

## Filogenia de los grupos de especies de *Holopothrips* y grupos cercanos (Phlaeothripidae: Tubulifera: Thysanoptera).

**Axel P. Retana-Salazar 1, 2**

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

2. Escuela de Nutrición, Facultad de Medicina, Ciudad de la Investigación, Universidad de Costa Rica 2060. [axel.retana@ucr.ac.cr](mailto:axel.retana@ucr.ac.cr)/[apretana@gmail.com](mailto:apretana@gmail.com)

urn:lsid:zoobank.org:pub:37E0505E-A33F-44A8-9BDA-0E847A4CB5D6

**Resumen.** En este trabajo se exponen los resultados de un análisis formal de filogenia efectuado con una matriz de 25 caracteres morfológicos y 38 taxa. La resolución no permite ubicar los parentescos de todas las especies de forma dicotómica, pero sí permite la determinación de los grupos naturales dentro del linaje *Holopothrips*. Se incluyen dos géneros cercanos *Jersonithrips* Retana-Salazar & Nishida 2007 y *Johansenthrips* Retana-Salazar & Soto-Rodríguez 2008. Se utilizó el criterio de grupo externo valorado desde el supuesto de que *Liothrips* Uzel 1895 presenta caracteres conservados y se utilizó un modelo hipotético fundamentado en este género y los géneros vecinos antes mencionados. Se obtuvieron cinco topologías igualmente probables con similares valores de sus estadísticos (CI=0,55, RI=0,73, L=78). La topología que se escoge es la que presentó la mínima entropía y máxima parsimonia que en forma extensiva es ((sp.n., *tillandsiae*), *Jersonithrips*, *Johansenthrips*) + (((*ananasi* + (*oaxacensis*, *ferrisi*)) + ((*conducans*) + ((*jaboticabeae*, *mariae*, *affinis*, *omercooperi*) + ((*stannardi*, sp.n. CR2, *tenuis*, sp.n. CR3, *inversus*, *hambletoni*, *pennatus*, *erianthi*, *orites*, *elongatus*) + ((*graminis*, *urinator*) *permagnus*, *seini*)), (*paulus*, *hilaris*, *tupi* (sp.n. Perú, *porrosati*)), (*carolinae*, sp.n. CR1, *fulvus*), *inquilinus*, *signatus*, *balteatus*, *pictus*))))), CI=0,55, RI=0,73, L=78. Se presenta una clave para los grupos naturales fundamentada en resultados de la filogenia. Cinco de las sinonimias propuestas en la literatura se justifican con los resultados obtenidos, sin embargo, la sinonimia del linaje *conducans* considerado solo con esta especie indica que el género *Phrasterothrips* Priesner 1921 debe reconsiderarse. La consideración de algunos taxónomos alfa acerca de que no es posible determinar grupos naturales de especies dentro de *Holopothrips* es solo un artificio de no utilizar modernas herramientas de análisis taxonómico. En grupos complejos de alta homoplasia no es conveniente tomar decisiones que afecten la clasificación sin los debidos análisis formales de filogenia u otras herramientas debido al error que esto puede inducir y los problemas que pueden causar estas decisiones en la clasificación formal. La taxonomía moderna necesita más que el uso de un microscopio en una colección.

**Palabras clave.** *Holopothrips*, *Jersonithrips*, *Johansenthrips*, grupos de especies, polaridad de los caracteres, ancestro hipotético

**Phylogeny of groups of species of *Holopothrips* and nearby groups (Phlaeothripidae: Tubulifera: Thysanoptera).**

**Abstract.** In this paper we present the results of a formal analysis of phylogeny carried out with an array of 25 morphological characters and 38 taxa. The resolution does not allow to locate the relatives of all the species of dichotomous form, but it allows the determination of the natural groups within the *Holopothrips* lineage. We included the two external genres *Jersonithrips* Retana-Salazar & Nishida 2007 and *Johansenthrips* Retana-Salazar & Soto-Rodríguez 2008. The

external group criterion was used, assessed from the assumption that *Liothrips* Uzel 1895 presents conserved characters and a hypothetical model based In this genus and the neighboring genera mentioned above. Five similarly probable topologies were obtained with similar values of their statistics (CI = 0.55, RI = 0.73, L = 78). The topology that is chosen is the one that presented the minimum entropy and maximum parsimony that in extensive form is ((sp.n., *tillandsiae*), *Jersonithrips*, *Johansenthrips*) + (((*ananasi* + (*oaxacensis*, *ferrisi*)) + ((*conducans*) + ((*jaboticabaeae*, *mariae*, *affinis*, *omercooperi*) + ((*stannardi*, sp.n. CR2, *tenuis*, sp.n. CR3, *inversus*, *hambletoni*, *pennatus*, *erianthi*, *orites*, *elongatus*) + ((*graminis*, *urinator*) *permagnus*, *seini*)), (*paulus*, *hilaris*, *tupi* (sp.n. Perú, *porrosati*)), (*carolinae*, sp.n. CR1, *fulvus*), *inquilinus*, *signatus*, *balteatus*, *pictus*))))), CI=0,55, RI=0,73, L=78. Is presented a key for natural groups based on results of phylogeny. Five of the synonyms proposed in the literature are justified with the results obtained, however, the synonymy of the lineage *conducans* considered only with this species indicates that the genus *Phrasterothrips* Priesner 1921 should be reconsidered. The consideration of some alpha taxonomists that it is not possible to determine natural groups of species within *Holopothrips* is only an artifice of not using modern tools of taxonomic analysis. In complex groups of high homoplasy? it is not advisable to make decisions that affect the classification without the necessary formal analyzes of phylogeny or other tools due to the error that this can induce and the problems that can cause these decisions in the formal classification. Modern taxonomy needs more than the use of a microscope in a collection.

**Key words.** *Holopothrips*, *Jersonithrips*, *Johansenthrips*, species groups, polarity of characters, hypothetical ancestor.

## INTRODUCCIÓN

Definimos la clasificación como la actividad que se dedica a agrupar entidades o fenómenos y darles nombre a estos agrupamientos (Wiley 1979). El nombre que se le da un grupo y el listado de los grupos formales se hallan claramente relacionados con la metodología de agrupamiento utilizada. De esta forma, la clasificación clásica obedece a criterios fundamentados en las observaciones de largas colecciones de especímenes y de los criterios formados por los taxónomos como resultado de estas observaciones. Las mismas establecen grupos que no son necesariamente naturales.

Para autores como Mound & Marullo (1996) la sistemática se refiere a las relaciones evolutivas definidas por similitudes morfológicas que permiten la percepción de estas relaciones, mientras que los niveles de clasificación se fundamentan en las diferencias morfológicas observadas en un grupo. En estos casos los análisis de filogenia formales (cladística) intenta encontrar alguna congruencia entre la sistemática y la clasificación. Sin embargo, los resultados de los análisis cladísticos deben ser repetibles, esto depende de una metodología clara y detallada, Retana-Salazar (2012) analiza los datos y matrices de varios análisis filogenéticos efectuados con caracteres morfológicos en diferentes grupos dentro de Thysanoptera y concluye que la mayor parte de ellos carecen de la información técnica para ser repetidos y los análisis de las respectivas matrices con modernos procesos de reconstrucción filogenética no producen los mismos resultados. Al respecto, Bhatti (1993) considera que en algunos casos no hay filogenias publicadas sino el esquema de las ideas de algunos taxónomos.

Esto complica seriamente la clasificación dentro de Thysanoptera. Recientes análisis de filogenia efectuados con datos moleculares presentan resultados que son de difícil congruencia con los caracteres morfológicos y de la biología de los grupos. Kjer

y colaboradores (2016) analizan que en numerosos estudios se ha observado que los datos de filogenias moleculares en ausencia de datos morfológicos no son conducentes a buenos resultados, este es el caso de las filogenias de insectos presentadas por Wheeler basadas solo en datos moleculares donde la ausencia de datos morfológicos condujo estos resultados a filogenias no resueltas y con asociaciones no plausibles. Esto mismo sucede con estos análisis moleculares de Thysanoptera que no han logrado mostrar resoluciones importantes en relación con las posibles relaciones filogenéticas de los grupos y el establecimiento de grupos naturales en la clasificación.

La clasificación formal debe ser jerárquica y la mayor parte de los sistématas han trabajado dentro del marco de la jerarquía linneana donde se establecen géneros, familias y reinos entre otras categorías. Por otra parte, existe un consenso acerca de que la clasificación formal debe ser natural, es decir conformada por grupos naturales. Aunque algunos autores debaten acerca de que se debe considerar un grupo natural la teoría cladística es clara en este punto, donde los grupos naturales son aquellos que son monofiléticos y en consecuencia una clasificación formal debe contener en la medida de lo posible grupos monofiléticos (Forey 1994).

Los seguidores de la escuela de la sistemática evolucionista (eclectica) no hay claridad en la definición de los grupos naturales. Los taxónomos evolucionistas reconocen dos clases de relaciones para la clasificación que son las genéticas y genealógicas en este caso la topología filogenética debe ser leída dentro del marco de la clasificación escrita (Forey 1994). Otros autores han propuesto que el resultado de los análisis de filogenia (cladograma) y la clasificación formal deben ser imágenes especulares entre ellas (Bock 1974).

Estos taxónomos aceptan la existencia de grupos en los cuales no hay caracteres diferenciales del grupo, lo que se estima que no constituye un grupo sino hay caracteres que lo definan con claridad, mantener estos grupos no tiene sentido desde un punto de vista cladístico y mantenerlos en la clasificación obedece a un concepto tradicional de la clasificación (Forey 1994).

Dentro de Thysanoptera hay intentos formales de filogenias utilizando caracteres morfológicos que se pueden analizar con los resultados de las filogenias moleculares (Buckman et al. 2012), siempre y cuando haya grupos similares en ambas filogenias. En este sentido algunos autores han acompañado sus trabajos taxonómicos con análisis formales de matrices de caracteres lo que ha conducido a proponer cambios en la sistemática del grupo (Retana-Salazar 2000, Retana-Salazar & Soto-Rodríguez 2001, Retana-Salazar & Soto-Rodríguez 2007, Retana-Salazar 2007, Retana-Salazar 2009) mientras que en otros casos se han acompañado los trabajos de análisis que permiten obtener una representación de un árbol filogenético del grupo (Johansen 1986, Johansen 1987, Johansen et al. 2005).

En este trabajo se presenta un primer análisis filogenético formal de los grupos de especies dentro del género *Holopothrips* Hood 1914 y su relación con grupos de especies cercanas de otros géneros como *Johansenthrips* Retana-Salazar & Soto-Rodríguez 2008 y *Jersonithrips* Retana-Salazar & Nishida 2007.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Reconstrucción filogenética.** Para la reconstrucción filogenética se utilizó el programa PAUP 3.1.1 (de David L. Swofford), MacClade 4.03 para explorar los cambios de los caracteres y EntroPhyl (Retana-Salazar 2006) para determinar los análisis de filogenia. La matriz de datos fue analizada utilizando agrupamientos de menor entropía en equipo de cómputo Macintosh. El programa MacClade 4.03 fue utilizado en el análisis evolutivo de los caracteres. EntroPhyl (de Said A. Retana-Salazar) fue utilizado para estimar el arreglo de menor entropía de las topologías óptimas y subóptimas obtenidas en el análisis, utilizando el algoritmo propuesto por Brooks & Wiley (1986). Se efectuó un análisis de máxima parsimonia para lo que se utilizó la búsqueda heurística en la modalidad de tree bisection-reconnection (TBR) algoritmo de cambios (swapping algorithm). El análisis utilizando branch and bound o búsqueda exhaustiva fueron eliminados debido a las dimensiones de la matriz de datos. Con el fin de maximizar la eficiencia de la búsqueda fueron utilizadas al menos cinco réplicas por el método de random taxón addition para cada búsqueda. Este procedimiento maximiza la probabilidad de descubrir la mayor parte o la totalidad de las islas de cladogramas de mayor parsimonia. (Maddison 1991, Page 1993, Rice et al. 1997).

**Determinación de la polaridad.** La polaridad establece el estado plesiotípico de los caracteres Swofford (1990) para poder definir los estados derivados de un carácter. La polarización de los caracteres se hace mediante el uso de comparación con un grupo externo, que en algunos casos se ha sugerido que el modelo de *Liothrips* es el más cercano a la condición ancestral (Morris et al. 1999). Esto puede ser de utilidad para los caracteres de los modernos Phlaeothripinae, pero varían mucho estos caracteres cuando se analiza la evidencia fósil, otro aspecto es la polarización directa por observación del desarrollo ontogenético y por comparación con modelos. En Thysanoptera el uso de modelos hipotéticos puede ser de utilidad debido a la alta variabilidad de los caracteres y la imposibilidad de determinar secuencias claras de variación de los estados de carácter. En estudios anteriores se ha definido como el uso de modelos de ancestros hipotéticos resuelven con tanta precisión como lo hacen los grupos externos (Retana-Salazar 2007), por esto en este trabajo se utiliza como factor de comparación un modelo hipotético de estados de carácter plesiotípicos definidos a través de la observación de fósiles, diferentes estados de desarrollo y la comparación con el modelo de los *Liothrips* (Morris et al. 1999).

**Caracteres utilizados.** Los caracteres de la matriz de datos (apéndice 1) se evalúan en función de sus atributos o estados de carácter diferenciables, se han considerado como caracteres desordenados para no asumir tendencias evolutivas dentro del grupo, algunos se han codificado como caracteres binarios y otros como caracteres multiestado. Los caracteres fueron analizados utilizando los valores de  $c_i$  y  $r_i$  individuales de cada uno de los caracteres.

**Material revisado.** Se revisó el material de la colección de Thysanoptera de la Universidad de Costa Rica, como de la Colección del IBUNAM, UNAM, México, material de la colección de Thysanoptera de la Universidad Autónoma de Nayarit (UAN) y del Centro de Sanidad Vegetal de la Habana, Cuba. Se revisaron especímenes

de *Liothrips* y *Pseudophilothrips* para establecer la polaridad, se revisó el material fósil de la Colección de Museo Geominero de Madrid referente a los fósiles del Mioceno Español. Además, se revisó material de estas colecciones identificado como *Holopothrips*, así como los holotipos y paratipos de *Jersonithrips galligena* Retana-Salazar & Nishida 2007 y *Johansenthrips galligena* Retana-Salazar & Soto-Rodríguez 2008, paratipos de *Liothrips ludwigi* Zamar, Hernández, Retana-Salazar & Soto-Rodríguez 2013, así como material de *Holopothrips oaxacensis* Johansen 1986, *Holopothrips porrosati* Mound & Marullo 1996 y *Holopothrips tillandsiae* Mound & Marullo 1996. Además, se utilizaron los caracteres de las descripciones y claves y se adaptaron a la codificación utilizada en el desarrollo de la matriz de este trabajo.

