 1 | 0 | 1 | 2 | 0 | 1 |
| 9 S clypeatus | 2 | 1 | ? | ? | ? | 2 | ? | ? |
| 10 S coreensis | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 11 S comeatus | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 12 S coutieri | 2 | 3 | 1 | 0 | 1 | ? | ? | 2 |
| 13 S crameræ | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 3 | 2 | 2 |
| 14 S cruciferus | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 15 S delicatus | 2 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 2 | 2 |
| 16 S disparilis | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 |
| 17 S euphractus | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 18 S exoticus | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 19 S foveolatus | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 20 S fuscus | 2 | 2 | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 | 1 |
| 21 S gibberosus | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 |
| 22 S glaber | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 |
| 23 S glareus | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 24 S gracilis | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 25 S hulingsi | 1 | 1 | 0 | 1 | ? | 2 | 1 | 1 |
| 26 S latitarsus | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | 1 |
| 27 S leiomerus | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | 1 |
| 28 S maculatus | 2 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 29 S magellanicus | 2 | 3 | 0 | 0 | 2 | 3 | 1 | 2 |
| 30 S minor | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 3 | 1 | ? |
| 31 S minutus | 2 | 3 | 0 | 0 | 1 | 1 | ? | 1 |
| 32 S obtusus | 2 | ? | ? | 0 | 1 | 4 | 0 | 1 |
| 33 S pectinatus | ? | 3 | ? | ? | ? | 2 | 1 | ? |
| 34 S pygmaeus | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 | ? | 1 |
| 35 S salebrosus | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 36 S scutatus | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 |
| 37 S serratus | 2 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 | 2 | 1 |
| 38 S similis | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| 39 S specialis | 2 | ? | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 40 S subobtusus | 2 | 2 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 2 |
| 41 S tener | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 |
| 42 S trachys | 0 | 0 | ? | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 |
| 43 S tropicalis | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 44 S uniscutatus | 2 | 3 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 |
| 45 S variolosus | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 |
| 46 S versicolor | 2 | 1 | ? | ? | ? | 1 | ? | ? |
| 47 S xandarus | 2 | ? | ? | ? | ? | 2 | ? | ? |

Cuadro 4. Matriz de caracteres y estados de carácter. Parte 3

| Taxon \ Character | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 |
|-------------------|------------------------------|--------------------------------|--------|--------|------|------|-----------------------------|--------------------------------------|
| | W Ti I / LEspina ventr Ti II | W Ti I / L Espina medial Ti II | LWgnat | LWID F | LWAD | LWPD | P-3 Taiso, no. vs y no. pas | P1-Ti, forma de la seta ventromedial |
| 1 A diazpidoidi | 1 | 0 | 1 | ? | 1 | 1 | 1 | 2 |
| 2 A gradiculus | 2 | 2 | ? | 1 | 1 | 1 | 2 | ? |
| 3 A subasper | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | ? |
| 4 S abnormalus | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 5 S actius | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 6 S adriaticus | 1 | 0 | 2 | ? | 2 | 2 | ? | 1 |
| 7 S areolatus | ? | ? | ? | 0 | 2 | 1 | ? | 1 |
| 8 S aspidiotus | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 9 S clypeatus | ? | ? | 2 | ? | ? | ? | 1 | ? |
| 10 S coreensis | 1 | 1 | 2 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 |
| 11 S corneatus | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| 12 S coutieri | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? |
| 13 S cramerae | 2 | 3 | 2 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 |
| 14 S cruciferus | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 0 | 1 |
| 15 S delicatus | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| 16 S disparilis | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 17 S euphractus | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 |
| 18 S exoticus | ? | ? | 0 | ? | 1 | 2 | 0 | 1 |
| 19 S foveolatus | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| 20 S fuscus | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 |
| 21 S gibberosus | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 |
| 22 S glaber | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 23 S glareus | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 |
| 24 S gracilis | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 |
| 25 S hulingsi | 1 | 0 | ? | 1 | 2 | 1 | ? | 1 |
| 26 S latitarsus | 1 | 0 | 2 | 0 | 2 | 1 | 1 | 3 |
| 27 S leiomerus | 1 | 1 | 2 | ? | ? | ? | 1 | 1 |
| 28 S maculatus | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| 29 S magellanicus | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | ? | 1 |
| 30 S minor | ? | ? | ? | ? | ? | ? | 1 | 1 |
| 31 S minutus | ? | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| 32 S obtusus | 1 | 2 | 1 | 1 | 2 | 1 | ? | 1 |
| 33 S pectinatus | ? | ? | 1 | 0 | 1 | 1 | ? | 1 |
| 34 S pygmaeus | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 35 S salebrosus | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| 36 S scutatus | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| 37 S serratus | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| 38 S similis | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 |
| 39 S specialis | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| 40 S subobtusus | 2 | 1 | 1 | 0 | 2 | 1 | ? | 1 |
| 41 S tener | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 42 S trachys | ? | ? | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 2 |
| 43 S tropicalis | 1 | 2 | 0 | ? | 2 | 2 | ? | ? |
| 44 S uniscutatus | ? | ? | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| 45 S variolosus | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 46 S versicolor | ? | ? | ? | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 |
| 47 S xandarus | ? | ? | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 |

