

RELACIONES FILOGENETICAS DEL SUBGENERO *Ectemnaspis* SUBGRUPO *bicoloratum* (SIMULIIDAE: SIMULIUM)*

por

Daniel Rafael Miranda Esquivel**
Paulina Muñoz de Hoyos***

Resumen

Miranda, D.R. & P. Muñoz de Hoyos: Relaciones filogenéticas del subgénero *Ectemnaspis* subgrupo *bicoloratum* (Simuliidae: Simulium). Rev. Acad. Colomb. Cienc. 18 (71): 571-577, 1993. ISSN 0370-3908.

Los cromosomas politénicos de tres especies del género *Simulium* subgénero *Ectemnaspis*, subgrupo *bicoloratum*: *Simulium ignescens*, *Simulium tunja* y *Simulium furcillatum*, y las especies *Simulium muiscorum* y *Simulium sensu stricto* (Diptera: Simuliidae) consideradas como grupo ajeno, se analizaron para establecer el patrón standard de bandeamiento. Se observó baja homoplasia para los caracteres estudiados, de los cuales la homosecuencialidad de los cromosomas I y III es la sinapomorfia que delimita al subgrupo *bicoloratum*. Se plantea una hipótesis de parentesco entre las especies estudiadas y un marco citológico de comparación entre las especies de los subgéneros *Ectemnaspis* y *Psilopelmia*.

Abstract

The polytene chromosomes of three species of the subgroup *bicoloratum* (*Simulium*, *Ectemnaspis*): *Simulium ignescens*, *Simulium tunja* and *Simulium furcillatum*, and the species *Simulium muiscorum* and *Simulium sensu stricto* as outgroup were analyzed to create the subgroup standard map. The characters show low homoplasy and the sinapomorphy of homosecuencial pattern of chromosomes I and III delimitate the subgroup. It is shown a cladistic hypotheses and a cytological frame to compare *Ectemnaspis* against *Psilopelmia*.

Introducción

La clasificación filogenética de la familia Simuliidae ha sido considerada en forma parcial, y los intentos han sido o bien a partir de caracteres morfológicos (ver Coscarón, 1987) o de caracteres citológicos de las citoespecies dentro de una morfoespecie (ver Rothfels, 1979b; 1981a, b; 1987. Conn, 1988).

La filogenia cladística permite crear y/o confirmar HIPOTESIS sobre las relaciones de descendencia entre taxa (OBJETOS) a partir de sus carac-

* El trabajo hace parte del programa de investigación "Biología de los Simúlidos de Colombia", proyecto "Relaciones Filogenéticas del Género *Simulium* en la Sabana de Bogotá", Financiado por COLCIENCIAS y la Universidad Nacional de Colombia.

** Biólogo. Estudiante de Magister Biología. Línea Sistemática. Universidad Nacional de Colombia.

*** Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales. Apartado 7495, Santafé de Bogotá.

teres (PROPIEDADES) (Sober, 1988). Al generarse un cladograma o árbol de relaciones se crea una medida de relación entre éste y los datos expresada como: índice de consistencia (Farris, 1970) o índice de retención (Farris, 1989). La medida se supone indica el grado de homoplasia o 'ruido' para cada carácter y para el árbol en general (Farris, 1991; Meier et al., 1991).

La clasificación filogenética de simúlidos es crucial ya que algunas especies han sido consideradas como indicadores de calidad de agua (Gaviria & Rodríguez, 1982), y es necesario que exista una filogenia previa al biomonitoreo (Cranston, 1990; Faith & Cranston, 1991), sobre el axioma que los cladogramas son un marco referencial apropiado para la contrastación de las hipótesis sobre las propiedades de los organismos (Felsenstein, 1985; Sober, 1988; O'Hara, et al., 1988; Baum & Larson, 1941; Carpenter, 1987, 1989). Por lo tanto, es necesario dar los pasos pertinentes para que en el futuro las investigaciones con simúlidos, en lo posible, posean un soporte filogenético.

