

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

Jorge Paniagua-Nucamendi¹ José G. Palacios-Vargas¹ y Enrique García-Barros². ¹Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510, México, Distrito Federal, jpnucamendi@gmail.com. ²Facultad de Biología, Departamento de Biología, Unidad de Zoología, Universidad Autónoma de Madrid, Cantoblanco, 28049-Madrid, España.

RESUMEN: Los géneros *Americanura*, *Sensillanura* y *Palmanura*, que conforman la tribu Sensillanurini, comparten la hipertrofia de la sensila S7 del cuarto artejo antenal, la diversidad de sus sedas y la reducción de las mismas en la quetotaxia dorsal. Con el antecedente del trabajo del género *Palmanura* en el que Palacios-Vargas *et al.* (2009a), concluyeron que no es un grupo filogenético, se hizo ahora la reconstrucción de la filogenia del género *Americanura* a partir de un análisis heurístico parsimonioso y morfológico, con sus especies válidas, con el fin de conocer las relaciones de parentesco entre ellas, buscar evidencias de la monofilia del género y saber si se trata de un grupo hermano de *Palmanura*. Los cladogramas mostraron a *Americanura* como un grupo monofilético poco consistente por sus bajos índices de retención y consistencia, ya que de acuerdo a este estudio incluye a las especies de *Palmanura*.

Palabras clave: Cladística, monofilia, *Americanura*.

Phylogenetic study of the genus *Americanura* (Collembola: Neanuridae)

ABSTRACT. *Americanura*, *Sensillanura* and *Palmanura* are three genera that belong to the tribe Sensillanurini sharing hypertrophy of sensillum S7 on antennal segment IV, the variety of setae and their reduction on the dorsal chaetotaxy. In previous contribution of Palacios-Vargas *et al.* (2009a), about *Palmanura*, it was concluded that it is not a phylogenetic group. Now the phylogeny of the genus *Americanura* was done with a parsimonious and heuristic morphological analysis of the valid species, in order to understand the relationships among them, and looking for evidence about the monophyly of the genus and to know whether it is a sister group of *Palmanura*. The cladograms showed *Americanura* as an inconsistent group for its low retention and consistency indexes, as it includes species of *Palmanura*.

Key words: Cladistics, monophyly, *Americanura*.

Introducción

Los colémbolos del género *Americanura*, Cassagnau, 1983 pertenecen a la familia Neanuridae que cuenta con un registro fósil muy antiguo (*Rhyniella praecursor*), data del Devónico Medio. En la actualidad se ha adaptado a distintos medios en variadas altitudes, latitudes y climas (Rapoport, 1971); ocupan el segundo lugar en abundancia entre los organismos edáficos después de los ácaros (Najt, 1973). Se conocen más de 8,000 especies en el mundo, de las cuales, más de 700 se encuentran en México (Castaño-Meneses, 2005).

Los colémbolos se encuentran entre los hexápodos apterigotas (Grimaldi, 2010). Hexapoda y Ellipura se consideraban monofiléticos, pero los datos respecto a la posición de Collembola y Protura resultan ambiguos (Giribet *et al.*, 2004); actualmente Collembola+Protura (=Ellipura) se considera grupo hermano de Insecta y Diplura queda indefinida entre Ellipura e Insecta. Hasta ahora se han realizado trabajos filogenéticos sobre categorías taxonómicas como familia, subfamilia y género (Lee, 1985; Cassagnau, 1983; Deharveng, 1983, 1982); el único antecedente sobre Sensillanurini fue la reconstrucción filogenética de *Palmanura* Cassagnau y Palacios-Vargas, 1983 (Palacios-Vargas *et al.*, 2009a) en la que concluyen que el género no es un grupo filogenético.

