

Filogenia en base a caracteres morfológicos del género *Camisia* von Heyden (Acari: Oribatida): un estudio de la importancia de los caracteres en la determinación de grupos naturales.

AXEL P. RETANA-SALAZAR ^{1, 2} & OLMAN ALVARADO-RODRÍGUEZ ¹.

¹ Centro de Investigación en Estructuras Microscópicas (CIEMIC), Ciudad de la Investigación, Universidad de Costa Rica 2060.

² Escuela de Nutrición, Ciudad de la Investigación, Universidad de Costa Rica 2060.
apretana@gmail.com/axel.retana@ucr.ac.cr

RESUMEN: Se presenta un análisis filogenético de las especies del género *Camisia* y se incluyen cinco de los géneros habitualmente considerados dentro de la familia Camisiidae. La filogenia indica que hay dos linajes claramente tipificados dentro de la familia. Dentro del género *Camisia* hay dos linajes que se corresponden con los subgéneros *Camisia* y *Ensicamisia*. El linaje basal a estos grupos está representado por un grupo aún no descrito que parece ser un nuevo género que presenta una serie de características compartidas con el grupo de especies de *Camisia* y con los demás géneros de la familia incluidos en el análisis. Para el análisis de filogenia se utilizó los programas PAUP 3.1.1, MacClade 4.07 y EntroPhyl 1. La matriz cuenta con 70 caracteres morfológicos para 34 taxa. Mediante análisis de parsimonia se obtienen 8 árboles igualmente probables. El análisis basado en entropía presenta una serie de estadísticos que indican que los caracteres se hallan bien definidos y se obtiene un único árbol filogenético con estadísticos fuertes: L=80, CI=0,84, RI=0,87, con un mínimo de 67 cambios y un máximo de 168 cambios de los caracteres en la topología. El Índice de Bremer (Índice de Decaimiento) se presenta en cada rama del árbol.

PALABRAS CLAVE: Nueva especie, nuevo género, Costa Rica, La Amistad, filogenia, Camisiidae, Índice de Bremer.

ABSTRACT: A phylogenetic analysis of the genus *Camisia* is presented and includes the five genera usually considered within the family Camisiidae. Phylogeny indicates the presence of two lineages clearly established within the family. Within the genus *Camisia* two lineages that correspond to subgenus *Camisia* and *Ensicamisia* are clearly supported. The basal lineage to these groups is represented by a non-described group yet that seems to be a new genus that has a number of features shared with the group *Camisia* species and other genera of the family included in the analysis. For phylogeny analysis used PAUP 3.1.1 program, MacClade 4.07 and EntroPhyl 1. The matrix has 70 morphological characters for 34 taxa. Using parsimony analysis obtained 8 trees equally expected. The entropy analysis presents a series of characters indicating that are well defined and obtain a single strong statistical supported phylogenetic tree with: L = 80, CI = 0.84, RI = 0.87, with a minimum of 67 changes, and a maximum of 168 characters changes in the topology. Bremer Index (Decay Index) is show in each branch.

KEY WORDS: New species, new genus, Costa Rica, La Amistad, phylogeny, Camisiidae, Bremer Index.

INTRODUCCIÓN

La región centroamericana es una de las zonas de mayor riqueza de especies de Oribatida como se ha demostrado en los trabajos sobre este grupo efectuados por el proyecto ALAS en la

Estación Biológica “La Selva”. El catálogo de especies de Oribatida de Schatz (2006) revela una enorme diversidad.

Al tratar la familia Camisiidae Schatz (2006) incluye la mayor parte de los géneros de esta

familia para la región de América Central y deja algunas especies sin identificación, lo que indica la presencia de posibles especies nuevas en la región, particularmente en la zona de la Reserva de la Biosfera “La Amistad”, entre Costa Rica y Panamá. Balogh (1972) tanto en su trabajo de los géneros de Oribatei del Mundo, como los subsecuentes trabajos de Balogh y Mahunka (1983) y la revisión actualizada de Balogh y Balogh (1992) mantienen que la familia Camisiidae contiene al menos 5 géneros *Austronothrus*, *Heminothrus*, *Neonothrus*, *Platynothrus* y *Camisia*, los cuales se agrupan taxonómicamente dentro de Macropylina (Oribatei inferiores), Holonota, Nothroidea, Camisiidae. Balogh (1972) ubica dentro de Nothroidea 21 géneros, repartidos de la siguiente forma: 2 la familia Nothridae, 2 la familia Crotoniidae, 4 la familia Malaconothridae, 5 la familia Camisiidae y 8 de la familia Trhypochthoniidae. Se ha propuesto un conjunto básico de 7 caracteres con los que se define la superfamilia Nothroidea y al menos 43 caracteres adicionales con los que definen las familias y géneros incluidos en ella (Balogh 1972, Balogh y Balogh 1992).

Sin embargo, los criterios de definición de esta familia han cambiado según las consideraciones de los diversos autores. A pesar de la distribución cosmopolita de la mayoría de los géneros que conforman Camisiidae, McDaniel (1979) considera dentro de esta familia únicamente al género *Camisia* von Heyden, 1826, convirtiendo a Camisiidae en una familia monotípica, pero no aclara la posición de los restantes géneros considerados por Balogh (1972).

En este trabajo se ha tomado como objeto de estudio la mayor parte de las especies del género *Camisia* para efectuar un análisis filogenético basado en caracteres morfológicos comúnmente utilizados por los taxónomos en el proceso de clasificación, por lo que dichos

caracteres se han tomado de las descripciones originales como de las claves publicadas de este grupo.

Filogenia y taxonomía.

Una de las mayores contribuciones que puede hacer la filogenia a la taxonomía y la clasificación es la determinación de los caracteres con valor en la discriminación natural, es decir aquellos que se hallan vinculados a los procesos de cladogénesis. En este sentido se han publicado algunos trabajos que pretenden utilizar algunos índices filogenéticos como indicadores de la estructuración de los caracteres con la topología, como un inverso de un índice de independencia que es conocido como inercia filogenética (Björklund 1997, Filho 2000, Retana-Salazar 2010). En consecuencia, entre mayor sea un grupo de taxa dentro del cual toda inferencia que justifica al grupo se desprende de una apreciación personal, mayor es la posibilidad de errores conjuntos, es por eso que la única forma de trabajar este tipo de taxa es redefiniéndolos desde la consideración original, para luego efectuar una partición filogenética, de tal forma que la clasificación corresponda con la filogenia. Hecho esto, corresponde en posteriores estudios la inclusión de géneros o familias cercanas que permitan mediante estudios de la filogenia determinar si se modifican los linderos de las familias o se crean nuevas superfamilias, siempre en función de la lógica donde todo taxón es un conjunto c-inclusión (Retana-Salazar & Retana-Salazar 2004).

La redefinición de los grupos supraespecíficos y supragenéricos debe conllevar un estudio profundo de la filogenia y de los caracteres. En algunos casos los trabajos moleculares han indicado la presencia de grupos de especies que deben considerarse como grupos aparte (Crespi *et al.* 2004), no obstante deben considerarse

varios factores antes de proceder de esta manera, en primer lugar la evidencia derivada de estudios moleculares es tan solo un coadyuvante de las evidencias derivadas de otros caracteres, además debe considerarse con mucho cuidado cual gen o genes han sido utilizados. El más utilizado es el CO1 sobre el cual hay amplios estudios que consideran que no debe utilizarse en ausencia de otras evidencias (Wiemers & Fiedler 2007), pero es aún de mayor valor el tener que considerar que hay evidencias de que estas metodologías pueden conllevar errores serios en sus resultados como es la obtención de falsas parafilias y polifilias o los casos en que la variación interespecífica puede ser mayor que la intraespecífica con los errores que esto puede acarrear (Meyer & Paulay 2005).

La taxonomía históricamente, desde antes de Linneo, se ha fundamentado en los caracteres morfológicos que nos han provisto de evidencias acerca del proceso evolutivo de las especies y es el estudio de los mismos los que nos llevan a considerar la presencia de nuevas especies, la evidencia molecular es de gran ayuda en el estudio de especies simpátricas, o de complejos de especies o de especies crípticas, sin embargo, algunos casos clásicos de problemas taxonómicos como es el del grupo *Anopheles maculipennis* fue posible resolverlos en ausencia de la evidencia molecular y esta ha confirmado la mayor parte de las inferencias derivadas de la morfología (Mayr 1969).