Las citofilogenias de Simuliidae permitirán "validar" los rangos supraespecíficos actuales tales como géneros o subgéneros, que están basados en trabajos sobre morfología (Crosskey, 1987a).

La creación de un standard o patrón de bandeamiento central de un grupo en una citofilogenia es, en opinión de Rohthfels (1987), una forma de aplicar el principio de parsimonia sensu Farris (1983) y el de comparación de grupo ajeno en la forma propuesta por Watrous & Wheeler (1981).

La direccionalidad en una citofilogenia debe ser obtenida a partir de otro tipo de datos (Conn, 1988) tales como morfológicos, enzimáticos, etc; pero en un caso particular con tres especies del grupo *jenningsi* del subgénero *Simulium*, Gordon (1984) determinó el standard utilizando únicamente datos cromosómicos.

En el momento actual, con la posibilidad de mapear las transformaciones de carácter en un cladograma, utilizando alguno de los programas disponibles para filogenia, es posible conocer los caracteres del nodo central (Mickevich & Weller, 1990). En un futuro, por comparación entre estos patrones, será factible crear una citofilogenia para grupos jerárquicamente más altos, quizá a nivel de género y de familia.

El standard puede obtenerse para cualquier grupo monofilético: una morfoespecie, un grupo, un subgénero, etc. La forma más simple sería la obtención de mapas citológicos para las unidades jerárquicamente más bajas (menos inclusivas) y la generación del standard para el grupo jerárquicamente más alto (más inclusivo) que sea monofilético. Así, si el interés es la diagramación del standard de la especie se obtienen los mapas de los distintos citotipos, y a partir de un análisis cladístico

y el mapeamiento de los caracteres, se consigue el punto hipotético central a ellos (Fig. 1).

Existen dos objeciones posibles: la primera, que se deben incluir (o conocer) todos los componentes de la unidad más inclusiva, y la segunda, que se hace una interpretación del cladograma como un árbol filogenético.

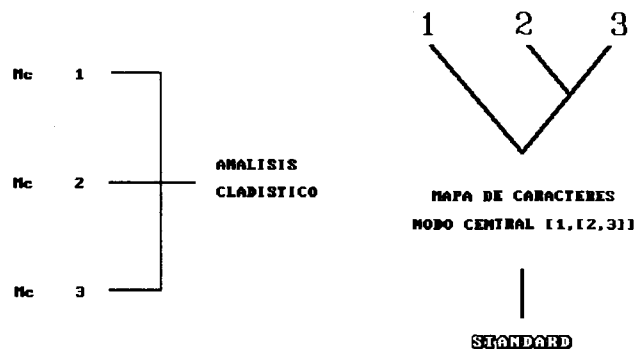


Figura 1. Obtención del standard para una especie de tres citotipos. Mc Mapa citológico

Estas dos consideraciones no son válidas. Si para el caso considerado en la Fig. 1 existiese además una cuarta especie (Fig. 2) hermana de [1], al formar un grupo monofilético entre [1, 4], este nodo debe compartir una serie de caracteres con [-1] y éstos permiten la reconstrucción del standard. Al postular que las sinapomorfias de [1, 4] están incluidas en [1] se debe redibujar la Fig. 1 como el diagrama que se observa en la Fig. 3. Luego, algunas de las apomorfias de [1] pueden ser sinapomorfias de [1, 4] y sobre esta base conducir el análisis.

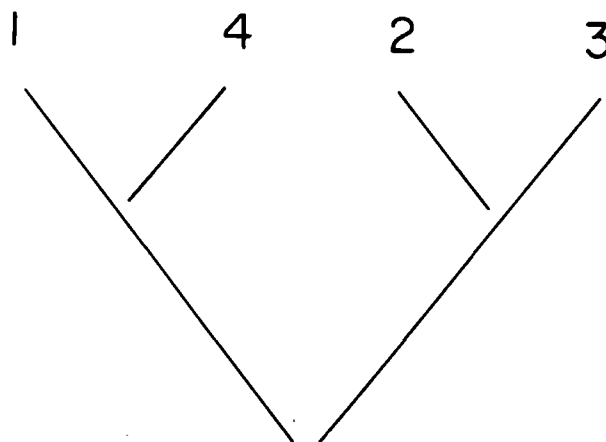


Figura 2. Cladograma para cuatro especies que muestra la inclusión de un cuarto grupo.