Taxonómicamente los colémbolos están agrupados en 34 familias con 4 Órdenes (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.* (2013) consideran que hay seis subfamilias dentro de Neanuridae, separadas en seis tribus. La tribu Sensillanurini (Cassagnau, 1982) que se caracteriza por la hipertrofia de la sensila S7 del cuarto artejo antenal comprende los géneros *Sensillanura* Deharveng, 1981 con 8 especies; *Palmaruna* Cassagnau, 1983 con 17 especies; y *Americanura* Cassagnau, 1983 con 21 especies descritas.

Materiales

Se ocuparon 61 preparaciones fijas en buen estado de 20 especies de *Americanura*, obtenidas de la Colección del Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos de la Facultad de Ciencias, U.N.A.M.; los caracteres y estado de carácter de las especies de *Palmanura* y del grupo externo se obtuvieron del trabajo previo de Palacios-Vargas *et al.* (2009a); el grupo externo lo conformaron especies con estados de carácter más plesiomórficos de la subfamilia Neanurinae cercanos a *Americanura*: *Palmanura primigenia* Palacios-Vargas, 1986, *Sensillanura austriaca* (da Gama, 1963) Cassagnau, 1983, *Paranura ieti*, (Yosii, 1966) Deharveng, 1989 y *Neanura muscorum* (Templeton, 1836) MacGillivray, 1893. Los programas de cómputo utilizados para el análisis cladístico fue NONA ver. 2 (Goloboff, 1999b) bajo Winclada ver. 1.00.08 (Nixon, 2002), la matriz de caracteres se diseñó y capturó en Windows 7 profesional con Microsoft Office 2010.

Materiales y Método

Para la elaboración de las tablas con la quetotaxia dorsal se empleó el sistema de Deharveng y Weiner (1984) modificado por Palacios-Vargas y Simón Benito (2009). La matriz se diseñó con las especies en la primera columna, los caracteres con las opciones de los estados de carácter, como encabezados de las celdas subsecuentes, los estados de carácter se capturaron en las celdas de intersección (especies/carácter) (Wiley y Lieberman, 2011).

Se hicieron dos análisis, ingresando los caracteres como no aditivos con búsqueda heurística y máxima parsimonia. Primer análisis: se emplearon 26 especies (22 *Americanura* y cuatro del grupo externo) 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*). Segundo análisis: se emplearon 39 especies (22 *Americanura*, cuatro del grupo externo y 13 de *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*).

Resultados y Discusión

Se obtuvieron 193 caracteres: 60 en la cabeza (36 binarios, 24 multi-estado), 39 en el tórax (1 binario, 38 muti-estado) y 92 en el abdomen (2 binarios, 90 multi-estado).

En el primer análisis (Fig. 1), la mayoría de las especies de *Americanura* (exceptuando *A. bara*) se sustentan en el nodo 2 con seis sinapomorfias: la desaparición de la seda cefálica C; incremento de macrosedas y microsedas en el tubérculo dorso lateral del tórax II; reducción de

macrosetas e incremento de microsetas en el tubérculo dorso-lateral del tórax III; y la aparición de una microseta en el tubérculo dorso externo del Abdomen IV.

El cladograma presentó dos politomías: La primera en el nodo 7, con seis taxones sin resolver, sustentada en ocho cambios de estados de carácter: 6 plesiomórficos, 2 homoplásicos; las novedades evolutivas fueron la ausencia de Oca, el cambio de forma lisa a barbulada en microsetas cefálicas Di-2, De-2 y en las microsetas del tubérculo De del Th-II y Th-III, la reducción de 8 a 6 microsetas en L + So; los cambios homoplásicos, la ausencia de la seda cefálica Di2 en De y la disminución de macro y microsetas en L + So. La segunda politomía, contiene tres taxones sin resolver y se sustenta en ocho cambios homoplásicos en el tórax y abdomen: la disminución de 2 a 1 microseta en DL del Th-II y L del Th-III, la ausencia de microseta en DL del Th-III y la adquisición de microsetas mixtas (barbuladas y lisas) en el tubérculo L del Th-III; en los segmentos abdominales I a III la desaparición de microsetas en el tubérculo DL y el aumento de 2 a 3 macrosetas lisas en Abd-VI.