**Grupos monofiléticos.** Los grupos monofiléticos fueron evaluados inicialmente mediante un consenso estricto, pero este carece de valor filogenético para establecer posibles patrones evolutivos o parentescos entre grupos, ya que su resolución es la menos parsimoniosa (Brooks & Wiley 1986) excepto en el caso particular que este consenso coincida totalmente con alguna de las topologías óptimas obtenidas en el proceso de búsqueda. El mejor arreglo filogenético fue seleccionado de todas las posibles resoluciones utilizando el criterio de mínima entropía (Brooks & Wiley 1986). Esta evaluación fue efectuada utilizando el programa EntroPhyl (de Said A. Retana-Salazar). Este programa se fundamenta en el algoritmo descrito por Brooks & Wiley (1986) para evaluación filogenética (Retana-Salazar 2007, Retana-Salazar & Retana-Salazar 2008).

**Observaciones metodológicas.** Las dimensiones de la matriz de datos debe ser al menos el mismo número de caracteres que el número de taxa analizados. Idealmente la matriz debe rectangular de caracteres informativos. No obstante, esto no siempre es posible en la realidad biológica de los diferentes grupos biológicos.

La lógica matemática detrás de esto es que la matriz tenga suficientes datos para poder resolver los diferentes internodos generados en la construcción de la topología filogenética. Los resultados obtenidos de matrices que no son rectangulares o donde la cantidad de caracteres informativos no es suficiente no deben utilizarse con el fin de estudiar y describir procesos evolutivos debido a que no hay una buena resolución de la matriz sobre los taxa analizados. Por ejemplo, Morris y colaboradores (1999) presentan un análisis cladístico de 72 taxa con 40 caracteres morfológicos, de los cuales 39 son informativos, es evidente que esta matriz es incapaz de resolver todos los internodos, este análisis es de utilidad para observar los posibles grupos de especies, pero no para discutir el proceso evolutivo de estos grupos como lo hacen los autores. Un resultado similar se obtuvo en un reciente trabajo de Eow (2016) donde se utilizaron para un análisis de filogenia morfológica de *Idolothripinae* un total de 71 taxa y 41 caracteres, análisis que evidenció poca probabilidad de resolución de todos los clados del grupo. Estos trabajos pueden ser de utilidad en la determinación de agrupamientos naturales, pero no son de utilidad para discutir procesos evolutivos complejos.

Es necesario que los sistématas manejen con claridad las limitaciones de sus análisis, debido a que este tipo de trabajos conducen a serios errores en la interpretación de tendencias evolutivas y de comportamiento de los grupos analizados, estos errores se siguen repitiendo en la literatura posterior generando una cascada de errores aceptados.

Sin embargo, este tipo de matrices pueden ser mucha utilidad en el estudio de los grupos de especies que conforman un grupo con muchas especies y sin caracteres que lo definan con claridad en todas sus dimensiones como es el caso de *Holopothrips*, en este caso se utiliza una matriz de 25 caracteres morfológicos con 38 taxa, de las especies de *Holopothrips* y otros géneros cercanos. Este análisis preliminar pretende estudiar con mayor profundidad las relaciones de los grupos de especies dentro de *Holopothrips* y su relación con otros géneros cercanos, este estudio puede ser ayuda en la determinación de los posibles grupos bien caracterizables dentro de *Holopothrips* s.l. para empezar a aclarar las relaciones de las especies dentro de este grupo.

## RESULTADOS

**Linaje *Holopothrips*.** Uno de los caracteres sobresalientes de este género es la presencia de machos con áreas glandulares en más de un esternito del abdomen, las cuales pueden presentarse en pares en cada esternito donde están presentes (Stannard 1957). Para Stannard (1957), este grupo de especies muestra similitudes estructurales con *Gynaikothrips* pero careciendo de las ornamentaciones típicas del pronoto de de éste género y las especies son de menor tamaño, destaca este autor que la longitud del segmento X es menor en las especies de *Phrasterothrips* que en las de *Gynaikothrips*. Este último género es similar en detalles taxonómicos a las especies de *Liothrips* por lo que se considera dentro de este grupo y que las referencias de Stannard a su similitud con *Gynaikothrips* obedece posiblemente a homoplasias por convergencia de algunos caracteres. Por su parte, Stannard (1957) indica que a pesar de la distancia en la distribución natural de *Chaetokarnyia eugeniinus* (Priesner 1953) de Java, que fue descrito por Priesner (1953) como *Aliothrips* y considerado actualmente como *Chaetokarnyia*, Stannard (1958) asume que este es un grupo cercano a *Holopothrips*, el cual diferencia de este género porque *Chaetokarnyia eugeniinus* presenta los ojos más separados entre sí y la pelta es simple a diferencia de la pelta de los *Holopothrips* la cual es triangular y generalmente dividida en tres sectores, en algunas especies de este género la pelta presenta microporos en la base. Además, *Chaetokarnyia eugeniinus* presenta suturas notopleurales completas. Las similitudes externas con las especies de *Liothrips* en algunos casos han llevado a que algunas especies como *Liothrips seini* (Watson) hayan sido transferidas a este género.

Stannard (1957) considera que *Holopothrips* mantiene una serie de caracteres similares a los géneros que ubica dentro del linaje de *Gigantothrips*. Dentro de este linaje este autor incluye a *Gynaikothrips*. Asimismo, Stannard señala que en *Holopothrips* se registran especies con ojos muy desarrollados y que pueden llegar a la condición holóptica lo que es considerado por este autor como un carácter derivado. Por otra parte, considera el tubo de pequeño tamaño de los *Holopothrips* como un carácter plesiotípico. Estos caracteres indican la estructura de las hembras de este género, pero el mismo es muy variable en otras estructuras como los estiletes maxilares y los sensores de las antenas como se evidencia en la clave de géneros de Phlaeothripinae presentada por Mound & Marullo (1996).

Por otra parte, señala Stannard (1957) que son pocos los géneros en los que los machos presentan más de un sector glandular en diferentes esternitos y enlista los géneros *Holopothrips* Hood 1914, *Chaetokarnyia eugeniinus* (Priesner 1953), *Trichinothrips* Bagnall 1929, *Plagiothrips* Priesner 1958 y *Phrasterothrips* Priesner 1921, que presentan áreas glandulares en los esternos VII-VIII del abdomen de los machos, mientras que las hembras presentan un modelo general muy similar al de las especies de otros grupos de Phlaeothripinae. En el criterio de este autor todos estos géneros se hallan emparentados y en este caso esta característica de los machos podría considerarse una sinapomorfia de este grupo de géneros. La estructura de *Plagiothrips* se asemeja a la de *Johansethrips* que pertenece a este grupo de especies, pero el macho no presenta áreas glandulares en los esternos VII-VIII. Esto indica que es posible que este género pertenezca a otro linaje cercano, pero no el mismo. Una situación similar se registra en el género *Jersonithrips* Retana-Salazar & Nishida 2007, pero en este género productor de agallas en helechos del neotrópico del género *Elaphoglossum* no se conoce el macho. Datos del análisis de filogenia formal, con caracteres morfológicos de este grupo indican que *Holopothrips* se divide en varios linajes y que considerar a *Phrasterothrips* dentro de este género solo favorece errores al establecer grupos parafiléticos en la clasificación.

Algunos argumentan que estos géneros de grandes dimensiones y alta variabilidad que no son fácilmente identificables pueden ser grupos politéticos, Retana-Salazar & Nishida (2007) dan una clara fundamentación del porque esto es un error que lleva a serios errores en la clasificación. Debido a que *Jersonithrips* pertenece al mismo grupo de géneros las argumentaciones propuestas son válidas para el género *Holopothrips*.

Mound & Marullo (1996) consideran que los caracteres que define a las especies contenidas en *Holopothrips* son: 1) casi todas las especies presentan al menos un par de setas retentorias extra en posición anterolateral al par anterior normal de setas, 2) habitualmente (con algunas excepciones) las especies de este género presentan 3 sensores en los antenómeros III-IV, 3) en la mayoría de las especies el metanoto presenta varios pares de setas anteromediales, 4) la ornamentación del metanoto es de líneas subparalelas pero hay especies con ornamentación estriada como especies y ampliamente reticulado en otras especies, 5) los machos presentan secciones glandulares en los esternitos VI-VIII (Stannard (1957) considera solo en el VII-VIII), 6) seta B2 del tergito IX tan larga como la B1 y delgada.

*Holopothrips* es un grupo sin características propias. Mound & Marullo (1996) establecen que el ámbito de variación de *Holopothrips* es muy amplio incluyendo caracteres como el tamaño y la forma de los ojos, el número y posición de las setas sensoriales, la posición y longitud de los estiletes maxilares, la longitud de los antenómeros, la forma y desarrollo de las suturas notopleurales, el número de setas notopleurales, además del número de glándulas esternas en los machos.

Estos autores acotan que a pesar de esta inestabilidad de los caracteres no hay posibilidad de segregación de estos grupos de especies y que si alguno de los grupos sinonimizados por Mound & Marullo (1996) se restablece se hace necesario establecer una serie de géneros monobásicos. Esto indica que el agrupamiento propuesto para seis

sinónimos y las especies de *Holopothrips* solo conduce a una clara seguridad de que *Holopothrips* es un género parafilético creado a conveniencia de los criterios subjetivos de los taxónomos clásicos, sin que este responda a realidades biológicas y evolutivas del grupo. Las sinonimias propuestas por Mound & Marullo (1996) solo son de utilidad en el manejo y comodidad de la clasificación al reducir el número de géneros que hay que analizar, pero es una clasificación que desde el punto de vista de buscar la realidad natural de los agrupamientos es totalmente inútil y artificial.

Un análisis formal de filogenia de una matriz de datos morfológicos es el primer paso para poder tener una idea de los posibles grupos de especies dentro de *Holopothrips* y como se relacionan estas especies con otros géneros que han sido descritos recientemente como *Jersonithrips* Retana-Salazar & Nishida 2007 y *Johansenthrips* Retana-Salazar & Soto-Rodríguez 2008. Es importante empezar a establecer en estos grupos carentes de caracteres que los definan cuales son los grupos de especies monofiléticos y que caracteres los justifican con el fin de poder establecer linajes internos que ayuden a definir cuáles son los géneros y sus límites reales en relación con las relaciones evolutivas del grupo.

**Caracteres utilizados en el análisis formal de filogenia.** En esta sección se discuten caracteres de cada una de las secciones corporales empezando por la cabeza. Algunos caracteres son ampliamente variables y pueden llevar a resultados complejos. *Holopothrips* es un grupo parafilético y se busca determinar cuáles caracteres son de utilidad en la determinación de los diferentes linajes (grupos de especies que se registran) dentro de *Holopothrips*. Los caracteres de la matriz de datos se evalúan en función de sus atributos o estados de carácter diferenciables, se han considerado como caracteres desordenados para no asumir tendencias evolutivas, algunos se han codificado como caracteres binarios y otros como caracteres multiestado.

Las listas de caracteres explicados a continuación aparecen en el orden exacto que aparecen en la matriz de datos con el fin de que la misma pueda ser repetible si se desea.

**1-Forma de la cabeza (largo/ancho).** La forma de la cápsula cefálica es una de las características más utilizadas en la diferenciación de géneros. Las cabezas largas se diferencian con claridad de aquellas que presentan la longitud del eje transversal similar a la del eje anteroposterior, las cabezas modificadas suelen ser más largas que anchas y en algunos casos puede hallarse reducida en el sentido de ser más ancha que larga lo que es poco frecuente dentro de Phlaeothripinae. La cabeza de los *Liothrips* Uzel 1895 (utilizados como modelo ancestral) es variable, en algunos grupos es prácticamente subigual ambos ejes, mientras que en otros casos son más largas que anchas como en el caso de *Liothrips ludwigi* y *Liothrips oleae* (Costa 1857) que presenta la cabeza más larga que ancha. en el caso de *Liothrips xanthocerus* Hood 1927 presenta los ejes de la cabeza subiguales, esto es común en algunos grupos dentro del linaje de los *Liothrips* como en *Liophloeothrips* Priesner 1919. En algunos fósiles modernos del Mioceno Español los ejes de la cabeza también son subiguales, pero con una clara tendencia a que el eje anteroposterior sea ligeramente mayor que el eje transversal. Al comparar con el grupo externo la cabeza muestra una tendencia a que la cabeza sea sutilmente más larga que ancha sin llegar a ser demasiado larga que es otra condición.

- Cabeza ligeramente más larga que ancha en sus ejes 0  
 Cabeza tan larga como ancha sin llegar a ser iguales o similares 1  
 Cabeza con los ejes transversal y anteroposterior iguales en sus dimensiones 2

**2-Posición de los estiletes maxilares.** La posición de los estiletes maxilares dentro de la cabeza puede ser una buena característica. Utilizando el criterio del grupo externo, podemos establecer que en *Liothrips* los estiletes suben hasta cerca de las setas posoculares, por lo que esta condición se considera como la plesiomorfía. Se distingue tres estados de carácter.

- Estiletes profundos llegando a la base de las setas posoculares 0  
 Estiletes maxilares ampliamente separados y bajos en la cabeza 1  
 Estiletes maxilares son profundos en la cabeza y cercanos entre sí en la parte media 2  
 Estiletes maxilares muy bajos en la cabeza, muy separados y el pilar no es evidente 3

**3-Setas retentorias de las alas accesorias.** Este es un carácter de polarización compleja. Si se compara con *Liothrips* como grupo externo la presencia de estas setas sería considerada como derivada la presencia de estas setas accesorias, sin embargo, en material de Costa Rica de especies de este género que no se han descrito hay presencia de setas retentorias de las alas accesorias. Lo que lleva a que el grupo externo presenta ambas condiciones. Siendo *Liothrips* el género con mayor número de especies en Thysanoptera, es probable que haya mucha variabilidad interna, debido a esto se ha utilizado el criterio de distribución y se compara con las especies americanas de *Liothrips* en especial de América del Sur como en el caso de *L. ludwigi* que no exhibe esta condición.

- Sin setas accesorias 0  
 Un par de setas accesorias en los segmentos II-VII 1  
 Segmentos V-VI con un par de setas accesorias 2

**4-Ojos.** La proyección de los ojos asimétrica entre la región ventral y la dorsal es un carácter que se observa en muchas especies de diferentes géneros de Phlaeothripinae lo que indica que posiblemente responde a necesidades ambientales de diferentes grupos y que la misma ha surgido varias veces en el contexto evolutivo de este grupo de thrips. Es habitual que la sección ventral sea más larga que la dorsal o que los bordes sean paralelos y alineados como sucede en *Liothrips*, por lo que se considera la condición plesiotípica. En el caso de *Holopothrips* hay variación en este carácter siendo en varias especies más desarrollado el ojo en la parte posterior que en la ventral

- Ojos de márgenes paralelos y alineados entre la sección ventral y dorsal 0  
 Ojos fuertemente proyectados en la sección dorsal de la cabeza 1  
 Ojos ligeramente más amplios en el dorso de la cabeza 2

**5-Setas posoculares (número).** Con dos pares de setas posoculares, esta condición no se presenta en *Liothrips* que solo presenta un par de setas posoculares, el género *Pseudophilothrips* cercano a *Liothrips* presenta dos pares de setas posoculares y es uno de los caracteres definitorios de este género. Las setas no diferenciadas se consideran como la condición ancestral. Aquellas especies con setas muy reducidas se consideran la condición apomórfica en especial si hay dos pares reducidos y muy cercanos al margen de los ojos.