Si los elementos considerados fuesen polifiléticos, el standard estaría obviamente errado. Cuando el grupo es parafilético lo que se obtiene es el standard, considerando sólo algunos representantes por rama (Fig. 4). De hecho algunas veces la claridad se logra reduciendo información. Si solamente se posee un representante de cada rama mayor, el

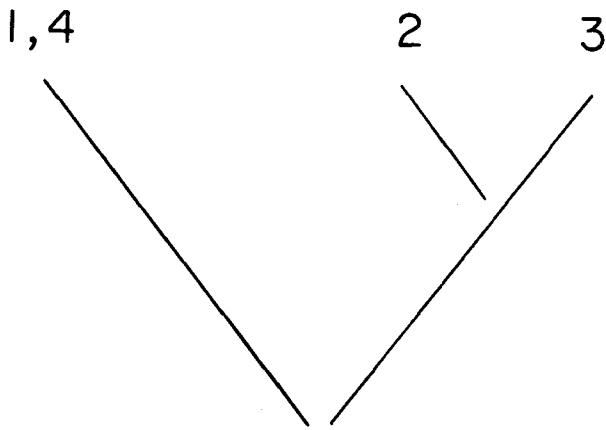


Figura 3. Cladograma para cuatro especies redibujado para considerar el nodo [1, 4].

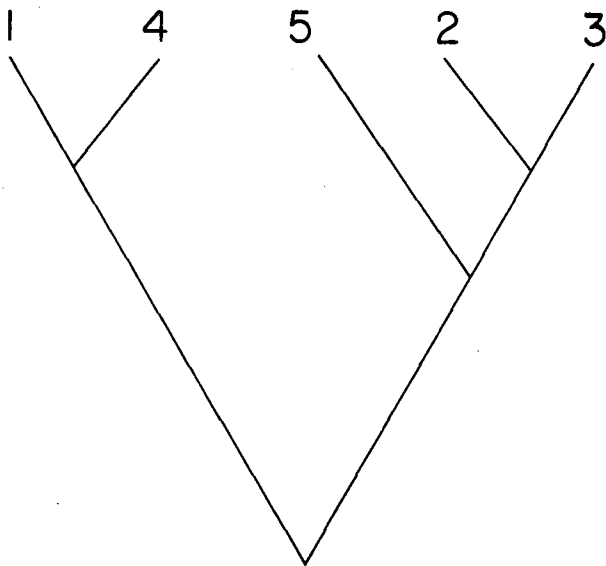


Figura 4. Cladograma para cinco especies, donde el grupo [1, 4, 2, 3] es parafilético al no considerar la especie [5].

análisis cladístico resulta más fácil (Patterson et al., 1979; Henderson, 1989). Este es el caso del análisis de un orden en el cual se consideran unas pocas especies representantes de cada familia aunque ésta posea un gran número de géneros y especies (Coddington, 1990).

La segunda objeción a la interpretación ancestro-descendiente no es correcta, ya que en la Fig. 1 se obtiene la tendencia central a [1, [2, 3]] sin indicar si [1] es el ancestro a [2, 3]; sólo se indican los caracteres del central.

Por ser el patrón de bandeamiento un carácter sometido a menor presión ambiental, el nivel de homoplasia es menor; además, el modelo de especiación en simúlidos es silente a nivel fenotípico (Crosskey, 1987a, Rothfels, 1989), por lo que algunas diferencias entre grupos pueden no existir como en las especies gemelas o crípticas, o estas diferencias pueden no ser conclusivas. De otro lado

las homologías son más fácilmente evaluables con caracteres cromosómicos, por lo menos en simúlidos.