Dos excepciones a considerar se marcan con signo de interrogación en el cladograma: *A. bara* que queda fuera del nodo 2 con una perspectiva más plesiomórfica relacionada con *P. ieti* en un taxón terminal no resuelto, justificado 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, su descripción es breve e incompleta y el dibujo poco claro. La segunda excepción es para *P. primigenia* que queda entre los taxones terminales de *Americanura*, estrechamente relacionada con *A. guatemalteca* en el nodo 13, que para definirse como especie en esta posición, requirió el mayor número de cambios (33) que cualquier otra especie en el cladograma, 11 de ellos son apomórficos consistentes en la adquisición de macrosetas palmeadas a partir de barbuladas en las 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.

Dada la posición de *A. primigenia*, se realizó un segundo análisis en el que se incluyeron 13 especies de *Palmanura*; se obtuvo un único cladograma (Fig. 2) con un grupo monofilético, donde *Palmanura* deriva de *Americanura* a partir del nodo 26, requiriendo 10 homoplasias. Siete cefálicas: la adquisición de los tubérculos individualizados y macrosetas laminares aserradas en los bordes; la seda OCp cambió de macroseta a microseta; ausencia de la seda posterior en dos grupos, del conjunto de sedas De1 + De2 + Di2 en el tubérculo De, la separación del tubérculo DL y la fusión de L + So; reagrupación de los tubérculos del abdomen V; taxonómicamente no ser *Americanura* y si ser *Palmanura*; la única novedad evolutiva fue la reducción en el número de sedas en el tubérculo L del abdomen IV.

Conclusiones

1.- La reconstrucción filogenética del género *Americanura*, a partir de datos morfológicos, dio indicios de ser un grupo monofilético.

2.- La topología del cladograma (Fig. 1) mostró a *Americanura* como un grupo monofilético con bajos índices de Consistencia (46) y de Retención (59); la monofilia fue confirmada con el cladograma de la figura 2.

3.- No se obtuvieron indicios de que *Americanura* y *Palmanura* fueran grupos hermanos.