Dos pares de setas asimétricas un par bien desarrollado y un par reducido 0  
Dos pares de setas simétricas y reducidas 1

**6-Setas posoculares (desarrollo).** Las setas posoculares en *Liothrips* son bien desarrolladas y un solo par pueden ser variables como en *L. reuteri* (Bagnall 1913) el cual es una especie considerada en discusión ya que algunos autores la ubican en otro género. Ha sido recientemente sinonimizada con *Liothrips* en una decisión poco fundamentada. Se estima que las setas bien desarrolladas es la condición plesiotípica.

Setas posoculares bien desarrolladas 0  
Setas posoculares reducidas 1

**7-Setas anteroangulares.** El género *Liothrips* muestra generalmente cinco pares de setas del pronoto bien desarrolladas, por lo que como grupo externo esta condición debe tomarse como la condición plesiotípica. La especie *L. ludwigi* presenta las setas del margen anterior reducidas y esto debería considerarse en una revisión del género *Liothrips* ya que rompe la continuidad del mismo. Se consideran aquí dos estados de carácter.

Setas bien desarrolladas y separadas de las demás del pronoto 0  
Setas bien reducidas, similares a las setas discales del pronoto 1

**8-Setas anteromarginales.** La comparación con el grupo externo establece que la condición plesiotípica sería la presencia de setas anteromarginales desarrolladas. La especie *L. ludwigi* es excepción en esta condición dentro de *Liothrips* por lo que debe revisarse. Algunos podrían considerar esta condición como una autoapomorfia de esta especie dentro de *Liothrips* que se podría atribuir a la plasticidad del grupo. No obstante, esto obedece a una disrupción de las características que definen el género *Liothrips*, considerar en ausencia de análisis de filogenia formales que un carácter puede ser una derivación carece de validez metodológica y atribuir estas variantes a la plasticidad es inútil si no hay marco de referencia evolutivo, con el que no se cuenta en este momento.

Setas anteromarginales bien desarrolladas 0  
Setas anteromarginales reducidas 1

**9-Sensores accesorios de los antenómeros.** En el grupo externo no se presentan sensores accesorios por lo que esta es la condición considerada plesiomórfica.

Ausencia de sensores accesorios 0

Presencia de sensores accesorios 1

**10- Fórmula de los sensores de la antena.** Los sensores de la antena presentan variación entre grupos de especies y suelen ser utilizados para determinar linajes o géneros dependiendo del caso. Por ejemplo, en el linaje de *Liothrips* se registra una fórmula de sensores que presenta un sensor en el antenómero III y 3 en el antenómero IV, este carácter se presenta en los géneros cercanos a *Liothrips* como son *Gynaikothrips* y *Pseudophilothrips* entre otros. En este caso esta sería la condición plesiotípica al ser comparada con el modelo de desarrollo de *Liothrips* que se ha tomado en este caso como grupo externo para polarización indirecta. Dentro del linaje de los *Holopothrips* la fórmula de los sensores de la antena suele ser 3 sensores en cada uno de los antenómeros, lo que es diferente del modelo de los *Liothrips*, en este caso las especies que presentan homogeneidad en la distribución de los sensores en estos antenómeros son considerados como en condición plesiomórfica, mientras que los que muestran variación o heterogeneidad en la cantidad de sensores de estos antenómeros se considera como un estado derivado, las especies que presentan reducción del número de sensores en el antenómero III-IV se consideran como otro estado de carácter.

Sensores en los antenómeros III-IV homogéneos en distribución igual número en ambos 0

Sensores en los antenómeros III-IV en diferente número (1-3 en III, 2-3 en IV) 1

Sensores en los antenómeros con número reducido (2 en III, 2 en IV) 2

**11-Glándulas esternales de los machos.** Este carácter ha sido señalado por Stannard (1958) como raro dentro de Phlaeothripinae debido a que las glándulas de los machos cuando están presentes se presentan en un único esterno del abdomen, en una serie de géneros hay glándulas en los esternos VII-VIII o incluso en el esterno VI. En *Liothrips* la presencia de glándulas en los machos no es frecuente, por lo que se ha tomado esta condición como la posible plesiomorfía. La variación entre los esternos es compleja algunas especies presentan glándulas en los esternos VI-VII y pueden estar en el VIII, otras solo en el VII-VIII y algunas solo en el VII o solo en el VIII, esta complejidad hace difícil la consideración de diferentes estados de carácter. Por eso se consideran dos estados en este carácter. En grupos cercanos como *Jersonithrips* se desconoce el macho mientras que en *Johansenthrips* el macho no presenta áreas glandulares.

Esternos de los machos sin áreas glandulares evidentes 0

Esternos de los machos con áreas glandulares evidentes y variables 1

**12-Distribución de las glándulas esternales.** La distribución obedece a la cantidad de esternos en donde se registra la presencia de áreas glandulares en los machos, es difícil la polarización de este carácter debido a su variación además de la falta de comparación

con el grupo externo de los *Liothrips* donde no son habituales las glándulas en los machos. Se hace una descripción de los diferentes estados de este carácter y se valoran por separado con el fin de poder valorar su derivación en un contexto de análisis desordenado.

Ausencia de glándulas en los esternos 0

Glándulas en los esternos VI-VII (a veces en el VIII) 1

Glándulas en un solo esterno (generalmente VII o VIII) 2

Glándulas en esternos VII-VIII (a veces variables de un esterno a otro como en *H. paulus*) 3

Glándulas en los esternos VI-VIII 4

**13-Número de glándulas por esternito.** La forma y número de áreas glandulares varía entre especies y es posible que en una misma especie estas glándulas varíen como sucede en el caso de *H. paulus*. La condición de estos caracteres es compleja. El modelo de tres áreas glandulares se registra en especies de América del Sur y de América Central que no han sido descritas según lo establece Mound & Marullo (1996).

Ausencia de áreas glandulares 0

Presencia de áreas glandulares transversas y delgadas (ej. *H. mariae*) 1

Presencia de áreas glandulares pares en los esternos VI-VIII 2

Presencia de 3 áreas glandulares en los esternos VI-VIII (2 laterales y 1 central posterior) 3

Presencia de 2 pares de áreas glandulares en los esternos V-VIII 4

**14-Glándulas accesorias en el esterno VIII.** En algunas especies como *H. mariae* se presentan una glándula esternal trasversal que no aparece en los demás esternos glandulares, o presenta diferente estructura, esta es considerada como una glándula accesoria y se considera como un carácter de valor para el análisis.

Ausencia de área glandular accesoria 0

Presencia de área glandular accesoria 1

**15-Estiletos maxilares (separación).** Los estiletos maxilares presentan varios estados de carácter. En este caso se toma la posición dentro de *Liothrips* como la plesiomorfía y en este sentido los estiletos en este género suelen ser cercanos entre ellos. Esta condición en otros grupos como *Holothrips* puede considerarse derivada, pero atendiendo al criterio de grupo externo para la determinación de la polaridad en este carácter se presentan tres estados de carácter.

Estiletos cercanos en la parte media de la cabeza 0

Estiletos no más de un tercio del ancho de la cabeza de separación 1

Estiletos apartados y retraídos en la cabeza hasta las setas posoculares 2

**16-Posición de los estiletos maxilares con relación al eje medial de la cabeza.** Este carácter es muy variable dentro de las especies de *Holothrips* lo que es inusual en un

género donde habitualmente este carácter suele ser constante. Las variaciones de este modelo hacen sospechas de la presencia de más de un género, como en el caso de *Lissothrips* y en la especie *Haplothrips saidamhedi* (Retana-Salazar & Soto-Rodríguez 2007) que es la única dentro de ese género que carece de puente maxilar por lo que fue descrita como un género aparte, y luego fue sinonimizada con *Haplothrips graminis* para ser luego restablecida como otra especie, pero no como género. En el caso de *Holopothrips* es evidente que hay linajes internos muy definidos y que deberían considerarse como géneros aparte.

Estiletes maxilares ampliamente separados y en la parte baja de la cabeza 0  
Estiletes maxilares retraídos dentro de la cabeza 1

**17-Suturas epimerales (=notopleurales).** El nombre correcto de esta estructura es suturas notopleurales (Bhatti 1989) sin embargo, algunos autores clásicos suelen mantener el uso del nombre epimerales que es una incorrección morfológica. Estas suturas se presentan en *Liothrips* por lo que es la condición plesiotípica del grupo en este análisis. En los fósiles del Mioceno que se han revisado es evidente que estas suturas no están presentes lo cual hace pensar que las mismas pudieron desaparecer en esta especie fósil.

Suturas notopleurales completas y bien desarrolladas con un par de seta 0  
Suturas notopleurales incompletas o débiles en su desarrollo con dos pares de setas 1

**18-Desarrollo del antenómero III.** Este carácter es similar en la mayor parte de las especies de *Holopothrips* donde el antenómero III es más largo que ancho de apariencia delgado con el extremo distal ensanchado y el extremo basal reducido dando la apariencia de un cono. Este carácter aparece de esta forma en las especies de *Liothrips* por lo que se considera la condición plesiotípica. En la especie *H. conducans* este segmento es diferente siendo corto y ancho. Las modificaciones de los antenómeros en especial el III son de utilidad en la taxonomía de los géneros, de esta forma uno de los caracteres que definen el género *Lissothrips* es reducción del antenómero III la cual puede llegar a ser exagerada como en la especie *Lissothrips discus* Mound & Tree 2015. Este tipo de modificaciones pueden ser de utilidad al analizar el desarrollo de caracteres propios de las especies o géneros.

Antenómero III más largo que ancho, de forma cónica y ensanchado distalmente 0  
Antenómero III reducido corto y ancho 1

**19-Antenómeros VII-VIII.** Una condición considerada plesiotípica dentro de Phlaeothripinae es la unión de los antenómeros VII-VIII en algunos géneros como *Holothrips* estos dos antenómeros se hallan unidos en su totalidad o parcialmente y se delimitan por la presencia de una sutura con diferentes niveles de desarrollo entre ambos. En otros casos ambos segmentos se aprecian con facilidad como sucede en el caso de *Liothrips* y de las formas fósiles del Mioceno, esto conduce a considerar que la

condición apomórfica es la tendencia a que ambos segmentos se hallen conciliados o lleguen a estar fusionados. Este es un carácter único registrado en la especie *Holopothrips porrosati* Mound & Marullo 1996.

Antenómeros VII-VIII bien diferenciados y separados 0

Antenómeros VII-VIII conciliados con la base del VIII justa sobre el extremo distal del VII formando un estilo 1

**20-Distribución geográfica.** La distribución geográfica es un carácter de interés en el estudio de los patrones de separación de los grupos de especies y de las especies en sí mismas, lo que permite analizar patrones de distribución y posible polaridad de caracteres de distribución (Retana-Salazar & Soto-Rodríguez 2001) o son de utilidad para valorar los procesos de diferenciación en relación con la historia geológica de los sitios habitados (Retana-Salazar 2007, Retana-Salazar 2009). En este caso la distribución de *Liothrips* es de carácter mundial lo que dificulta el polarizar este carácter, por lo que se describen y analizan de forma desordenada las diferentes regiones en que se encuentran estas especies.

Distribución restringida a América del Sur 0

Distribución restringida a América Central 1

Distribución restringida a América del Norte (incluyendo a México) 2

Distribución en el Caribe en las Antillas 3

**21-Pronoto trapezoidal.** La forma del pronoto suele ser rectangular en algunos casos es fuertemente trapezoidal lo que se considera una adquisición secundaria. En el caso de *Liothrips* el pronoto es variable pero no es de estructura tan trapezoidal como en *Johansenthrips*.

Un par de setas notopleurales habitualmente bien desarrolladas 0

Dos pares de setas notopleurales, una de ellas puede estar reducida 1

**22-Proceso posoccipital.** Este carácter aparece solo en el género *Johansenthrips* y no se registra en ningún otro género descrito hasta el momento, es un carácter de valor en la determinación de este género a pesar de que el mismo no lo agrupa con ninguna otra especie descrita.

Cabeza sin proceso posoccipital 0

Cabeza con proceso posoccipital 1

**23-Estructuras peltiformes en los tergos abdominales.** Este carácter es poco usual y no se presenta nunca ni en el linaje *Liothrips* ni en las especies y géneros cercanos a *Holopothrips* esto es una característica única de *Johansenthrips*.

Ausencia de estructuras peltiformes en los tergos del abdomen 0

Presencia de estructuras peltiformes en los tergos del abdomen 1

**24-Pelta y estructuras peltiformes con sensilas.** La presencia de sensilas en la pelta es un carácter de interés por la función sensorial ampliamente analizada en la literatura. Las especies de *Liothrips* no presentan en forma habitual este carácter por lo que se ha considerado como plesiotípico, en los fósiles del Mioceno no es apreciable esta estructura.

Sin sensilas 0

Con sensilas 1

**25-Pigmentación de los sensores.** Los sensores de los diferentes antenómeros en especial de los antenómeros III-IV son traslúcidos en las especies y géneros de Phlaeothripinae. El modelo utilizado como grupo externo que es *Liothrips* muestra estos sensores totalmente traslúcidos y en algunos casos de difícil observación. En el caso único de *Jersonithrips* los sensores muestran manchas y puntuaciones de pigmentación que es una característica poco usual y que no se registra dentro de *Holopothrips*.

Sensores sin pigmentación 0

Sensores con manchas y puntuaciones 1

Los caracteres utilizados se fundamentan en la revisión de material tipo de diversas especies de este grupo y se pretende definir los linajes de especies dentro de *Holopothrips* donde se pueden encontrar el género *Jersonithrips* y *Johansenthrips* como grupos cercanos a este género, pero se ubican como linajes aparte y basales a las especies de *Holopothrips*. Se pretende analizar los caracteres que serían de utilidad en la determinación de los linajes de especies internos de *Holopothrips*.