Hay una serie de trabajos que han cuestionado las metodologías que se han propuesto para el trabajo con datos moleculares, llevando a publicar con el mismo conjunto de datos resultados de la filogenia muy diferentes (Kjer *et al.* 2006). Lee (2004) hace una revisión en la que presenta una serie de datos que indican que tanto hay problemas con los datos moleculares como los morfológicos y aún más importante es que demuestra que en ninguno de los casos (ni

los datos moleculares ni los morfológicos) logran deshacerse del subjetivismo que envuelve a la taxonomía como disciplina, mientras que muchas de las metodologías de análisis de los datos moleculares son muy crudas.

Por otra parte, en algunos casos concretos como el ejemplificado por Page & Hughes (2011) en el género *Macrobrachium* ninguna de las dos técnicas por separado fue capaz de dilucidar el problema de la identificación de especímenes juveniles. Mientras algunos argumentan acerca de la subjetividad en la escogencia de caracteres morfológicos, donde algunos de ellos pueden variar con las condiciones ambientales, a ningún taxónomo le cabe la más remota duda de que no es suficiente el uso de las secuencias de un solo gen para poder definir una especie. Si bien el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica no dispone ninguna imposibilidad para la descripción de especies a partir de solo secuencias de DNA, es una práctica que no se ha popularizado, pero que ya ha sido utilizada en la descripción de 10 especies nuevas de mariposas utilizando solo las secuencias de DNA de las mismas (Brower 2010).

Morfotaxonomía.

Algunos autores consideran que es necesario involucrar los estudios moleculares para ayudar a esclarecer las relaciones filogenéticas (Mound & Morris 2003, Morris & Mound 2003). No obstante, en grupos como Thysanoptera desde el 1996 se viene especulando con la idea de que el incremento en los datos moleculares va ayudar a resolver los problemas de la clasificación sin un verdadero avance en el esclarecimiento de esta situación hasta ahora (Crespi 1996, Buckman *et al.* 2012). Debe tomarse con cuidado el uso y tratamiento de las evidencias moleculares para resolver y su capacidad de segregación (Wiemers & Fiedler 2007) como los problemas de las metodologías utilizadas en la reconstrucción filogenética (Kjer *et al.* 2006).

Otros investigadores han considerado que en la mayor parte de los grupos, en especial de artrópodos, poco sabemos con profundidad acerca de la morfología y la ontogenia estructural, áreas que han empezado a conocerse en las últimas décadas en algunos grupos (Boxhall & Huys 1998). Más recientemente autores que han promulgado la necesidad de los estudios moleculares como la opción más plausible para la investigación en evolución y filogenia han establecido que los avances en las técnicas moleculares y las secuencias de más genes no han dado los resultados esperados y que las filogenias obtenidas distan mucho de poder explicar los procesos biológicos que se observan en la naturaleza (Mound & Morris 2007).

Por su parte, algunos autores como Bhatti (2005) hacen una importante reflexión sobre el desarrollo histórico de la taxonomía como la conocemos hoy día. Considera este especialista que lo que conocemos de la morfología en muchos grupos de artrópodos sigue siendo muy limitado y que esto se refleja en que no obtengamos los resultados que logren explicar de una manera satisfactoria las relaciones filogenéticas dentro de los grupos estudiados. Un conocimiento más profundo de la complejidad morfológica y sus relaciones puede ser mucho más revelador que el hasta ahora limitado conocimiento de las estructuras limitado en muchos casos a una interpretación simplista de las peculiaridades morfológicas. Un análisis más detallado puede ayudar a interpretar de una mejor manera los datos morfológicos acerca de la posible polaridad de los caracteres. En este sentido, la taxonomía moderna necesita el uso de nuevas herramientas tecnológicas que le confieran una mayor exactitud a las observaciones de los especímenes (Sánchez-Monge 2011), con lo que la taxonomía adquiere una nueva dimensión al incorporar nueva tecnologías en las descripciones y estudios de los caracteres

morfológicos de los diferentes grupos (Retana-Salazar *et al.* 2013).

En este momento no hay a la vista un sustituto real a la morfotaxonomía como la conocemos debido a que esta la columna vertebral de la clasificación biológica actual. En la mayoría de los grupos zoológicos es la principal herramienta que permite la clasificación de los organismos a todo nivel, por lo que puede decirse que existe una necesidad imperiosa de que se profundice en el estudio de esta disciplina que es irremplazable, ya que otras herramientas como los datos moleculares, derivados de secuencias de algunos genes solo pueden ser incorporados en este momento como caracteres accesorios (Bhatti 2005) y en la mayoría de los grupos de alta diversidad es complejo contar con amplias bases de datos que permitan una clasificación molecular certera (Page & Hughes 2011) y en los grupos de baja diversidad a menudo no es necesario los datos moleculares puesto que las especies son fácilmente segregables por sus otros caracteres. Definitivamente la morfotaxonomía como herramienta de la taxonomía experimental es la principal de todas y por lo tanto necesita ser fortalecida. En estos casos debe considerarse que aún trabajos simples como es el estudio ultraestructural de los diferentes estados de desarrollo o el estudio de las estructuras con microscopía confocal laser que permita mayor resolución pueden ser de gran utilidad y debe potenciarse su publicación si se desea que la taxonomía avance en sus alcances para una mejor comprensión de la naturaleza y la propuesta de una mejor clasificación.

Esto nos lleva a la importancia de los tipos únicos, los cuales no pueden ser sacrificados con fines de obtención de datos moleculares y en estos casos la única herramienta posible es la taxonomía morfológica. Sin embargo, hay otros problemas, en las especies descritas a partir de un único ejemplar conocido, no hay informes de

la variación morfológica de la misma, ni de la amplitud de su distribución, en cuyo caso el encontrar nuevos especímenes en otras latitudes en los cuales poder registrar variaciones morfológicas es de gran importancia y por lo tanto es igual de importante el guardar este material para futuras investigaciones y nuevas determinaciones (Valenzuela *et al.* 2011, Retana-Salazar *et al.* 2012).

MATERIALES Y MÉTODOS

Mediante el desarrollo del proyecto “Biodiversidad del Orden Oribatida en Costa Rica” (BOCR) inscrito bajo el numeral 810-A9-136 de la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica, se han efectuado recolectas de material que permiten confirmar las especies que aparecen en la literatura, ampliar los registros de especies para Costa Rica y eventualmente describir nuevas taxa para la ciencia.

Se incluye en este trabajo una muestra que incluye 34 taxa en total de los cuales 28 corresponden a especies conocidas del género *Camisia* que constituyen un 82% del total de especies conocidas del género. Las restantes especies no se incluyen por falta de material descriptivo adecuado para poder obtener características consistentes con las utilizadas en la matriz de datos propuesta. No obstante, por el tamaño de la muestra y la representatividad en la matriz de todos los grupos de especies conocidos no se espera que haya mayores modificaciones a los resultados obtenidos, en particular al tomar en cuenta los valores estadísticos asociados a la topología obtenida. Los demás taxa corresponden a los caracteres de los demás géneros clásicamente considerados dentro de Camisiidae.

La revisión de material se realizó en los laboratorios del Centro de Investigación en Estructuras Microscópicas (CIEMIC) de la

Universidad de Costa Rica, se utilizó microscopio invertido de alta resolución Olympus XL 51, el material se preservó en láminas fijas en bálsamo de Canadá y se depositó en la colección ácaros del CIEMIC-UCR. También se utilizó microscopía confocal láser con microscopio Olympus FV-1000, lo que permitió un estudio más detallado de las estructuras por la mayor resolución de la luz láser (Valdecasas 2008).

Análisis Filogenético.

Se utilizó una matriz de 70 características morfológicas (Apéndice 1) revisadas en 34 especies, a partir del material recolectado en Costa Rica y mediante el análisis de las descripciones e ilustraciones de las especies incluidas en este estudio. Los caracteres se codificaron mediante una codificación reductiva (Arnedo 1999). Como grupo externo se definió un ancestro hipotético inferido a partir de los caracteres exhibidos en todos los géneros de Camisiidae y polarizadas con los caracteres del fósil de *Crotoniaramus*, redescrito recientemente (Colloff & Perdomo 2009), y los caracteres de los subfósiles del Holoceno de *Camisia invenusta* (Michael 1888) y se compararon con los caracteres de especímenes actuales tomado de las descripciones presentadas por Colloff (1993).

Para el análisis filogenético formal se utilizó el programa PAUP 3.1.1 en la opción heurística, en modo TBR, el cual se efectuó utilizando el algoritmo de parsimonia de Fitch y con caracteres de igual peso, en forma inicial, luego se radicalizó a partir de la inferencia de un ancestro hipotético fundamentado en caracteres fósiles y la evaluación de amplitud de dispersión de los caracteres en el “ingroup” con respecto al ancestro. Se utilizó el programa MacClade 4.07 para la graficación del árbol final, la evaluación estadística, para el estudio de la inercia filogenética de los caracteres se utilizó el

programa EntroPhyl 1 (Retana-Salazar 2006). Se utilizó también el índice C.I.R.I.A. y el modelo de reconstrucción filogenética propuestos en la literatura (Retana-Salazar 2007, Retana-Salazar & Retana-Salazar 2008). Se efectuó un análisis utilizando el algoritmo planteado por Brooks & Wiley (1986) para la evaluación filogenética, que permite establecer el árbol de mayor probabilidad evolutiva.

