

# ¿*Ectemnaspis* o *Psilopelmia*? he ahí el dilema

¿*Ectemnaspis* or *Psilopelmia*? that is the question

Daniel Rafael Miranda Esquivel<sup>1</sup>  
Paulina Muñoz de Hoyos<sup>2</sup>

## Resumen

La dificultad para definir las especies de *Ectemnaspis* o *Psilopelmia* surge de las propuestas de dos posiciones contrapuestas, la de Coscarón (1990) y la de Crosskey (1987). En primera instancia se planteó determinar la monofilia de los grupos y establecer el grupo hermano de *Ectemnaspis*-*Psilopelmia*, para lo cual se realizó una serie de pruebas de "bootstrap" con los datos de Coscarón (1987) y Coscarón et al. (En prensa). Para señalar la pertenencia de las especies a alguno de los subgéneros se utilizaron dos fuentes de información: morfología y cromosomas. Para la reconstrucción filogenética por caracteres morfológicos se escogieron 14 taxa que presentan todas las posibilidades para ser consideradas como *Psilopelmia* o *Ectemnaspis* por ambos autores, o tienen problemas en la localización. Para los distintos taxa se eligieron 48 caracteres de larva, pupa, hembra y macho. Como grupo ajeno se emplearon las especies *Simulium oviedoii*-*S. rivasi*, *S. pertinax* y *S. subpallidum*. En el análisis cromosómico se utilizaron siete especies, en las cuales se examinaron 12 caracteres de los marcadores primarios y secundarios de los cromosomas I - III. El material representa a los grupos *bicoloratum*, *romanai* y *dinellii*. Como grupo ajeno se empleó el mapa del subgénero *Simulium*. Con los datos cromosómicos y morfológicos, por separado y en conjunto, se hizo un análisis cladístico por parsimonia. Los resultados plantean, al menos, cinco unidades independientes: *romanai*, *bicoloratum*, *dinellii*, *perflavum* y *Psilopelmia*. Para ser consistentes con la nominación actual, los subgrupos deben situarse en la posición de subgénero.

**Palabras Claves:** Simuliidae, Taxonomía, Morfología, Cromosomas, Citotaxonomía.

## Summary

The difficult to define the species limits of *Ectemnaspis* or *Psilopelmia* arise from two opposite points of view from Coscarón (1984, 1987 y 1990) and Crosskey (1987). To define the monophyly and the sister group of *Ectemnaspis*-*Psilopelmia* the data from Coscarón (1987) and Coscarón et al. (In press) were bootstrapped. To know the subgeneric position two different information sources were used: morphology and chromosome banding. In the cladistic examination from morphological data, fourteen taxa were selected, which cover all the possibilities to be estimated as *Psilopelmia* or *Ectemnaspis* from both authors or have problems in the subgeneric position. Forty eight characters from larva, pupa, adult female and male were chosen. As sister group the species *S. oviedoii*-*S. rivasi*, *S. pertinax* and *S. subpallidum* were used. In the chromosome analysis seven species and 12 characters were used: principal and secondary markers from chromosome I - III. The species represent the *bicoloratum*, *romanai* and *dinellii* groups. As sister group it was selected the *Simulium* subgenus map. With the morphological and chromosomal data, separated and as a set, a parsimony cladistic analysis was conducted. The results show at least five independent units: *romanai*, *bicoloratum*, *dinellii*, *perflavum* and *Psilopelmia*. To be consistent with the actual nomenclature the sub-groups must get the subgeneric status.

## Introducción

La cladística se ha convertido en una matriz disciplinar en sistemática, debido a que es un esquema de clasificación altamente informativo que recoge los aspectos históricos de los taxa. La taxonomía de dípteros, y en particular la de simulí-

dos, no ha sido ajena a este fenómeno, de hecho, como lo resalta Craw (1992), Wygodzinsky, quien fue uno de los investigadores más importantes en simulíidos, jugó un papel preponderante en la difusión de la obra de Hennig en los Estados Unidos.

Aunque podría considerarse que todos los problemas han sido resueltos, todavía se presentan dificultades en la asignación de especies a distintas unidades supraespecíficas. Para resolver un problema particular en la delimitación de especies entre los subgéneros *Simulium* (*Ectemnaspis*) o *Simulium* (*Psilopelmia*), se plantea el análisis cladístico, a nivel morfológico y citológico, de algunas especies seleccionadas para establecer la validez de cada unidad monofilética. Debido a la estructura de la tarea, el trabajo está dividido en tres partes: en primer lugar se ubican las distintas definiciones de género, que también son aplicables a subgénero; en segundo lugar se revisa la historia de la clasificación para *Ectemnaspis* y para *Psilopelmia*, lo que da indicios de las razones de las dificultades; y por último se reconstruye la filogenia a partir de datos morfológicos y citológicos, por separado y en conjunto, además de plantear la situación nominativa propuesta por la filogenia.

## Definición de términos

### Cladística

Clasificar es generar hipótesis sobre distintos objetos a partir de las propiedades que estos objetos poseen (Sober 1988). Originalmente, el objetivo de la taxonomía y más tarde de la sistemática, fue el de crear clasificaciones; aunque este es un punto de inicio, a la actual sistemática le atañen otro tipo de hipótesis. La sistemática filogenética o cladística busca reconstruir la historia de los organismos basada en el principio de novedad evolutiva compartida, es decir aquella característica homóloga que poseen dos o más especies, que indica que tienen mayor afinidad filogenética entre sí que con cualquier otra especie (Hennig 1968).

Para un análisis filogenético se realiza una serie de pasos claramente definidos:

1 Escuela de Biología, Universidad Industrial de Santander. Apartado Aéreo 678. Bucaramanga, Colombia.

2 Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Apartado Aéreo 7459. Santafé de Bogotá, Colombia.

- Selección de grupos. Donde se especifican las unidades de comparación, bien sea especies dentro de un género o géneros dentro de una familia; o taxa en general que en primera instancia corresponden a cualquier categoría del sistema Linneano de clasificación, los cuales se espera representen una entidad monofilética.
- Determinación de homologías (caracteres homólogos). La filogenia no se puede realizar con todos los caracteres, sino sólo con los caracteres homólogos. En general, se utiliza el criterio de homología por estructura-ontogenia y no por función, evaluable por una prueba triple de similitud-congruencia filogenética-conjunción. Para decidir la polaridad se compara con un grupo externo o por ontogenia. Sin embargo, el tema es lo suficientemente amplio, por lo que se recomienda revisar el libro editado por Hall (1994) que pone de manifiesto las dificultades para la asignación de homología dependiendo del tipo de fuente de información, morfología, moléculas, etc.
- Agrupamiento por parsomonia. Una vez se han delimitado los caracteres homólogos, se agrupan las unidades según el principio de parsimonia; es decir, se prefiere la hipótesis que indica el menor número de cambios (Wiley 1981). El resultado del agrupamiento o hipótesis de parentesco es diagramado como un árbol enraizado, que se denomina cladograma.
- Evaluación de la calidad de la hipótesis de parentesco frente a la información original. Debido a que en general no todos los caracteres son congruentes entre sí, se presentan hipótesis con mayor o menor grado de información, dependiendo del grado de conflicto entre caracteres. Tradicionalmente se han utilizado dos índices: el de consistencia (C.I.) propuesto por Kluge y Farris (1969) y el índice de retención (R.I.) propuesto por Farris (1991). Para examinar las bondades de cada valor se sugiere revisar a Siebert (1992).

El cladograma final puede ser utilizado para contrastar distintas características de los organismos, desde su comportamiento hasta la coevolución (Fig. 1); en este trabajo se visualiza la validez de cada subgénero y la situación nominativa que implica la filogenia.

### Los conceptos de género

La palabra género y lo que ella define es un aspecto controversial desde la categoría propuesta por Linneo y por ende mandatoria en los códigos de nomenclatura, hasta la condición de inexistencia que mantiene la escuela tradicional, hasta llegar a la delimitación filogenética de los taxos supraespecíficos. Sobre el esquema filogenético contemporáneo se pueden proponer las definiciones de Papavero y Llorente (1992), quienes estiman que existen dos percepciones de género como unidad supraespecífica:

1. El C-género (género de catálogo) como resultado de los postulados aristotélicos sobre especies ínfimas

(basadas en individuos "tipo"). Debido a que estos grupos son abstracciones o géneros formados a partir de especies, que a su vez son abstracciones, serían en última instancia abstracciones de abstracciones, o meta-abstracciones, y por lo tanto no poseerían existencia real en el sentido espacio-tiempo. Según esta definición son clases y no individuos (*sensu* Hull 1976). Las especies que lo conforman son grupos terminales a la filogenia.

2. El F-género (género filogenético) es el resultado de la adopción de la teoría de la evolución, definido como el conjunto de tres o más especies que componen un sistema monofilético (*sensu* Hennig 1968); es por lo tanto el conjunto de todas las especies de una filogenia.

A partir del F-género, la pertenencia a un grupo (histórico) puede ser corroborada acorde con la distribución de caracteres homólogos dentro y entre los grupos involucrados, para

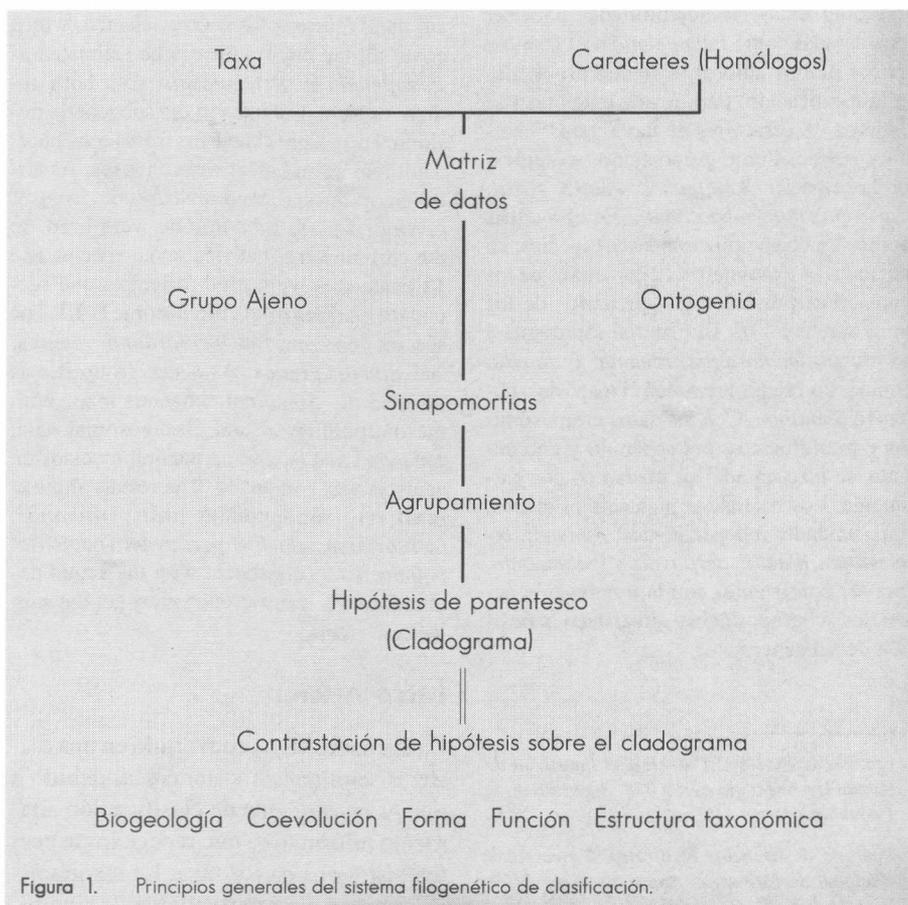


Figura 1. Principios generales del sistema filogenético de clasificación.

obtener como resultado grupos monofiléticos nombrados según la localización de la especie tipo (Miranda y Muñoz de Hoyos 1996).

### El estado actual de la determinación *Ectemnaspis* / *Psilopelmia*

Los obstáculos para decidir la posición taxonómica de un grupo y su nombre dentro de la familia Simuliidae (Diptera) se remontan a principios de este siglo y continúan hasta el presente. Ampliar en tal discusión está fuera de los alcances de este trabajo. Para una revisión se sugiere consultar a Miranda y Muñoz de Hoyos (1996). La dificultad actual en la asignación de límites se presenta a partir de dos propuestas:

Coscarón (1984, 1987, 1990) quien incluye en *Ectemnaspis* 39 especies asignadas a cuatro subgrupos: *bicoloratum*, *romanai*, *dinellii* y *perflavum*.

Crosskey (1987, 1990), quien en su lista mundial considera al subgénero *Ectemnaspis* conformado por 14 especies, casi las mismas del subgrupo *bicoloratum sensu* Coscarón (1990), y al subgénero *Psilopelmia* conformado por 50 especies, las cuales son casi las mismas que considera Coscarón en los subgrupos *romanai*, *perflavum* y *dinellii*.