El subgénero *Ectemnaspis* está conformado, según Coscarón (1984, 1987 y 1990), por 38 especies (Coscarón, 1990) distribuidas en 4 subgrupos: *bicoloratum*, *romanai*, *perflavum* y *dinellii*. *Bicoloratum* posee la misma especie tipo que el subgénero *Ectemnaspis*: *Simulium bicoloratum*. Las especies tipo de los otros tres subgrupos son las especies que sirven para denominar el subgrupo, las cuales no determinan ningún subgénero.

En Colombia están registradas 16 especies del subgénero *Ectemnaspis* (sensu Coscarón, 1990), que se hallan en Cundinamarca, Tolima, Boyacá, Valle del Cauca y Chocó.

La mayoría de las especies designadas para Colombia se encuentran en la zona del páramo de Sumapaz, de hecho Wygodzinsky (1973) y Coscarón (1990) consideran que el subgénero *Ectemnaspis* posee un centro de diversificación en la zona Norte de Suramérica que podría corresponder a la zona de páramo de la sabana y en general al altiplano cundi-boyacense.

Tradicionalmente *Ectemnaspis sensu lato* ha sido conformado por las especies 'Rubias' o 'Monas' de simúlidos (Coscarón, 1987), lo que es una posible sinapomorfia que define al grupo, ya que los simúlidos en general son negros.

El subgrupo *bicoloratum* se localiza en la zona alto-andina y de páramo en la Cordillera de los Andes, desde Venezuela atravesando Colombia hasta llegar a Ecuador, en lo que Coscarón (1991) denomina Zona Norandina.

Para el subgénero *Ectemnaspis* y más específicamente para el subgrupo *bicoloratum* existe la descripción citológica de tres especies de los alrededores de la Sabana de Bogotá.

Materiales y Métodos

Tomando como punto de partida una parte del cladograma propuesto por Coscarón (1991) (Fig. 5) y las descripciones citológicas de tres especies del subgénero *Ectemnaspis*: *Simulium ignescens*, *S. tunja* descritos cromosómicamente por Duque (1980) y Duque et al. (1988) y *S. furcillatum* descrito por Campos (1989) y Campos & Muñoz de Hoyos (1990) como representantes de las ramas no resueltas de la politomía se analizó el patrón de bandeamiento.

El grupo ajeno lo conformaron *Simulium muiscorum* [*Simulium (Hemicnetha) sensu* Crosskey (1987b) o *Simulium (Grenierella) sensu* Coscarón (1987)] y *Simulium sensu stricto* de los cuales existen mapas cromosómicos; para *S. muiscorum* (Moreno, 1982) y para *Simulium sensu stricto*

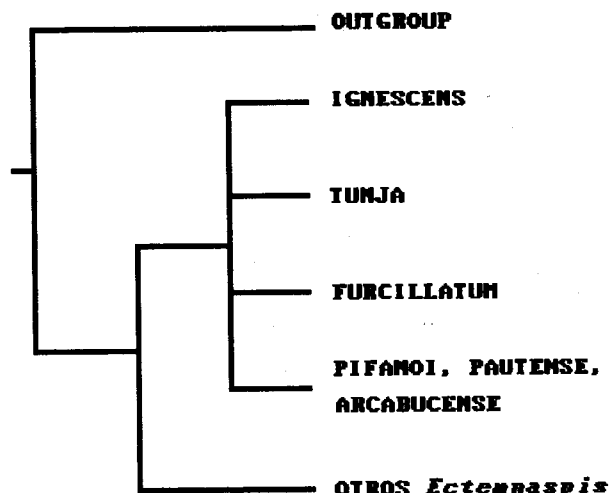


Figura 5. Politomía del grupo *bicoloratum*. Redibujado de Coscarón, 1991.

(Rothfels et al., 1978). La selección de estas especies no indica que alguna de ellas sea el grupo hermano de *Ectemnaspis* o del subgrupo *bicoloratum*, estas fueron consideradas porque las descripciones citológicas son lo suficientemente claras como para hacer una comparación asertiva.