Árboles filogenéticos

Como resultado de la búsqueda heurística, se obtuvieron 10 árboles más parsimoniosos de 408,125 pasos, con 6 caracteres no informativos (la coloración de la placa antero dorsal, la fusión o separación de las placas epímero anterior y genitoanal en hembras, la presencia de las sedas perigenitales en hembras, la relación ancho de la tibia respecto al largo de la seda ventromedial y el número de las sedas ventrales y parambulacrales presentes en la pata tres). En la figura 2 se muestra la topología de uno de los árboles más parsimoniosos con una longitud de 73 pasos, CI=0.233, RI= 0.563, en el que se observa mayor resolución entre las especies de *Simognathus* y *Acaromantis* (en este árbol se observan especies que presentan posiciones diferentes respecto a la hipótesis del árbol consenso (figura 3)).

En el nodo 49 (fig. 2) se agrupan las especies de *Acaromantis* con las especies de *Simognathus* (Bootstrap= 100%), así mismo el nodo 87 ubica las especies mayormente emparentadas a *Acaromantis* sustentada por la sinapomorfia del carácter 5 (1→0) presencia de sedas perigenitales en hembras con tendencia hacia la ausencia, como *S. gracilis* con el carácter 2 (0) placa ocular casi reducida, carácter 9 (0) sin aparente proyección ventral y carácter 8 (0) pedipalpos cortos, *S. magellanicus*, *S. scutatus* y *S. uniscutatus*, estas últimas dos especies comparten la sinapomorfia del carácter 3(1→0).

Las especies *S. leiomerus* y *S. variolosus* en la mayoría de las topologías se ubican muy cercanas, como en el caso del nodo 89(fig. 2). El nodo 78 soportado por dos sinapomorfias, ubica a un par de las especies del género que mantienen la relación de parentesco invariable: *S. pectinatus* y *S. delicatus* (Bootstrap= 23%) (fig. 2).

Dentro del Nodo 56 (fig. 2) se constituye un clado soportado por tres sinapomorfias: carácter 4(1→0) condición de las placas ventrales en hembras: de separadas a fusionadas, carácter 9(1→0) proyección ventral en el segundo artejo del pedipalpo

en la que se inserta la seda ventral a la ausencia de una proyección ventral y solo la presencia de una seda ventral y el carácter 2 (1→0) placa ocular grande triangular o redondeada a pequeñas o reducidas a esclerito, integrado por *S. clypeatus*, *S. gibberosus*, *S. tener*, *S. tropicalis*, *S. aspidiotus*, *S. salebrosus* y *S. abnormalus*, las últimas dos cercanas por el carácter 7 y 9 de (2→0) este último siendo la proyección ventral en el segundo artejo del pedipalpo, presentando proyección separada de la seda ventral.

Así mismo el nodo 67 (fig. 2) se conforma de dos clados, apoyados por la sinapomorfia del carácter 1 (0→1) por un lado en el nodo 66; *S. minutus*, *S. similis*, *S. hulingsi*, *S. adriaticus* (últimos dos, Bootstrap= 6%) y por el otro el nodo 70 sinapomorfia del carácter 2 (1→0) placas oculares de reducidas a triangulares o grandes. Nodo 69 *S. foveolatus*, *S. areolatus*, *S. glaber*, *S. trachys*, *S. cruciferus* (últimas dos especies Bootstrap= 11%). Nodo 88 *S. pygmaeus* y *S. latitarsus* (Bootstrap= 17%). En el nodo 80 *S. maculatus* más emparentado con *S. versicolor* y *S. euphractus* (Bootstrap=13%), estos últimos dos (Bootstrap=7%).