**Topología de mínima entropía y máxima probabilidad.** Después del análisis se obtuvieron cinco topologías de iguales características estadísticas que se exponen a continuación de forma extensiva:

- 1- ((sp.n., *tillandsiae*), *Jersonithrips*, *Johansenthrips*)) + (((*ananasi* + (*oaxacensis*, *ferrisi*)) + ((*conducans*) + ((*jaboticabeae*, *mariae*, *affinis*, *omercooperi*) + ((*stannardi*, sp.n. CR2, *tenuis*, sp.n. CR3, *inversus*, *hambletoni*, *pennatus*, *erianthi*, *orites*, *elongatus*) + ((*graminis*, *urinator*) *permagnus*, *seini*)), (*paulus*, *hilaris*, *tupi* (sp.n. Perú, *porrosati*)), (*carolinae*, sp.n. CR1, *fulvus*), *inquilinus*, *signatus*, *balteatus*, *pictus*))))), CI=0,55, RI=0,73, L=78
- 2- ((sp.n., *tillandsiae*), *Jersonithrips*, *Johansenthrips*)) + (((*ananasi* + (*oaxacensis*, *ferrisi*)) + ((*conducans*) + ((*jaboticabeae*, *mariae*, *affinis*, *omercooperi*), (*stannardi*, sp.n. CR2, *tenuis*, sp.n. CR3, *inversus*, *hambletoni*, *pennatus*, *erianthi*, *orites*, *elongatus*) + ((*graminis*, *urinator*) *permagnus*, *seini*)), (*paulus*, *hilaris*, *tupi* (sp.n. Perú, *porrosati*)), (*carolinae*, sp.n. CR1, *fulvus*), *inquilinus*, *signatus*, *balteatus*, *pictus*)))))) CI=0,55, RI=0,73, L=78

- 3- ((sp.n., *tillandsiae*), *Jersonithrips*, *Johansenthrips*)) + (((*ananasi* + (*oaxacensis*, *ferrisi*)) + ((*conducans*) + ((*jaboticabeae*, *mariae*, *affinis*, *omercooperi*) + ((*stannardi*, sp.n. CR2, *tenuis*, sp.n. CR3, *inversus*, *hambletoni*, *pennatus*, *erianthi*, *orites*, *elongatus*), (*graminis*, *urinator*) *permagnus*, *seini*)) + (*paulus*, *hilaris*, *tupi* (sp.n. Perú, *porrosati*)), (*carolinae*, sp.n. CR1, *fulvus*), *inquilinus*, *signatus*, *balteatus*, *pictus*)))) CI=0,55, RI=0,73, L=78
- 4- ((sp.n., *tillandsiae*), *Jersonithrips*, *Johansenthrips*)) + (((*ananasi* + (*oaxacensis*, *ferrisi*)) + ((*conducans*) + ((*jaboticabeae*, *mariae*, *affinis*, *omercooperi*) + ((*stannardi*, sp.n. CR2, *tenuis*, sp.n. CR3, *inversus*, *hambletoni*, *pennatus*, *erianthi*, *orites*, *elongatus*) + (*graminis*, *urinator*) *permagnus*, *seini*), (*paulus*, *hilaris*, *tupi* (sp.n. Perú, *porrosati*), (*carolinae*, sp.n. CR1, *fulvus*), *inquilinus*, *signatus*, *balteatus*, *pictus*)))) CI=0,55, RI=0,73, L=78
- 5- ((sp.n., *tillandsiae*), *Jersonithrips*, *Johansenthrips*)) + (((*ananasi* + (*oaxacensis*, *ferrisi*)) + ((*conducans*) + ((*jaboticabeae*, *mariae*, *affinis*, *omercooperi*) + ((*stannardi*, sp.n. CR2, *tenuis*, sp.n. CR3, *inversus*, *hambletoni*, *pennatus*, *erianthi*, *orites*, *elongatus*) + ((*graminis*, *urinator*) *permagnus*, *seini*)), (*paulus*, *hilaris*, *tupi* sp.n. Perú, *porrosati*), (*carolinae*, sp.n. CR1, *fulvus*), *inquilinus*, *signatus*, *balteatus*, *pictus*)))) CI=0,55, RI=0,73, L=78

Según los estimados en filogenia la topología consenso no es de utilidad en las discusiones acerca de parentescos debido a que la misma no es el arreglo de mayor parsimonia (Wiley et al. 1991, Retana-Salazar & Retana-Salazar 2008). La excepción a esta regla es cuando la topología del consenso coincide con una de las resoluciones de mayor probabilidad de las obtenidas en el análisis. En este caso la topología del consenso coincide con la primera topología expuesta (Fig. 1) y esta es la de menor entropía al ser calculada la entropía propia de cada grupo de especies mediante el programa EntroPhyl (Retana-Salazar, S.A. 2006). El análisis de los grupos y los caracteres utilizando McClade 4.07 indica que este agrupamiento es de alta parsimonia y es el que presenta la mayor parsimonia también por lo que el arreglo de las especies de *Holopothrips* parece ser el más aceptable con la matriz de datos utilizada. La reconstrucción filogenética se obtuvo con PAUP 3.01 y los estadísticos de estos arreglos topológicos fueron todos similares, como se expuso anteriormente. En consecuencia, la topología escogida es la mayor parsimonia y mínima entropía, que es el arreglo de mayor probabilidad.

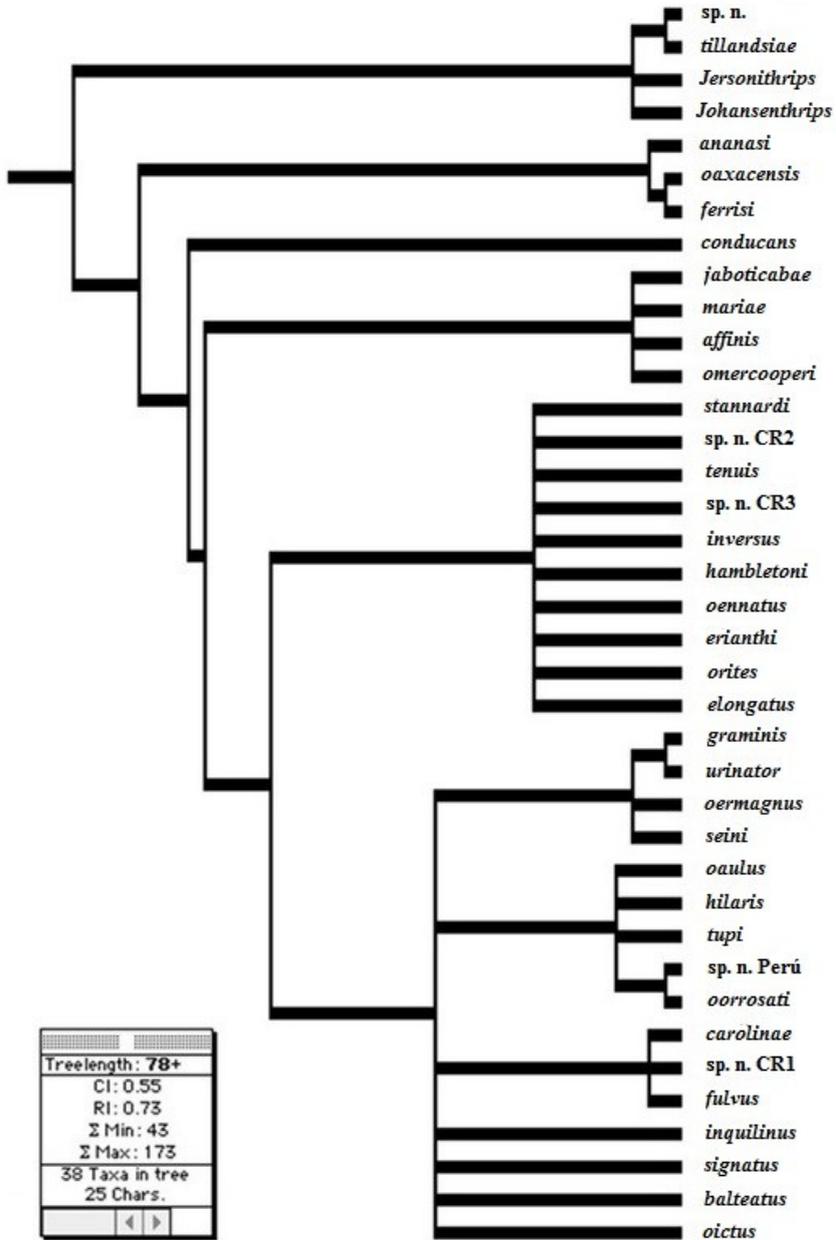


Figura 1. Topología de mínima entropía y máxima parsimonia de los grupos de especies del linaje *Holopothrips*, en base a 25 caracteres morfológicos.

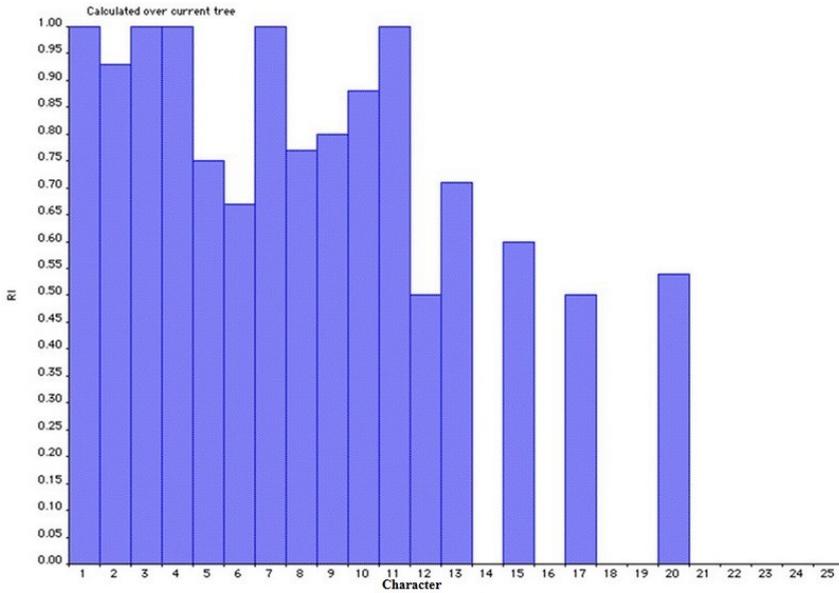
**Inercia Filogenética de los caracteres.** La medida de la Inercia Filogenética fue propuesta por Björklung (1997) cuando analiza el problema de la independencia de los caracteres de la filogenia. Para los ecólogos evolutivos la independencia de los caracteres con la topología filogenética indica a menudo que se ha convergido en una misma solución mediante diferentes caminos evolutivos, lo que indica la trascendencia del carácter. Para los sistématas la independencia de los caracteres con la topología filogenética indica que hay un alto factor de homoplasia y en consecuencia poca resolución filogenética (Méndez-Iglesias 1999).

El criterio planteado por Björklung (1997) reside en el estudio de los índices de consistencia y retención utilizados en filogenia determinando que una medida de la independencia de los caracteres de la una determinada topología está representada por  $1 - ci$  del carácter. Sin embargo, una mejor medida de este factor es el estimado del  $ri$ , de esta forma un  $ri$  propio del carácter menor a 0,8 indica que estamos ante un carácter bastante independiente de la topología y por lo tanto de poco valor en la estimación de grupos naturales por su alto grado de homoplasia. Los valores similares o mayores a 0,8 en el valor del  $ri$  indican que estos caracteres son de alta dependencia con la topología filogenética y en consecuencia definen los grupos filogenéticos de especies.

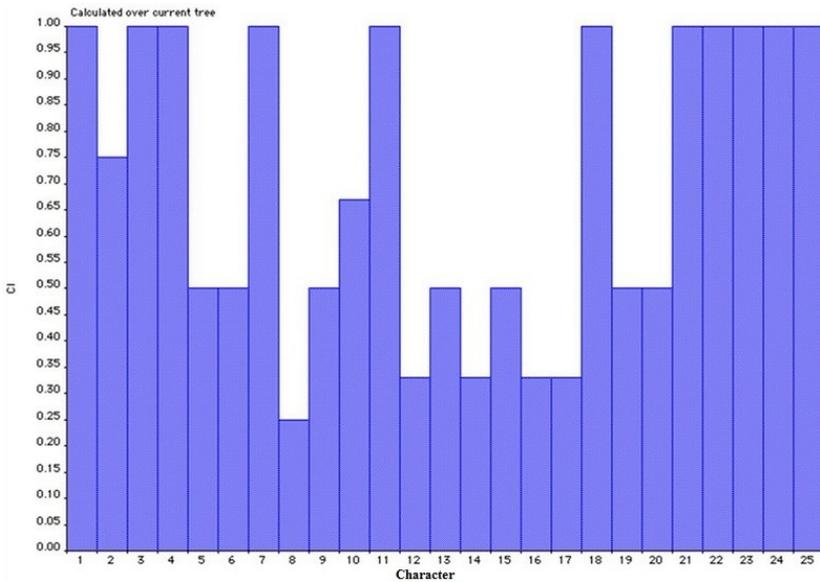
Para esto se ha calculado y graficado el valor de los caracteres para el  $ci$  y el  $ri$  individuales (Fig. 2-3). Los caracteres autoapomórficos presentan un valor de  $ri$  de 0 por su no aparición en otros grupos, lo que hace que la valoración de la varianza sea 0 y en consecuencia el valor es 0 para estos caracteres, no obstante, esto no revela la realidad de que un carácter autoapomórfico puede ser de gran utilidad en la clasificación práctica al permitir diferenciar claramente a una especie o un grupo de las mismas en un género determinado como sucede en este caso con el linaje *conducans* y con los género *Jersonithrips* y *Johansenthrips*.

Los valores del  $ci$  y el  $ri$  son de utilidad para determinar el nivel de dependencia con la topología, como en algunos casos no es funcional el  $ri$  para las autoapomorfias Retana-Salazar & Retana-Salazar (2008) proponen el cálculo de una media aritmética de los valores  $ci$  y  $ri$  de cada carácter denominado como índice de inercia filogenética ( $if$ ) que fue simplificado como la media en aritmética de  $ci$  y el  $ri$  a pesar de que en la publicación original de Retana-Salazar & Retana-Salazar (2008) aparece de otra forma. Este índice se presenta en la columna sexta de la tabla 1.

Este índice cuestiona aún más aquellos caracteres utilizados en la resolución de la topología. El índice de  $ri$  muestra tan solo ocho caracteres de los 25 utilizados que se ajustan fuertemente a la topología obtenida. Mientras que el  $if$  solo rescata seis caracteres de interés para la estructuración de la filogenia. Es evidente que el juego de caracteres es altamente homoplásico de ahí la baja resolución de la topología obtenida.



**Figura 2.** Gráfico de la distribución de los valores individuales del índice de retención (ri) para cada uno de los caracteres utilizados en la reconstrucción filogenética del linaje de especies *Holopothrips*, en base a 25 caracteres morfológicos.



**Figura 3.** Gráfico de la distribución de los valores individuales del índice de consistencia (ci) para cada uno de los caracteres utilizados en la reconstrucción filogenética del linaje de especies *Holopothrips*, en base a 25 caracteres morfológicos.