Las especies se contrastaron en el patrón de bandeamiento de los tres cromosomas tanto para marcadores como para la secuencia de bandas.

Los caracteres se analizaron por los métodos de Branch and Bound (Hendy & Penny, 1982) y de

- (1) SIMULIUM SENSU STRICTO (2) S. MUISCORUM
(3) S. IGNESENS (4) S. TUNJA (5) S. FURCILLATUM

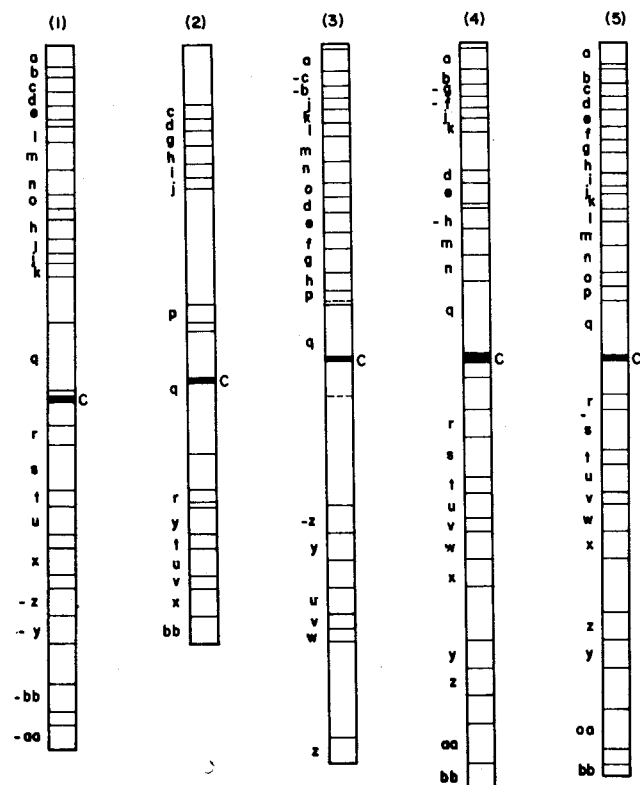


Figura 6. Idiograma comparativo de las secuencias de bandeamiento del cromosoma II para las distintas especies. El signo - indica secuencia invertida.

compatibilidad, incorporados en el paquete Phylip versión 3.1. (Felsenstein, 1988). Además se usó el programa Hennig86 versión 1.5 (Farris, 1988) con la opción de enumeración implícita.

La evaluación del nivel de homoplasia se hizo considerando el índice de consistencia (Farris, 1989).

Resultados y Discusión

De acuerdo con los resultados citológicos se pueden considerar las especies analizadas como un grupo monofilético por compartir todas la sinapomorfia de homosecuencialidad del patrón de bandeamiento de los cromosomas I y III, lo que refuerza la monofilia del grupo al considerar los caracteres morfológicos.

Se descartaron las autopomorfias para no aumentar la longitud del árbol resultante. Sólo se consideraron las diferencias de bandeamiento del cromosoma II, la posición del organizador nucleolar (NOR) y la inversión III L-1 (Duque et al., 1988) (Fig. 6; Tabla 1).

Por los tres métodos considerados se obtuvo un solo árbol (Fig. 7) que muestra que la relación

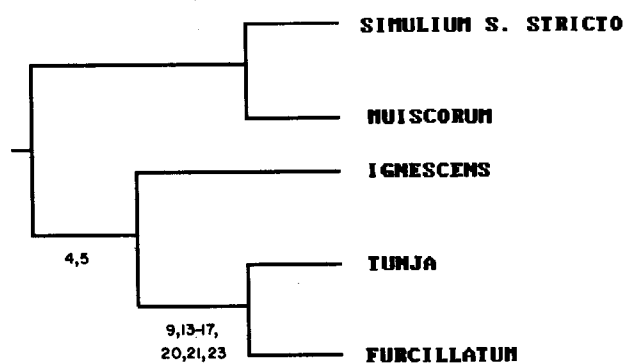


Figura 7. Cladograma del grupo *bicoloratum*, longitud 52. Índice de consistencia 0.88. Índice de retención 0.53.

de parentesco es mayor entre *Simulium tunja* y *S. furcillatum*.