De hecho, la dificultad estriba en la asignación de los grupos *dinellii*, *perflavum* y *romanai*, ya que en opinión de Crosskey son más cercanos a *S. escomeli*, especie tipo del subgénero *Psilopelmia*, que a *S. bicoloratum*, especie tipo del subgénero *Ectemnaspis*.

### Reconstrucción de la Filogenia: Materiales y Métodos

#### Datos preliminares como aproximación a la monofilia

Como labor preliminar, y para evaluar la existencia de los subgéneros como grupos monofiléticos y establecer la posición de los distintos taxa, se reanalizaron los datos de Coscarón (1987). A partir del cladograma se seleccionaron dos series

de datos: la primera compuesta por los subgéneros *Psilopelmia*, *Ectemnaspis*, *Simulium* y *Chirostilbia*, y la segunda excluyendo el grupo *Simulium*. Una tercera serie estuvo conformada por los datos para la filogenia del subgénero *Psilopelmia*, donde se incluyen los grupos *bicoloratum*, *romanai*, *perflavum* y *dinellii* (Coscarón et al. En prensa).

Con el primero y segundo conjuntos se buscó, así mismo, una aproximación al grupo hermano de *Psilopelmia* - *Ectemnaspis*. Coscarón (1987) considera a *oviedo* como tal, pero en los análisis de *Psilopelmia* - *Ectemnaspis* utiliza a *Chirostilbia* como grupo ajeno.

El subgénero *Simulium* se involucra, ya que en el primer análisis este grupo se situaba en algunos casos entre *Chirostilbia* y el grupo *oviedo*.

#### Elección de taxa

Para el estudio de la filogenia establecida por caracteres morfológicos se escogieron 14 taxa por la disponibilidad de material para examen y por representar la variabilidad posible de selección *sensu* Coscarón (1990) o Crosskey (1987) (Tabla 1).

La mayor parte del material se revisó directamente con apoyo de bibliografía, la lista de especímenes trabajados se encuentra en la Tabla 1. Para la especie *S. bipunctatum* se utilizó fundamentalmente la redescipción de Shelley et al. (1989), que contempla la mayoría de los caracteres trabajados (Tabla 2). Las especies recogen todas las posibilidades, desde especies que son consideradas como *Psilopelmia* o *Ectemnaspis* por ambos autores, hasta especies que presentan problemas en la localización.

Las especies *S. pertinax*, *S. subpallidum* del subgénero *Chirostilbia* y *S. rivasi* - *S. oviedo* del grupo *oviedo* se involucraron como grupo ajeno.

Para el análisis cromosómico se utilizaron siete especies: *S. bicornutum*, *S. furcillatum*, *S. tunja*, *S. ignescens*, *S. ochraceum*, *S. lutzianum-lewisi* y *S. romanai*. El material representa a los grupos *bicoloratum*, *romanai* y *dinellii*. Como grupo ajeno se emplearon los mapas del subgénero *Simulium*, ya que no existen estudios citológicos para *S. oviedo* - *S. rivasi* o para especies del subgénero *Chirostilbia*. El menor número de especies para el trabajo cromosómico obedece a la dificultad de obtener mapas de todas ellas.

Tabla 1. Listado de especies seleccionadas para la reconstrucción de la filogenia a partir de caracteres morfológicos, fuente de información utilizada y posición subgenérica

Especie	Fuente información	Posición subgenérica	
		Sensu Coscarón (1984, 1990)	Sensu Crosskey (1987)
<i>S. bicoloratus</i> Malloch 1912	Mat. y bibliog.	<i>Ectemnaspis</i> ( <i>bicoloratus</i> )	<i>Ectemnaspis</i>
<i>S. bicoloratum</i> Malloch 1912	Mat. y bibliog.	<i>Ectemnaspis</i> ( <i>bicoloratus</i> )	<i>Ectemnaspis</i>
<i>S. bicoloratum</i>			
Mygodzinsky & Coscarón 1982	Mat. y bibliog.	<i>Ectemnaspis</i> ( <i>bicoloratus</i> )	<i>Ectemnaspis</i>
<i>S. furcillatus</i>			
Mygodzinsky & Coscarón 1982	Mat. y bibliog.	<i>Ectemnaspis</i> ( <i>bicoloratus</i> )	<i>Ectemnaspis</i>
<i>S. ignescens</i> Roubaud 1906	Mat. y bibliog.	<i>Ectemnaspis</i> ( <i>bicoloratus</i> )	<i>Ectemnaspis</i>
<i>S. rubiginosum</i> (Enderlein 1934)	Mat. y bibliog.	<i>Ectemnaspis</i> ( <i>bicoloratus</i> )	<i>Ectemnaspis</i>
<i>S. tunja</i> Coscarón 1990	Mat. y bibliog.	<i>Ectemnaspis</i> ( <i>bicoloratus</i> )	<i>Ectemnaspis</i>
<i>S. romanai</i> Wygodzinsky 1951	Mat. y bibliog.	<i>Ectemnaspis</i> ( <i>romanai</i> )	<i>Ectemnaspis</i>
<i>S. lewisi</i> Ramírez-Pérez 1971	Mat. y bibliog.	<i>Ectemnaspis</i> ( <i>romanai</i> )	<i>Psilopelmia</i>
<i>S. dinellii</i> Joan 1912	Mat. y bibliog.	<i>Ectemnaspis</i> ( <i>dinellii</i> )	<i>Psilopelmia</i>
<i>S. bipunctatus</i>	Redescipción	<i>Ectemnaspis</i> ( <i>dinellii</i> )	<i>Psilopelmia</i>
<i>S. perflavum</i> Roubaud 1906	Mat. y bibliog.	<i>Ectemnaspis</i> ( <i>perflavum</i> )	<i>Psilopelmia</i>
<i>S. escomeli</i> Roubaud 1909	Mat. y bibliog.	<i>Psilopelmia</i>	<i>Psilopelmia</i>
<i>S. quadrivittatus</i> Loew 1862	Mat. y bibliog.	<i>Psilopelmia</i>	<i>Psilopelmia</i>

<sup>1</sup> Aunque la especie fue descrita con posterioridad a la lista, no se alberga duda sobre su inclusión en *Ectemnaspis*.

**Tabla 2.** Matriz de caracteres morfológicos y su codificación.

<i>S. bipunctatum</i>	30?1101122201101100100022111100022?201?11000012?
<i>S. escomeli</i>	021111012222100100022011211110102200001210011130
<i>S. lewisi</i>	300101112321111110112001211030012121010212200122
<i>S. quadrivittatum</i>	32220010212211011001211001121210232100??0101122
<i>S. bicornutum</i>	31013102001?112010?00001221031102121200112200010
<i>S. furcillatum</i>	31012102001?110111001001221021000221100120111010
<i>S. bicoloratum</i>	011231012120111132220001221101000231212122100100
<i>S. romanai</i>	000211112222013210002001211030102131002122210110
<i>S. perflavum</i>	210231012200001000002000221031203111100102110102
<i>S. ochraceum</i>	301221012322111010000000011020102121002212011001
<i>S. dinellii</i>	300121012122102?10?100011201212113211021111001?2
<i>S. ignescens</i>	100021013230002110000001221032000221111120101010
<i>S. rubiginosum</i>	100331012220102111000001221031000211110002011020
<i>S. tunja</i>	30012101322211210000001221031000221102121101020
<i>S. oviedoi</i>	320131021010111??0?2011123?1220102313?112121??2
<i>S. pertinax</i>	32023101202010101?120110211122010221101210210122
<i>S. subpallidum</i>	310121012022102?00?11011211031010230002211110131

Para los datos no ordenados el nombre del estado del carácter es sólo circunstancial.  
Cl: Índice de consistencia. Ri: Índice de retención.

- |  |  |   |
|--|--|---|
| <p>1. Relación L/A de la cápsula cefálica de la larva.<br/>Cl: 0,23 Ri: 0,09</p> <p>0. hasta de 0,65<br/>1. de 0,66 a 0,75<br/>2. de 0,76 a 0,8<br/>3. de 0,81 o mayor</p> <p>2. Tamaño del puente postgenal<br/>Cl: 0,4 Ri: 0,57</p> <p>0. pequeño (menor que 1/4 del hipostomio)<br/>1. medio (entre 1/4 y 3/5 del hipostomio)<br/>2. grande (entre 3/5 y 1 hipostomio)</p> <p>3. Relación L/A de la mandíbula de la larva.<br/>Cl: 0,5 Ri: 0,33</p> <p>0. de 1,5 a 1,9<br/>1. de 2 a 2,5<br/>2. de 2,6 a 3</p> <p>4. Número de rayos del abanico cefálico.<br/>Cl: 0,37 Ri: 0,16</p> <p>0. hasta de 27 rayos<br/>1. de 28 a 35 rayos<br/>2. de 36 a 44 rayos<br/>3. de 45 rayos o mayor</p> <p>5. Filas de ganchos del esclerito anal.<br/>Cl: 0,5 Ri: 0,7</p> <p>0. hasta de 59 filas de ganchos<br/>1. de 60 a 69 filas de ganchos<br/>2. de 70 a 79 filas de ganchos<br/>3. 80 filas de ganchos o mayor</p> <p>6. Papila ventral.<br/>Cl: 0,5 Ri: 0,09</p> <p>0. presente<br/>1. ausente</p> <p>7. Cutícula<br/>Cl: 0,5 Ri: 0,66</p> <p>0. glabra<br/>1. pilosa, o con setas</p> | <p>8. Longitud del capullo tomado dorsalmente<br/>Cl: 0,66 Ri: 0,5</p> <p>0. hasta de 1,8 mm de largo<br/>1. 1,9 a 3,3 mm de largo<br/>2. de 3,4 mm de largo o mayor</p> <p>9. Número de filamentos branquiales.<br/>Cl: 0,75 Ri: 0,75</p> <p>0. 2 filamentos branquiales<br/>1. 6 filamentos branquiales<br/>2. 8 filamentos branquiales<br/>3. 10 filamentos branquiales</p> <p>10. Longitud de las branquias.<br/>Cl: 0,37 Ri: 0,58</p> <p>0. hasta de 0,5 veces la longitud del cuerpo<br/>1. de 0,51 a 0,7 veces la longitud del cuerpo<br/>2. de 0,71 a 0,9 veces la longitud del cuerpo<br/>3. de 0,91 veces la longitud del cuerpo o mayor</p> <p>11. Branquias con:<br/>Cl: 0,6 Ri: 0,33</p> <p>0. 0 ramas primarias<br/>1. 2 ramas primarias<br/>2. 3 ramas primarias<br/>3. 5 ramas primarias</p> <p>12. Tipo de ramificación de las branquias.<br/>Cl: 0,4 Ri: 0,5</p> <p>0. basal<br/>1. medial<br/>2. mezcla basal - medial</p> <p>13. Forma del frontoclípeo de la hembra.<br/>Cl: 0,33 Ri: 0,01</p> <p>0. Rectangular<br/>1. Cuadrado</p> <p>14. Cuello del frontoclípeo.<br/>Cl: 0,2 Ri: 0,33</p> | <p>0. presente<br/>1. sin cuello (Ancho max=Ancho min)</p> <p>15. Número de tricomas del frontoclípeo.<br/>Cl: 0,37 Ri: 0,44</p> <p>0. 1 tricomas por lado<br/>1. 2 tricomas por lado<br/>2. 3 tricomas por lado<br/>3. 4 tricomas por lado o mayor</p> <p>16. Número de tricomas torácicos<br/>Cl: 0,4 Ri: 0,2</p> <p>0. hasta de 2 por lado<br/>1. de 3 a 5 por lado<br/>2. de 6 por lado o mayor</p> <p>17. Ramas de los tricomas frontales.<br/>Cl: 0,5 Ri: 0,09</p> <p>0. 1 ramas<br/>1. de 2 a 4 ramas<br/>2. de 5 a 13 ramas<br/>3. de 14 ramas o mayor</p> <p>18. Ramas de los tricomas faciales.<br/>Cl: 0,5 Ri: 0,1</p> <p>0. de 1 a 4 ramas<br/>1. de 4 a 15 ramas<br/>2. de 20 ramas o mayor</p> <p>19. Ramas de los tricomas torácicos.<br/>Cl: 0,66 Ri: 0,5</p> <p>0. de 1 a 4 ramas<br/>1. de 4 a 15 ramas<br/>2. de 20 ramas o mayor</p> <p>20. Platelets torácicos.<br/>Cl: 0,5 Ri: 0,71</p> <p>0. inexistentes<br/>1. escasos<br/>2. abundantes</p> <p>21. Color de los ojos de la hembra.<br/>Cl: 0,4 Ri: 0,4</p> <p>0. negro - café oscuro<br/>1. amarillo - café claro</p> |
|--|--|---|