RESULTADOS

Filogenia.

Se obtuvieron ocho árboles de igual parsimonia con valores de $L=80$, $CI=0,84$, $RI=0,87$ L =longitud, CI =índice de consistencia, RI =índice de retención por sus siglas en inglés). El árbol consenso en extensión es (((*Austronothrus* (*Heminothrus* (*Neonothrus* (*Paracamisia*, *Platynothrus*)))(*Linaje Basal* (*Ensicamisia*, *Camisia*))). Esta topología coincide con la obtenida para el árbol de menor entropía (Fig. 1), método de utilidad en matrices complejas con un alto grado de homoplasias (Brooks & Wiley 1986, Retana-Salazar 2007). La coincidencia de ambos métodos de reconstrucción filogenética es una evidencia del soporte de los grupos obtenidos.

El 24% de los caracteres evidencian un $ri \geq 0,8$, con lo que se determina que una cuarta parte de los caracteres son altamente informativos para la resolución de los nodos de la filogenia, ya que manifiestan poca inercia filogenético (Diniz-Filho 2000, Björklund 1997). Los últimos 30 caracteres son altamente informativos de la filogenia, al calcularse el índice C.I.R.I.A (Retana-Salazar & Retana-Salazar 2008), con lo se obtiene un 67% de los caracteres altamente estructurados con la filogenia.

En los siguientes cuadros se resumen los caracteres que se hallan en cada uno de los

grupos de especies de *Camisia* y *Ensicamisia*. Según los resultados de la filogenia el género *Camisia* presenta grupos internos de especies bien definidas entre las cuales destacan como grupos basales las especies ubicadas por Colloff (1993) dentro de *Ensicamisia* y la nueva especie descrita en este trabajo como un nuevo género.

En la figura 1 se informan los valores del soporte de Bremer o índice de decaimiento (Bremer support, Decay Index) para cada nodo. Estos valores oscilan entre 51-65, con lo que se evidencia un soporte bastante fuerte para los grupos establecidos, estimando que el total de cambios del árbol es de 80 y el total de caracteres utilizados es de 70. Esto le confiere a los resultados obtenidos un buen límite de confianza con lo que reduce el error estimado en los resultados de la filogenia.

En los siguientes cuadros se resumen los caracteres que se hallan en cada uno de los grupos de especies de *Camisia* y *Ensicamisia*. Según los resultados de la filogenia el género *Camisia* presenta grupos internos de especies bien definidas entre las cuales destacan como grupos basales las especies ubicadas por Colloff (1993) dentro de *Ensicamisia* y la nueva especie descrita en este trabajo como un nuevo género.

En la figura 1 se informan los valores del soporte de Bremer o índice de decaimiento (Bremer support, Decay Index) para cada nodo. Estos valores oscilan entre 51-65, con lo que se evidencia un soporte bastante fuerte para los grupos establecidos, estimando que el total de cambios del árbol es de 80 y el total de caracteres utilizados es de 70. Esto le confiere a los resultados obtenidos un buen límite de confianza con lo que reduce el error estimado en los resultados de la filogenia.

DISCUSIÓN

Este apartado se ha dividido en dos secciones la primera destinada al análisis de los caracteres y su importancia en la determinación de los grupos y el correspondiente valor de los mismos en la explicación de los diferentes clados y sus relaciones con los demás grupos del cladograma obtenido. Una segunda sección discute los grupos obtenidos y su valor taxonómico y la necesidad de reconsiderar algunas propuestas taxonómicas que no responden con claridad a los resultados de la filogenia.

Análisis de los caracteres.

El análisis más convencional de los caracteres utilizados en una resolución filogenética es el que determina cuáles de los caracteres utilizados son informativos. En este caso se resume esta información en el Cuadro 7.

Inercia Filogenética de los caracteres.

En algunas publicaciones recientes se ha expuesto claramente los algoritmos que permiten medir la inercia de los caracteres que definen una filogenia. Esta medida es de gran importancia, a pesar de su poco uso, debido a que muestra cuales caracteres se hallan fuertemente estructurados con el arreglo filogenético obtenido. Uno de los problemas, es que las metodologías establecidas para medir esta inercia filogenética solo son en su mayoría algoritmos contruidos para determinar la inercia filogenética de los caracteres cuantitativos. Esto limita mucho los estudios de tipo cualitativo, como son la mayor parte de los estudios morfológicos (Diniz Filho 2000).

Algunos autores han propuesto que se puede utilizar el r_i como una medida de la inercia filogenética de los caracteres cuando estos son de tipo cualitativo (Björklund 1997), como son la mayoría de los casos. Sin embargo, Retana-

Salazar & Retana-Salazar (2008) establecen que muchas veces caracteres bien estructurados presentan r_i de 0, lo cual les restaría su importancia, ya que Diniz Filho (2000) establece como parámetro para que los caracteres cualitativos sean considerados como de valor filogenético si presentan un r_i mayor o igual a 0,8. Esta metodología ha sido utilizada en recientes artículos de filogenia para conferirle mayor peso al análisis de los caracteres con respecto a su estructuración con la filogenia y de esta forma poder concretar de una manera objetiva los caracteres que son de valor en la estructuración de los grupos de especies de forma natural.

Los autores no hallan total acuerdo respecto al uso de estos métodos, sin embargo, Retana-Salazar & Retana-Salazar (2008) proponen un método basado en la jerarquía aparente en la que se asocia el carácter aunado al r_i . Aunque esta opción es válida requiere muchos cálculos, así que como alternativa plantean el uso del r_i en conjunto con el c_i ya que el primero estima si el carácter es terminal o internodal, mientras que el segundo establece la congruencia del mismo con la topología obtenida a partir de la matriz de datos establecida, de donde proponen que el índice sea $(r_i+c_i)/2$, de donde se desprende que si al menos es 0,5 el valor el carácter se halla bien estructurado ya sea por la congruencia de la matriz o por su peso en la aparición en la topología establecida. Como puede observarse en la figuras 2 A y B la distribución de los valores de c_i y r_i por carácter evidencian una distribución inversa, lo cual determina que aunque ambos índices indican diferentes condiciones con respecto a la topología la conjunción de ambos indica cuales caracteres están dando mayor resultado en la determinación de la filogenia, siendo los mejores aquellos que convergen en valores de 1 para ambos índices.

Evidentemente el valor mejor de todos sería el de 1,00 ya que indica un 100% de consistencia con la estructura filogenética obtenida. De igual forma se utiliza el C.I.R.I.A (IF). Como método de análisis de los caracteres autoapomorfos (Retana-Salazar & Retana-Salazar 2008) (Apéndice 1).

Balogh (1972) estableció que sus caracteres y grupos son solo con fines clasificatorios ya que muchos de ellos deben ser artificiales por lo poco conocido de los caracteres y su posible evolución. En este trabajo se han utilizado los caracteres utilizados por Balogh (1972) y Balogh & Balogh (1992) para determinar qué tan confiables son estos en la definición de grupos naturales. Se han incluido un buen número de caracteres utilizados por Colloff (1993) para la segregación de especies.

De los caracteres utilizados 24 corresponden a Balogh (1972) de los cuales presentan valores iguales o mayores a 0,5, 23 de estos para un 96% de acierto, es decir los caracteres escogidos por Balogh presentan una alta inercia filogenética y en consecuencia muchos de sus agrupamientos deben ser naturales más que artificiales.

Norton (no publicado) utiliza para separar grandes taxa al menos 10 de los caracteres de Balogh (1972) coincidiendo en caracteres de alta inercia filogenética. De los caracteres considerados por Balogh & Balogh (1992) se utilizaron solo tres caracteres propios de su propuesta clasificatoria, los cuales son de considerable valor para la estructuración filogenética, pero particularmente los correspondientes a la presencia de solenidios en los tarsos I y su número; estas estructuras presentan una inercia filogenética de un 100%.

Por otra parte los caracteres de Colloff (1993) no son de utilidad en la determinación de categorías supraespecíficas, y pueden ser más

útiles en la segregación de especies o en su defecto de grupos monofiléticos con alto grado de autoapomorfías, pero de poca utilidad en la segregación de grupos grandes de especies que pueden representar categorías taxonómicas de alta complejidad y en consecuencia pueden ser consideradas como jerarquías taxonómicas supragenéticas. En estos casos los caracteres de Balogh (1972) son de particular importancia en la definición de grupos.