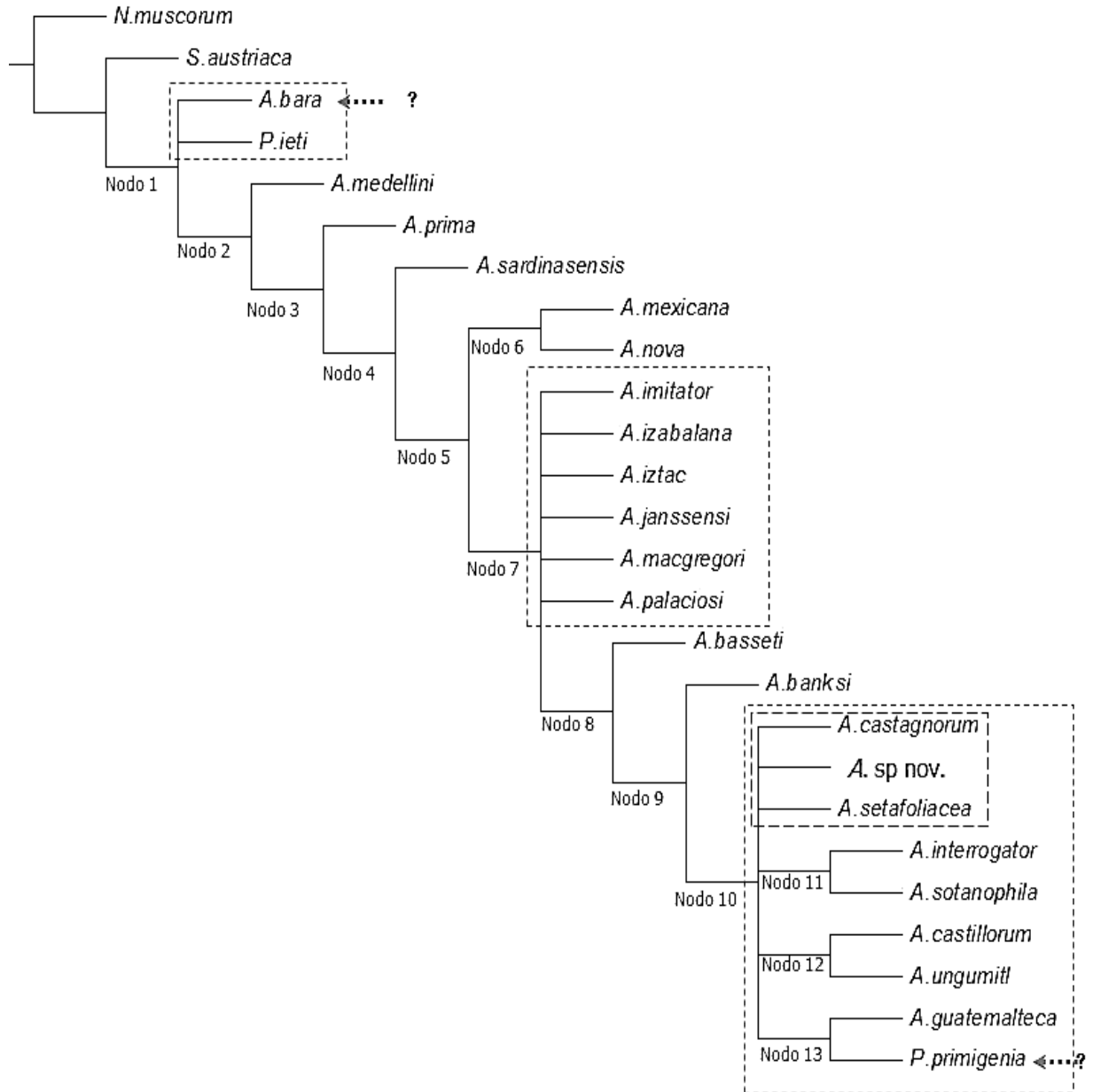


Figura 1. Cladograma del primer análisis heurístico, (22 especies de *Americanura* y cuatro del grupo externo) con 191 caracteres, se obtuvieron 26 árboles, un árbol de consenso estricto, con un Índice de Consistencia de 46 y un Índice de Retención de 59, con L=681.