A partir de los resultados se postula el mapa standard del subgénero *Ectemnaspis* subgrupo *bicoloratum* como una hipótesis cladística a la luz de los datos actuales:

- El standard debe poseer cromosomas I y III homosecuenciales con estas especies. Este planteamiento se ve reforzado por el patrón de bandeamiento de otra especie cercana a *S. furcillatum*: *S. bicornutum* (Muñoz de Hoyos et al. en prep.).
- Considerando el nodo formado por las tres especies, el mapa hipotético corresponde a los caracteres expresados en la Tabla 1 como la especie Standard, que involucra el postulado de centralidad del standard (Rothfels, 1979a) y que es coincidente con el postulado de parsimonia sensu Farris (1983).

— Las especies de comparación para citología podrían ser o *Simulium ignescens* o *S. furcillatum*.

Es necesario definir el dilema al considerar los límites entre *Ectemnaspis* y *Psilopelmia*, ya que Coscarón considera algunas especies de *Psilopelmia sensu* Crosskey (1978b) como *Ectemnaspis*. Que en última instancia se puede definir en la pregunta: ¿es el color una sinapomorfia?, o en otras palabras ¿son los simúlidos de color un grupo monofilético?

Debido a que la elucidación no parece ser definible únicamente con información morfológica, se hace necesario el caracterizar citológicamente algunas especies del subgénero *Psilopelmia* y compararlas con lo que existe de *Ectemnaspis* para

resolver el problema dentro del contexto cromosómico.

A partir del mapa standard generado y la comparación con mapas de otras especies es fácil reconocer qué pertenece y qué no pertenece al subgrupo *bicoloratum* o a *Ectemnaspis sensu lato*.

Los caracteres cromosómicos presentan en general poca homoplasia lo que indica su valor tanto por ser definibles las homologías como por tener éstas un mayor valor informativo que los datos morfológicos y ser los datos cromosómicos más económicos que los datos moleculares. En estas dos fuentes de información, citología y moléculas, está el futuro de la evaluación de la clasificación filogenética para simúlidos.

Tabla 1.
Lista de estados de los caracteres para las especies analizadas

ESPECIES	F	T	I	M	S	S	CI.
	U	U	G	U	I	T	
CARACTER Y ESTADOS							
1. b: aus, std, inv.	1	1	2	0	1	1	1.0
2. c: aus, std, inv.	1	0	2	1	1	1	1.0
3. d: std1, std2.	0	1	1	0	0	P	0.5
4. e: aus, std1, std2.	2	2	2	0	1	2	1.0
5. f: aus, std, inv.	1	2	1	0	0	1	1.0
6. g: aus, std1, std2, inv.	1	3	2	1	0	1	1.0
7. k: aus, std1, std2.	1	2	2	0	1	P	0.66
8. l: aus, std1, std2.	2	0	1	0	0	0	1.0
9. m: aus, std1, std2.	2	2	1	0	1	1	1.0
10. o: aus, std1, std2.	2	0	2	0	1	P	0.66
11. p: aus, pres.	1	0	1	1	0	1	1.0
12. r: aus, std1, std2.	1	1	0	2	1	1	1.0
13. s: aus, pres.	1	1	0	0	1	P	0.5
14. t: aus, std1, std2.	1	1	0	2	1	1	1.0
15. u: aus, std1, std2.	0	0	1	1	0	P	0.5
16. v: aus, std1, std2.	2	2	1	1	0	1	1.0
17. w: aus, std1, std2.	2	2	1	0	1	1	1.0
18. x: aus, std1, std2.	1	1	0	2	1	1	1.0
19. y: std1, std2, inv.	1	1	0	1	2	1	1.0
20. z: aus, std, inv.	1	1	2	0	2	2	1.0
21. aa: aus, std, inv.	1	1	0	0	2	0	1.0
22. bb: aus, std, inv.	1	1	0	1	2	1	1.0
23. NOR: I, III.	1	1	0	0	0	0	1.0
24. III L-1: aus, std, inv.	1	0	2	1	1	1	1.0