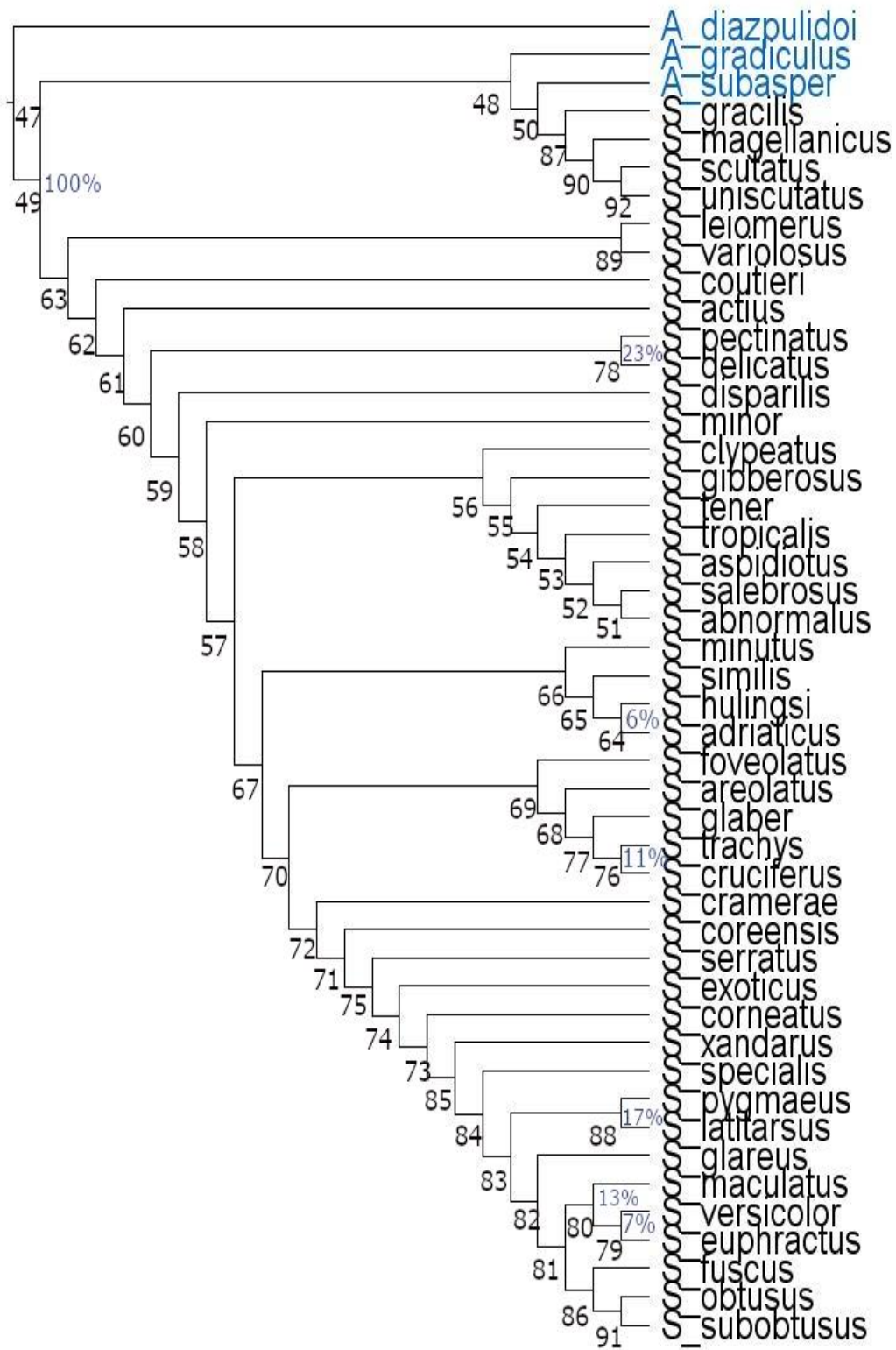


Figura 2. Árbol de los 10 más parsimoniosos. L= 73, CI=0.233, RI= 0.563. Se muestran los valores de frecuencias absolutas obtenidos en el análisis de Bootstrap, con valores mayores a 5%.