- 2. rojo
- 22. Color del escuto.
  - Cl: 0,5 Ri: 0,5
  - 0. color (naranja o amarillo)
  - 1. negro
- 23. Color del escutelo.
  - Cl: 0,33 Ri: 0,5
  - 0. blanco, amarillo o anaranjado
  - 1. café o negro
- 24. Color de los tergitos.
  - Cl: 0,4 Ri: 0,01
  - 0. oscuros en la mayoría
  - 1. bicolors
  - 2. claros en la mayoría
- 25. Color general de las patas.
  - Cl: 0,66 Ri: 0,2
  - 0. oscuro
  - 1. claro
  - 2. bicolor
- 26. Longitud del ala de la hembra.
  - Cl: 0,5 Ri: 0,71
  - 0. de 1 a 1,6 mm largo
  - 1. de 1,7 a 2,3 mm largo
  - 2. de 2,2 a 3,4 mm largo
  - 3. de 3,5 mm largo o mayor
- 27. Relación L/A del ala de la hembra.
  - Cl: 1 Ri: 1
  - 0. hasta de 1,89
  - 1. de 1,9 o mayor
- 28. Relación vesícula/tercer segmento del palpo en la hembra.
  - Cl: 0,5 Ri: 0,66
  - 0. hasta de 2,6 veces la vesícula
  - 1. de 2,7 a 3,4 veces la vesícula
  - 2. de 3,5 veces la vesícula o mayor
- 29. Relación L/A de la vesícula sensorial.
  - Cl: 0,37 Ri: 0,5
  - 0. hasta de 0,5
  - 1. de 0,51 a 1,1
  - 2. de 1,1 a 1,7
  - 3. de 1,71 a 2,4
- 30. Angulo frontal de la hembra.
  - Cl: 0,5 Ri: 0,71
  - 0. poco desarrollado (L>A)
  - 1. mediano (L>A)
  - 2. bien desarrollado (L<A)
- 31. Base del cibario.
  - Cl: 0,33 Ri: 0,2
  - 0. liso
  - 1. con depresión
  - 2. con proyección o elevación
- 32. Presencia de proyección esférica del cibario.
  - Cl: 0,5 Ri: 0,75
  - 0. presente
  - 1. ausente
- 33. Presencia de proyecciones espinosas del cibario.
  - Cl: 0,75 Ri: 0,83
  - 0. sin proyecciones
  - 1. en el centro
  - 2. a los lados
  - 3. en el centro y los lados
- 34. Esclerotización del cibario.
  - Cl: 0,33 Ri: 0,2
  - 1. ausente
  - 2. en los extremos
  - 3. en el margen y en los extremos
- 35. Relación L/A del basitarso posterior de la hembra.
  - Cl: 0,42 Ri: 0,2
  - 0. de 1,5 a 2,5
  - 1. de 2,51 a 4,5
  - 2. de 4,51 a 6,5
  - 3. de 6,51 a 8,5
- 36. Tipo de uña de la hembra.
  - Cl: 0,66 Ri: 0,2
  - 0. simple
  - 1. con diente/cillo
  - 2. con espina
- 37. Longitud del ala del macho.
  - Cl: 0,5 Ri: 0,62
  - 0. hasta de 2,1 mm de largo
  - 1. de 2,1 a 2,8 mm de largo
  - 2. de 2,8 a 3,2 mm de largo
  - 3. de 3,2 a 3,8 mm de largo
- 38. Relación L/A del ala del macho.
  - Cl: 0,2 Ri: 0,01
  - 0. hasta de 2
  - 1. de 2,1 a 3,1
- 39. Relación L/A del pedicelo del macho.
  - Cl: 0,33 Ri: 0,55
  - 0. de 0 a 0,8
  - 1. de 0,81 a 0,99
  - 2. de 1 a 1,2
- 40. Relación vesícula/tercer segmento palpo en el macho.
  - Cl: 0,33 Ri: 0,1
  - 0. de 0 a 2 veces la vesícula
  - 1. de 2,1 a 4 veces la vesícula
  - 2. de 4,1 a 6 veces la vesícula
- 41. Relación L/A de la vesícula sensorial del palpo.
  - Cl: 0,33 Ri: 0,33
  - 0. hasta de 0,8
  - 1. de 0,81 a 1,2
  - 2. de 1,21 o mayor
- 42. Tamaño del distímero o gonostilo.
  - Cl: 0,33 Ri: 0,5
  - 0. corto (distímero menor que basímero)
  - 1. mediano (distímero casi igual al basímero)
  - 2. grande (distímero mayor que 1,5 basímero)
- 43. Forma del distímero o gonostilo.
  - Cl: 0,28 Ri: 0,28
  - 0. rectangular
  - 1. cónico
  - 2. bota
- 44. Forma del basímero.
  - Cl: 0,16 Ri: 0,28
  - 0. subcuadrado
  - 1. trapezoidal
- 45. Forma del esclerito mediano.
  - Cl: 0,2 Ri: 0,33
  - 0. con forma de bombillo
  - 1. mas largo que ancho (rectangular)
- 46. Incisión del esclerito mediano.
  - Cl: 0,33 Ri: 0,6
  - 0. ausente
  - 1. presente
- 47. Relación L/A del esclerito mediano.
  - Cl: 0,33 Ri: 0,33
  - 0. hasta de 0,9
  - 1. de 1 a 1,7
  - 2. de 1,8 a 2,5
  - 3. de 2,6 o mayor
- 48. Relación L/A del basitarso posterior del macho.
  - Cl: 0,2 Ri: 0,33
  - 0. hasta de 4,9
  - 1. de 5 a 5,9
  - 2. de 6 o mayor

Aunque no se obtuvo material que represente a *S. perflavum* y a *Psilopelmia sensu stricto*, la hipótesis propuesta se convierte en un punto de comparación que permitirá relacionar e integrar la información adicional que se obtenga en el futuro.

### Definición de carácter

La definición de carácter en este trabajo sigue los lineamientos de Inglis (1991) y Nelson (1994), quienes plantean la existencia de caracteres como componentes homólogos derivados, y también se si-

gue la formalización como elemento de lógica de conjuntos de Papavero et al. (1993).

### Caracteres morfológicos

Para los distintos taxa se eligieron 48 caracteres: de larva (caracteres 1 al 7), pupa

(caracteres 8 al 20), coloración de adulto (caracteres 21 a 25), hembra (caracteres 26 a 36) y macho (caracteres 37 a 48) (Tabla 2). De los 132 caracteres considerados inicialmente, se descartaron algunos que no presentaban variación que delimitara grupos, tal es el caso de la onchotaxia (distribución de pelos en la pupa), que es similar entre *S. bicoloratum* y *S. escomeli*. Igualmente se descartaron caracteres como la coloración de la larva o el patrón del apotoma cefálico de la misma, ya que en todos los análisis preliminares el Índice de consistencia reescalado fue cero.

Algunos de los caracteres son multiestado y otros son datos continuos. Aunque existe controversia sobre el uso de los datos multiestado, es de anotar que la división en datos binarios sobre la misma estructura no es coincidente con el espíritu de este trabajo, ya que la fragmentación a caracteres doble estado sería un poco irreal y haría necesario considerar un gran número de caracteres como ausentes o no comparables.

Los estados de carácter que se utilizaron son aquellos que permiten evaluar la homología como hipótesis dentro de un marco de sinapomorfia (Inglis 1991; Nelson 1994). El patrón de color no posee un trabajo filogenético preliminar y su codificación es bastante compleja debido a todas las posibilidades de variación en tono y amplitud de las marcas, por lo tanto se contemplaron dos posibilidades: negro o en general oscuro y con color, que para las especies evaluadas puede ser amarillo, naranja y las variaciones entre ellos.

Los cocientes y los valores numéricos se consideraron como ordenados y la codificación se hizo por segmento, pero los tamaños de intervalo no son siempre iguales, debido a que se buscó recoger al máximo la variabilidad, pero a su vez reducir al mínimo las sobreposiciones (Chappill 1989); los caracteres multiestado fueron codificados como no ordenados (Hauser y Presch 1991).

**Caracteres cromosómicos**

Para el análisis a partir de datos cromosómicos se utilizaron 12 caracteres de los

**Tabla 3.** Matriz de caracteres cromosómicos y su codificación

<i>S. bicornutum</i>	001110000000
<i>S. furcillatum</i>	001110000000
<i>S. tunja</i>	001110110000
<i>S. ignescens</i>	201111221010
<i>S. romanai</i>	111112302021
<i>S. lewisi-lutzianum</i>	0010014001?0
<i>S. ochraceum</i>	000003511130
<i>Simulium s. stricho</i>	110011200101

Las secuencias y abreviaturas corresponden a las Figuras 7-9. Ya que se tratan como datos no ordenados, el nombre del estado del carácter es sólo circunstancial y no indica ninguna secuencia. CI: Índice de consistencia. RI: Índice de retención.

1. NOR	CI: 1,0	RI: 1,0	1. Estándar2	
0. I-S			2. Estándar3	
1. I-L			3. Invertido	
2. III-S			4. Estándar4	
			5. Estándar5	
2. I-A	CI: 1,0	RI: 1,0	8. II-D (DNA-i)	CI: 0,66 RI: 0
0. Ausente			0. Estándar1	
1. Presente			1. Invertido	
3. III-CCI	0,5	RI: 0	2. Estándar2	
0. Ausente			9. II-E (bG)	CI: 0,66 RI: 0
1. Presente			0. Estándar1	
4. III-F	CI: 0,5	RI: 0,5	1. Estándar2	
0. Ausente			2. Estándar3	
1. Presente			10. TELOMERO II-S	CI: 0,5 RI: 0,5
5. II-F	CI: 1,0	RI: 1,0	0. Ausente	
0. Ausente			1. Presente	
1. Presente			11. II-H (st)	CI: 1,0 RI: 1,0
6. II-A (RB)	CI: 1,0	RI: 1,0	0. Estándar1	
0. Estándar1			1. Invertido	
1. Estándar2			2. Estándar2	
2. Invertido			3. Estándar3	
3. Estándar3			12. II- <sub>2</sub>	CI: 1,0 RI: 1,0
7. II-B (DB+SH)	CI: 1,0	RI: 1,0	0. Ausente	
0. Estándar1			1. Presente	

cromosomas I - II - III (Tabla 3). Los mapas cromosómicos provienen de distintas fuentes: para las especies *S. bicornutum*, *S. furcillatum*, *S. tunja*, *S. ignescens*, *S. romanai* los mapas han sido fruto de los trabajos del grupo de investigación en simúlidos en el Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia (Campos 1989; Campos y Muñoz de Hoyos 1990; Duque 1980; Duque et al. 1988; Miranda 1991; Miranda y Muñoz de Hoyos 1993). Los otros mapas se obtuvieron de algunas tesis de doctorado: el citotipo A de *S. ochraceum* (Millest 1989; 1992) y la especie A de *S. lutzianum-lewisi* (Sawyer 1991); esta última referencia de un conjunto, obedece a la imposibilidad de Sawyer de separar las dos especies a nivel morfológico, de tal forma que se pueda soportar una di-

ferencia cromosómica a nivel de larva; es necesario recalcar que la diferencia entre las especies está dada por la coloración en los segmentos abdominales en el estado de adulto. A partir de esta semejanza cromosómica y morfológica Shelley (En prensa) plantea que los dos epítetos son sinónimos.

**Pruebas preliminares**

Con los datos de Coscarón (1987) y Coscarón et al. (En prensa) se realizó una serie de pruebas de permutación con el programa Bootstrap del paquete PHYLIP, versión 3.1 (Felsenstein 1985, 1988), para datos binarios o para datos multiestado no ordenados, previamente convertidos a binarios.

En el análisis de «bootstrap» se establece un número denominado P para la aceptación de la pertenencia al grupo; este límite ha recibido críticas al considerarlo una cifra estática que no puede ser siempre la misma para todas las posibilidades de número de taxa y caracteres (Sanderson 1989; Hillis y Bull 1993). Esta cifra puede ser recalibrada para reducir la probabilidad de rechazar la monofilia cuando ésta es cierta (Rodrigo 1993), a lo que se le puede llamar una evaluación dentro del contexto de los datos existentes. Como lo recalcan Felsenstein y Kishino (1993), es posible juzgar los valores altos de P como indicadores de confianza de la exactitud de obtener el grupo considerado en el árbol verdadero [c.f. la 'modesta propuesta' de Felsenstein y Kishino (1993)].

### Reconstrucción de la filogenia

Para el análisis filogenético a partir de los datos morfológicos y cromosómicos, tanto en forma separada como en conjunto, se realizó un análisis por parsimonia usando el programa Hennig86 (Farris 1988).