Carácter	Estados	Pasos	ci	ri	if
1-Forma de la cabeza (largo/ancho)	3	2	1,00	1,00*	1,00*
2-Posición de los estiletes maxilares	4	4	0,75	0,93*	0,84*
3-Setas retentorias de las alas accesorias	3	2	1,00	1,00*	1,00*
4-Ojos	3	2	1,00	1,00*	1,00*
5-Setas posoculares (número)	2	2	0,50	0,75	0,625
6-Setas posoculares (desarrollo)	2	2	0,50	0,67	0,585
7-Setas anteroangulares	2	1	1,00	1,00*	1,00*
8-Setas anteromarginales	2	4	0,25	0,77	0,51
9-Sensores accesorios de los antenómeros	2	2	0,50	0,80*	0,65
10- Fórmula de los sensores de la antena	3	3	0,67	0,88*	0,775
11-Glándulas esternales de los machos	2	1	1,00	1,00*	1,00*
12-Distribución de las glándulas esternales	5	12	0,33	0,50	0,415
13-Número de glándulas por esternito	5	8	0,50	0,71	0,605
14-Glándulas accesorias en el esterno VIII	2	3	0,33	0	0,165
15-Estiletes maxilares (separación)	3	4	0,50	0,60	0,55
16-Posición de los estiletes maxilares con relación al eje medial de la cabeza	2	3	0,33	0	0,165
17-Suturas epimerales (= notopleurales)	2	3	0,33	0,50	0,415
18-Desarrollo del antenómero III	2	1	1,00	0	0,50
19-Antenómeros VII-VIII	2	2	0,50	0	0,25
20-Distribución geográfica	4	12	0,50	0,54	0,52
21-Pronoto trapezoidal.	2	1	1,00	0	0,50
22-Proceso posoccipital	2	1	1,00	0	0,50
23-Estructuras peltiformes en los tergos abdominales	2	1	1,00	0	0,50
24-Pelta y estructuras peltiformes con sensilas	2	1	1,00	0	0,50
25-Pigmentación de los sensores	2	1	1,00	0	0,50

**Tabla I.** Valores del número estados de carácter, pasos en la topología de mínima entropía y máxima parsimonia del grupo *Holopothrips* y los valores individuales de cada carácter de los índices de consistencia (ci) y retención (ri).

**Linajes de especies dentro de *Holopothrips*.** Se muestran seis linajes bien definidos donde el último presenta siete grupos internos donde algunas especies manifiestan que hay linajes monotípicos que deben analizarse como posibles categorías genéricas. En este análisis se analizan los caracteres que definen a cada linaje empezando por los grupos más basales en la topología (Fig. 1) hasta los más derivados.

**El linaje *Holopothrips sensu lato*.** Dentro de este linaje se incluyen una serie de géneros. Los analizados en este trabajo son *Jersonithrips*, *Johansenthrips* y *Holopothrips* s.s. se registran algunos grupos de especies que son justificados dentro del análisis. Es evidente por la posición de algunas especies con relación a los otros géneros actuales que se trata de un grupo parafilético y que debe efectuarse una revisión

taxonómica exhaustiva de sus especies que permita la determinación de los grupos de especies y su nivel supraespecífico, donde deben separarse nuevos géneros.

Los caracteres que justifican el linaje incluyendo los géneros *Jersonithrips* y *Johansenthrips* son los siguientes: 1, 2, 4, 10, 11, 13, 15, 16, 17 y 20. A pesar de la cantidad de caracteres que justifican este grupo los mismos son altamente complejos debido a que muchos presentan estados de reversión que se asemejan en mucho a los caracteres del ancestro con lo que se vuelve difícil la diferenciación morfológica de los grupos de especies.

En el carácter 1 el estado de carácter 2 se presenta en todo el grupo como una sinapomorfía, con respecto a lo determinado como plesiotípico en el ancestro hipotético, el estado de carácter 2 es al parecer la condición primaria dentro del grupo y se presenta un cambio de 2→0 en grupo (*ananasi*, *ferrisi*, *oaxacensis*) y de 2→1 en el grupo (*graminis*, *urinator*, *permagnus*, *seini*, *paulus*, *hilaris*, *tupi*, sp.n. Perú, *porrosati*, *carolinae*, sp.n. CR1, *fulvus*, *inquilinus*, *signatus*, *balteatus*, *pictus*), es evidente que no hay un ordenamiento de los estados de carácter.

En el carácter 2 sucede algo similar, a partir del ancestro hipotético y el grupo externo (*Liothrips*) se puede determinar que el estado de carácter plesiotípico debe ser el estado 0, pero en el grupo más basal constituido por (*tillandsiae*, sp.n., *Jersonithrips*, *Johansenthrips*) presenta estados de carácter variables desde 0 hasta el estado de carácter 3, con lo que no factible determinar el estado ancestral en este linaje basal. El grupo (*ananasi*, *ferrisi*, *oaxacensis*) presenta el estado de carácter 2 que a partir de *conducans* sufre un cambio de estado a 1 (2→1) esto indica que el estado de carácter 1 es más derivado que el estado de carácter 2.

En el carácter 4 se evidencia una tendencia a que el grupo basal (*tillandsiae*, sp.n., *Jersonithrips*, *Johansenthrips*) presenta el estado de carácter 2 como el más común por lo que la aparición del estado de carácter 0 en *Johansenthrips* implica un cambio de 2→0 en este grupo, mientras que la transformación inicial del ancestro hipotético es de 0→2. Las demás especies presentes presentan el estado de carácter 0 lo que indica que hay un cambio 2→0 que se presenta en la mayor parte de las especies.

El carácter 10 presenta una situación similar en sus transformaciones. Hay una primera transformación del estado plesiotípico del ancestro hipotético 0 al estado de carácter 1 (0→1) que se presenta en el grupo basal (*tillandsiae*, sp.n., *Jersonithrips*, *Johansenthrips*)

Para una nueva transformación de 1→0 en el resto del grupo de especies estudiado, sin embargo, el grupo (*jaboticabea*, *mariae*, *affinis*, *omercooperi*) presenta una transformación del estado 0 al 2 (0→2), se registra una nueva transformación hacia el estado de carácter 1 en el grupo (*graminis*, *urinator*) donde se registra el estado de

carácter 1 (0→1). Es evidente que no hay un orden en los estados de carácter y que pueden surgir más de una vez transformaciones de 0→1 o de 0→2.

El carácter 11 presenta una serie de transformación ordenada, la condición ancestral 0 se mantiene en el grupo basal (*tillandsiae*, sp.n., *Jersonithrips*, *Johansenthrips*) y el resto de las especies estudiadas presentan el estado de carácter 1 para una única secuencia de transformación en el sentido 0→1.

El carácter 13 presenta la misma tendencia en el sentido de las transformaciones que el carácter 11, sin embargo, hay una serie de transformaciones independientes que indican que los estados de carácter no son ordenados en este carácter. De esta forma el grupo (*graminis*, *urinator*, *permagnus*, *seini*, *paulus*, *hilaris*, *tupi*, sp.n. Perú, *porrosati*, *carolinae*, sp.n. CR1, *fulvus*, *inquilinus*, *signatus*, *balteatus*, *pictus*) presenta una serie de transformaciones de 1→0, 1→3 (cuatro ocasiones), 1→4 (dos ocasiones), 3→1 (una ocasión) es claro que no hay orden en los estados de carácter y que los mismos pueden surgir con facilidad en el entorno evolutivo de este grupo.

El carácter 15, presenta una transformación basal del estado plesiotípico al estado 2 en el grupo (*tillandsiae*, sp.n., *Jersonithrips*, *Johansenthrips*) (0→2), manteniéndose el estado de carácter 0 como el dominante dentro del grupo de especies analizado y con transformaciones en *mariae* (0→2), *paulus* (0→1) y *carolinae* (0→1). En este caso el estado plesiotípico es el dominante en la distribución de las especies.

El carácter 16 presenta una clara transformación del estado plesiotípico 0→1. El estado de carácter 1 se presenta en el grupo (*tillandsiae*, sp.n., *Jersonithrips*, *Johansenthrips*) donde hay una transformación de 1→0 en *Johansenthrips*, donde este carácter es una nueva autoapomorfia de este género que no es factible de ser distinguida del estado plesiotípico. Esta misma transformación 1→0 se registra en las especies *permagnus* y sp.n. CR1.

El carácter 17 presenta la misma tendencia en sus series de transformaciones que se registra en el carácter 16. En este caso hay una transformación de 1→0 en *Jersonithrips*. En las especies *conducans*, e *inquilinus* se presentan transformaciones en el sentido 0→1.

El carácter 20 presenta una serie de transformaciones en el sentido del estado plesiotípico 0 al estado 1 en el grupo (*tillandsiae*, sp.n., *Jersonithrips*, *Johansenthrips*), se registra una secuencia de transformación de 1→2 en las especies *ferrisi* y *oaxacensis* y de 2→0 en *ananasi*. Luego hay una secuencia de transformación de 2→0, que abarca la mayor parte de las especies del análisis. Hay transformaciones 0→1 en las especies sp.n. CR2, *tenuis*, sp.n. CR3, *paulus*, *porrosati*, *carolinae*, sp.n. CR1, *inquilinus* y *signatus*. Este carácter se discutirá con mayor detalle más adelante en la sección de distribución donde se analizan los posibles cambios en las regiones en que aparecen las especies de *Holopothrips*.

**Linaje *Jersonithrips*, *Johansenthrips* y *Holopothrips tillandsiae*.** El nombre del grupo deriva de que la especie *Holopothrips tillandsiae* Mound & Marullo 1996 fue la primera en ser descrita en este grupo por lo que adopta su nombre para seguir denominando este grupo de especies de América Central.

Basal a toda la topología obtenida encontramos un grupo politómico formado por *Jersonithrips*, *Johansenthrips* y *Holopothrips tillandsiae* junto con una nueva especie cercana a *tillandsiae* que no se ha descrito aún. El que dos géneros bien caracterizados se presenten en forma basal y agrupados con especies descritas de *Holopothrips* demuestra que se trata de un grupo parafilético de especies, quizás lo primero que debe revisarse es si la especie *tillandsiae* se halla correctamente ubicada dentro de *Holopothrips* o merece un género aparte, esta es una decisión taxonómica que no compete en este trabajo pero que debe analizarse.

Los caracteres que justifican este linaje son varios, pero no todos se encuentran en todos los grupos por lo que es imposible la resolución completa del grupo, como lo muestra la topología obtenida. Entre los caracteres que destacan está que tanto *Jersonithrips* como las dos especies de *Holopothrips* incluidas (*tillandsiae* y la nueva especie) presentan los ejes de la cabeza similares en desarrollo dando la apariencia de una cabeza cercana a un cuadrado. *Johansenthrips* presenta una cabeza más alargada, por otra parte, los estiletes maxilares de *Johansenthrips* se hallan separados por la tercera parte del ancho de la cabeza y no suben más allá de la mitad de la longitud de la cápsula cefálica. En *Jersonithrips* los estiletes son bajos y separados mientras que en la especie *tillandsiae* estos se encuentran retraídos hasta las setas posoculares y cercanos entre sí por una distancia menor a un tercio del ancho de la cabeza.

Uno de los caracteres que unen a estos cuatro grupos es la similitud entre los ejes transversal y anteroposterior de la cabeza en sentido dorsal, donde ambas medidas son similares, el que más se aparta del modelo es *Johansenthrips* que tiene la cabeza ligeramente más larga que ancha, siendo un carácter sinapomórfico de este linaje. El carácter que mejor define este grupo es el de los estiletes cercanos y profundos en la cabeza, unido a cabezas de ejes simétricos a diferencia de los que se registra en la mayor parte de las especies de *Holopothrips*.

Hay una serie de caracteres que justifican este agrupamiento. El carácter 3 presenta el estado de carácter ancestral 0 en la mayoría del grupo de especies, excepto en el grupo *H. tillandsiae* donde hay una transformación 0→1, una situación similar se repite en el género *Jersonithrips* donde hay una reversión de 1→0. Este carácter reverso es una adquisición de este género. donde El carácter 4 en su estado de carácter 2 después de una transformación 0→2 en este linaje mientras que se mantiene en su estado ancestral en las demás especies del grupo *Holopothrips*. En el género *Johansenthrips* hay una reversión de 2→0 que es la explicación más parsimoniosa. La reversión del estado 2 al estado 0 no puede considerarse como una plesiomorfía en *Johansenthrips*, sino una adquisición secundaria de importancia en la determinación de

este género. Este carácter en el resto de grupo muestra un estado de 0 como se presenta en el ancestro hipotético utilizado como modelo, excepto en otro linaje donde hay una transformación de 0→1. El carácter 5 presenta el estado de carácter plesiotípico en la mayor parte del linaje *Holopothrips* se manifiesta como estado 1 en *Jersonithrips* y *Johansenthrips*. El carácter 6 y 8 presentan la misma distribución y secuencia de cambios presentes en el carácter 5. El carácter 9 presenta una secuencia de transformaciones similar dentro del linaje de *Holopothrips* a la de los caracteres 5, 6 y 8, en este caso hay dos linajes internos dentro de *Holopothrips* que presentan el estado de carácter 1 producto en ambos casos de una transformación del estado de carácter plesiotípico 0 al estado 1 (0→1). En el grupo de especies *H. tillandsiae* el estado de carácter 1 lo presentan solo las especies *H. tillandsiae* y la nueva especie no descrita. El carácter 10 presenta un comportamiento similar al del carácter 4 en cuanto a las secuencias de transformación. En este caso hay una transformación 0→1 en el grupo de especies cercanas a *H. tillandsiae*. El carácter 15 presenta una secuencia de transformación de 0→2 en el linaje de la especie *H. tillandsiae* donde el estado de carácter ancestral se mantiene en el resto del linaje *Holopothrips*. El carácter 17 presenta una secuencia de transformación del estado ancestral al estado 1 presente el grupo de especies *H. tillandsiae*, con una reversión de 1→0 en *Jersonithrips*, la cual es un carácter que debe considerarse como una adquisición de este género. El carácter 20 que se refiere a la distribución deja claro que las especies de este grupo todas son de origen centroamericano.

**Linaje de las especies *ananasi*, *oaxacensis* y *ferrisi*.** Dos de estas especies son mexicanas, mientras que *ananasi* es informada en la literatura como de Brasil. Este patrón de distribución de especies emparentadas donde hay especies de América del Sur y de México se ha registrado en géneros como *Zeugmatothrips* donde la especulación de los taxónomos clásicos era que había una invasión secundaria de especímenes llevados por el hombre de América del Sur a México, donde se dio un proceso de aislamiento y especiación. Estudios de filogenia demostraron que esto era un claro error derivado de las observaciones aisladas y el criterio subjetivo de los taxónomos clásicos. En este caso la situación es inversa hay un parentesco entre estas especies y su distribución es muy disjunta, esto puede ser explicado por un traslado de material de Brasil a México donde se dio un proceso alopátrico.