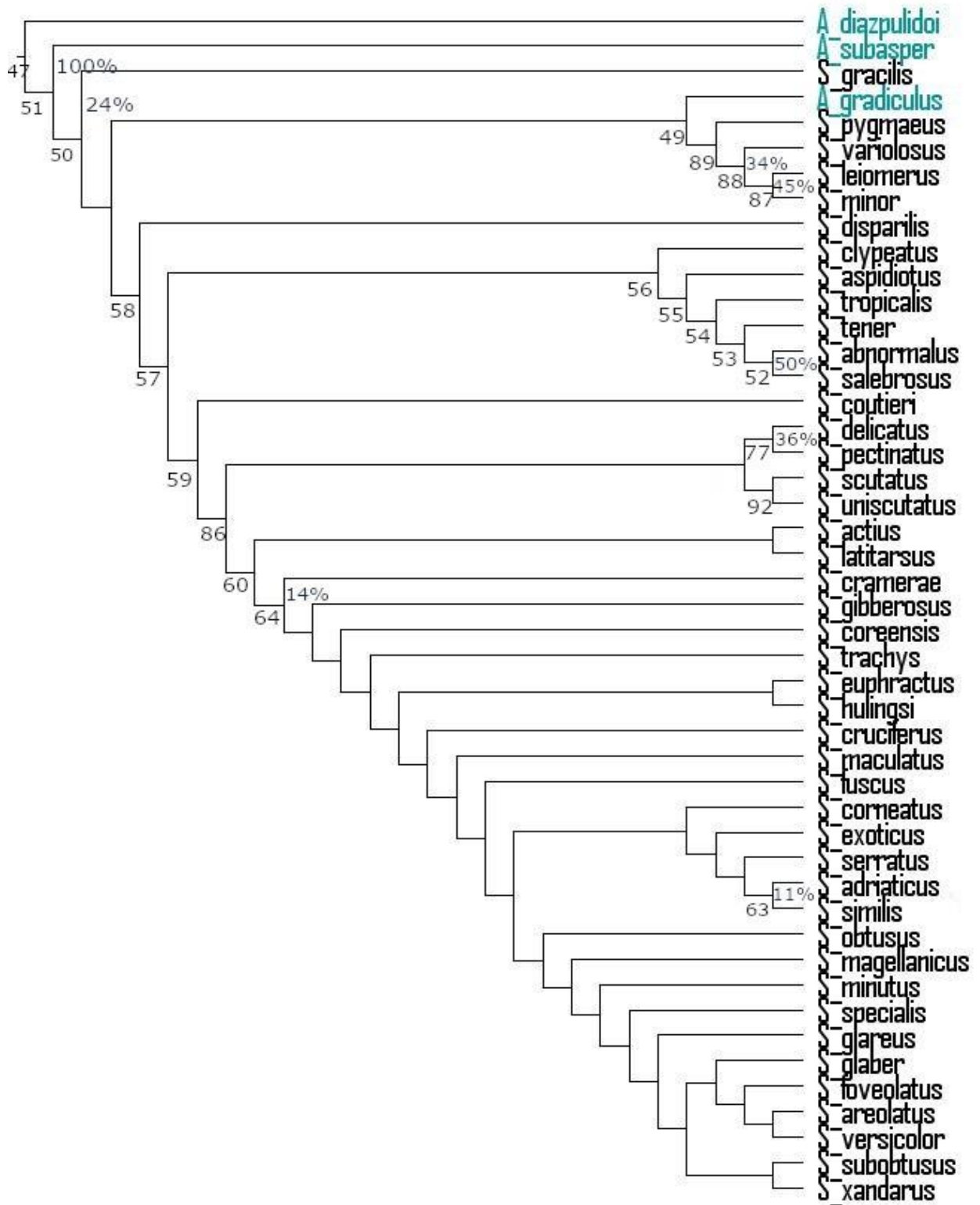
Posteriormente se obtuvo un árbol consenso estricto de 167 pasos (fig. 3) que muestra mayor soporte con valores de CI= 0.273, RI= 0.607. Con valores de Bootstrap por encima de 10%.

El árbol consenso (fig. 3) mostró que el género *Simognathus* no es un grupo monofilético, con respecto a *Acaromantis* (Bootstrap= 100%), con la hipótesis de ser parafilético como lo muestra en el nodo 50, apoyado por 3 sinapomorfias: placa ocular carácter 0 (0→1), longitud de los pedipalpos respecto al largo del gnatosoma carácter 8 (0→1), relación largo ancho de la tibia en el apéndice uno carácter 12 (0→1), confirmando a *S. gracilis* como la especie mayormente emparentada a las especies de *Acaromantis*. En el nodo 89 especies cercanas como: *S. variolosus*, *S. leiomerus* y *S. minor*, estas dos últimas (nodo 88) soportadas por la sinapomorfia del carácter 6 (1→0), condición de las placas ventrales en machos: de fusionadas a separadas (Bootstrap=45%). Con un mayor parentesco a *S. variolosus*, apoyado de una sinapomorfia: carácter 13 (estado 2): tarso alargado (Bootstrap= 34%). Entre *S. variolosus* y *S. leiomerus* por el carácter 14 (estado 3): tarso IV con dos sedas ventrales y parambulacrales. *S. disparilis* presentando solo una seda ventral.

Dentro del clado en el nodo 58 (fig. 3) apoyado por la sinapomorfia del carácter 8, longitud de los pedipalpos respecto al largo del gnatosoma (8 (0→2) se agrupan la mayoría de las demás especies de *Simognathus*. El nodo 56 está apoyado por 2 sinapomorfias: carácter 3 (0) y 5 (1→0). En algunos otros casos, se conforman pequeños grupos, tal es el caso del nodo 52 *S. abnormalus* y *S. salebrosus* las especies mayormente emparentadas del género *Simognathus*, sinapomorfias: carácter 8(2→0), 11(2) y 13 (2→1) (Bootstrap=50%). En el nodo 77 *S. delicatus* y *S. pectinatus* (Bootstrap=36%) especies cercanas con los caracteres anteriores y la particularidad del estado de carácter que pocas especies del género presentan: pedipalpos con una longitud de 0.5 respecto al largo del gnatosoma, carácter 8 (estado 1). Nodo 92 (*S. scutatus* y *S. uniscutatus*) con la placa epimeral anterior (AE) y genitoanal (GA), fusionadas.