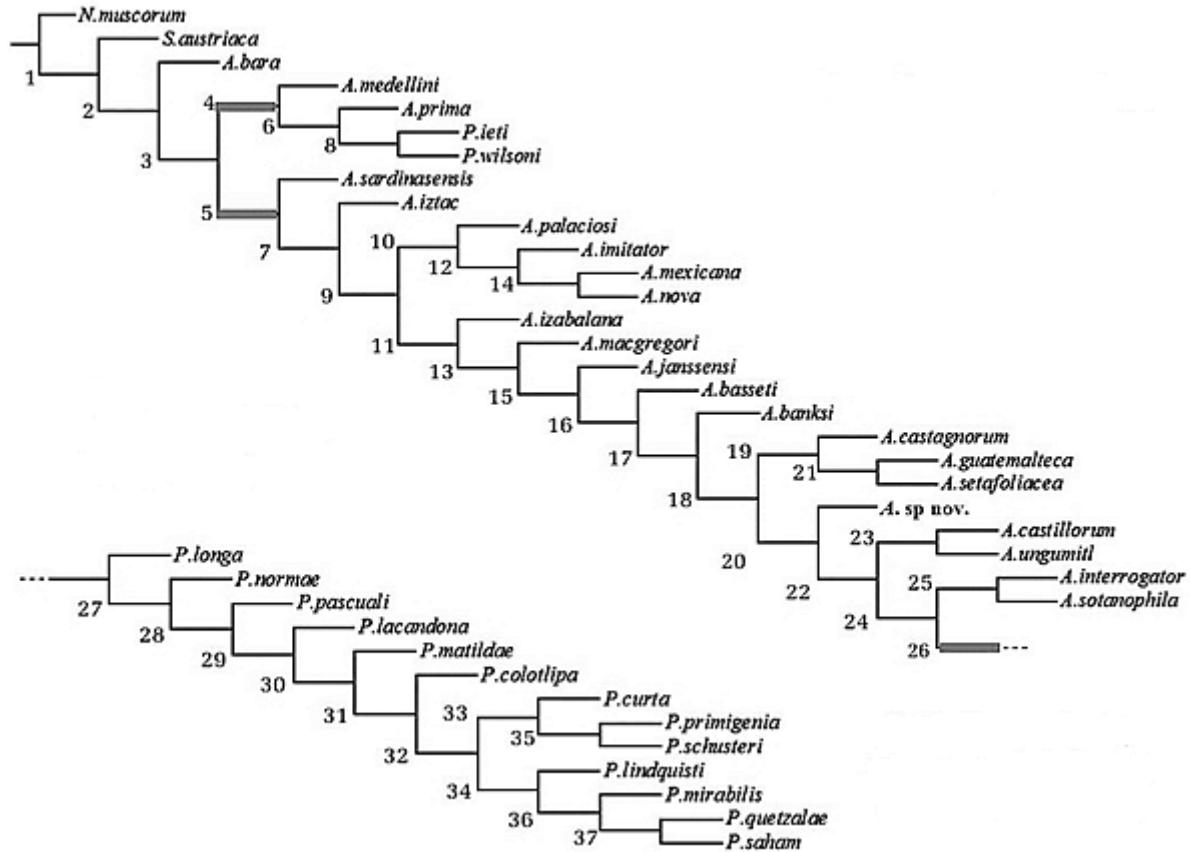


Figura 2. Cladograma del segundo análisis heurístico, (22 especies de *Americanura* y cuatro del grupo externo y 13 especies de *Palmanura*) con 193 caracteres.

Literatura Citada

- Bellinger, P. F., Christiansen, K. A. and Janssens, F. 2014. Checklist of the Collembola of the World. [Disponible en línea: <http://www.collembola.org>; acceso el 1-Jun-2014]
- Cassagnau, P. 1982. Sur les Neanurinae primitifs suceurs et les lignées qu'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.
- Castaña-Meneses, G. 2005. Catálogo de los colémbolos (Hexapoda: Collembola) de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76: 107-108.
- Deharveng, L. 1982. Contribution à 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. e W. M. Weiner. 1984. Collemboles de Corée du Nord. III - Morulinae et Neanurinae, Toulouse, Travaux Laboratoire Ecobiologie des Arthropodes Edaphiques, 4: 1-64.
- Giribet, G., G. D. Edgecombe, J. M. Carpenter, C. A. D'Haese and S. C. Wheeler. 2004. Is Ellipura monophyletic? A combined analysis of basal hexapod relationships with emphasis on the origin of insects. *Organisms, Diversity and Evolution*, 4: 319-340
- 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 and development*, 39(2-3):191-203
- Lee, B. H. 1985. Cladistic analysis of Neanuridae (Collembola) using character weighted and character unweighted approaches. *Korean Journal of Systematic Zoology*, 1: 3-20.
- Najt, J. 1973. Algunos conceptos sobre la biología de los suelos como ciencia de muestreo tiempo. *IDIA, Supl.*, 29: 97-105.
- 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., 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., E. García-Barros y J. C. Simón Benito. 2009a. Phylogeny of the genus Palmanura (Colembola: Neanuridae). *Cladistics*, 25: 1-15.
- Rapoport, E. H. 1971. The geographical distribution of Neotropical and Antarctic Collembola. *Pacific insects monographs*, 25: 99-118.
- Wiley, E. O. & B. S. Lieberman. 2011. *Phylogenetics: Theory and practice of phylogenetic systematics*. Second Edition, Wiley-Blackwell. New Jersey, 432 pp.