Mound & Marullo (1996) no logran distinguir entre las especies *oaxacensis* y *ferrisi*, sin embargo, aparte del tamaño hay una serie de caracteres menores descritos por el autor original que estos autores no consideran. En efecto son especies mexicanas y cercana. Como es habitual en Mound hace conjeturas acerca de las especies a pesar de que no ha revisado el material tipo como lo indica en su libro (Mound & Marullo 1996, pág. 299). Este linaje de tres especies era de esperar en especial las dos especies mexicanas, *ananasi* de Brasil que es la especie más grande dentro de *Holopothrips* y que además presenta los estiletes maxilares muy profundos en la cabeza en una cabeza larga, estas especies presentan solo un par de setas notopleurales. Este linaje es basal a las demás especies de *Holopothrips*, la amplia distribución de las cabezas largas en este

género permite concluir que la característica principal de este linaje es las setas notopleurales. Es interesante que un grupo como este presente especies en México y en Brasil, podría haber un patrón de extinción de las demás regiones o la posibilidad de colonización posiblemente en sentido Sur-Norte como lo establecen los datos de filogenia en el caso de las especies de *Zeugmatothrips* (Retana-Salazar & Soto-Rodríguez 2001), con la consecuente posibilidad de especiación por alopatría.

Los caracteres que justifican este linaje son complejos por el nivel de reversiones. El carácter 2 en su estado de carácter 2 es una sinapomorfia de este grupo de especies. Caracteres como el 11, 13 y 16 se presentan como sinapomorfías pero todas ellas se comparten con el resto del linaje *Holopothrips* por lo que no justifican la separación del grupo de especies, como lo hace el carácter 2, estos caracteres compartidos con la mayor parte de las especies de este linaje son de ayuda en su caracterización a partir del estudio del carácter 2. El carácter 12 se presenta en dos especies *ananasi* y *oaxacensis* y se desconoce en *ferrisi*, la secuencia de transformación de este carácter en este linaje de especies es de 0→3, sin mostrar ningún orden en otros grupos de especies aparece este mismo estado de carácter. Este estado de carácter es altamente homoplásico.

**Linaje *conducans*.** Este linaje monotípico que solo incluye una especie es particularmente importante. Esta especie fue descrita como el tipo del género *Phrasterothrips* Priesner y fue sinonimizado por Mound & Marullo (1996) con el *Holopothrips*, la consideración de estos autores es que *Holopothrips* es un género muy variable en caracteres y que en consecuencia deben sinonimizarse con este todos aquellos géneros similares en algunos caracteres que pueden ser parte de la variabilidad de *Holopothrips*, de lo contrario sería necesario establecer una serie de géneros monotípicos en los que debería dividirse *Holopothrips*. Este género en las claves de Mound & Marullo (1996) presenta tres salidas en la clave lo que indica que hay diferentes grupos de especies dentro del género y es factible que se trate de un grupo parafilético. Los resultados de esta filogenia indican que en efecto es un grupo artificial y es necesario revisarlo y definir sus límites. La especie *conducans* presenta características muy particulares como cabeza larga, estiletes maxilares muy profundos en la cabeza, segmento X corto, suturas notopleurales incompletas, dos pares de setas notopleurales una de ellas reducida y el antenómero III modificado siendo corto y ancho, todas estas características separan a *conducans* en un linaje aparte y basal a las demás especies de *Holopothrips* y que debe considerarse como un género aparte como lo estableció Priesner si se busca que la clasificación refleje los grupos naturales. La argumentación de Mound & Marullo (1996) acerca de que los sensores de las antenas muestran una fórmula similar a la mayoría de las especies de *Holopothrips*, como una serie de caracteres presentes en la alta variabilidad de los *Holopothrips* resulta insuficiente para justificar esta sinonimia.

Los caracteres que justifican a este linaje son diversos y de compleja interpretación. A pesar de que muchos caracteres presentes en este linaje son

sinapomorfias, la mayor parte de ellas se encuentran compartidas con una gran cantidad de especies dentro del linaje *Holopothrips*. Esta es una de las razones sin duda alguna para que los taxónomos clásicos que solo observan las colecciones y sus caracteres morfológicos externos tomen decisiones que pueden parecer correctas si no se valoran los procesos evolutivos de un grupo. Los caracteres 1, 2, 11, 12, 13, 16 y 20 presentan estados de desarrollo apomórficos en *conducans* que se comparten con una gran cantidad de especies del linaje *Holopothrips*, no obstante, hay dos caracteres que son autoapomorfias del linaje *conducans* que son los caracteres 17 y 18, lo que caracteriza a este linaje monoespecífico como una línea de derivación aparte. Estos caracteres no han sido tomados en cuenta con la suficiente seriedad por los taxónomos clásicos que no han podido definir que estos caracteres son derivaciones propias de este linaje. El desarrollo pobre de las suturas notopleurales y el desarrollo de dos setas notopleurales son caracteres importantes en la determinación de géneros dentro de Phlaeothripinae, hay otras especies que presentan una asimetría en el desarrollo de las suturas notopleurales pero no ambas incompletas como en *conducans* y las dos setas notopleurales se presentan en otras especies pero no asociadas a las suturas notopleurales poco desarrolladas, el carácter 18 referente al desarrollo del antenómero III ha sido utilizado en otros grupos para ayudar en la definición de géneros como en el caso de *Lissothrips*. En este caso *conducans* es la única especie que presenta reducción del antenómero III y reducción de sus ejes transversal y anteroposterior. Este análisis indica que esta especie debe considerarse en un género aparte como fue propuesto desde su descripción por Priesner (1921). La inclusión por Bagnall (1924) de las especies *omercooperi* y *affinis* en el género *Phrasterothrips* ha sido uno de los factores que han contribuido a enturbiar las relaciones dentro de este género en relación con el resto de las especies de *Holopothrips*, debido a que estas dos especies desde el punto de vista filogenético son parte del linaje *Holopothrips sensu stricto*.

**Linaje *Holopothrips sensu stricto*.** *Holopothrips sensu lato* como lo definen Mound & Marullo (1996) es una enorme colección de especies con alta diversidad, alto regionalismo, muchas localidades, pocas poblaciones muestreadas y una muy escasa revisión taxonómica del grupo. Estos autores proponen una nueva clasificación en la que sinonimizan seis géneros con *Holopothrips* argumentando que todos estos muestran detalles estructurales que se registran entre las especies de *Holopothrips* y en consecuencia deben incluirse en este género que carece de definición. Según los resultados de este análisis formal de filogenia al menos el género *Phrasterothrips* debe ser revalidado. El grupo de especies que forma el linaje *Holopothrips sensu stricto* mantiene una alta variabilidad y se distinguen dentro de estos tres grandes grupos de especies que se pueden caracterizar morfológicamente por algunos caracteres de interés en la separación de géneros. Es posible que como lo propusieron Mound & Marullo (1996) si se revisa el género es factible que haya que dividirlo en varios géneros.

El primer gran grupo de especies dentro de *Holopothrips ss* sería el grupo formado por las especies *jaboticabae*, *mariae*, *affinis* y *omercooperi* este grupo se seguirá denominando como el grupo *affinis* debido a que es la especie más antigua del

grupo. Tanto *affinis* como *omercooperi* fueron descritas por Bagnall (1924) para el género *Phrasterothrips*, por presentar algunos caracteres de este grupo, no obstante, los datos filogenéticos indican que estas tres especies no se agrupan por lo que el género *Phrasterothrips* debe revalidarse, pero solo para la inclusión de la especie tipo en este género. Los caracteres de este grupo de especies que lo justifican son complejos debido a que algunos de ellos se presentan en varios linajes en algunos casos de otros géneros o géneros que han sido sinonimizados sin mayor revisión taxonómica de las especies del grupo.

Los grupos de especies que se registran dentro del linaje *Holopothrips* están constituidos por las especies (*jaboticabaeae*, *mariae*, *affinis*, *omercooperi*) que es el grupo hermano de los demás grupos de especies dentro de *Holopothrips*, la inclusión de las especies *omercooperi* y *affinis* en este grupo aclara el problema de la definición de caracteres del grupo *Phrasterothrips*. El siguiente grupo está conformado por dos grandes grupos de especies en la siguiente disposición ((*stannardi*, sp.n. CR2, *tenuis*, sp.n. CR3, *inversus*, *hambletoni*, *pennatus*, *erianthi*, *orites*, *elongatus*)+( (*graminis*, *urinator*) *permagnus*, *seini*)), (*paulus*, *hilaris*, *tupi* (sp.n. Perú, *porrosati*)), (*carolinae*, sp.n. CR1, *fulvus*), *inquilinus*, *signatus*, *balteatus*, *pictus*)).

El grupo general del linaje *Holopothrips* *ss* constituido por las especies ((*jaboticabaeae*, *mariae*, *affinis*, *omercooperi*)+( (*stannardi*, sp.n. CR2, *tenuis*, sp.n. CR3, *inversus*, *hambletoni*, *pennatus*, *erianthi*, *orites*, *elongatus*)+( (*graminis*, *urinator*) *permagnus*, *seini*)), (*paulus*, *hilaris*, *tupi* (sp.n. Perú, *porrosati*)), (*carolinae*, sp.n. CR1, *fulvus*), *inquilinus*, *signatus*, *balteatus*, *pictus*)) presenta una serie de sinapomorfias, se excluyen los linajes *tillandsiae* y *conducans* antes discutidos. Estos caracteres propios del linaje *Holopothrips* *ss* son 1, 2, 11, 12, 13 y 16 estos caracteres se presentan en todas las especies de *Holopothrips* pero en diferentes estados de desarrollo esto significa que hay una serie de cambios o transformaciones que se registran dentro de linajes particulares de especies individuales en algunos casos como por ejemplo la aparición recurrente de los estados de caracteres 1, 2, 3 y 4 entre las especies de *Holopothrips* donde se registran solo en este carácter 12 un total de 9 diferentes transformaciones entre las que se incluyen reversiones, esto indiscutiblemente ha enturbiado la posibilidad de los taxónomos clásicos sin más herramienta que sus observaciones para definir grupos de especies dentro del linaje de los *Holopothrips*. En otros casos la situación presenta menos estados de transformación, pero el mismo problema de difusión de los caracteres que evita una visión clara de los diferentes grupos de especies dentro de este linaje.

El grupo de especies (*jaboticabaeae*, *mariae*, *affinis*, *omercooperi*) se caracteriza por los siguientes caracteres de los cuales muchos se presentan compartidos con el resto de las especies de *Holopothrips*. El carácter 1, 2, 11, 12 y 16 se hallan compartidos en diferentes estados de desarrollo lo que indica que se trata de caracteres variables dentro de *Holopothrips*. Caracteres que solo se encuentran en el grupo de especies (*jaboticabaeae*, *mariae*, *affinis*, *omercooperi*) son el carácter 13 que es multiestado y que

presenta una serie de transformación 0→1 para todo el grupo *Holopothrips* y diferentes estados de transformación en diferentes linajes dentro de *Holopothrips*, las especies de este grupo todas presentan el estado de carácter 1. Los caracteres propios de este grupo de especies (*jaboticabeae*, *mariae*, *affinis*, *omercooperi*) son el 4 y el 9 que presentan una serie de transformación de 0→1 en este linaje de especies específicamente, lo que caracteriza y justifica la monofilia de este grupo de especies como un grupo interno claramente definido, a pesar de que los taxónomos clásicos indican que no encuentran caracteres que justifiquen agrupamientos dentro de *Holopothrips* (Mound & Marullo 1996). Este grupo es caracterizado por la presencia de sensores accesorios de los antenómeros que no es común en otras especies y además del desarrollo dorsal de los ojos. Ambos caracteres se han utilizado en la determinación de géneros.

El grupo de especies (*stannardi*, sp.n. CR2, *tenuis*, sp.n. CR3, *inversus*, *hambletoni*, *pennatus*, *erianthi*, *orites*, *elongatus*) presenta otros caracteres como son el carácter 13 donde el estado de carácter 3 se presenta casi en todas las especies excepto en *orites*, *pennatus* y *elongatus* donde no hay datos y la especie *tenuis* que presenta el estado de carácter 1 y la especie *erianthi* donde se registrar el estado de carácter 2. Es evidente que este carácter presenta numerosas transformaciones y que varía mucho, pero en este grupo la transformación 1→3 es la más factible siendo el estado de carácter 1 de *tenuis* una reversión de 3→1, misma situación del estado de carácter 2 en la especie *erianthi* donde la transformación parece ser 3→2, siendo esta una reversión. Otros caracteres como el carácter 2 presentan en este grupo de especies el estado de carácter 2 de manera homogénea, pero esto se comparte con grupos basales como es el linaje *conducans* y el linaje de las especies (*jaboticabeae*, *mariae*, *affinis*, *omercooperi*), con lo que no se registra como una novedad propia del grupo, mientras que la transformación de 2→1 en el grupo de especies ((*graminis*, *urinator*) *permagnus*, *seini*), (*paulus*, *hilaris*, *tupi* (sp.n. Perú, *porrosati*)), (*carolinae*, sp.n. CR1, *fulvus*), *inquilinus*, *signatus*, *balteatus*, *pictus*) es homogéneo en este grupo de especies y caracteriza la monofilia de este grupo de especies definiéndolo como un grupo de especies bien constituido dentro del linaje *Holopothrips*. Dentro de este último grupo el subgrupo constituido por las especies ((*graminis*, *urinator*) *permagnus*, *seini*) presenta en el carácter 8 una serie de transformación de 0→1 al igual que en el grupo (*paulus*, *hilaris*, *tupi* (sp.n. Perú, *porrosati*)), al ser estos grupos politómicos entre sí no es posible establecer un solo estado de transformación, y deben considerarse como transformaciones aparte en el sentido 0→1, las demás especies del grupo también evidenciadas como linajes politómicos como lo son las especies (*carolinae*, sp.n. CR1, *fulvus*) y las especies *inquilinus*, *signatus*, *balteatus*, *pictus*, donde hay estado de carácter 0 que es un estado conservado desde el ancestro hipotético.