El nodo 60(fig. 3) incluye especies que presentan una placa ocular grande, triangular o redondeada, carácter 2 (estado 1) y la relación ancho de la tibia respecto al largo de la espina ventral en el apéndice uno, carácter 15 (2→1): *S. actius*, *S. latitarsus*, *S. crameræ*, *S. gibberosus*, *S. corrensis*, *S. trachys*, *S. euphractus*, *S. hullingsi*, *S. cruciferus*, *S. maculatus*, *S. fuscus*, *S. corneatus*, *S. exoticus*, *S. serratus*, *S. adriaticus*, *S. similis*, *S. obtusus*, *S. magellanicus*, *S. minutus*, *S. specialis*, *S. glareus*, *S. glaber*, *S. foveolatus*, *S. areolatus*, *S. versicolor*, *S. subobtusus*, *S. xandarus*. De este grupo, las que tienen un mayor parentesco entre sí son *S. adriaticus* y *S. similis* nodo 63 apoyado por la sinapomorfia del carácter 8(2→1) y 11(1→2), (Bootstrap=11%).

Dentro del clado (fig. 3) hay especies que comparten características específicas que las hacen afines; *S. euphractus* y *S. hullingsi* placas oculares bien desarrolladas, AE medial y GA anterior puntuados: proyección ventral cerca de la seda ventral en el segundo artejo palpal. *S. corneatus* y *S. exoticus*, estrechamente relacionadas con la similitud de una córnea muy desarrollada, característica que pocas especies presentan. *S. serratus*, así como *S. adriaticus* y *S. similis* OC triangular y alargado. *S. glaber* y *S. foveolatus* este último con OC más pequeño. Las relaciones de estas especies no están fuertemente soportadas y sus valores de Bootstrap oscilan en valores menores a 5 %.



anteceFig. 3. Árbol consenso, L= 167. CI= 0.273, RI= 607. Se muestran los valores de frecuencias absolutas obtenidos en el análisis de Bootstrap, con valores por encima de 10%.

DISCUSIÓN

El presente trabajo dio la recopilación de la información morfológica de las 44 especies del género *Simognathus* conocidas hasta la fecha, la cual fue obtenida a partir de las descripciones originales y en algunos casos también a partir de redescripciones taxonómicas. Se lograron trabajar 24 caracteres morfológicos y dentro de ellos se definieron 8 nuevos caracteres, los cuales fueron implementados para rescatar algunos rasgos de la forma a través de medidas de proporción, por ejemplo, relación largo de la seda ventral y ventromedial respecto el ancho tibia I, II, relación largo ancho del gnatosoma, idiosoma, dorso anterior y posterior, así como el tomar en cuenta las sedas perigenitales en hembras.

El análisis de parsimonia llevado a cabo con caracteres morfológicos para la representación de la filogenia de *Simognathus* no evidenció la monofilia del género, pero si da a conocer la estrecha relación entre éste y *Acaromantis*, así como grupos de especies mayormente emparentadas, por lo que propone la hipótesis de que *Simognathus* es un género parafilético. Otto (2000) menciona que estos dos géneros son muy similares en varios caracteres, lo que dificulta su separación en algunos de ellos, como es el caso de *S. gracilis* en este trabajo (Fig. 2: nodo 49, Fig. 3: nodo 50), el cual comparte la mayoría de los estados de carácter con *Acaromantis*, diferenciándose prácticamente solo en el número de artejos del pedipalpo.

Otto (2000) refirió una posibilidad evidente de incertidumbre en la monofilia de estos géneros, mayormente de *Simognathus*, proponiendo la hipótesis de que el género fuese parafilético. A su vez redefinió al género *Acaromantis* como todas las especies de Simognathinae con dos artejos del pedipalpo, una seda espiniforme en la genua I, sin uñas pareadas en el tarso I y a *Simognathus* como las especies que presentan tres artejos del pedipalpo, ausencia de seda espinosa en la genua I, uñas pareadas delgadas tipo seda en el tarso I.