Para delimitar las homologías dentro de los datos morfológicos y cromosómicos se utilizaron varios criterios: en primer lugar se rechazaron caracteres para los cuales no se poseían datos de la mayoría de grupos, se aplicó como regla *a priori* el descartar datos en los cuales se desconociese el estado de más de tres taxa. Los caracteres no polarizables con el grupo ajeno usado también fueron descartados, ya que sólo se consideraron las sinapomorfias.

En el análisis conjunto de los datos se le dió peso diferencial a los caracteres cromosómicos, ya que su menor número indicaba que prevalecería la historia evidenciable por morfología. Para la asignación de peso se planteó la ecuación:

$$\sum \text{peso caract. morfológicos} = \sum \text{peso caract. cromosómicos}$$

la cual iguala el peso de las dos historias.

### Estructuración de los datos morfológicos y cromosómicos

Con los datos morfológicos y cromosómicos por separado se ejecutó una serie de pruebas de permutación PTP (permutation tail probability), para establecer el grado de estructuración de los datos (Faith 1991; Faith y Cranston 1991, 1992). Para esta prueba se usó el paquete Random cladistics 2.1.1 (Siddall 1995), que permuta los caracteres y crea como salida un archivo para ser ejecutado en Hennig86 (Farris 1988), donde se emplea un enfoque heurístico: mhennig, a partir del cual se evaluó la longitud de los distintos árboles obtenidos.

### Hipótesis de clasificación por similitud

Con el ánimo de evaluar las posibles hipótesis de clasificación por similitud fenética se construyó una matriz de distancia de Gower (1971) con todos los ca-

racteres, sobre el principio que para tal tipo de agrupamiento se debe utilizar el mayor número de caracteres. Los datos fueron agrupados por UPGMA. Para el análisis y la generación del fenograma se utilizó el programa NTSYS-pc versión 1.70 (Rohlf 1992).

Como base de datos para el manejo de la información de caracteres se utilizó el programa DELTA (Dallwitz 1980; Dallwitz et al. 1993; Partridge et al. 1993).

### Reconstrucción de la Filogenia: Resultados y Discusión

#### Evaluación de los grupos monofiléticos

Al plantear el criterio de permutación por «bootstrap», para el conjunto de datos de Coscarón (1987), se empleó una estrategia de reparametrización del valor P. Al seguir el protocolo de Rodrigo (1993) y usar como grupo de prueba (G) *Psilopelmia - Ectemnaspis* se obtuvo un valor de

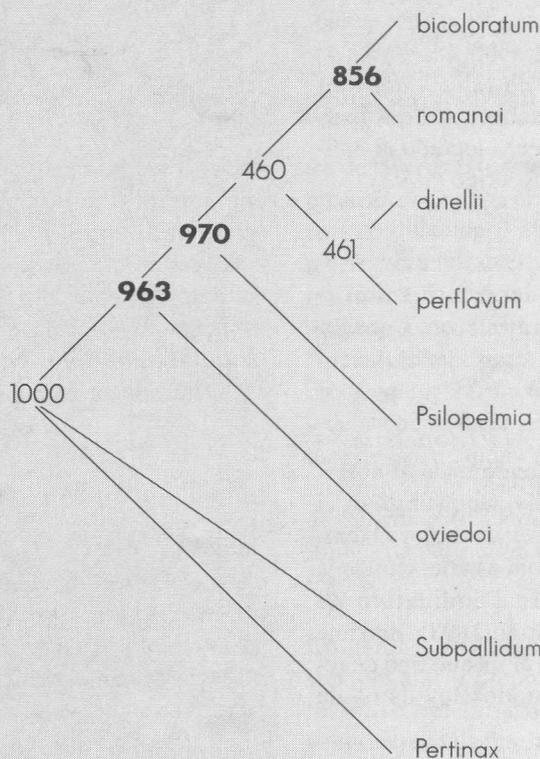


Figura 2. Árbol de bootstrap con 1.000 seudorréplicas a partir de los datos de Coscarón (1987).

80% para aceptar la monofilia, con 10 ejecuciones de 50 seudorréplicas cada una.

La prueba final se hizo con una ejecución independiente de 1.000 seudorréplicas (Fig. 2). La prueba se repitió excluyendo el subgénero *Simulium* (Fig. 3); se aprecia que se modifica levemente la topología, pero los valores de cada clado se ven fuertemente afectados, sobre todo aquellos de dudosa monofilia.

Con el tercer juego de datos y siguiendo el mismo protocolo se alcanzó un valor de 85%. La prueba final se realizó en la misma forma anterior (Fig. 4).

Aunque existe amplia discusión sobre la verdadera significancia del valor obtenido por «bootstrap» como indicativo de la exactitud de la filogenia (Hillis y Bull 1993; Felsenstein y Kishino 1993), la reevaluación del valor de P, como prueba dentro de contexto, permite la obtención de un valor más realista, que no es estático y que depende de los datos.

Evidentemente es necesario hacer pruebas de evaluación de «bootstrap» con datos no decisivos (*sensu* Goloboff 1991) y totalmente decisivos, que posean el mismo número de taxa y caracteres que los datos originales, sobre los cuales se pueden determinar los valores mínimos y máximos de P, y sobre estos dos límites revalorar el número logrado al aplicar el protocolo de Rodrigo (1993).

A partir del valor de P obtenido en los tres análisis (Fig. 2-4) existe mayor soporte para considerar *romanai* - *bicoloratum* como un grupo monofilético. Este grupo es independiente de *perflavum* - *dinellii*.

La monofilia de *Psilopelmia* - *Ectemnaspis* se ve reafirmada al observar las Figuras 2-4, y aunque este es el grupo de prueba G, el alto valor obtenido para el conjunto no es artefacto de la prueba, sino un real indicativo de monofilia (c.f. Rodrigo 1993), máxime cuando se establece el mismo tipo de resultado al incluir todos los datos de Coscarón (1987).

El grupo *perflavum* - *dinellii* no es soportado por los datos utilizados como grupo monofilético, ni como conjunto in-

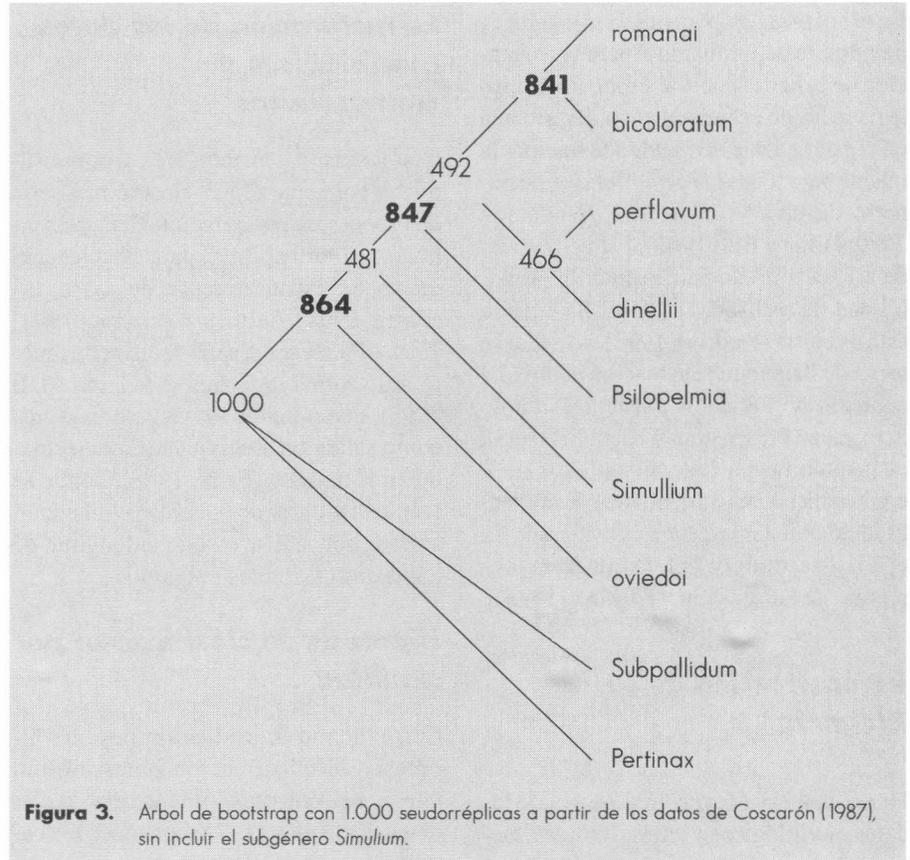


Figura 3. Arbol de bootstrap con 1.000 seudorréplicas a partir de los datos de Coscarón (1987), sin incluir el subgénero *Simulium*.

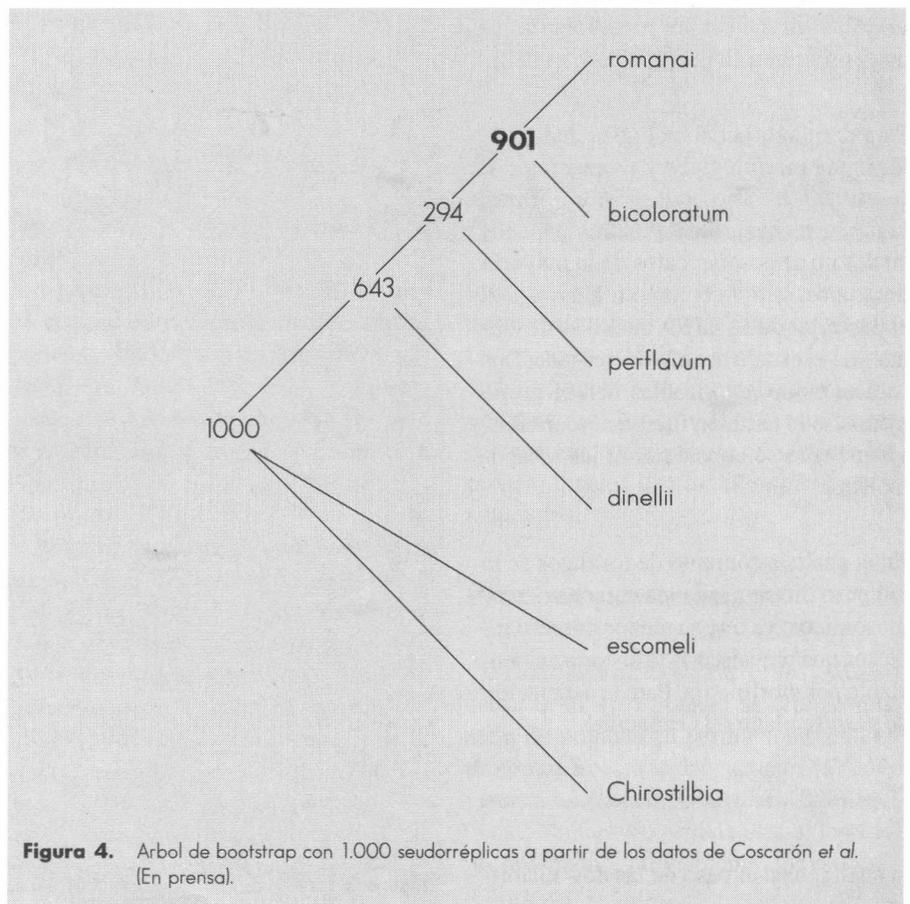


Figura 4. Arbol de bootstrap con 1.000 seudorréplicas a partir de los datos de Coscarón et al. (En prensa).

dependiente formado por los dos subgrupos, ni como parte de *Ectemnaspis*. Sin embargo, esto no apunta a que sea parte de *Psilopelmia*, más bien propone que puede constituir un clado separado de *Psilopelmia* o *Ectemnaspis*.

La localización de *Simulium* entre *Psilopelmia* - *Ectemnaspis* y *oviedoi* no permite delimitar con claridad el grupo hermano de *Psilopelmia* - *Ectemnaspis*, por lo que es necesario realizar una prueba más exhaustiva, incluyendo los grupos en cuestión: *Psilopelmia*, *oviedoi*, *Chirostilbia* y *Simulium* e involucrando información adicional de tipo morfológico, cromosómico o molecular para *S. oviedoi* - *S. rivasi*.

Al no incluir a *Simulium* se reducen los valores para la aceptación de *Ectemnaspis* como un subgénero de cuatro grupos, pero en ninguno de los dos cladogramas se presentan valores altos para el grupo conformado por *romanai* - *bicoloratum* - *perflavum* - *dinellii*.

La propuesta que plantean los tres árboles es la existencia de al menos tres grupos: el primero *bicoloratum* - *romanai*, el segundo *perflavum* - *dinellii*, los cuales no parecen ser un grupo monofilético, y por último *Psilopelmia*.

**Filogenia morfológica**

Para los 17 taxa estudiados se presenta el consenso (Fig. 5) a partir de los siete árboles generados con un enfoque heurístico: mh\* y bb (Farris 1988). Para efectos del cálculo de estadísticas se redujo el «outgroup» a un solo nodo.