En el caso del grupo de especies que determina al grupo denominado aquí como linajes *Holopothrips* ss constituido por los grupos de especies ((*graminis*, *urinator*) *permagnus*, *seini*), (*paulus*, *hilaris*, *tupi* (sp.n. Perú, *porrosati*)), (*carolinae*, sp.n. CR1, *fulvus*), *inquilinus*, *signatus*, *balteatus*, *pictus*)), se ve explicado por los caracteres 1, 2, 11, 12 y 13, donde este último es el más complejo por la cantidad de series de

transformación que presenta dentro de este grupo, lo que dificultado el trabajo de los taxónomos clásicos fundamentado solo en la observación superficial de los caracteres y sin preocuparse por los parentescos de estos caracteres, es decir el proceso evolutivo que ha conducido a que numerosas especies muestren los mismos estados de carácter (o similares) que han llevado a los taxónomos clásicos a considerarlos como una única adquisición, lo que conduce a serios errores a la hora de considerar los verdaderos grupos naturales dentro de *Holopothrips* ss. Los caracteres 1, 2, 11 y 12 son más constantes en sus series de transformación. En el caso del carácter 1 se registra una primera serie de transformación de 0→2 desde el ancestro hipotético a los grupos basales dentro de *Holopothrips* sl, este estado de carácter se mantiene desde la base del árbol filogenético hasta el grupo ((*graminis*, *urinator*) *permagnus*, *seini*), (*paulus*, *hilaris*, *tupi* (sp.n. Perú, *porrosati*)), (*carolinae*, sp.n. CR1, *fulvus*), *inquilinus*, *signatus*, *balteatus*, *pictus*)) que presenta un estado de carácter la explicación más simple para esto es una transformación del carácter de 2→1, con lo que el estado de carácter 1 sería una característica que justifica este subgrupo dentro del linaje *Holopothrips* ss, el carácter 2 presenta un comportamiento similar solo que desde el ancestro hipotético y en comparación con el grupo externo de los *Liothrips* se mantiene un estado de carácter que presenta diferentes estados de carácter dentro del grupo basal *Jersonithrips*, *Johansenthrips* y *Holopothrips tillandsiae* que luego cambia al estado 2 posiblemente en una serie de transformación 0→2 a partir del grupo (*anansi*, *oaxacensis*, *ferrisi*) que se convierte en estado 1 con una serie de transformación 2→1 a partir del linaje *conducans*, con una reversión de 1→0 en los grupos de especies ((*paulus*, *hilaris*, *tupi* (sp.n. Perú, *porrosati*)), (*carolinae*, sp.n. CR1, *fulvus*), *inquilinus*, *signatus*, *balteatus*, *pictus*)), en este caso el estado de carácter 0 no puede considerarse similar al presentado en el ancestro hipotético por lo que es una novedad evolutiva a pesar de que a simple vista sea difícil para los taxónomos alfa determinar las diferencias. Los caracteres 11 y 12 son más homogéneos en sus series de transformación, pero definen poco los linajes dentro de *Holopothrips* ss, mientras el carácter 11 presenta un claro estado de carácter 1 desde el linaje (*anansi*, *oaxacensis*, *ferrisi*) y en el grupo de especies considerado como linaje *Holopothrips* ss mientras que el carácter 12 es más complejo debido a que no es posible establecer la serie de transformación más viable a partir del grupo de especies denominado como *Holopothrips* ss debido a que los cambios son muchos y muchos grupos politóxicos lo que evita un análisis claro de las series de transformación de estos caracteres.

**Clave fundamentada en criterios filogenéticos de los grupos de especies del Linaje de géneros y grupos de especies emparentados con *Holopothrips*.**

Como parte de este trabajo se presenta una clave dicotómica para los principales grupos de especies que pueden ser claramente caracterizados gracias al estudio de los caracteres mediante análisis de filogenia de los mismos.

**1a)** Presenta apófisis posoccipital, pronoto fuertemente trapezoidal, estiletes maxilares ubicados en la parte central de la cabeza separados por cerca de 1/3 del ancho de la cabeza, abdomen con una serie de estructuras repetidas en los tergos abdominales de similar estructura que la pelta  
\_\_\_\_\_ ***Johansenthrips***

**1b)** Cabeza tan ancha como larga sin ninguna de las características señaladas antes para el género *Johansenthrips* \_\_\_\_\_ **2**

**2a)** Ojos mayormente proyectados en la región dorsal de la cabeza, estiletes apartados y retraídos en la cabeza hasta las setas posoculares \_\_\_\_\_ **3**

**2b)** Estiletes maxilares ampliamente separados y bajos en la cabeza (este carácter se muestra en condición reversa dentro de un grupo de especies dentro de *Holopothrips* ss), esternos de los machos con áreas glandulares evidentes y variables \_\_\_\_\_ **4**

**3a)** Sensores de las antenas con inclusiones pigmentarias formando manchas o cristales dentro del sensor \_\_\_\_\_ ***Jersonithrips***

**3b)** Sensores normales sin inclusiones pigmentarias cristalinas, suturas notopleurales poco definidas e incompletas, con un par de setas accesorias en los segmentos II-VII  
\_\_\_\_\_ **Grupo de especies *tillandsiae***

**4a)** Sin setas accesorias en los tergos abdominales, ojos de bordes paralelos en la parte dorsal y ventral, setas posoculares bien desarrolladas, asimétricas con dos pares uno mayor y uno medial menor \_\_\_\_\_ **Linaje *Holopothrips* s.l.**

**4b)** Cabeza ligeramente más larga que ancha sin llegar a ser mucho más larga que ancha  
\_\_\_\_\_ **Grupo de especies *ferrisi***

**Grupos de especies dentro del Linaje *Holopothrips sensu lato*.** Lo que se ha denominado en este trabajo como grupo *Holopothrips* sl es el grupo de especies más diverso y con un amplio número de politomías. Sin embargo, estos grupos pueden diferenciarse por los siguientes caracteres

- A) Suturas notopleurales incompletas o débiles en su desarrollo con dos pares de setas notopleurales, antenómero III reducido corto y ancho \_\_\_\_\_  
\_\_\_\_\_ **Linaje *conducans***
- B) Ojos fuertemente proyectados en la sección dorsal de la cabeza, presencia de sensores accesorios \_\_\_\_\_ **Linaje *affinis***

- C) Esternos de los machos con áreas glandulares evidentes y variables, estiletes maxilares retraídos dentro de la cabeza \_\_\_ **Linaje *Holopothrips sensu stricto***

C1) el grupo de especies (*stannardi*, sp.n. CR2, *tenuis*, sp.n. CR3, *inversus*, *hambletoni*, *pennatus*, *erianthi*, *orites*, *elongatus*) se caracteriza por cabeza con los ejes transversal y anteroposterior similares en sus dimensiones, estiletes maxilares ampliamente separados y bajos en la cabeza (estos caracteres muestran varias apariciones dentro del grupo por lo que son homoplásicos, pero definen al grupo con relación a los otros grupos de especies)

C2) el grupo de especies ((*graminis*, *urinator*) *permagnus*, *seini*), (*paulus*, *hilaris*, *tupi* (sp.n. Perú, *porrosati*)), (*carolinae*, sp.n. CR1, *fulvus*), *inquilinus*, *signatus*, *balteatus*, *pictus*)) se caracteriza por los caracteres cabeza tan larga como ancha sin llegar a ser iguales o similares (este carácter es uno de los más complejos puesto que el grupo de especies *tillandsiae* y *Jersonithrips* lo presentan también pero con juego de caracteres acompañándolo, mientras que *Johansenthrips* muestra la cabeza sutilmente más larga), estiletes profundos llegando a la base de las setas posoculares (este carácter es una reversión dentro de este grupo en una serie de transformación 0→2)

## DISCUSIÓN

Algunos taxónomos suelen justificar sus sinonimias desde la imposibilidad que tiene de separar con facilidad grupos de especies dentro de grupos supernumerarios de especies como es el caso de *Holopothrips sl.* Esto sucede porque estos taxónomos de una escuela taxonómica ya superada no utilizan las modernas herramientas como los análisis de filogenia y los datos moleculares para poder definir los grupos de especies. En algunos casos es imposible efectuar análisis moleculares debido a la ausencia de especímenes aptos para este fin. Tampoco utilizan las herramientas de análisis estructural de los caracteres como es la microscopía electrónica y la microscopía confocal, si bien la microscopía electrónica de barrido presenta los mismos problemas que los estudios moleculares por la disponibilidad de material fresco que se pueda procesar para esta técnica, la microscopía confocal ofrece una excelente perspectiva en este sentido debido a que se puede aplicar a especímenes montados para la observación óptica convencional como lo ha mostrado recientemente un artículo de Retana-Salazar (2016) que muestra como esta herramienta es de utilidad dilucidando dudas acerca de la interpretación de algunos caracteres internos como son los estiletes maxilares. El que los taxónomos clásicos no acepten el uso de las modernas tecnología y métodos de análisis hace que la taxonomía se convierta en una herramienta de clasificación que no muestra los grupos naturales que es su fin último.

Mound & Marullo (1996) exponen textualmente la siguiente idea sobre el grupo *Holopothrips* del que proponen en ese momento seis nuevos sinónimos: “The range of variation between the species listed here in *Holopothrips* is very great, including the

size and shape of the eyes, the size, number and position of the posocular setae, the position and length of the maxillary stylets, the length of the antennal segments, the form of the epimeral sutures, the number of the epimeral setae, and the number of sternal glandular áreas in the male. Despite this, it has not proved posible to recognise any subgroups within this genus. If any of the genera listed above in synonymy were to be maintained, then several more monobasic genera would be required “(Mound & Marullo 1996, pag. 290).

La mayor parte de estos caracteres fueron evaluados mediante un análisis formal de filogenia en este trabajo demostrando que si es factible la separación de grupos de especies claros y consistentes. Que el grupo *Holopothrips ss* que es el más abundante en especies es el que presenta mayor cantidad de series de transformación de caracteres y mayor número de eventos de reversión, lo que dificulta a simple vista la segregación de las especies. Este es un ejemplo claro de porqué la taxonomía moderna debe recurrir a herramientas como los análisis de filogenia, estudios estructurales de los caracteres y análisis moleculares con el fin de poder determinar el verdadero límite de los grupos naturales de especies. La simple revisión taxonómica de museo comparando estructuralmente una colección de especímenes preservados puede no ser suficiente para este tipo de decisiones y es necesario valorar los caracteres a través de algoritmos que permitan una mejor determinación de los agrupamientos y en base a esto definir los grupos naturales y sus límites en relación con los caracteres morfológicos. Trabajos como el de Mound & Marullo (1996) acerca de de *Holopothrips* es un claro ejemplo donde la taxonomía tradicional no tiene el alcance ni la resolución para acercarse a los grupos naturales de especies, de ahí los serios errores de estos autores que no utilizaron nunca otra herramienta que no fuera la mera revisión de especímenes de colección.

No obstante, a pesar de lo que consideran estos autores hay grupo que se hallaban mal definidos en sus caracteres debido a la inclusión arbitraria en ellos de especies que no presentan las características necesarias para ser incluidas en dicho grupo, lo que oscurece el panorama taxonómico. Este es el caso del linaje *conducans* el cual es perfectamente diferenciable para esta especie, pero las otras especies que se incluían en este grupo *omercooperi* y *affinis* todas en el género *Phrasterothrips* no pertenecen a este género desde un punto de vista filogenético y el género *Phrasterothrips* debe considerarse como monotípico, siendo el único caso en que se justificaría un género monotípico. Por otra parte, la especie *tillandsiae* descrita por Mound & Marullo (1996) no presenta los caracteres para estar incluida dentro de *Holopothrips ss* ni dentro de *Holopothrips sl*, sino que es una unidad evolutiva cercana a los géneros *Johansenthrips* y *Jersonithrips* ambos basales al grupo del linaje *Holopothrips*, pero claramente diferenciables por sus caracteres morfológicos.

El linaje de las especies *ferrisi* que incluye dos especies mexicanas claramente diferenciables que Mound & Marullo (1996) consideran no separables, esta incapacidad de separar estas especies puede ser debida a que estos autores no revisaron personalmente el material de estas especies, otra consideración importante cuando se

---

efectúan revisiones taxonómicas de grupos complejos es parte de la responsabilidad del profesional en taxonomía incluir solo aquel material del que pudo dar fe que fue analizado, no de aquel que solo pudo obtener referencias, esto indica la responsabilidad y ética de los autores. El grupo *ferrisi* es un linaje fácilmente diferenciable también y que contiene tres especies dos de México y una de Brasil. Es posible que haya habido una migración involuntaria o traslado del material de Brasil a México, a juzgar por los datos de distribución, y que esto propiciara una especiación en el país del Norte donde la competencia con otras especies del grupo es menor. Sin embargo, esto es simple conjetura.

El grupo *affinis* constituido por cuatro especies podría constituir un género aparte también y el grupo *Holopothrips* ss sería el grupo de mayor diversidad de especies con dos grandes grupos internos. Estos grupos si bien numerosos en especies son de amplia distribución y alta complejidad en los caracteres y sus series de transformación y es el grupo que con una mera revisión de caracteres no permite la segregación de otros grupos de especies por sus alta variabilidad como lo establecieron Mound & Marullo (1996) pero el uso de modernas estrategias de análisis si permite una mejor aproximación a los grupos naturales de especies que conforman este grupo numeroso de especies considerado aquí como *Holopothrips* ss.

Es claro que es un grupo de alta homoplasia como se ha evidenciado a través de este estudio y como lo registran Mound & Marullo (1996), estos autores ejemplifican el problema de la homoplasia en el caso particular de las especies con coloración amarilla las cuales podrían ser consideradas un grupo por su patrón de coloración, pero en realidad la naturaleza de estas especies podría ser muy diferente en sus parentescos. Este carácter no se incluyó en este análisis debido a que las coloraciones pueden ser altamente variables e incluir problemas de ruido de fondo en la resolución de las topologías. Este mismo criterio aplica con una serie de características utilizadas por Mound & Marullo (1996) para justificar la sinonimia de seis géneros con *Holopothrips* lo que no solo dificulta la clasificación, sino que además no permite la representación de un grupo natural de especies en la taxonomía de Thysanoptera. Al parecer para estos autores el criterio de homoplasia es válido solo cuando ellos lo consideran pertinente. No obstante, las especies ubicadas en otros géneros sinonimizados con *Holopothrips* la mayor parte conforman especies de grupos internos de *Holopothrips* sl, y representan grupos de especies mal definidas por lo que la sinonimia fue un recurso importante para Mound & Marullo (1996) ausentes del uso de modernas herramientas de análisis, esto conlleva que los límites de los grupos de especies no están bien definidos como sucedía con los géneros *Phrasterothrips*, *Homorothrips*, *Diplocanthothrips*, *Anoplothrips* y *Caraibothrips*, estos géneros quizás deben revalorarse pero deben considerarse los grupos de especies a los que pertenecen y si las especies emparentadas se hallan bien ubicadas, en la mayoría de los casos estas especies pertenecen a grupos de especies particulares y no como grupos genéricos aparte. Es evidente que los intentos dentro de lo limitado de la revisión taxonómica clásica por definir los límites del linaje *Holopothrips* sl no han logrado mejorar la situación taxonómica del grupo ni definir de mejor manera sus límites, por lo que es necesario retomar este aspecto con nuevos

enfoques taxonómicos que permitan dilucidar los límites naturales de estos grupos. Se hace necesario un trabajo que revise los límites de los géneros en Phlaeothripinae desde una perspectiva evolutiva de los caracteres, más allá de la simple observación de museo de los taxónomos clásicos.

La idea de este trabajo es presentar un análisis formal de filogenia que ayude a determinar los grupos naturales de especies. Por la naturaleza del estudio este presenta capacidad de resolución a nivel de grupos de especies, pero no en cuanto a los parentescos certeros entre las mismas, por lo que se registran una gran cantidad de politomías.