Bibliografía

- Baum, D.A. & A. Larson, 1991. Adaptation reviewed: A phylogenetic methodology for studying character macroevolution. *Syst. zool.* 40: 1-18.
- Campos, J. 1989. Estudio citológico de *Simulium furcillatum* (Diptera: Simuliidae). Páramo de Chisacá. Trabajo de grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.
- & P. Muñoz de Hoyos, 1990. Los cromosomas politénicos de *Simulium furcillatum* (Diptera: Simuliidae) Chisacá, Cundinamarca, Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 17: 715-723.
- Carpenter, J.M. 1987. Phylogenetic relationships and classification of the Vespinae (Hymenoptera: Vespidae). *Syst. ent.* 12: 413-431.
- . 1989. Testing scenarios: wasp social behaviour. *Cladistics* 5: 131-144.
- Coddington, J.A. 1990. Cladistics and spider classification. *Acta Zool. Fennica* 190: 75-87.
- Conn, J. 1988. A cytological study of the *S. metallicum* complex (Diptera: Simuliidae) from Central and South America. pp: 221-243. En: M.W. Service Ed. *Biosystematics of Haematophagous insects*. Oxford Univ. Press.
- Coscarón, S. 1984. Revisión del Género *Simulium* (*Ectemnaspis*) Enderlein (Simuliidae: Diptera: Insecta). *Rev. Soc. Entomol. Arg.*, Buenos Aires 43: 283-325.
- 1987. El género *Simulium* Latreille en la Región neotropical: Análisis de los grupos supraespecíficos, especies que lo integran y distribución geográfica (Simuliidae: Diptera). *Museu Paraense Emilio Goeldi. Belem*, 111 p, 30 fig.
- 1990. Taxonomía y distribución del subgénero *Simulium* (*Ectemnaspis*) Enderlein (Simuliidae, Diptera, Insecta). *IHERINGIA Ser. Zool.*, Porto Alegre. 70: 109-170.
- 1991. Distribución de Simuliidae neotropicales y su relación con las áreas biogeográficas. Presentación en la Primera Reunión Latinoamericana de Simúlidos, La Cumbre, Córdoba, Argentina. Diciembre 1991.
- Cranston, P.S. 1990. Biomonitoring and taxonomy. *Env. Monit. Asses.* 14: 265-273.
- Crosskey, R. 1987a. The future of black fly taxonomy. pp. 11-38. En: Ke Chung Kim & R.W. Merritt (Eds.). *Black Flies. Ecology. Population Management, and Annotated World List*. The Penn. State University.
- 1987b. An annotated checklist of the world black flies (Diptera: Simuliidae) pp. 425-520. En: Ke Chung Kim & R. W. Merritt (Eds.). *Black Flies. Ecology, Population Management, and Annotated World List*. The Penn. State University.
- Duque, S. 1980. Estudio citogenético de *Simulium ignescens* Roubaud 1906. Trabajo de grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.
- , P. Muñoz de Hoyos & K. Rothfels, 1988. The polytene chromosomes of *Simulium* (*Ectemnaspis*) *ignescens* Roubaud and the related species *Simulium* "C", both from Colombia. *Can. J. Zool.* 66: 300-309.
- Faith, D.P. & P.S. Cranston. 1991. Could a cladogram this short have arisen by change alone?: on permutation tests for cladistic structure. *Cladistics* 7: 1-28.
- Farris, J.S. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Syst. Zool.* 19: 83-92.
- . 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. pp. 1-47. En: N.I. Platnick and V.A. Funk. (Eds.) *Advances in Cladistics. Volume 2. Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society*. Columbia University Press, New York.
- 1988. Hennig86, ver. 1.5 Manual de usuario.
- 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417-419.
- 1991. Excess homoplasy ratios. *Cladistics* 7: 81-91.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125: 1-25.
- 1988. *Phylip. Phylogeny Inference Package* (Version 3.1) Univ. Wash., Seattle.
- Gaviria S. & C. Rodríguez, 1982. Estudio de la calidad del agua del río Bogotá, aguas arriba de Tibitó. E.A.A.B. Mimeógrafo.
- Gordon, A.E. 1984. The cytotaxonomy of three species in the *jenningsi* group of the subgenus *Simulium* (Diptera: Simuliidae) in New York State. *Can. J. Zool.* 62: 347-354.
- Henderson, I.M. 1989. Quantitative panbiogeography: An investigation into concepts and methods. *New Zealand J. Zool.* 16: 495-510.
- Hendy, M.D. & D. Penny. 1982. Branch and bound algorithms to determine minimal evolutionary trees. *Mathematical Biosciences* 59: 277-290.
- Meacham, C.A. & G.F. Estabrook. 1985. Compatibility methods in systematics. *Annu. rev. ecol. syst.* 16: 431-446.
- Meier, R., P. Kores & S. Darwin, 1991. Homoplasy slope ratio: A better measurement of observed homoplasy in cladistic analyses. *Syst. zool.* 40: 74-88.
- Mickevich, M.F. & S.J. Weller. 1990. Evolutionary character analysis: Tracing character change on a cladogram. *Cladistics* 6: 137-170.