Se observan tres clados bien determinados: [*Chirostilbia-oviedoi*], [*Psilopelmia*] y [*bicoloratum*]. *Dinellii* no es un clado monofilético, ya que sus distintos miembros no se localizan como única rama. Al no poseer réplica del subgrupo *perflavum*, su monofilia es incierta y para tal caso deben seguirse considerando como válidos los límites dados por Coscarón (1990). La politomía que se observa imposibilita definir totalmente las relaciones entre los subgrupos *bicoloratum*, *romanai* y *perflavum*, pero el agrupamiento ((*bicoloratum*, *romanai*) *perflavum*)) sigue siendo una hipótesis acep-

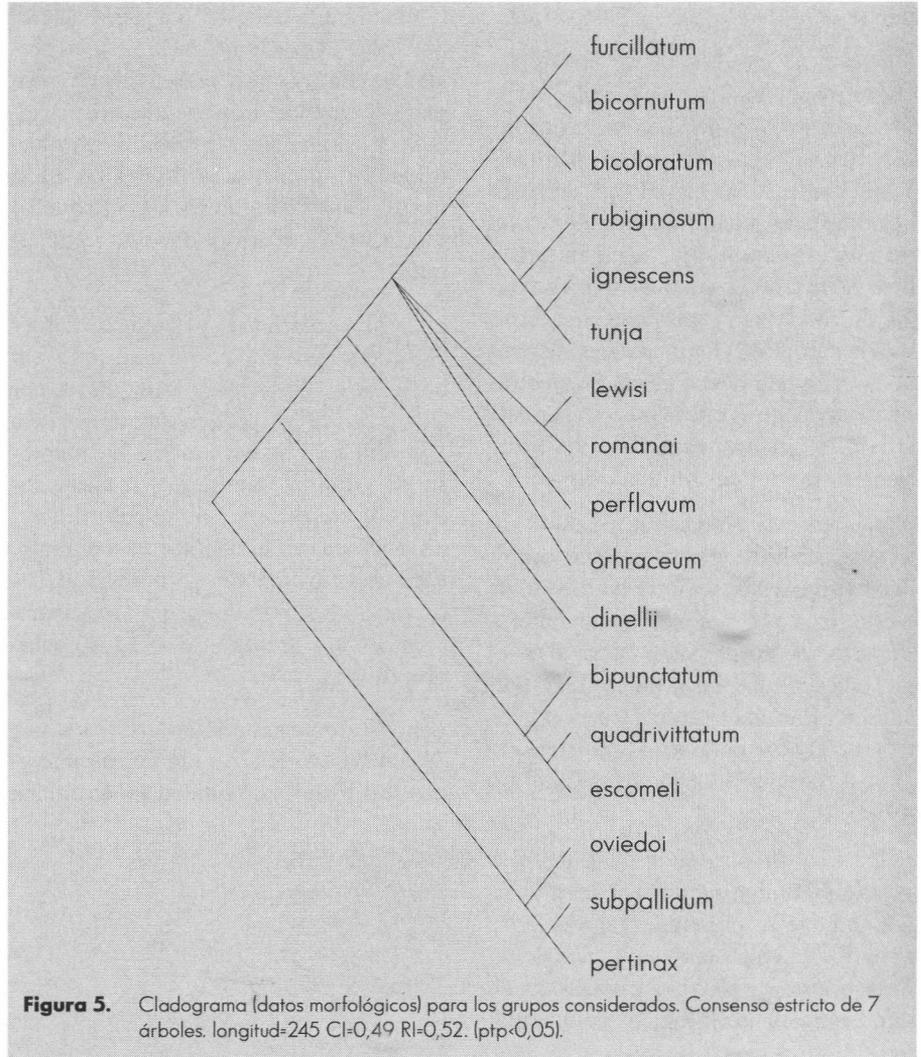


Figura 5. Cladograma (datos morfológicos) para los grupos considerados. Consenso estricto de 7 árboles. longitud=245 CI=0,49 RI=0,52. (ptp<0,05).

table, ya que tal clado es una de las posibles descomposiciones de la trifurcación. La inclusión de *S. ochraceum* dentro de la politomía y no junto a *S. dinellii*, señala dos posibles situaciones: o bien, tal especie no pertenece a *dinellii* sino más bien a (*bicoloratum*, *romanai*) o los caracteres considerados no discernen a *dinellii* como grupo.

**Caracteres**

No existe claridad en cuanto a la delimitación de las homologías para cada taxón y todos los caracteres que eventualmente pueden definir grupos se presentan en otros ítems. Así, los grupos están definidos por combinaciones de caracteres.

Al comparar los caracteres considerados por Coscarón (1984, 1987, 1990), frente a los presentados en este trabajo, y den-

tro de un contexto totalmente distinto, se presenta una diferencia de caracteres. Este estudio se apoya tanto en datos morfométricos como en cualidades, mientras que Coscarón se apoya más en los últimos. La controversia es el resultado de incluir una nueva serie de datos y reconsiderar los datos anteriores. Puede y de hecho se da un cambio en la estructura de las sinapomorfias que en vez de rechazar la hipótesis original de monofilia de *Ectemnaspis* - *Psilopelmia*, refina los límites de definición de los grupos planteados.

Coscarón (1984, 1987, 1990) ha dado siempre mayor preponderancia al carácter base del cibario, su división en subgrupos se da por las distintas modificaciones que presenta el área basal, y contempla al carácter como una serie binaria de caracteres, mientras que en este tra-

bajo se considera como un solo carácter multiestado.

La fragmentación o no fragmentación de un carácter multiestado en varios caracteres binarios excluyentes entre sí, modifica el contexto. Según el tipo de partición se puede generar un cierto peso sobre una estructura que, al no fragmentarse, no lo tendría; además, son dos marcos de referencia totalmente opuestos, pues la partición binaria excluyente obliga a ver la naturaleza como estructuras binarias, mientras que la posición en este trabajo es que se pueden dar múltiples casos de estructuras multiestado.

Obviamente, la ordenación de estos caracteres multiestado es y deber seguir siendo no aditiva, y evitar en lo posible la optimización, que indica más un problema de reconsideración frente al árbol que una realidad de la naturaleza (ver Hauser y Presch (1991) y Hauser (1992) a favor de los caracteres multiestado como no ordenados; en contra Wilkinson (1992)).

La prueba de permutación por colas ( $ptp < 0,05$ ) indica que para el árbol obtenido aunque se presentan valores bajos de Índice de consistencia e Índice de retención, este es el árbol más adecuado para los datos morfológicos contemplados.

No existen árboles más cortos logrados al azar. Como lo muestra la forma de la curva obtenida, cualquier modificación de los datos genera árboles más largos.

La prueba de  $ptp$  indica que los caracteres a pesar de mostrar gran cantidad de ruido y no delimitar con claridad los grupos, son de hecho informativos, pero con una definición diferente que la expuesta por Goloboff (1991). En lo que puede ser contemplado como una paradoja, el árbol exhibe estructuración cladística, pero dentro del cual existe gran nivel de ruido.

**Taxa a partir de datos morfológicos**

La agrupación expresada a partir de los datos morfológicos refuerza los trabajos anteriores (Coscarón 1990; Miranda 1991; Miranda y Muñoz de Hoyos 1993).

El cladograma muestra, en primer lugar, que los taxa *romanai* y *bicoloratum*, percibidos como grupos, presentan una apropiada definición. Los resultados del análisis de filogenia a partir de datos morfológicos apuntan a su inclusión en la misma unidad jerárquica, aspecto que no está acorde con la evidencia cromosómica.

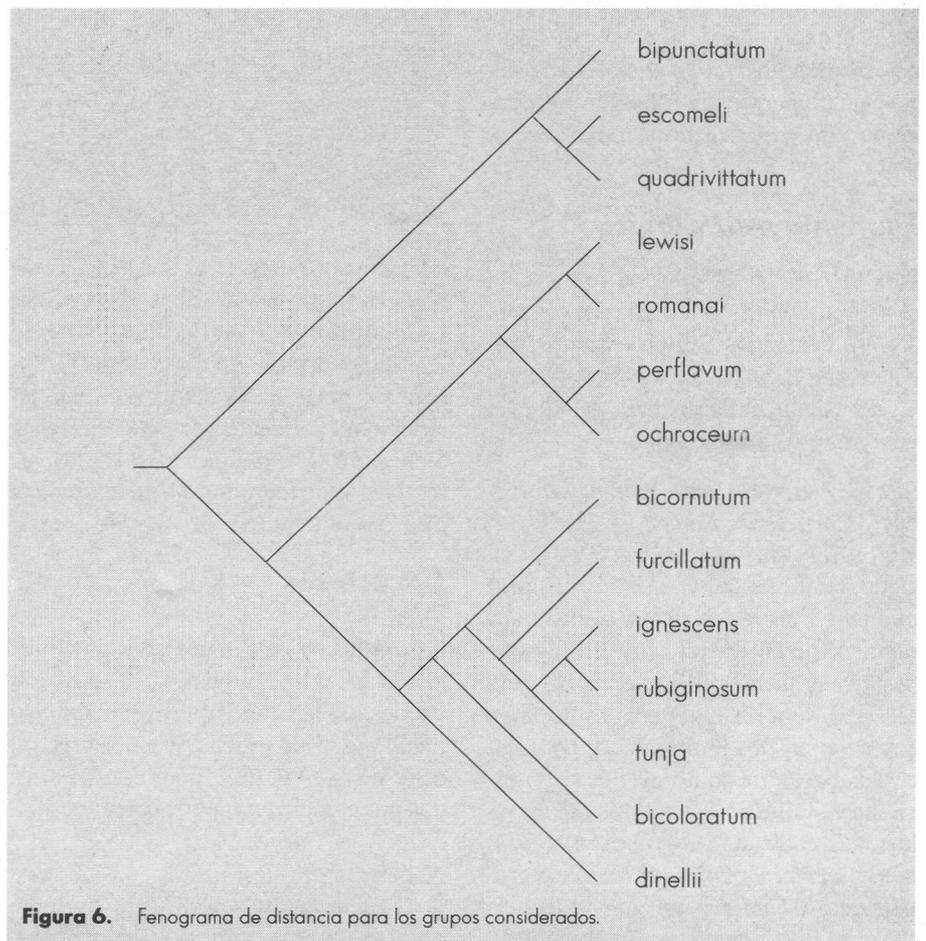
Los grupos *perflavum* y *dinellii* deben ser considerados como no *Ectemnaspis*. Tal posición es preferida a la expuesta por Coscarón (1990), porque aunque son taxa monofiléticos se maximizan las hipótesis de grupo al considerar en forma independiente a *romanai* - *bicoloratum* y no a los cuatro elementos en conjunto. Este aspecto también es notorio al observar los valores del grupo *romanai* - *bicoloratum*, frente a los de los cuatro grupos (Fig. 2-4).

*Dinellii*, representada en este caso por *S. dinellii* - *S. ochraceum* - *S. bipunctatum*, no forma una unidad monofilética

de por sí, como lo es *S. lewisi* - *S. romanai*; *S. bipunctatum*, según los datos, es colocado en un grupo monofilético con *S. escomeli* - *S. quadrivittatum*, lo que indica su pertenencia a *Psilopelmia* y no a *Ectemnaspis*.

Debido a que se presentan algunos vacíos en la información de *S. quadrivittatum*, su posición puede verse alterada al reemplazar los faltantes por su respectivo valor (Platnick et al. 1991).

*Perflavum*, que en este trabajo está caracterizada por una sola especie, se presenta como grupo separado y basal a *romanai* - *bicoloratum*. Esta ramificación de *perflavum* es sustentada igualmente por la evidencia biogeográfica, ya que es un grupo guyano - brasilero, mientras que los otros tres grupos son andinos (Coscarón 1990). Esta disyunción, que puede ser tipo trans-/cis- andina, es coincidente con la presentada por algunas especies de mosquitos (Conn et al. En



**Figura 6.** Fenograma de distancia para los grupos considerados.

prensa) y de aves (Haffer 1969; Simpson y Haffer 1978; Cracraft y Prum 1988).

Las afinidades que originalmente planteaba Crosskey (1987) no se deben ni a similitud ni a relación de parentesco, por lo tanto su clasificación no sería acertada ni desde una base filogenética ni desde una fenética.

Como lo muestra la Figura 6, *Psilopelmia* estaría conformada por *S. bipunctatum*, *S. escomeli* y *S. quadrivittatum*, y a *Ectemnaspis* lo conformarían las especies *S. bicornutum*, *S. furcillatum*, *S. ignescens*, *S. rubiginosum*, *S. tunja*, *S. bicoloratum* y *S. dinellii*. Las otras especies: *S. lewisi*, *S. romanai*, *S. perflavum* y *S. ochraceum* pertenecerían a otra unidad no *Ectemnaspis* ni *Psilopelmia*.