**Revisión Taxonómica Moderna.** Una de las labores fundamentales del taxónomo es la revisión taxonómica, de la cual depende la decisión de sinonimizar o revalidar taxa. No hay una regulación acerca de cómo efectuar una revisión taxonómica, ni los criterios necesarios para determinar un sinónimo. Algunos taxónomos aprovechan espacios de publicación de comentarios varios sobre lo que consideran problemas taxonómicos para establecer sinonimias, lo que es una actitud poco recomendable como práctica taxonómica. Los sinónimos deberían ser siempre justificados con evidencias que muestran que dos especies son la misma, más allá del simple criterio e interpretación de un taxónomo de museo.

La revisión taxonómica moderna debe incluir otras herramientas más allá de la simple descripción de caracteres, es necesario que haya fotografías de alta resolución, en especial si son tomadas con microscopía electrónica de barrido (MEB) o microscopía confocal. Además, si es posible debe haber análisis moleculares o de filogenia sino discusiones claras acerca de la evolución de los caracteres. De otra forma, esta práctica se vuelve muchas veces una manera en que los taxónomos clásicos validan sus creencias en ausencia de evidencias fuertes más allá de la mera especulación y el estudio tipológico de caracteres externos de la morfología de las especies, sin considerar variaciones biogeográficas, el significado filogenético de los caracteres, discusiones acerca de la evolución de los caracteres y la homogeneidad de un carácter dentro de un grupo de especies.

**Errores de generalización de los taxónomos clásicos.** Los taxónomos clásicos fundamentan sus criterios para la exclusión o inclusión de especies dentro de un grupo en la búsqueda de las variaciones poco frecuentes de un grupo de especies. De esta forma, es habitual encontrar en la literatura argumentos en los que se esgrime que, si bien la mayor parte de las especies presentan un conjunto de caracteres estables, la presencia de una o unas pocas especies con una alteración del patrón significa que esta otras especies consideradas en otros grupos deben ser sinonimizadas con este género. Las seis sinonimias de Mound & Marullo (1996) con *Holopothrips* presentan problemas de este tipo. Otro problema es que los grupos con grandes cantidades de especies muy variables habitualmente no presentan un conjunto de caracteres que permita su identificación claramente, de esta forma el género *Holopothrips* presenta tres salidas en la clave de Mound & Marullo (1996) donde hay caracteres en cada uno de estos casos que son utilizados en otros grupos para la separación de géneros, como es la separación

de los estiletes maxilares, o la presencia de puente maxilar, de esta forma no hay caracteres que logren definir con claridad a *Holopothrips* y la inclusión de nuevos sinónimos solo amplía la brecha para poder definir estos géneros, las especies excepción como los grupos de especies reducidos y con particularidades morfológicas dentro de un género no deben ser utilizados como criterios de sinonimia debido a que esto solo contribuye a la creación de grupos artificiales que van en contra de una clasificación natural. Posiblemente antes se sinonimizar una serie de géneros de pocas especies y alta consistencia estructural con *Holopothrips*, lo correcto hubiera sido hacer una revisión extensa de las especies de *Holopothrips* y sus grupos internos y definir si se trata de un grupo natural o no y en base a estos resultados separar nuevos géneros que, si respondan a caracteres novedosos que los justifiquen, en vez de estar incluyendo especies que cada vez hacen más difuso el panorama de los límites de este género.

En efecto si hay problemas para definir los grupos internos en un grupo de especies como es el caso del linaje de los *Holopothrips*, la forma de acción correcta en una taxonomía moderna es seguir los siguientes pasos: 1) hacer la revisión del género, 2) hacer una filogenia de las especies del género y determinar los agrupamientos naturales, 3) hacer un análisis de homoplasias en base a los resultados obtenidos.

En efecto es difícil con la sola observación de los especímenes definir cuáles son homoplásicos y cuáles no, pero agrupar todo aquello que es similar en características plesiotípicas resulta en grupos de más difícil manejo, poca claridad de relaciones, poca claridad de la biología y ausencia de caracteres que los definan, lo cual promueve mantener y crear grupos parafiléticos dentro de la clasificación, como ha sucedido en este grupo de especies. Las seis sinonimias propuestas por Mound & Marullo (1996) pueden tener cabida cinco de ellas donde las especies de algunos géneros se encuentran claramente incluidas y no hay resolución para sus parentescos por lo que es habitual que esto indique un grupo de especies consistente hasta que no se efectúen mejores análisis. Es necesario reconsiderar al género *Phrasterothrips* para la única especie *conducans* y podría definirse dos géneros más para el grupo de especies *ferrisi* de México y Brasil y el grupo *affinis* de América Central y América del Sur.

#### AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Roberto Johansen-Naime del IBUNAM por sus consejos taxonómicos y por el préstamo de material de estudio. Al Dr. Octavio J. Cambero-Campos por facilitar material de la Colección de Thysanoptera de la Universidad Autónoma de Nayarit (UAN). Al Museo de Senckenberg, Frankfurt, Alemania por el préstamo de material de estudio. Al M. Sc. Jesús A. Rodríguez-Arrieta por su colaboración con las imágenes. Al personal del CIEMIC por su colaboración en el desarrollo de estos proyectos de investigación y en especial a la Vicerrectoría de Investigación por el financiamiento del proyecto 810-B6-A33 titulado “Thrips de México, América Central y el Caribe, taxonomía, ecología y biología de adultos e inmaduros”.

## REFERENCIAS

- Bagnall, R.S. 1924.** Brief descriptions of new Thysanoptera XIV. *Annals and Magazine of Natural History* (9) 14: 625-640.
- Bhatti JS. 1993.** Phylogenetic relationships among Thysanoptera (Insecta) with particular reference to the families of the Order Tubulifera. *Zoology (Journal of Pure and Applied Zoology)* 4:93-130.
- Bjorklung, M. 1997.** Are 'Comparative Methods' Always Necessary? *Oikos* 80(3):607-612.
- Bock, W. 1974.** Philosophical foundation of evolutionary classification. *Systematic Zoology* 22:375-392.
- Brooks, D.R. & Wiley, E.O. 1986.** *Evolution as Entropy: Toward a Unified Theory of Biology*. Chicago University Press, USA. 335pp.
- Buckman, R.S., Mound, L.A. & Whiting, M.F. 2012.** Phylogeny of thrips (Insecta: Thysanoptera) based on five molecular loci. *Systematic Entomology* 1-11, doi: 10.1111/j.1365-3113.2012.00650.x
- Eow, L.X. 2016.** *The Phylogeny and Morphological Evolution of the Fungal Spore-feeding Thrips, Idolothripinae (Thysanoptera: Phlaeothripidae)*. Thesis submitted in fulfilment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy. School of Earth, Environmental and Biological Sciences, Science and Engineering Faculty, Queensland University of Technology (QUT), Brisbane, Queensland, Australia 344pp.
- Forey, P.L. 1994.** Fossils and cladistic analysis. In: *Cladistics. A Practical Course in Systematics*. Edited: Forey, P.L., Humphries, C.J., Kitching, I.J., Scotland, R.W., Siebert, D.J. & Williams, D.M. 124-136.
- Johansen, R.M. 1986.** Nuevos conceptos taxonómicos y filogenéticos del género *Elaphrothrips* Buffa, 1909 (Thysanoptera: Phlaeothripidae) del continente americano y descripción de dos especies nuevas. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional de México* 56:745-868.
- Johansen, R.M. 1987.** El género *Leptothrips* Hood, 1909 (Thysanoptera: Phlaeothripidae) en el continente americano: su sistemática, filogenia, biogeografía, biología, conducta y ecología. *Monografías del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 3:1-246.
- Johansen, R.M., Retana-Salazar, A.P. & Mojica-Guzmán, A. 2005.** A review of the New World bryophyte-feeding genus *Wegenerithrips* Johansen 1983 (Insecta, Thysanoptera, Thripidae). *Senckenbergiana biologica* 85:61-83.
- Kjer, K.M., Simon, C., Yavorskaya, M. & Beutel, R.G. 2016.** Progress, pitfalls and parallel universes: a history of insect phylogenetics. *Journal of The Royal Society Interface* 13:2016.0363.
- Maddison, D.R. 1991.** The Discovery and importance of multiple islands of most-parsimonious trees. *Systematic Zoology* 40:315-328.
- Méndez-Iglesias, M. 1999.** La Evolución en Marcha: Conceptos, Lógica y Metodología en la Ecología Evolutiva. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA)* 26:595-603.
- Morris, D.C., Mound, L.A., Schwarz, M.P. & Crespi, B.J. 1999.** Morphological phylogenetics of Australian gall-inducing thrips and their allies: their evolution of host-plant affiliations, domicile use and social behaviour. *Systematic Entomology* 24:289-299.
- Mound, L.A. & Marullo, R. 1996.** The thrips of Central and South America: An Introduction (Insecta: Thysanoptera). *Memoirs on Entomology International*, Vol 6, 487 pp.
- Page, R.D.M. 1993.** On islands of trees and the efficacy of different methods of branch-swapping in finding most-parsimonious trees. *Systematic Biology* 42:200-210.
- Priesner, H. 1921.** Neue und wenig bekannte Thysanopteren der neotropischen Fauna aus der Sammlung des Berliner Zoologischen Museums. *Deutsche entomologische Zeitung*:187-223.
- Retana-Salazar, A.P. 2000.** Revisión y filogenia del grupo genérico *Pseudothrips* (Thysanoptera: Thripidae). *Brenesia* 54:51-62.

- Retana-Salazar, S.A. 2006.** EntroPhyl: Un programa para la entropía biológica en filogenia. *Métodos en Ecología y Sistemática* 1(1):33-36.
- Retana-Salazar, A.P. 2007.** El Grupo Genérico *Hoodothrips* (Terebrantia: Heliothripidae). *Acta Zoológica Lilloana* 51(1):15-38.
- Retana-Salazar, A.P. 2009.** Monografía de los grupos genéricos *Anactinothrips*-*Zeugmatothrips* (Tubulifera: Idolothripinae). *Monografía Revista Métodos en Ecología y Sistemática* 134p.
- Retana-Salazar, A.P. 2012.** Characters in Thysanoptera (Insecta). *Métodos en Ecología y Sistemática* 7(2):16-37.
- Retana-Salazar, A.P. & Nishida, K. 2007.** First gall-inducing thrips on *Elaphoglossum* ferns: A new genus and species of thrips, *Jersonithrips galligenus* from Costa Rica (Insecta, Thysanoptera, Phlaeothripidae). *Senckenbergiana biologica* 87(2):143-148.
- Retana-Salazar, A.P. & Retana-Salazar, A.P. 2008.** *Entropía Biológica. Especies y Filogenia*. ECIBRC, 1º Edición. San José, Costa Rica. 167pp.
- Retana-Salazar, A.P.; Soto-Rodríguez, G.A. 2001.** Filogenia del género neotropical *Zeugmatothrips* (Thysanoptera: Phlaeothripidae). *Gayana Zoologica* 65(2):119-128.
- Retana-Salazar, A.P. & Soto-Rodríguez, G.A. 2007.** Revisión Taxonómica del grupo *Haplothrips-Karnyothrips* (Thysanoptera: Phlaeothripidae). *Revista de Biología Tropical* 55(2):627-635.
- Retana-Salazar, A.P. & Soto-Rodríguez, G.A. 2008.** A new genus and species of gall-inducing thrips (Thysanoptera: Tubulifera) from the neotropical region. *BRENESIA* 69:59-64.
- Rice, K.A., Donoghue, M.J. & Olmstead, R.G. 1997.** Analysing large data sets: rbcL 500 revisited. *Systematic Biology* 46:554-563.
- Stannard, L.J. 1957.** *The Phylogeny and Classification of the North American Genera of the Suborder Tubulifera (Thysanoptera)*. Illinois Biological Monograph 25:1-200.
- Swofford, D.L. 1990.** *PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony versión 3.0*. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- Wiley, E.O. 1979.** The annotated Linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. *Systematic Zoology* 28:308-337.
- Wiley, E.O., Siegel-Causey, D., Brooks, D.R. & Funk, V.A. 1991.** *The compleat cladist. A Primer of Phylogenetic Procedures*. The University of Kansas, Museum of Natural History, Special Publications, Lawrence, USA.

**Apéndice 1.** Matriz de datos utilizada en la reconstrucción filogenética de los grupos de especies del Linaje *Holopothrips*. Se utilizaron 25 caracteres, 24 morfológicos y uno referente a la distribución de las diferentes especies. Se incluyen 38 especies en el análisis. El análisis se efectuó con el programa PAUP 3.1.1 y EntroPhyl06. El análisis de los caracteres se efectuó con el programa McClade 4.03.

<i>jaboticabae</i>	21210000121110010000	00000
<i>mariae</i>	21010000121111210000	00000
<i>affinis</i>	21010000121110010000	00000
<i>omercooperi</i>	21010000121210010000	00000
<i>carolinae</i>	1000100000????110001	00000
sp.n.CR1	10001000001340000001	00000
<i>fulvus</i>	10001000001210010000	00000
sp.n.Perce	10000111001330010000	00000
<i>porrosati</i>	10000111001210010011	00000

Retana-Salazar, A. P. Filogenia de los grupos de especies de *Holopothrips* y grupos cercanos (Phlaeothripidae: Tubulifera: Thysanoptera).

---

<i>inquilinus</i>	10000000001330011000&100000
<i>paulus</i>	10000001001330110001 00000
<i>hilaris</i>	10000001001330010000 00000
<i>signatus</i>	10000000001440010001 00000
<i>balteatus</i>	1000000000????010000 00000
<i>pictus</i>	10000000001130010000 00000
<i>ananasi</i>	02000000001311010000 00000
<i>conducans</i>	21000000001210011102 00000
<i>tillandsiae</i>	22120000110000211001 00000
<i>ethelae</i> sp.n.	21120000110000211001 00000
<i>Johansenthrips</i>	20101101010000201011 11110
<i>Jersonithrips</i>	2302110101????210001 00001
<i>hambletoni</i>	21000000001130010000 00000
<i>pennatus</i>	2100000000????010000 00000
<i>erianthi</i>	21000000001121010000 00000
<i>orites</i>	2100000000????010000 00000
sp.n.CR2	21000000001230010001 00000
<i>elongatus</i>	2100000000????010000 00000
<i>tenuis</i>	21000000001310010001&300000
<i>stannardi</i>	21000000001230010002 00000
sp.n.CR3	21000000001130010001 00000
<i>inversus</i>	21000001001330010000 00000
<i>tupi</i>	10000001001230010000 00000
<i>ferrisi</i>	0200000100????010002 00000
<i>oaxacensis</i>	02000001001310010002 00000
<i>permagnus</i>	11000001001330000000 00000
<i>graminis</i>	11000001011000010000 00000
<i>seini</i>	11000001001000010003 00000
<i>urinator</i>	11000001011000010000 00000
ANCESTRO HIPOTETICO	00000000000000000000 00000

**Recibido:** 21 noviembre 2016  
**Aceptado:** 1 diciembre 2016  
**Publicado en línea:** 3 diciembre 2016