De los caracteres utilizados por Colloff (1993) para la determinación de especies, los 30 caracteres analizados son autoapomorfos y en consecuencia, según la argumentación propuesta para la medida de la inercia filogenética de los caracteres mediante C.I.R.I.A. (Retana-Salazar & Retana-Salazar 2008), los 30 son de alta estructuración filogenética a nivel específico pero no supraespecífico. Cabe resaltar que un único carácter utilizado por Colloff (1993) que es la presencia de tubérculos junto al nacimiento de la seta h1 determina la presencia de un grupo supraespecífico que contiene tres especies, que aquí se ha considerado dentro del género *Camisia*, hasta que no haya mayor información al respecto.

Los caracteres de peso en la delimitación de la familia Camisiidae.

Dentro de la clasificación supraespecífica y supragenética de los Camisidos hay discusión desde hace algún tiempo, de esta forma Balogh & Balogh (1992) consideraron dentro de Camisiidae los géneros *Austronothrus*, *Camisia*, *Globonothrus*, *Heminothrus*, *Neonothrus*, *Platynothrus* y *Sigmonothrus*, los géneros *Globonothrus* y *Sigmonothrus* se incluyeron después de 1972 cuando Balogh publicó su trabajo de los Géneros de Oribatida del Mundo. En trabajos más recientes se define un menor número de estos en esta familia como es el caso de Olszanowski & Norton (2002) quienes reconocen dentro de esta familia a los géneros

Camisia, *Heminothrus*, *Neonothrus* y *Platynothrus*, excluyendo a *Austronothrus*. Recientemente se han propuesto algunos cambios taxonómicos importantes como el de Subías (2004) quien sinonimizó el género *Paracamisia* Olszanowski & Norton (2002) con el subgénero *Capillonothrus* Kunst 1971, del cual Olszanowski & Norton (2002) habían propuesto su desuso.

Subías (2012) propuso la inexistencia de la familia Camisiidae y la consideró como parte de la familia Crotoniidae, reconociendo la existencia de *Austronothrus* dentro de Camisiidae, pero considerando a *Neonothrus* y *Sigmonothrus* como sinonimias de *Platynothrus*. El primero ya había sido sinonimizado con *Platynothrus* (Subías 2004) y el género *Platynothrus* fue considerado como un subgénero de *Heminothrus*, al igual que *Capillonothrus*. Además, consideró a los géneros *Ovonothrus* y *Paulonothrus* sinónimos de *Capillonothrus* y *Heminothrus* respectivamente. Así, la clasificación propuesta por este autor considera a Crotoniidae con los siguientes géneros:

- Austronothrus* Hammer, 1966
- *Camisia* Heyden, 1826
(=*Uronothrus* Berlese, 1913)
- *C. (Ensicamisia)* Kunst, 1971
(=*Ivarsia* Karppinen y Krivolutsky, 1987)
- *Crotonia* Thorell, 1876
(=*Acronothrus* Berlese, 1916)
(=*Westwoodia* Cambridge, 1875 nom. praeoc.)
- *Heminothrus* Berlese, 1913
(=*Paulonothrus* Kunst, 1971)
- *H. (Capillonothrus)* Kunst, 1971
(=*Ovonothrus* Kunst, 1971)
(=*Paracamisia* Olszanowski y Norton, 2002)
- *H. (Platynothrus)* Berlese, 1913
(=*Neonothrus* Forsslund, 1955)
(=*Sigmonothrus* Chakrabarti y Kundu, 1978)
- *Holonothrus* Wallwork, 1963

En este trabajo se considera que estos cambios si bien son respetables por la experiencia del autor que los propuso, también es necesario tomar en cuenta que las modernas tendencias en clasificación es que esta debe responder en primera instancia a las relaciones filogenéticas de los grupos, con el fin de que la misma sea una clasificación natural (Retana-Salazar 2007, 2009). Ante la ausencia de trabajos de filogenia exhaustivos en estos grupos, es pertinente mantener la clasificación seguida por Schatz (2006) al hacer la revisión de los oribátidos de la región como las justificaciones de Olszanowski & Norton (2002) y las de Olszanowski (1996).

Diagnosis de la familia Camisiidae utilizada en este trabajo (basada en los trabajos de extensiva revisión de este grupo de Olszanowski (1996) y Olszanowski y Norton (2002)).

Coxiesterno II habitualmente con 1 o 0 pares de setas. Con 8-25 pares de setas genitales, todos cerca del margen medial de las placas genitales (excepto en el "Linaje Basal"), región de las setas genitales delimitada por carinas longitudinales distintivas. Setas agenitales presentes. Placa preanal ausente o presente. Rostrum sin incisión medial. Botridio sin túbulos internos pero puede presentar un saculus. Sensilo algunas veces clavado, habitualmente tan largo o ligeramente más corto que la seta interlamelar (excepto en el "Linaje basal"). Con 12 a 15 pares de setas del notogaster. Con dos pares de setas agenitales y tres pares de setas anales. Placas anales anchas tanto o más que las adanales o sino apenas ligeramente más delgadas que las placas anales. Palpo tarsal usualmente con 7 setas y 1 solenido. Cuerpo ocasionalmente con adherencias orgánicas.

Los caracteres genéricos dentro de la familia Camisiidae.

Como se discutió con anterioridad no hay un consenso claro entre los taxónomos de mayor peso del grupo acerca de la pertinencia de la existencia de la familia Camisiidae como tal (Subías 2012). Al respecto ha habido una amplia discusión acerca de los géneros que deben incluirse en esta familia, sin haber llegado a un consenso real acerca de la misma. No obstante, en la determinación de los grupos supraespecíficos es aconsejable utilizar criterios de mayor objetividad, sin menospreciar con esto la experiencia de los taxónomos alfa. Para esto puede ser de ayuda el análisis de los caracteres estructurales utilizados en taxonomía y su congruencia con los patrones topológicos de las posibles filogenias del grupo (Cuadro 8).

Como se desprende de la observación de los caracteres de los diferentes géneros de la familia Camisiidae (Cuadro 8) el grupo denominado como “Linaje basal” difiere de los demás géneros dentro de Camisiidae por la ausencia de setotaxia epimeral, la presencia de 3 pares de setas anales al igual que en el género *Camisia*, del que difiere en el número de setas genitales y en las carinas dorsales del notogaster, carácter ausente en el clado correspondiente al “Linaje basal”. La monodactylia presente en algunos géneros de la familia y en algunas especies de *Camisia*, en particular las ubicadas dentro del subgénero *Ensicamisia* (= *Ivarsia*) (Colloff 1993) es un carácter muy estable y debe estudiarse el estatus del subgénero *Ensicamisia* dentro del género *Camisia*, puesto que los resultados de los análisis filogenéticos indican que se trata de un grupo monofilético muy consistente y justificado por apomorfías propias lo que indica que debe considerarse como un género aparte (Cuadro 5). El clado del “Linaje basal” además presenta las setas interlamelares en la misma posición que los grupos de especies *invenusta* y *horrida* (Colloff 1993), donde estas setas son coadyacentes a la base del sensilo (ss), pero a diferencia de estos grupos de especies estas setas están muy desarrolladas en el “Linaje

basal”, donde son rectas y se hallan cubiertas de ceratotegumento. La estructura del sensilo (ss) largo y filiforme difiere en mucho de la estructura de este órgano en *Camisia* y otros géneros cercanos, donde la estructura filiforme generalmente se asocia a setas interlamelares (in) cortas, en el caso de *Neonothrus* donde el sensilo (ss) es largo y setiforme este no es sinuoso como en el caso de este clado.

Agrupamientos filogenéticos y clasificación.

Una serie de sistématas han insistido sobre la necesidad de que la clasificación responda a los resultados de la filogenia. Se considera que la traducción exacta de un cladograma en una clasificación formal sin pérdida de información es sencilla, debido a que los cladogramas son declaraciones acerca de la distribución de sinapomorfias que permiten reconocer a los grupos naturales (Forey 1994). No obstante, es común que haya divergencias fuertes entre los estudios de filogenia y la clasificación taxonómica oficial. Esto no ayuda a crear una clasificación biológica natural (Retana-Salazar 2009), como se supone que debe intentarse en biología.

Oribatida es un grupo excepcional en este sentido, puesto que los agrupamientos propuestos a nivel supragenérico corresponden a los resultados de diversos intentos de explicar estos grupos a través de filogenias moleculares y de extensos análisis de las variaciones morfológicas como de la biología de estos grupos. A nivel de los grupos supraespecíficos los trabajos no han sido tan extensivos debido a que se presentan varias limitaciones como es la cantidad de muestras disponibles, especies que solo existen del holotipo o de la serie original de la descripción lo que evita la posibilidad de utilizar estas muestras para obtener material genético. En estos casos es necesario seguir utilizando los caracteres morfológicos con el fin de estudiar la estructura filogenética del grupo.