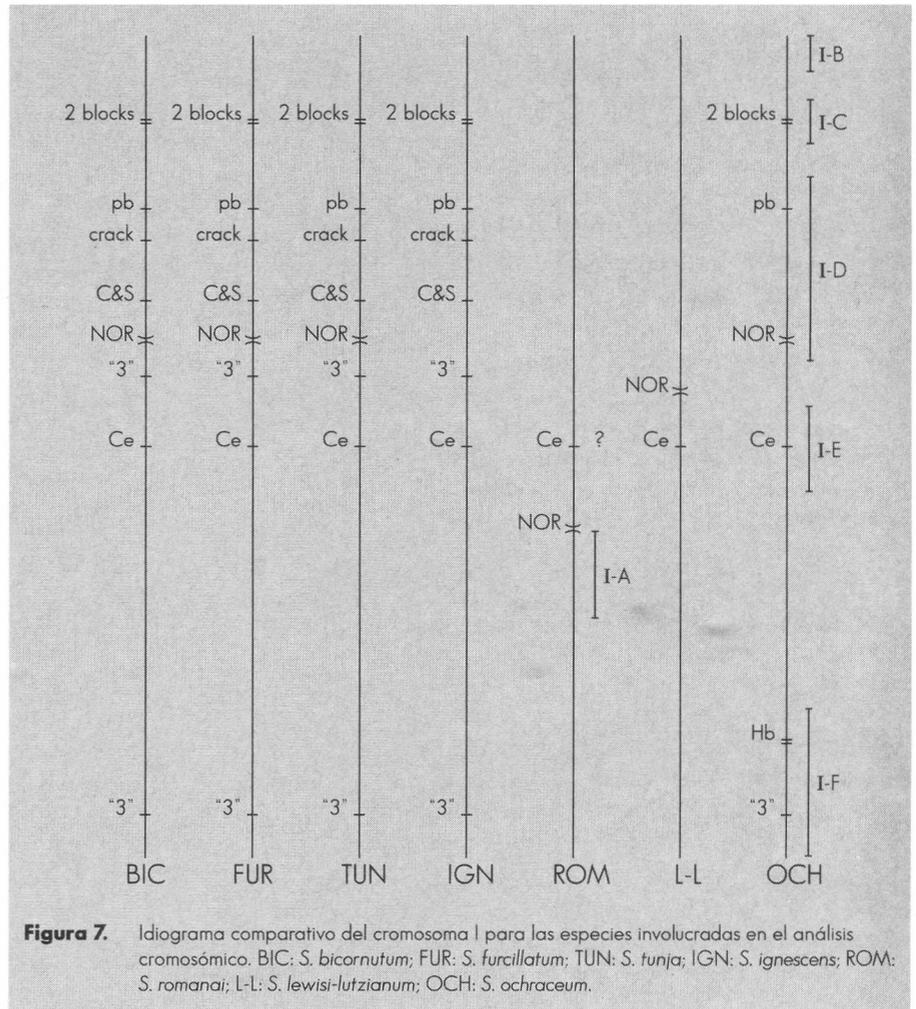
De otro lado, ya que Crosskey sustenta la idea que *perflavum* y *dinellii* están más relacionados a *S. escomeli* que a *S. bicoloratum*, queda la discusión de medir la mayor o menor relación entre especies y Crosskey no ha propuesto ningún parámetro o valor para tal vínculo.

Cualquiera que sea la lectura de la figura, no es posible soportar los límites entre *Ectemnaspis* y *Psilopelmia* de Crosskey (1987). Este aspecto es más fácilmente evidenciable al advertir que dos especies tan ligadas como *S. lewisi* y *S. romanai* son colocadas en grupos diferentes. Así se muestra el riesgo eventual de asimilar los grupos según el criterio del investigador, sin validar los caracteres definitorios y la posible pertenencia a otras unidades.

La mejor interpretación, a la luz de los resultados, es circunscribir el subgénero *Ectemnaspis* al grupo *bicoloratum*, lo cual presenta mayor soporte no sólo con esta serie de datos sino también a partir de los obtenidos por Coscarón (1987) y Coscarón et al. (En prensa). Este taxa es claramente diferenciable de *romanai*, de *Psilopelmia* (*escomeli* - *quadrivittatum* - *bipunctatum*) y de *dinellii* y *perflavum*.

**Descripción cromosómica**

A partir de las fotografías de los complementos cromosómicos se ubicaron los marcadores primarios y secundarios, y posteriormente se comparó la posición



**Figura 7.** Idiograma comparativo del cromosoma I para las especies involucradas en el análisis cromosómico. BIC: *S. bicornutum*; FUR: *S. furcillatum*; TUN: *S. tunja*; IGN: *S. ignescens*; ROM: *S. romanai*; L-L: *S. lewisi-lutzianum*; OCH: *S. ochraceum*.

de los marcadores. Tal cotejo se reproduce en forma de idiograma comparativo, donde se muestran las secuencias compartidas (Fig. 7-9).

Las comparaciones entre las especies anteriormente citadas y las fotografías de los complementos de *S. lewisi-lutzianum* están dadas al nivel de resolución más bajo, debido a la calidad de las fotografías, pero que puede ser considerado como verdadero. Con respecto a *S. ochraceum*, aunque existe una buena fotografía de un complemento, fue necesario localizar en primera instancia los marcadores, para realizar la posterior comparación.

**Filogenia cromosómica**

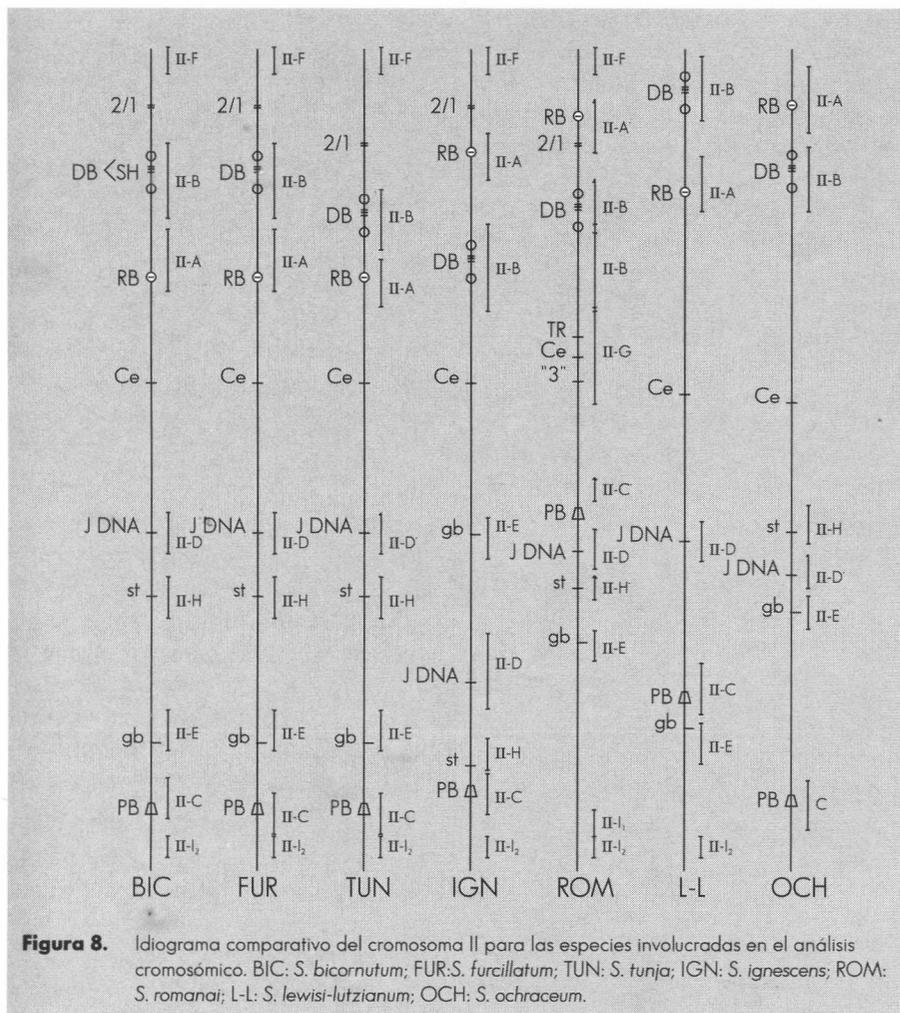
Dados los caracteres de los cromosomas (Fig. 7-9 y Tabla 3), se encuentran seis árboles posibles, cuyo consenso estricto se muestra en la Figura 10. Se muestran

dos grupos claramente definidos: ((*S. bicornutum*, *S. furcillatum*), *S. tunja*) y (*S. ochraceum*, *S. lewisi-lutzianum*); formando una politomía se encuentra *S. ignescens* y basal a este subclado se ubica *S. romanai*.

El grafo señala que los datos cromosómicos no soportan la agrupación morfológica, ya que es necesario incluir dentro de *bicoloratum* a los grupos *dinellii* y *romanai*.

A nivel cromosómico no existe evidencia para todos los subgrupos. Según trabajos anteriores, *bicoloratum* es definido por la homosecuencialidad en el cromosoma I y III, con rearrreglos en el cromosoma II (Miranda 1991; Miranda y Muñoz de Hoyos 1993).

La inexistencia de duplicados para el grupo *dinellii* y las dificultades con la determinación del material de *S. lewisi-lutzianum* imposibilitan establecer las



sinapomorfias cromosómicas para tales subgrupos y clarificar la trifurcación.

Al existir cierto grado de homosecuencialidad en los cromosomas I y III, se puede proponer la hipótesis de que los miembros de *perflavum* o de *Psilopelmia sensu lato* presentan tal carácter; lo que no es predecible con los datos actuales es la extensión de la semejanza, aunque se supone que debe ser mayor entre los miembros de *Ectemnaspis - Psilopelmia* que con otros grupos.

Como lo indica el valor de ptp (<0,1), los datos cromosómicos están menos estructurados que los morfológicos, ya que se obtienen varios árboles (28 = 5,6%) por permutación al azar con igual longitud que el árbol de parsimonia (ptp = 0,056); el menor nivel de estructuración puede obedecer a que existe mayor

nivel de homoplasia, por lo que se tienen permutaciones con igual longitud.

Otra posible explicación a las diferencias de estructuración entre los dos tipos de datos se da por el número de repeticiones. Los datos morfológicos poseen más ítems y caracteres, por lo que puede requerirse mayor número de permutaciones que para los datos cromosómicos con menor número de taxa y caracteres. Sin embargo, tal problema es difícil de abordar por simulación, debido al tiempo requerido para las pruebas de PTP, ya que el tiempo de ejecución se incrementa exponencialmente al aumentar el número de ítems y por lo tanto de caracteres.

Es posible que una comparación banda a banda de las especies involucradas genere otros resultados. Es obvio que poseer todo el material en vivo a la vez es difícil, por simples razones logísticas;

además, tal tipo de examen requiere mapas cromosómicos de mayor definición que la obtenida por tinciones tradicionales como orceina o feulgen.

**Evidencia total: datos morfológicos y cromosómicos en conjunto**

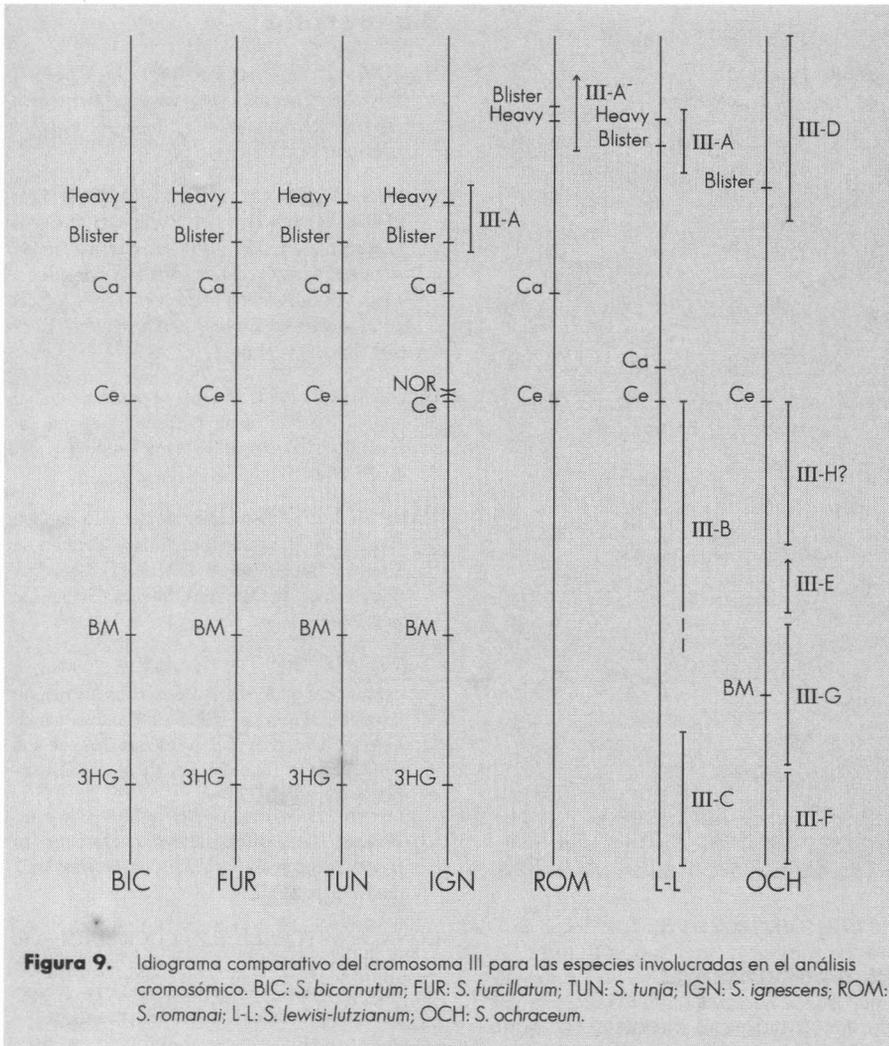
Ya que los datos cromosómicos contradicen los agrupamientos basados en morfología, se unieron los dos tipos de datos para obtener un grafo conjunto.