Los grupos de especies que se obtuvieron en el nodo 49 (Fig. 2) se anidan con

Acaromantis principalmente por presentar una placa ocular (OC) reducida a escleritos y por carecer de una proyección ventral en el segundo artejo del pedipalpo. Así mismo Otto (2000) menciona que un carácter que puede indicar la posible parafilia de *Simognathus* es la reducción de OC, presente en todas las especies de *Acaromantis* y en varias especies de *Simognathus* como en *S. gracilis*, *S. abnormalus*, *S. actius*, *S. aspidiotus*, *S. clypeatus*, *S. coutieri*, *S. delicatus*, *S. disparilis*, *S. leiomerus*, *S. minor*, *S. pectinatus*, *S. pygmaeus*, *S. uniscutatus*, *S. variolosus* y *S. tropicalis*. Por lo que propuso que es más parsimonioso suponer que la reducción se produjo en un solo evento a que se produjera varias veces

En el nodo 52 (Fig. 2) y nodo 51 (Fig. 3) se comprueba una de las observaciones de Bartsch (2003), respecto a la relación de las especies *S. abnormalus* y *S. salebrosus*, de las que menciona su gran parecido, el clado muestra que son de los taxones mayormente emparentados en el género, con el 50% de soporte. Caso semejante es el parecido entre *S. similis* y *S. adriaticus* documentado por Bartsch (1977), lo cual se respalda en el presente estudio a partir del nodo 63 con el 11% de soporte (Fig. 3).

El grupo *minutus* se caracteriza por presentar placas oculares grandes, triangulares o redondeadas, fue propuesto por Bartsch (1994) e incluye 14 especies: *S. adriaticus*, *S. areolatus*, *S. foveolatus*, *S. fuscus*, *S. gibberosus*, *S. glaber*, *S. glareus*, *S. hulingsi*, *S. maculatus*, *S. magellanicus*, *S. minutus*, *S. obtusus*, *S. similis*, *S. subobtusus*. En el presente análisis filogenético, no fue posible recuperar este grupo como un taxon monofilético, ya que sus especies quedaron como parte de un gran clado (nodo 64, Fig. 3), junto con otras que presentan placa ocular reducida a escleritos, varias de ellas publicadas posteriormente al trabajo de Bartsch (1994), sin embargo, es posible notar en dicho nodo la cercanía de algunas especies del grupo *minutus* tales como *S. adriaticus*, *S. similis*, *S. obtusus*, *S. magellanicus* y *S. minutus*, de igual manera entre *S. glareus*, *S. glaber*, *S. foveolatus* y *S. areolatus*, las cuales se agrupan en la parte más derivada del clado.

Algunos de los caracteres que se comportaron como homoplasias en el análisis

fueron: la coloración de la placa antero dorsal, la fusión o separación de las placas epímero anterior y genitoanal en hembras, la presencia de las sedas perigenitales en hembras, la relación ancho de la tibia respecto al largo de la seda ventromedial y el número de las sedas ventrales y parambulacrales presentes en la pata tres. Algunos de estos caracteres (como la coloración de la placa antero dorsal, el número de las sedas ventrales y parambulacrales presentes en la pata tres) son considerados diagnósticos por Bartsch (1994;2005). Los caracteres poco significativos fueron: la forma de la seda ventromedial, el largo y el ancho de la placa antero y postero dorsal, la relación largo y ancho del idiosoma, el ancho de la tibia I respecto al largo de la seda ventral en la tibia I, los cuales presentan un escenario semejante a los que no fueron significativos.

Por otra parte, los estados de carácter que fueron decisivos en la conformación de clados fueron la placa ocular (OC), la presencia de fóveas en las placas epímero anterior (fovAE), las sedas perigenitales en machos (pgs M), la longitud de los pedipalpos respecto a la longitud del gnatosoma, así como la relación largo ancho tanto del telofemur como del tarso de la pata I. Dichos caracteres han sido considerados diagnósticos por Bartsch (1994, 2005) y Otto (2000).

Finalmente, hasta antes de este trabajo no se tenía una filogenia completa para el género *Simognathus*, no obstante, Pepato et al. (2018) a través de un estudio molecular para la familia Halacaridae basado en ADNr 18s, ADN 28s y citocromo oxidasa, dedujo la posición filogenética de este taxón como parafilética, hipótesis que concuerda con los resultados en el presente estudio. El trabajo de Pepato et al. (2018) incluyó solo dos especies del género *Simognathus*, en contraposición con las 44 que se emplearon en el presente trabajo, donde el análisis filogenético que se llevó a cabo fue exclusivamente morfológico.

CONCLUSIONES

- En el presente estudio se presentan por primera vez las relaciones de parentesco del género *Simognathus* Trouessart 1989, basado en caracteres

morfológicos y considerando todas las especies descritas hasta la fecha.