Los análisis moleculares efectuados en Oribatida incluyen en su mayoría algunas especies comunes del género *Camisia* y de algunos géneros que se ha considerado cercanos a este género. En múltiples estudios se evidencia la monofilia del género *Camisia* y su cercanía con *Heminothrus* y *Platynothrus* los cuales también conforman un grupo monofilético entre ellos (Marun *et al.* 2004). En este trabajo se utilizó la secuencia del gen 28S rDNA con las especies *Camisia segnis* y *C. spinifer* y las especies *Heminothrus ornatissimus* y *Platynothrus peltifer*, donde las dos primeras forman un grupo monofilético con un soporte del bootstrap del 87% de 1000 réplicas, mientras que *Heminothrus* y *Platynothrus* forman un grupo monofilético con un soporte del 96% de 1000 réplicas de bootstrap. Por su parte, la monofilia entre ((*C. segnis*+*C. spinifer*)(*H. ornatissimus*+*P. peltifer*)) presenta un respaldo de 100% del bootstrap. Las tres metodologías utilizadas en este trabajo identifican el mismo parentesco entre estos grupos (Marun *et al.* 2004).

No obstante, en otros estudios esta monofilia no es tan evidente pero con muestras más reducidas de *Camisia* en las que no se evidencia el parentesco entre *Camisia* y los géneros cercanos a *Platynothrus*, en donde *Platynothrus* y *Heminothrus* confirman un grupo monofilético pero no resultan como grupo hermano de *Camisia* en ningún caso, sino más bien *Camisia* aparece como grupo hermano del género de *Nanhermannia*. En este trabajo de Dabert y colaboradores (2010) se usa solo la especie *Camisia biurus* y *Nanhermannia coronata* como representantes de cada uno de estos géneros, y la filogenia se hace utilizando un set de bases del gen 18S rDNA. Si bien la posición de estos grupos varía sustancialmente según la técnica de análisis utilizada, si son consistentes los resultados en cuanto a que *Camisia* no se evidencia como grupo hermano de *Heminothrus*+*Platynothrus* (Dabert *et al.* 2010).

En otro análisis con una mayor muestra de especies de *Camisia* pero en ausencia de muestras de *Heminothrus* se evidencia que *Camisia* es un grupo consistente y que *Platynothrus* se muestra como su grupo hermano, no obstante la inclusión de la especie *Crotonia brachyrostrum* hace que el género *Camisia* se vuelva parafilético con respecto a *Crotonia* (Marun *et al.* 2009). En este caso se utilizó también el gen 18S con el modelo GTR+I+G, en donde las especies *Camisia segnis* y *C. invenusta* aparecen como politómicas y basales al grupo de especies *Camisia spinifer*, *C. biurus* y *C. horrida* además de la especie *Crotonia brachyrostrum* que queda dentro de este grupo. Es importante señalar que las especies de *Camisia* escogidas para este trabajo molecular pertenecen a grupos de especies muy diferentes al ubicarlas dentro de la filogenia morfológica que se presenta aquí. Las especies más cercanas parecen ser *C. spinifer* y *C. segnis* seguidas de *C. invenusta*, tanto *C. horrida* como *C. biurus* pertenecen a grupos diferentes y con una monofilia fuertemente justificada con la evidencia morfológica. Estas diferencias pueden deberse al bajo muestreo de especies utilizado en el trabajo de Marun y colaboradores (2009).

A pesar de estos resultados es complejo desde el punto de vista morfológico pensar en fusionar en un solo género las especies de *Crotonia* y *Camisia* que presentan caracteres diagnósticos bastante diferentes, y en los que *Crotonia* presenta características únicas dentro del grupo como es la presencia de apófisis ciliadas al final del notogaster (Balogh 1972). Entre los caracteres importantes de *Crotonia* aparece la fórmula setotóxica epimeral la cual es convergente con la de algunas especies de *Camisia* (3133). Este carácter es de poco valor filogenético pues parece que converge con facilidad o es plesiotípico, no obstante algunas especies de *Camisia* presentan una fórmula setotóxica epimeral diferentes (3123) la cual si

resulta en un carácter de alto valor filogenético. La presencia de múltiples pares de setas en el borde de las placas genitales parece ser un carácter derivado en especial cuando se hallan entre 14-17 pares de setas, los otros casos se manifiestan como autoapomorfías. En otros grupos todos los pares de setas resultan en caracteres de difícil interpretación, lo que indica una alta posibilidad de convergencia entre estos caracteres. Los grupos analizados con 8 pares de setas (condición similar a la que registran los *Crotonia*) estas resultan en un carácter poco indicativo de relaciones filogenéticas. Estas evidencias señalan la necesidad de revisión de los grupos de especies y considerar la posibilidad de que se trate de un complejo genérico más amplio que el reconocido hasta el momento.

Desde este punto de vista la propuesta taxonómica de considerar a Camisiidae como parte de la familia Crotoniidae (Subías 2012) puede ser aventurada con las evidencias filogenéticas actuales que muestran que incluso los género *Heminothrus*, *Platynothrus*, *Austronothrus* y *Paracamisia* conforman un grupo monofilético hermano de los grupos de especies que constituyen *Camisia* y es posible que se trate de dos categorías supragenéricas separadas. De momento es necesario mayores estudios moleculares que incluyan mayores estudios de las relaciones filogenéticas de las especies de este grupo de géneros y deben ser utilizadas en conjunto con otras evidencias de carácter morfológico, ecológico y biológico con el fin de evitar los posibles sesgos en los resultados.

Los grupos de especies propuestos por Colloff (1993) dentro de *Camisia* parecen ser poco funcionales cuando se analizan los parentescos filogenéticos. Muchos de los caracteres utilizados en la determinación de los grupos de especies resultan de poco valor filogenético en la mayoría de los casos, como son algunas de

las fórmulas setotáxicas epimerales, igual que con alguna de las fórmulas de las setas genitales o la estructura del notogastrer. Muchos de estos caracteres son de naturaleza plesiomórfica lo que los invalida para justificar agrupamientos naturales, mientras que otros son autoapomorfías que no son de utilidad en la determinación de grupos. Quizás es necesario replantear los caracteres que deben definir los grupos de especies dentro de *Camisia*.

Utilizando los criterios filogenéticos es evidente que los géneros *Platynothrus*, *Austronothrus* y *Paracamisia* considerados por Subías (2012) como subgéneros de *Heminothrus* son linajes separados todos ellos que conforman un grupo monofilético bien estructurado y fuertemente respaldado por la evidencia filogenética obtenida a través de los estudios morfológicos. Desde el punto de vista molecular las evidencias indican que *Heminothrus* y *Platynothrus* son grupos hermanos (aunque el muestreo ha sido bajo) y en la mayor parte de los casos este grupo aparece como grupo hermano de *Camisia*. Sin embargo, no parece adecuado considerar estas unidades de clasificación como una misma, por lo que en el futuro es necesario revisar la actual propuesta de clasificación. La evidencia indica que los actuales *Camisia* y el grupo genérico de los *Heminothrus* son grupos hermanos y es posible que se trate de dos subfamilias en la familia Camisiidae. Es necesario evaluar si dentro de *Camisia* debe segregarse el subgénero *Ensicamisia* (= *Ivarsia*) y el llamado "Linaje Basal" en esta filogenia es posible que ocupe un género propio, al igual que algunas especies de difícil ubicación como es el caso de *C. foveolata* que evidencia un claro linaje monofilético y monoespecífico, la posición filogenética de esta especie es muy interesante y particular puesto que se muestra como el grupo basal a todos los *Camisia* más derivados, en una posición intermedia entre el grupo monofilético conformado por las especies del subgénero *Ensicamisia* y las especies propiamente

incluidas en el subgénero *Camisia*. No obstante, para que dicha hipótesis derivada de los resultados de los análisis filogenéticos se refleje en una propuesta de clasificación formal es necesaria una nueva revisión taxonómica del género en base a consideraciones filogenéticas de las que no se disponía hace 20 años cuando se efectuó la última revisión general del género *Camisia*.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Lourdes Moraza de la Universidad de Navarra por sus comentarios y observaciones al primer borrador de este trabajo en el año 2005. Al Dr. Roy Norton, Dr. Ziemowit Olszanowski y al Dr. Luis Subías por su colaboración facilitando literatura. A la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica por el apoyo brindado en la ejecución del proyecto "Biodiversidad del Orden Oribatida en Costa Rica" (BOCR) (810-A9-136). A los revisores anónimos que ayudaron que este trabajo mejorara grandemente antes de su publicación final.