El árbol de la Figura 11 indica que existe consistencia para la definición del subgrupo *bicoloratum*, el cuál es claramente delimitable. No existen límites definidos para *romanai*, y *S. ochraceum* forma una unidad con *S. lewisi-lutzianum*, la cual no es monofilética con *S. romanai*.

Debido a la contraposición entre los dos tipos de datos, se puede concebir que se presenta una taza diferencial de ruido sobre cada tipo de carácter, que resulta en distintos niveles de homoplasia en los caracteres, pero no es evidenciable cuál es la fuente que posee menos ruido o cuál es la fuente más exacta y precisa para la reconstrucción de la filogenia.

Dentro de la literatura reciente se pueden encontrar casos de total incongruencia entre dos tipos de caracteres (Shaffer et al. 1991), hasta casi una total congruencia (Vane-Wright et al. 1992; Brown et al. 1994). En ninguno de los dos casos anteriores se puede hablar de congruencia total como indicativo de mejor y la incongruencia como indicativo de peor. Distintas fuentes de datos relatan distintas historias, y éstas a su vez pueden ser o no congruentes entre sí. Es evidente que no existe la fuente ideal de información, o que de existir no se poseen las herramientas para decidir cuál de ellas es, de hecho se duda de la existencia de tal mecanismo de decisión (Kluge y Wolf 1993).

Como lo indica el valor de ptp (<0,05), el nivel de estructuración de las dos fuentes de datos es mayor que el de los datos cromosómicos e igual al de los datos morfológicos. Este fenómeno es esperable, ya que es un número relativamente



**Figura 9.** Idiograma comparativo del cromosoma III para las especies involucradas en el análisis cromosómico. BIC: *S. bicornutum*; FUR: *S. furcillatum*; TUN: *S. tunja*; IGN: *S. ignescens*; ROM: *S. romanai*; L-L: *S. lewisi-lutzianum*; OCH: *S. ochraceum*.

pequeño de items y grande de caracteres, donde se espera que exista menos distorsión por cualquier cambio introducido.

### Nombres

El reto de este trabajo es determinar no sólo la pertenencia de las distintas especies a un subgénero dado sino también proponer la situación denominativa en que queda el grupo.

Como lo indican los resultados (Fig. 2-11), se plantean al menos cinco unidades: *romanai*, *bicoloratum*, *dinellii*, *perflavum* y *Psilopelmia*.

Para hacer coherente la estructura nominativa con la filogenia, el antes denominado subgrupo *bicoloratum* conformaría el subgénero *Ectemnaspis*, este grupo es definible tanto morfológica como citológicamente (Coscarón 1984, 1990; Miran-

da 1991; Miranda y Muñoz de Hoyos 1993).

El grupo hermano de *bicoloratum* es *romanai*, que debe ser reanalizado, ya que la evidencia cromosómica indica que quizá debe contener algunos elementos de *dinellii*. Este item podría ser incluido en *Ectemnaspis* según los datos morfológicos, pero no existe respaldo para tal idea al involucrar los datos cromosómicos solos o junto a los datos morfológicos.

Al convertir a *bicoloratum* en el subgénero *Ectemnaspis*, los subgrupos *romanai*, *dinellii* y *perflavum* adquieren rango subgenérico, y *Psilopelmia* se conserva como subgénero.

La designación de grupo hermano para *Ectemnaspis - Psilopelmia sensu lato* es materia de discusión, la falta de material de *S. oviedo* - *S. rivasi* obliga en pri-

mera instancia a mantener a *oviedo* como tal. No se descarta que en el futuro los dos especies sean sinonimizadas e incluidas en *Chirostilbia* o quizá *Simulium*.

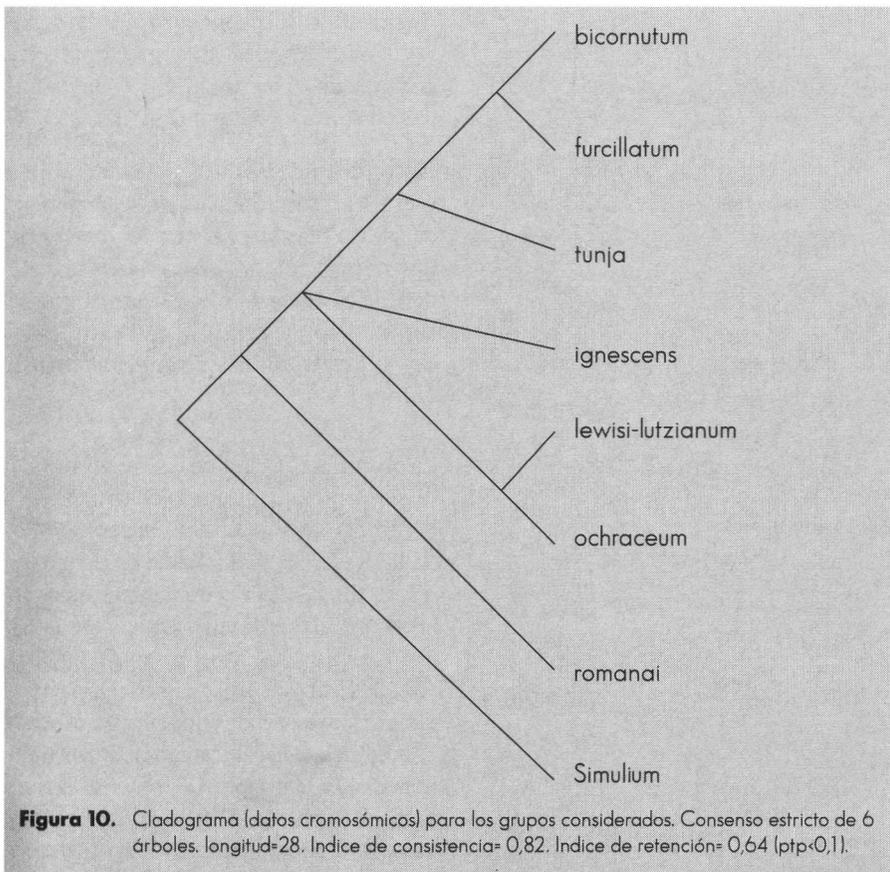
El nombre de *oviedo* puede mantenerse si esto es necesario, pero no se recomienda su uso por dos razones, la primera de tipo nomenclatural, ya que no es clara la definición de grupo y la segunda que se supone una incierta afinidad entre *oviedo* y *Ectemnaspis - Psilopelmia sensu lato*.

La propuesta de cambio de categoría puede ser contemplada como un aumento en las dificultades de la familia, pero a la luz de la evidencia acumulada, es dar coherencia filogenética y nomenclatural a un hecho que se ponía en evidencia desde los trabajos de Coscarón y Wygodzinsky (1972). Esta reorganización de la nomenclatura, basada en la filogenia, se advierte igualmente en el trabajo de Py-Daniel (1990), quien propone, entre otras cosas, elevar a género a *Simulium sensu stricto* que automáticamente elevaría a género a todos los actuales subgéneros y que además implicaría la misma posición dentro de la jerarquía linneana para los grupos que plantea Coscarón (1987).

### Perspectivas

Aunque el presente trabajo clarifica muchos de los problemas de nominación a nivel de *Ectemnaspis/Psilopelmia*, quedan muchos dilemas por resolver. Existe un dominio específico con respecto a *S. romanai* - *S. lewisi* y *S. lutzianum* que debe ser esclarecido desde la doble perspectiva morfológica y cromosomas, cubriendo todo el rango de distribución de las especies para evaluar no sólo los extremos, sino también las áreas de simpatria. De otro lado, está por evaluar dentro de *S. oviedo* - *S. rivasi* la validez de estas dos especies y su posición supraespecífica.

Debido a los planteamientos de Py-Daniel (1990), es posible que se haga necesario reconsiderar las jerarquías de subfamilia y tribu dentro de la familia, además de establecer si es necesario elevar a género los actuales subgéneros.



Se han sugerido, igualmente, relaciones entre subgéneros neotropicales y africanos (Crosskey 1990); tal escenario se debe evaluar sobre la filogenia entre subgéneros que clarifique la posición de los grupos en el neotrópico frente a Australia y Africa.

Ante lo anterior es obvio que aunque se resuelva un problema quedan a su vez muchos interrogantes por contestar. La sistemática de simúlidos es un campo sugestivo como modelo de investigación, que trasciende los linderos de lo nomenclativo y se adentra en lo biogeográfico, ecológico y de asociación. Es claro que más adelante las hipótesis de parentesco permitirán realizar estudios de biodiversidad, al contraponer al cladograma las características ecológicas de estos organismos dentro de la reciente visión de la ecología histórica (Brooks y McLennan 1991), además de permitir análisis coevolutivos, cuando se conozca la biología de los patógenos y la sistemática de esta asociación.

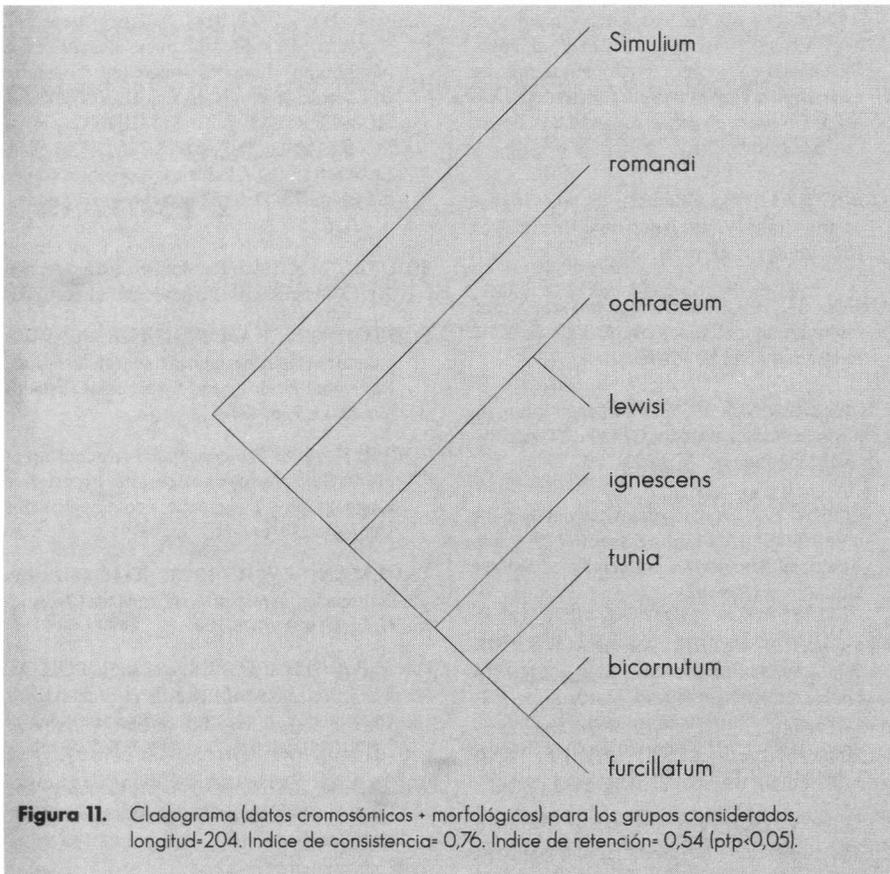
### Agradecimientos

Los autores desean expresar sus sentimientos de gratitud al Dr. Sixto Coscarón, quien permitió el acceso a la colección del Museo de La Plata durante la pasantía del primer autor, y además accedió al uso de información aún no publicada. Al Dr. A.J. Shelley, quien facilitó copias de los mapas cromosómicos de *S. lutzianum-lewisi*, así como una versión de su trabajo sobre simúlidos del Ecuador. El Dr. M. Dallwitz facilitó una copia del programa DELTA. La bióloga Libia Mireya Hernández contribuyó con sus comentarios en la elaboración del manuscrito, en el acceso al programa RANDOM CLADISTICS y en la conversión a formato digital de las gráficas originales realizadas por Freddy Castellanos.