- La hipótesis de monofilia del género *Simognathus* se rechazó con base en los resultados obtenidos en el análisis filogenético, se reconoce a *Simognathus* como un grupo parafilético respecto a *Acaromantis*.
- Las sinapomorfias, detectadas para algunos grupos monofiléticos de especies de *Simognathus*, son la placa ocular (OC) reducida, número de sedas ventrales y parambulacrales (pas) en el tarso IV, longitud en los pedipalpos, la relación L/W (largo-ancho) del tarso I y la fusión de las placas ventrales (EA-GA) y epimerales (EP).
- Se considera que el bajo valor del índice de consistencia (IC) está relacionado en parte a los datos faltantes que presentan algunas especies, así como a posibles caracteres homoplásicos y a un bajo número de caracteres respecto al número de taxones.

REFERENCIAS

Barnes, R. D. (1996). Introducción a los Artrópodos. En E. Rupert y R. Barnes (Eds.) *Zoología de los invertebrados* (600-635) McGraw-Hill Interamericana.

Bartsch, I. (1974). *Simognathus minutus* (Hodge) (Halacaridae, Acari), eine Wiederbeschreibung nebst Bemerkung zur Unterfamilie der Simognathinae. *Cahiers de Biologie Marine*, 15, 275-284.

Bartsch, I. (1977). Interstitie Fauna von Galapagos. XX (Halacaridae, Acari). *Mikrofauna Meeresboden*.

Bartsch, I. (1988). Halacaroida. En R. Higgins and H. Thiel (Eds.), Introduction to the Study of Meiofauna (pp.417-420). Smithsonian Press.

Bartsch, I. (1994). The Genus *Simognathus* (Acari: Halacarida), description of six new species from Southern Australia and a tabular key to all species. *Acarologia*, 35, 135-152.

Bartsch, I. (2003). Psammophilous halacarids (Halacaridae, Acari) from Dampier, Western Australia. Description of the species and faunal comparison of the mesopsammal halacarid fauna of western and eastern Australia. *Records of the Western Australian Museum*, 22, 23-45.

Bartsch, I. (2004). Halacaridae (Acari) from the Great Meteor Seamount (Northeastern Atlantic). Description of *Simognathus* species. *Mitteilungen Hamburg Zoologischen Museum Institute*, 101, 185-196.

- Bartsch, I. (2005). *Lohmannella* and *Simognathus* (Halacaridae: Acari) from Western Australia: description of two new species and reflections on the distribution of these genera. *Records of the Western Australian Museum*, 22, 393-307.
- Bartsch, I. (2006). Halacaroida (Acari): a guide to marine genera. *Zootaxa*, 1259, 61-68.
- Bartsch, I. (2007). Freshwater halacarid mites (Halacaridae: Prostigmata: Acari) from Tunisia, three new records and notes on geographical distribution of these species. *Entomologische Mitteilungen aus dem Zoologischen Musseum Hamburg*, 15, 15-27.
- Bartsch, I. (2009). Checklist of marine and freshwater halacarid mite genera and species (Halacaridae: Acari) with notes on synonyms, habitats, distribution, and descriptions of the taxa. *Zootaxa*, 3-143.
- Brady, G., S. (1875) A review of the British marine mites, with descriptions of some new species. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1875, 301-311.
- Chatterjee, T. y Chang, C.Y. (2004). *Simognathus coreensis*, a new halacarid mite (Halacaride: Acari) Fromm Korea. *Hydrobiologia*, 529, 271-274.
- Diaz-Cruz, J.A. (2019). Análisis filogenéticos paso a paso. Herramientas para el estudio de la evolución morfológica y curso SOMEXPAL.
- Evans, G.O. (1992). *Principles of Acarology*. CAB International, Wallingford, 563.
- Francke, O.F. (2014). Biodiversidad de Arthropoda (Chelicerata: Arachnida ex Acari) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 408-418.

Goloboff, P.A. (1993). Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9(1), 83-91.

Goloboff, P.A., Farris, J.S. y Nixon, K.C. 2003. TNT, Tree Analysis Using New Technology. Program and documentation, available at <http://www.lillo.org.ar/phylogeny/tnt/>.

Goloboff, P.A., Farris, J.S. y Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 774-786.

Goloboff, P.A. y Catalano, S.A. (2016). TNT version 1.5 including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32(3), 221-238.

Hoffman, A. (1999). Animales desconocidos. Relatos acarológicos. Fondo de Cultura Económica.

Hormiga, G. y Giribet, G., (2004). Fundamentos de cladística. In J. Barrientos (Ed.), *Curso Practico de Entomología. Alicante-Bellaterra: Asociación Española de Entomología* (55-84). CIBIO y Universitat Autònoma de Barcelona.

Iraola, V. (2001) Introducción a los ácaros (II): Hábitats e importancia para el hombre. Boletín, Sistema de Enseñanza Abierta, Universidad de Veracruz, 28, 141-146.