REFERENCIAS

- Arnedo MA. 1999.** Cladismo: La reconstrucción Filogenética basada en Parsimonia. Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa 26:57-84.
- Balogh J. 1972.** The Oribatid Genera of the World. Academia Kiado, Budapest, Hungary.
- Balogh J, Mahunka S. 1983.** Primitive Oribatids of the Palaearctic Region. - In: Balogh, J. & S. Mahunka (ed.): The soil Mites of the World. - Akadémiai Kiadó, Budapest, 372 pp.
- Balogh J, Balogh P. 1992.** The Oribatid Mites Genera of the World. The Hungarian National Museum Press, Budapest, Hungary.
- Bhatti JS. 2005.** Fifteen new families in the Order Terebrantia (Insecta). Thysanoptera 1:27-49 (Thrips N°5).
- Björklund M. 1997.** Are 'comparative methods' always necessary? Oikos 80, 607-612.
- Boxhall GA, Huys R. 1998.** The ontogeny and phylogeny of copepod antennules. Phil.Trans. R. Soc. Lond. B. 353:765-786
- Brooks DR, Wiley EO. 1986.** Evolution as Entropy: Toward a Unified Theory of Biology. Chicago University Press.
- Brower AVZ. 2010.** Alleviating the taxonomic impediment of DNA barcoding and setting a bad precedent: names for ten species of *Astraptus fulgerator* (Lepidoptera: Hesperidae: Eudaminae) with DNA-based diagnoses. Systematics and Biodiversity, 8, 485-491.
- Buckman RS, Mound LA, Whiting MF. 2012.** Phylogeny of thrips (Insecta: Thysanoptera) based on five molecular loci. Systematic Entomology 1-11.
- Colloff MJ. 1993.** A taxonomic revision of the oribatid mite genus *Camisia* (Acari: Oribatida). Journal of Natural History 27(6):1325-1408.
- Colloff MJ, Perdomo G. 2009.** New species of *Crotonia* (Acari: Oribatida: Camisiidae) from *Nothofagus* and *Eucalyptus* forests in Victoria, Australia with the redescription of the fossil species *Crotoniaramus* (Womersley, 1957). Zootaxa 2717:1-36.
- Crespi B, Carmean D, Vawter L, von Dohlen C. 1996.** Molecular phylogenetics of Thysanoptera. Systematic Entomology 21:79-87.
- Crespi BJ, Morris DC, Mound LA. 2004.** Evolution of Ecological and Behavioural Diversity: Australian Acacia Thrips as Model Organisms. Australian Biological Resources Study & Australian National Insect Collection, CSIRO, Canberra, Australia. 321p.

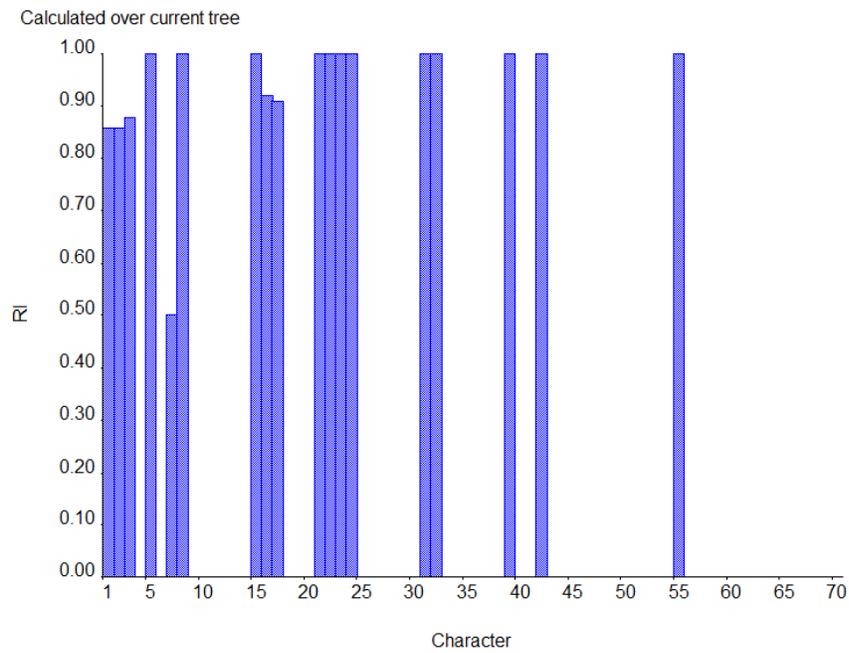
- Dabert M, Witalinski W, Kazmierski A, Olszanowski Z, Dabert J. 2010.** Molecular phylogeny of acariform mites (Acari, Arachnida): Strong conflict between phylogenetic signal and long-branch attraction artifacts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56:222-241.
- Diniz-Filho JAF. 2000.** Métodos Filogenéticos Comparativos. Holos, Brasil, 120p.
- Forey PL. 1994.** Formal classification. In: Forey, PL, Humphries, CJ, Kitching, IJ, Scotland, RW, Siebert, DJ, Williams, DM. (Eds.): *Cladistics*. Clarendon Press. Oxford, U.K. 160-169.
- Kjer KM, Carle FL, Litman J, Ware JA. 2006.** A Molecular Phylogeny of Hexapoda. *Arthropods Systematics and Phylogeny* 64(1):35-44.
- Lee MSY. 2004.** The molecularisation of taxonomy. *Invertebrate Systematics* 18:1-6.
- MacDaniel, B. 1979.** How to know mites and ticks. The Pictured Key Nature Series, Wm. C. Brown Co. Publishers, Dubuque, Iowa, USA. 335p.
- Maraun M, Heethoff M, Schneider K, Scheu S, Weigmann G, Cianciolo J, Thomas RH, Norton RA. 2004.** Molecular phylogeny of oribatid mites (Oribatida, Acari): evidence for multiple radiations of parthenogenetic lineages. *Experimental and Applied Acarology* 33:183-201.
- Maraun M, Erdmann G, Schulz G, Norton RA, Scheu S, Domes K. 2009.** Multiple convergent evolution of arboreal life in oribatid mites indicates the primacy of ecology. *Proc. R. Soc. B* 276:3219-3227.
- Mayr E. 1969.** Principles of Systematic Zoology. McGraw-Hill, Inc., U.S.A. 428p.
- Meyer CP, Paulay G. 2005.** DNA barcoding: Error rates based on comprehensive sampling. *PLoS Biol* 3(12):2229-2238.
- Morris DC, Mound LA. 2003.** Thysanoptera Phylogeny—the Molecular Future. *Entomologische Abhandlungen* 61(2):153-155.
- Mound LA, Morris DC. 2003.** The Morphological Background to Thysanoptera Phylogeny. *Entomologische Abhandlungen* 61(2):151-153.
- Mound LA, Morris DC. 2007.** The Insect Order Thysanoptera: Classification versus Systematics. *Zootaxa* 1668:395-411.
- Olszanowski Z. 1996.** A monograph of the Nothridae and Camisiidae of Poland (Acari: Oribatida: Crotonoidea). Wrocław, Poland, 104pp.
- Olszanowski Z, Norton RA. 2002.** *Paracamisia osornensis* gen. n., sp. n. (Acari: Oribatida) from Valdivian forest soil in Chile. *Zootaxa* 25:1-15.
- Page JT, Hughes JM. 2011.** Neither molecular nor morphological data have all the answers; with an example from *Macrobrachium* (Decapoda: Palaemonidae) from Australia. *Zootaxa* 2874:65-68.
- Retana-Salazar AP. 2007.** El grupo genérico *Hoodothrips* (Terebrantia: Heliiothripidae). *Acta Zoológica Lilloana* 51(1):15-38.
- Retana-Salazar AP. 2009.** Monografía de los grupos genéricos *Anactiniothrips-Zeugmatothrips* (Tubulifera: Idolothripinae). *Métodos en Ecología y Sistemática (Monografía)* 1:1-141.
- Retana-Salazar AP. 2010.** El grupo genérico *Frankliniella*: el significado filogenético de sus principales caracteres morfológicos (Thysanoptera: Thripidae, Thripini). *Métodos en Ecología en Sistemática* 5(3):1-22.
- Retana-Salazar AP, Retana-Salazar SA. 2004.** Hacia una lógica simple en la determinación de grupos biológicos: la especie y los grupos supraespecíficos. *Rev. Biol. Trop.* 52(1):19-26.