Este trabajo ha sido financiado por COLCIENCIAS dentro del proyecto «Estudio sistemático de los simúlidos de Colombia: transecto Bogotá - Honda.» (Proyecto 1101-05-037-92).

### Bibliografía

- BROOKS D.R.; McLENNAN, D.A. 1991. Phylogeny, ecology, and behavior: a research program in comparative biology. University of Chicago Press, Chicago.
- BROWN, J.M.; PELLMYR, O.; THOMPSON, J.N.; HARRISON, R.G. 1994. Phylogeny of *Greya* (Lepidoptera: Prodoxidae), based on nucleotide sequence variation in mitochondrial cytochrome oxidase I and II: Congruence with morphological data. *Molecular Biology and Evolution* (Estados Unidos) v. 11 no. 1, p.128-141.
- BRYANT, H.N. 1992. The role of permutation tail probability test in phylogenetic systematics. *Systematic Zoology* (Estados Unidos) v. 41, p.258-263.
- CAMPOS, J. 1989. Estudio citológico de *Simulium furcillatum* (Diptera: Simuliidae). Páramo de Chisacá. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. (Trabajo de grado de Biólogo).
- ; MUÑOZ DE HOYOS, P. 1990. Los cromosomas politénicos de *Simulium furcillatum* (Diptera: Simuliidae) Chisacá, Cundinamarca, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* (Colombia) v. 17, p.715-723.
- CHAPPILL, J. A. 1989. Quantitative characters in phylogenetic analysis. *Cladistics* (Estados Unidos) v. 5, p. 217-234.
- CONN, J.; MITCHELL, S.E.; COCKBURN, A.F. Phylogeographic assemblages and genetic lineages in a neotropical malaria vector. *Evolution* (Estados Unidos) (En prensa).
- COSCARON, S. 1984. Revisión del género *Simulium* (*Ectemnaspis*) Enderlein (Simuliidae: Diptera: Insecta). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* (Argentina) v. 43, p.283-325.
- , 1987. El género *Simulium* Latreille en la región neotropical: Análisis de los grupos supraespecíficos, especies que lo integran y distribución geográfica (Simuliidae: Diptera). Museo Paraense Emilio Goeldi, Belem, (Brasil).
- , 1990. Taxonomía y distribución del subgénero *Simulium* (*Ectemnaspis*) Enderlein (Simuliidae, Diptera, Insecta). *IHERINGIA. Servicio de Zoología Porto Alegre* (Brasil) no. 70, p. 109-170.
- ; WYGODZINSKY, P. 1972. Notas sobre simúlidos neotropicales III. Sobre tres especies de jejenes con hembras de color claro, del SE del Paraguay y del NE de la Argentina. *Revista del Museo de La Plata. Sección Zoología* (Argentina) no. 11, p. 209-231.
- ; IBÁÑEZ-BERNAL, S.; COSCARON-ARIAS, C. Revisión del subgénero *Simulium* (*Psilopelmia*) Enderlein en la región neotropical y análisis cladístico de las especies (Diptera: Simuliidae). (En prensa).



**Figura 11.** Cladograma (datos cromosómicos + morfológicos) para los grupos considerados. longitud=204. Índice de consistencia= 0,76. Índice de retención= 0,54 (ptp<0,05).

CRACRAFT, J.; PRUM, R.O. 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution* (Estados Unidos) v. 42, p. 603-620.

CRAW, R. 1992. Margins of cladistics: identity, difference and place in the emergence of phylogenetics systematics 1864-1975. En: P. GRIFFITHS (Ed.). *Essays on the Philosophy of Biology*. Kluger, Dordrecht, The Netherlands. p. 65-107.

CROSSKEY, R. 1987. An annotated checklist of the world black flies (Diptera: Simuliidae). En: K.C. KIM; R.W. MERRITT (Eds). *Black flies: ecology, population management and annotated word list*. The Pennsylvania State University Press, London. p. 425-520.

----- 1990. *The natural history of black flies*. John Wiley & Sons, London.

DALLWITZ, M.J. 1980. A general system for coding taxonomic descriptions. *Taxon* (Estados Unidos) v. 29, p. 41-46.

-----; PAINE, T.A.; ZURCHER, E.J. 1993. *User's Guide to the DELTA Systematicem*. A general system for processing taxonomic descriptions. Edition 4.01. Division of Entomology. CSIRO, Canberra.

DUQUE, S. 1980. *Estudio citogenético de Simulium ignescens* Roubaud 1906. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. (Trabajo de grado de Biólogo).

DUQUE, S.; MUÑOZ DE HOYOS P.; ROTHFELS, K. 1988. The polytene chromosomes of *Simulium (Ectemnaspis) ignescens* Roubaud and the related species *Simulium* «C», both from Colombia. *Canadian Journal of Zoology* (Canadá) v. 66, p. 300-309.

FAITH, D. P. 1991. Cladistic permutation test for monophyly and non-monophyly. *Systematic Zoology* (Estados Unidos) v. 40, p. 366-375.

-----; CRANSTON, P.S. 1991. Could a cladogram this short have arisen by change alone?: on permutation tests for cladistic structure. *Cladistics* (Estados Unidos) v. 7, p. 1-28.

-----; ----- 1992. Probability, Parsimony and Popper. *Systematic Zoology* (Estados Unidos) v. 41, p. 252-257.

FARRIS, J.S. 1988. Hennig86, version 1.5 Manual de usuario. 12p.

----- 1991. Excess homoplasy ratios. *Cladistics* (Estados Unidos) v. 7, p. 81-91.

FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* (Estados Unidos) v. 39, p. 783-791.

----- 1988. PHYLIP, version 3.1. Phylogenetic Inference Package. (Paquete distribuido por el autor).

FELSENSTEIN, J.; KISHINO, H. 1993. Is there something wrong with the bootstrap? A reply to Hillis and Bull. *Systematic Zoology* (Estados Unidos) v. 42, p. 193-200.

GOLOBOFF, P. 1991. Homoplasy and the choice among cladograms. *Cladistics* (Estados Unidos) v. 7, p. 251-232.

GOWER, J. C. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* (Estados Unidos) v. 27, p. 857-871.

HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* (Estados Unidos) v. 165, p. 131-137.

HALL, B.K. (Ed.) 1994. *Homology. The hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, San Diego, California.

HAUSER, D.L. 1992. Similarity, falsification and character state order. A reply to Wilkinson. *Cladistics* (Estados Unidos) v. 8, p. 339-344.

-----; PRESCH, W. 1991. The effect of ordered characters on phylogenetic reconstruction. *Cladistics* (Estados Unidos) v. 7, p. 243-265.

HENNIG, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. EUDEBA.

HILLIS, D.M.; BULL, J.J. 1993. An empirical test of bootstrapping as a measure of assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic Zoology* (Estados Unidos) v. 42, p. 182-192.

HULL, D.L. 1976. Are species really individuals? *Systematic Zoology* (Estados Unidos) v. 25, p. 174-191.

INGLIS, W.G. 1991. Characters: the central mystery of taxonomy and systematics. *Biological Journal of the Linnean Society* (Inglaterra) v. 44, p. 121-139.

KÄLLERSJÖ, M.; FARRIS, J.S.; KLUGE, A.G.; BULT, C. 1992. Skewness and permutation. *Cladistics* (Estados Unidos) v. 8, p. 275-287.

KLUGE, A.G.; FARRIS, J.S. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology* (Estados Unidos) v. 18, p. 1-32.

-----; WOLF, A.J. 1993. Cladistics: What's in a word?. *Cladistics* (Estados Unidos) v. 9, p. 183-199.

MILLEST, A.L. 1989. *The Simulium ochraceum and S. metallicum species complexes in México: Identification, distribution and relation to onchocerciasis*. University of Southampton. U.K. (Tesis Doctoral).

----- 1992. Identification of members of the *Simulium ochraceum* species complex in the three onchocerciasis foci in Mexico. *Medical and Veterinary Entomology* v. 6, p. 23-28.

MIRANDA, D.R. 1991. Posibles implicaciones filogenéticas de algunas especies del género *Simulium* subgénero *Ectemnaspis*. En la sabana de Bogotá. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá. (Trabajo de grado de Biólogo).

- MIRANDA, D.R.; MUÑOZ DE HOYOS, P. 1993. Relaciones filogenéticas del género *Simulium* subgénero *Ectemnaspis* subgrupo *bicoloratum*. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales (Colombia) v. 18, p. 571-577.
- ; -----, 1996. Historical perspective to *Simulium* (*Ectemnaspis*) and *S. (Psilopelmia)* limits. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales (Colombia) (En prensa)
- NELSON, G. 1994. Homology and Systematics. En: B.K. HALL (Ed.). Homology. The hierarchical basis of comparative biology. Academic Press, San Diego, California. p. 101-149.
- PAPAVERO, N.; LLORENTE, J. 1992. El uso equívoco del concepto género en sistemática filogenética. Publicaciones Especiales del Museo de Zoología de la Universidad Nacional Autónoma de México (México) v. 5, p. 31-37.
- ; -----; ABE, J.M. 1993. Carácter, estado de un carácter. En: N. PAPAVERO; J. LLORENTE (Org.). Principia Taxonomica. Universidad Nacional Autónoma de México (México).
- PARTRIDGE, T.R.; DALLWITZ, M. J.; WATSON, L. 1993. A primer for the DELTA System. Edition. 3.0. Division of Entomology, CSIRO, Canberra.
- PLATNICK, N.I.; GRISWOLD, C.E.; CODDINGTON, J.A. 1991. On missing entries in cladistic analysis. Cladistics (Estados Unidos) v. 7, p. 337-343.
- PY-DANIEL, V. 1990. Revisao da tribo Prosimuliini seg. Crosskey (Diptera, Culicomorpha, Simuliidae) nas regiones zoogeograficas nearctica e neotropical (larvas e pupas). Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, Manaus, Brasil. (Tesis doctoral).
- RODRIGO, A.G. 1993. Calibrating the bootstrap test of monophyly. International Journal of Parasitology v. 23, p. 507-514.
- ROHLF, F.J. 1992. Numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 1.70. Exeter Software, New York.
- SANDERSON, M.J. 1989. Confidence limits on phylogenies: the bootstrap revisited. Cladistics (Estados Unidos) v. 5, p. 113-129.
- SAWYER, I. 1991. A comparison techniques in the identification os sibling species of South American Simuliidae. University of Salford U.K.. (Tesis Doctoral).
- SHAFFER, H.B.; CLARK, J.M.; KRAUS, F. 1991. When molecules and morphology clash: A phylogenetic analysis of North American ambystomatid salamanders (Caudata: Ambystomatidae). Systematic Zoology (Estados Unidos) v. 40, p. 284-303.
- SHELLEY, A.J.; ARZUBEM.; COUCH, C.A. 1989. The Simuliidae (Diptera) of the Santiago onchocerciasis focus of Ecuador. Bulletin of the British Museum of Natural History (Inglaterra) v. 58, p. 79-130.
- SIEBERT, D.J. 1992. Tree statistics; trees and 'confidence'; consensus trees; alternatives to parsimony; character weighting; character conflict and its resolution. En: P.L. FOREY; C.J. HUMPHRIES; I.J. KITCHING; R.W. SCOTLAND; D.J. SIEBERT; D.M. WILLIAMS (Eds.). Cladistics: A practical course in Systematics. Oxford University Press, London. p. 72-88.
- SIDDALL, M.E. 1995. Random cladistics versión 2.1.1. (Obtenible via ftp desde zoo.toronto.edu)
- SIMPSON, B.B.; HAFFER, J. 1978. Speciation patterns in the Amazonian forest biota. Annual Review of Ecology and Systematics (Estados Unidos) v. 9, p. 497-518.
- SOBER, E. 1988. The conceptual relationship of cladistics phylogenetics and vicariance biogeography. Systematic Zoology (Estados Unidos) v. 30, p. 1-11.
- TRUEMAN, J.W.H. 1993. Randomization confounded: A response to Carpenter. Cladistics (E.U.A.) v. 9 p.101-109.
- VANE-WRIGHT, R.I.; SCHULZ, S.; BOPPRE, M. The cladistics of *Amauris* butterflies: Congruence, consensus and total evidence. Cladistics (Estados Unidos) v. 8, p. 125-138.
- WILEY, E.O. 1981. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley and Sons, New York.
- WILKINSON, M. 1992. Ordered versus unordered characters. Cladistics (Estados Unidos) v. 8, p. 375-385.