Krantz, G.W. (2009). Habits and habitats. In G. Krantz y, D. Walter (Eds.) *A Manual of Acarology* (64-82). Texas Tec University Press.

Maddison, W.P. y Maddison, D.R. (2019). Mesquite: un sistema modular para

Morselli, I. (1970). Recceche sugli Alacaridi della coste livornesi II. *Acaromantis monnioti*, una nuova specie raccolta sui fondi sabbiosi delle Secche della Meloria. *Pubblicazione Stazione Zoologica Napoli*, 109-119.

Morrone, J.J. (2000). Sistemática, Biogeografía, Evolución: Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio. Museo de Zoología 'Alfonso Herrera, Facultad de Ciencias, UNAM.

Otto, J. (2000). Simognathinae (Acarina: Halacaridae) from the great barrier reef and coral sea, description of thirteen new species. *Memoirs of the Queensland Museum*, 45, 505-534.

Peña, C. (2011). Métodos de inferencia filogenética. *Peruana de Biología*, 18(2), 265-267.

Pepato, A.R. y Gonçalves-Tiago, C. (2004). The genera *Acaromantis* and *Simognathus* (Simognathinae, Halacaridae) on the north coast of São Paulo State, Brazil. *Zootaxa*, 615, 1-16.

Pepato, A.R., Vidigal, T.H.D.A. y Klimov, P.B. (2018) Molecular phylogeny of marine mites (Acariformes: Halacaridae), the oldest radiation of extant secondarily marine animals. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 129, 182-188.

Pérez, T.M., Guzmán-Cornejo, C., Montiel-Parra, G., Paredes León, R. y Rivas, G. (2014) Biodiversidad de ácaros en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 399.

Pinkus, M.A. (2010). El hombre y los artrópodos: un vínculo inalienable. *Península*, 5(2), 81-100.

Procheş, S. (2002). The first record of the genus *Simognathus* (Acari: Halacaridae) from southern Africa, with a species description. *African Entomology*, 10(2), 354-356.

Rivas, G. (2006). First record of *Simognathus* (Acari: Halacaridae) from México, including the description of a new species. *Zootaxa*, 1259(1), 61-68.

Rivas, G. y Hoffmann, A. (2000). Los ácaros acuáticos de México: Estado actual de su conocimiento. *Mexicoa*, 2, 33-39.

Rogers, D., Fredes, N., Martínez, P., Ferretti, N., Pompozzi, G., Pepato, A.R., y da Silva Conceição, P. (2020). Phylum Arthropoda: Introduction and Arachnida. In D. Rogers, C. Damborenea, J. Thorp and Covich's (Eds.), *Freshwater Invertebrates*. (523-559). Academic Press.

Schindelin, J., Arganda-Carreras, I., Frise, E., Kaynig, V., Longair, M., Pietzsch, T., Preibisch, S., Rueden, C., Saalfeld S., Schmid, B., Tinevez J.Y., White, D.J., Hartenstein, V., Eliceiri, K., Tomancak, P. y Cardona, A. (2012). Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 676-82.

Schneider, C.A., Rasband, W.S. y Eliceiri, K.W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671-675.

Nixon, K.C. y Carpenter, J.M. (1993). On outgroups. *Cladistics*, 9, 413-426.

Nixon, K.C. 1999-2002. Winclada VER. 1.0000 Published by the author, Ithaca, NY, USA.

Norton, R.A., Bonamo, P.M., Grierson, J.D. y Shear, W. A. (1988). Oribatid mite fossils from a terrestrial Devonian deposit near Gilboa, New York. *Journal of Paleontology*, 62(2), 259-269.

Norton, R.A., Bonamo, P.M., Grierson, J.D. y Shear, W. A. (1988). Fossils mites from the Devonian of the New York State. In G. P. Channa-savanna y C. A. Viets, K. (1927). Die Halacaridae der Nordsee. *Z. wiss. Zool.*, 130, 83-173.

WoRMS (2021). Halacaridae Murray, 1877. Consultado el: 17 de octubre del 2021 <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=1484> el 2021-10-07.

Zhang, Z.Q. (2011) Animal biodiversity: In introduction to higher-level classification and taxonomic richness. *Zootaxa*, 3148, 7–12.

Zhang, Z.Q. (2013). Phylum Arthropoda. In: Z.Q. Zhang (Ed.) *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness*. *Zootaxa*, 3703 (1), 017-026.

Zhang, Z.Q., Fan, Q.H., Pesic V., Smit, H., Brochkov, A. V., Khaustov, A. A., Baker, Whohltmann, A., Wen, T., Amrine, J.W., Beron, P., Lin, J., Gabrys G. y Husband, R. (2011). Order Trombidiformes. In Z.Q. Zhang (Ed.). Reuter, 1909. *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness*. *Zootaxa*, 3148, 129-138.