- Retana-Salazar AP, Retana-Salazar SA. 2008.** Entropía Biológica. Especies y Filogenia. ECIBRC. San José, Costa Rica, 170p.
- Retana-Salazar AP, Garita-Cambronero J, Rodríguez-Arrieta JA, Sánchez-Monge A. 2012.** New records of thrips (Thysanoptera) from Central America with comments on specific characters. Florida Entomologist 95(4):1192-1193.
- Retana-Salazar AP, Sánchez-Monge A, Rodríguez-Arrieta JA. 2013.** Notas sobre la morfología externa de las hembras partenogenéticas ápteras de *Sipha flava* (Forbes 1884) (Sternorrhyncha: Aphididae: Chaitophorinae) bajo microscopio electrónico de barrido. Revista gaditana de Entomología 4(1):73-82.
- Retana-Salazar SA. 2006.** EntroPhyl: un programa para la entropía biológica en filogenia. Métodos en Ecología y Sistemática 1(1):33-36.
- Sánchez-Monge GA. 2011.** Algunas notas sobre el uso de técnicas de microscopía en la taxonomía de artrópodos. Métodos en Ecología y Sistemática 6(3):53-61.
- Schatz H. 2006.** Catalogue of known oribatid mite species (Acari: Oribatida) from the Central American land bridge (First part). Tropical Zoology 19:209-288.
- Subías LS, Shtanchaeva UY. 2012.** Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acari: Oribatida) mediterráneos. Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Biología, 106:1-88.
- Valdecasas AG. 2008.** Confocal microscopy applied to water mite taxonomy with the description of a new genus of Axonopsinae (Acari, Parasitengona, Hydrachnidia) from Central America. Zootaxa 1820:41-48.
- Walter DE, Latonas S, Byers K. 2011.** Almanac of Alberta Oribatida. Part 1. Ver. 2.1. The Royal Alberta Museum, Edmonton, AB
- <http://www.royalalbertamuseum.ca/natural/insects/research/research.htm>.
- Wiemers M, Fiedler K. 2007.** Does the DNA barcoding gap exist? – A case study in blue butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae). Frontiers in Zoology 4(8):1-16.
- Valenzuela-García RD, Retana-Salazar AP, García-Martínez O, Carvajal-Cazola C. 2011.** New records of thrips from Mesoamerica and comments regarding specific characters (Tubulifera: Phlaeothripidae). Florida Entomologist 94(2):372-373.

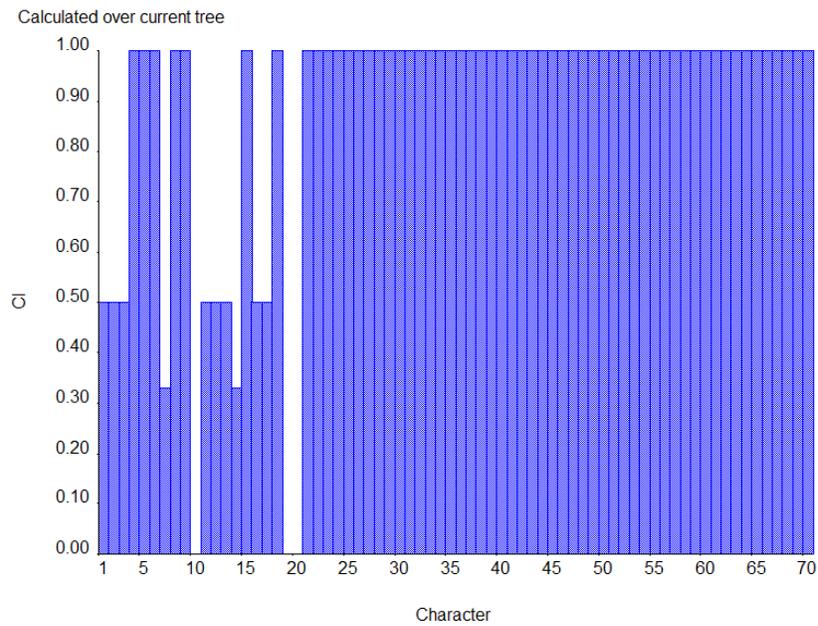
Recibido: 02 Febrero, 2013

Revisado: 17 Marzo, 2013

Aceptado: 27 Julio, 2013



A



B

Figura 2. Valores de ri y ci de los caracteres utilizados en la filogenia de las especies de *Camisia*. A. Distribución de valores del ri. B. Distribución de valores del ci.

Cuadro 1. Caracteres presentes en la familia Camisiidae.

Carácter	Comentario
19. seta lamelar presente	Sinapormorfía de todo el Tronco Camisoideo
22. placa.preal.ausente	Sinapormorfía de todo el Tronco Camisoideo, carácter reverso en <i>Heminothrus</i> , <i>Neonothrus</i> y <i>Platynothrus</i>
26. setas.post.rosetas	Sinapormorfía de todo el Tronco Camisoideo, reverso en <i>Heminothrus</i>
27. notogaster.con carinas	Sinapormorfía de todo el Tronco Camisoideo, reverso en <i>Heminothrus</i>
29. notogaster.paralelo	Sinapormorfía de todo el Tronco Camisoideo, reverso en <i>Platynothrus</i>
40. setas interlamelares	Sinapormorfía de todo el Tronco Camisoideo

Cuadro 2. Caracteres presentes en el grupo genérico *Platynothrus*.

Carácter	Comentario
1.Monodactilo	Este carácter no es exclusivo de este grupo, pero se halla en 3 de los 4 géneros. Solo <i>Austronothrus</i> , el más basal de todos no lo exhibe
2.Tridactilo	Esta condición se observa en <i>Austronothrus</i> y las especies de <i>Camisia</i>
7.3133 epimerales	Este carácter no es exclusivo de este grupo, pero se halla en 3 de los 4 géneros. Solo <i>Austronothrus</i> , el más basal de todos no lo exhibe
11.org.pseudostig.corto	Se halla presente en 3 de los géneros ausente solo en <i>Neonothrus</i> y en los demás grupos de especies es frecuente
12.org.pseudostig.largo	Presente en <i>Neonothrus</i>
13.org.pseudostig.filiforme	Esta característica se halla en <i>Astronothrus</i> y <i>Neonothrus</i> , por la posición en la topología parece ser una convergencia de <i>Neonothrus</i> con <i>Austronothrus</i>
14.org.pseudostig.espatulado	Se presenta en <i>Heminothrus</i> y <i>Platynothrus</i> ; se halla una modificación de este carácter en el "Linaje Basal"
16.seta interlamelar larga	Se observa en <i>Platynothrus</i> y las especies de <i>Camisia</i> s.s.
21.placa.preal.presente	Carácter sinapomórfico del grupo

	<i>Platynothrus, Heminothrus y Neonothrus.</i>
22.placa.preal.ausente	Presente en <i>Austronothrus</i> y los demás <i>Camisia</i>
23.2 pares.setas.anales	Carácter sinapomórfico del grupo <i>Platynothrus, Heminothrus, Neonothrus y Austronothrus</i>
25.setas.post.apofisis	Autoapomorfía de <i>Heminothrus</i>
26.setas.post.rosetas	Este carácter solo se halla ausente en <i>Heminothrus</i>
27.notogaster.con carinas	Este carácter solo se halla ausente en <i>Heminothrus</i>
28.notogaster.sin carinas	Autoapomorfía de <i>Heminothrus</i>
29.notogaster.paralelo	Este carácter solo se halla ausente en <i>Platynothrus</i>
30.notogaster.oval	Autoapomorfía de <i>Platynothrus</i>
32.tarso1 2-3 solenidio	Autoapomorfía de <i>Platynothrus</i>
33.8 genitales.Aust	Autoapomorfía de <i>Austronothrus</i>
34.9-23 genitales.Hemi	Autoapomorfía de <i>Heminothrus</i>
35.13-25 genitales.Plat	Autoapomorfía de <i>Platynothrus</i>
36.13 genitales.Neon	Autoapomorfía de <i>Neonothrus</i>
37.3232 epimerales.Aust	Autoapomorfía de <i>Austronothrus</i>
38.2133 epimerales.Hemi	Autoapomorfía de <i>Heminothrus</i>
39.3134 epimerales.Plat.Neon	Sinapomorfía de <i>Neonothrus y Platynothrus</i>

Cuadro 3. Caracteres sinapomórficos del grupo genérico *Camisia*.

Carácter	Comentario
24. 3 pares.setas.anales	Sinapomorfía del grupo genérico <i>Camisia</i>
31. tarso1 1 solenidio	Sinapomorfía del grupo genérico <i>Camisia</i>

Cuadro 4. Caracteres sinapomórficos presentes en el “Linaje basal”.