- Moreno, C.H. 1982. Estudio citogenético de *Simulium (Hemicnetha) muiscorum* Bueno, Moncada, Muñoz de Hoyos, 1979. Trabajo de grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.
- O'Hara, R.J., D. Maddison & P.F. Stevens. 1988. Crisis in systematics. *Science* 241: 275-276.
- Patterson, C., P.C. Forey, P.H. Greenwood, P.S. Miles, R.B. Jefferies, P. Janvier, & B.G. Gardiner. 1979. The salmon, the lungfish and the cow: A reply. *Nature* 277: 175-176.
- Rothfels, K.H. 1979a. Chromosomal variability and speciation in blackflies. *Insect Cytogenetics Symposia of the Royal entomological Society of London*. Number 10 Ed. R.L. Blackman, G.M. Hewitt y M.B. Ashburner. Oxford.
- 1979b. Cytotaxonomy of blackflies (Simuliidae). *Ann. Rev. Entomol.* 24: 507-539.
- 1981a. Cytological approaches to the study of blackfly systematics and evolution. pp. 67-83. En: Stock M.W. (Ed.) *Applications of Genetics and Cytology in insect Systematics and Evolution*. University of Idaho. Moscow.
- 1981b. Cytotaxonomy: Principles and their application to some Northern species complexes in *Simulium*. pp. 19-29. En: Laird, M. (Ed.) *Blackflies. The future for biological methods in integrated control*. Academic Press. London.
- 1987. Cytological Approaches to black fly Taxonomy. pp. 39-52. En: Ke Chung Kim & R.W. Merritt (Eds.). *Black Flies. Ecology, Population Management, and Annotated World List*. The Penn. State University.
- 1989. Speciation in black-flies. *Genome* 32: 500-509.
- , K.R. Feraday & A. Kaneps. 1978. A cytological description of sibling species of *Simulium venustum* and *S. verecundum* with Standard maps for subgenus *Simulium* Davies (Diptera). *Can. J. Zool.* 56: 1110-1128.
- Sober, E. 1988. The conceptual relationship of cladistic phylogenetics and vicariance biogeography. *Syst. zool.* 37: 245-255.
- Watrous, L.E. & Q.D. Wheeler. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.* 30: 1-11.
- Wygodzinsky, P. 1973. On a species of *Simulium (Ectemnaspis)* from the north eastern United States (Diptera). *J. New York Entomol. Soc.* LXXXI: 10-12.