Carácter	Comentario
19. seta lamelar presente	Sinapomorfía de todo el Tronco Camisoideo
22. placa.preal.ausente	Sinapomorfía de todo el Tronco Camisoideo, carácter reverso en <i>Heminothrus, Neonothrus y Platynothrus</i>
26. setas.post.rosetas	Sinapomorfía de todo el Tronco Camisoideo, reverso en <i>Heminothrus</i>
27. notogaster.con carinas	Sinapomorfía de todo el Tronco Camisoideo, reverso en <i>Heminothrus</i>

29. notogaster.paralelo	Sinapormorfía de todo el Tronco Camisoideo, reverso en <i>Platynothrus</i>
40. setas interlamelares	Sinapormorfía de todo el Tronco Camisoideo

Cuadro 5. Caracteres presentes en el grupo *Ensicamisia**.

Carácter	Comentario
1. monodactilo	Presente en <i>Ensicamisia</i> y compartido con el “linaje basal”, <i>Heminothrus</i> , <i>Neonothrus</i> y <i>Platynothrus</i>
3. 9 genitales	Presente en la especie <i>solhoeyi</i> y converge con la mayor parte de las especies de <i>Camisia</i>
5. 14 -17 genitales	Presente en las especies <i>laponica</i> , <i>sibirica</i> y <i>presbytis</i> , ausente en <i>solhoeyi</i>
7. 3133 epimerales	Presente en las especies de <i>Ensicamisia</i> y converge con numerosas especies de <i>Camisia</i>
17. seta interlamelar corta	Carácter de <i>Ensicamisia</i> compartido con varias especies del grupo <i>australis</i> y <i>foveolata</i>
58. setas del notogaster en forma de hojas	Autoapomorfía de <i>laponica</i>
59. ausencia de microescultura epimeral	Autoapomorfía de <i>presbytis</i>
60. h1 antes del borde posterior del notogaster	Autoapomorfía de <i>sibirica</i>
70. h1 menor que las demás del notogaster	Autoapomorfía de <i>solhoeyi</i>

* considerado como subgénero por algunos autores.

Cuadro 6. Caracteres sinapomórficos presentes en el género *Camisia* excluyendo a las especies del grupo *Ensicamisia* y el “Linaje Basal”.

Carácter	Comentario
2. tridactilo	Sinapomorfía del género <i>Camisia</i> s.s. y convergente con el género <i>Austronothrus</i>
3. 9 genitales	Carácter presente en todas las especies de <i>Camisia</i> excepto en la especie basal del clado <i>foveolata</i>
15. Sensilo clavado	Carácter presente en todas las especies de <i>Camisia</i> y <i>Ensicamisia</i>

Cuadro 7. Caracteres informativos de la matriz de datos utilizada en la filogenia de *Camisia*, a todos los caracteres se les asignó un peso similar en todos los casos.

Caracteres	Tipo	Información
1-3, 5, 7,8, 11-17, 21-24, 26, 27, 29-32, 39,42,55,	desordenado	informativos
4,6, 9,10, 18-20, 25, 28, 33-38, 40,41, 43-54, 56-70	desordenado	no informativos
10,20	desordenado	constante-no informativo

Cuadro 8. Caracteres de los géneros incluidos en la familia Camisiidae Oudemans 1900, según Olszanowski & Norton (2002) y Olszanowski (1996).

Caracteres/género	<i>Austronothrus</i>	<i>Camisia</i>	<i>Heminothrus</i>	“Linaje basal”	<i>Neonothrus</i>	<i>Platynothrus</i>	<i>Paracamisia</i>
Sensillus	Corto y setiforme	Corto y clavado	Setiforme o ligeramente clavado	Largo y setiforme	Largo y setiforme	Setiforme o ligeramente clavado	Corto y clavado
Uñas	3	1,3	1	1	1	1	1
Setas genitales	8	9-20	9-23	19	12-13	13-25	17-21
Setas agenitales	2	2	2	2	2	2	2
Setas anales	2	3	2	3	2	2	2
Setas adanales	3	3	3	2	3	3	3
Fórmula epimeral	3232	3133 3123	3133	0000	3133	3133 3134	3133
Solenidios tibio-tarsales	????	1100	3200	1000	3200	3200	3200

Apéndice 1. CAMISIIDAE spp.

	Character	Type	Weight	Status	Steps	Changes	CI	RI	Min	Max	IF
1.	monodactilo •	unordered	1	2	3	2	0.67	0.86	2	9	0.77
2.	tridactilo •	unordered	1	2	3	2	0.67	0.86	2	9	0.77
3.	9 genitales •	unordered	1	2	4	3	0.50	0.75	2	10	0.63
4.	10 genitales •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
5.	14 17 genitales •	unordered	1	2	2	1	1.00	1.00	2	4	1.00
6.	18 20 genitales •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
7.	3133 epimerales •	unordered	1	2	4	3	0.50	0.50	2	6	0.50
8.	3123 epimerales •	unordered	1	2	2	1	1.00	1.00	2	4	1.00
9.	1100 epimerales •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
10.	1000 epimerales •	unordered	1	2	1	0	1.00	0.0	1	1	0.50
11.	org.pseudostig.corto •	unordered	1	2	3	2	0.67	0.0	2	3	0.34
12.	org.pseudostig.largo •	unordered	1	2	3	2	0.67	0.0	2	3	0.34
13.	org.pseudostig.filiforme •	unordered	1	2	3	2	0.67	0.0	2	3	0.34
14.	org.pseudostig.espatulado •	unordered	1	2	4	3	0.50	0.0	2	4	0.25
15.	org.pseudostig.clavado •	unordered	1	2	3	2	0.67	0.75	2	6	0.71
16.	seta interlamelar larga •	unordered	1	2	3	2	0.67	0.92	2	14	0.80
17.	seta interlamelar corta •	unordered	1	2	4	3	0.50	0.82	2	13	0.66
18.	seta interlamelar ausente •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
19.	seta lamelar presente •	unordered	1	2	1	0	1.00	0.0	1	1	0.50
20.	seta lamelar ausente •	unordered	1	2	1	0	1.00	0.0	1	1	0.50
21.	placa.preal.presente •	unordered	1	2	2	1	1.00	1.00	2	4	1.00
22.	placa.preal.ausente •	unordered	1	2	2	1	1.00	1.00	2	4	1.00
23.	2pares.setas.anales •	unordered	1	2	2	1	1.00	1.00	2	5	1.00
24.	3pares.setas.anales •	unordered	1	2	2	1	1.00	1.00	2	5	1.00
25.	setas.post.apofisis •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
26.	setas.post.rosetas •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
27.	notogaster.concarinas •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
28.	notogaster.sincarinas •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
29.	notogaster.paralelo •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
30.	notogaster.oval •	unordered	1	2	6	1	1.00	0.0	6	6	0.50
31.	tarso1 1solenidio •	unordered	1	2	2	1	1.00	1.00	2	5	1.00
32.	tarso1 2.3solenidio •	unordered	1	2	2	1	1.00	1.00	2	5	1.00
33.	8 genitales.Aust •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
34.	9 23 genitales.Hemi •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
35.	13 25 genitales.Plat •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50

36.	13 genitales.Neon •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
37.	3232 epimerales.Aust •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
38.	2133 epimerales.Hemi •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
39.	3134 epimerales.Plat.Neon •	unordered	1	2	2	1	1.00	1.00	2	3	1.00
40.	setas interlamelares •	unordered	1	3	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
41.	setas laterales del notogaster largas	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
42.	apófisis de h2 con tubérculo lateral	unordered	1	2	2	1	1.00	1.00	2	4	1.00
43.	cabeza del sensillum elongada	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
44.	setas c1 largas •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
45.	apófisis lamelares cortos •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
46.	apófisis de h2 hiperdesarrolladas	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
47.	apófisis de h2 cónico •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
48.	bordes dorsocentrales mal definidos	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
49.	setas in cortas •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
50.	setas in y h2 sin poca ornamentación	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
51.	setas in y h2 muy ornamentadas	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
52.	tubérculo de h2 no en forma de tunel •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
53.	área entre bordes en parte posterior ensanchada •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
54.	14 pares de setas genitales•	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
55.	c3=c1 •	unordered	1	2	2	1	1.00	1.00	2	3	1.00
56.	sensillus no sobresale del botridium •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
57.	c3<c1 •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
58.	setas del notogaster en forma de hojas •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
59.	ausencia de microescultura epimeral•	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
60.	h1 antes del borde posterior del notogaster •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
61.	setas en forma de hojas y denticuladas en todo el cuerpo	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
62.	escultura foveolada solo en el dorso del notogaster •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50
63.	escultura foveolada en el prodorso •	unordered	1	2	2	1	1.00	0.0	2	2	0.50

