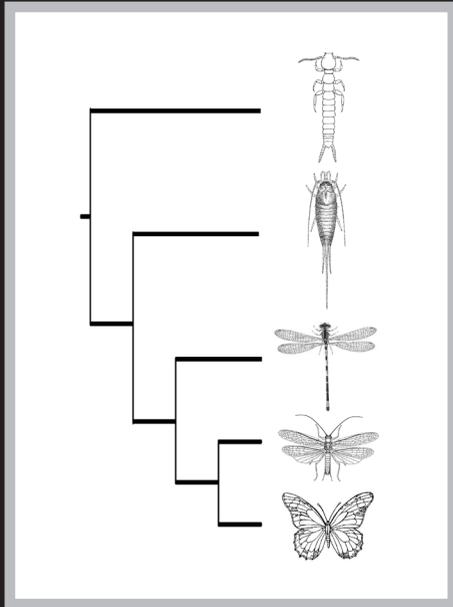


FILOGENIA DE HEXAPODA



Analía A. LANTERI
M. Guadalupe DEL RÍO

División Entomología, Museo de La Plata, Facultad de Cs. Naturales y Museo, UNLP, Paseo del Bosque, 1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina.
alanteri@fcnym.unlp.edu.ar
gdelrio@fcnym.unlp.edu.ar

Sergio ROIG-JUÑENT*, Lucía E. CLAPS** y Juan J. MORRONE***
Biodiversidad de Artrópodos Argentinos, vol. 3

*IADIZA, CCT CONICET Mendoza, Argentina.
saroig@mendoza-conicet.gov.ar

**INSUE-UNT/UADER, Argentina.
luciaclaps@gmail.com

***Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
juanmorrone2001@yahoo.com.mx

Resumen

Se brinda una síntesis sobre el conocimiento de la filogenia de los hexápodos, tomando en cuenta los 33 órdenes actuales. Se analiza la monofilia de los Hexapoda y su posición dentro del phylum Arthropoda; las distintas hipótesis de relaciones entre los Entognatha (Protura, Diplura y Collembola); la posición de los Archaeognatha y Zygentoma; la monofilia de los pterigotas “basales” o Paleoptera (Odonata y Ephemeroptera); la monofilia y relaciones entre los 11 órdenes de Polyneoptera (Plecoptera, Dermaptera, Orthoptera, Phasmatodea, Embioptera, Mantodea, “Blattodea”, Isoptera, Grylloblattodea y Mantophasmatodea), los cuatro de Paraneoptera (“Psocoptera”, Phthiraptera, Thysanoptera y Hemiptera) y los 11 órdenes de Holometabola (Coleoptera, Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera, Hymenoptera, Trichoptera, Lepidoptera, Siphonaptera, “Mecoptera”, Diptera y Strepsiptera), haciendo hincapié en la posición de los taxones más conflictivos. Para los órdenes más diversos e “hiperdiversos”, se analizan además las relaciones y monofilia a nivel de subórdenes e infraórdenes.

Abstract

A synthesis of the “state of art” on Hexapod phylogeny is provided, based on the 33 extant orders. We analyze the monophyly and the phylogenetic position of Hexapoda within the phylum Arthropoda, the different hypotheses of relationships among the Entognatha (Protura, Diplura and Collembola); the position of the Archaeognatha and Zygentoma; the monophyly of the “basal” pterygotes or Paleoptera (Odonata and Ephemeroptera); the monophyly and relationships among the 11 orders of Polyneoptera (Plecoptera, Dermaptera, Zoraptera, Orthoptera, Phasmatodea, Embioptera, Mantodea, “Blattodea”, Isoptera, Grylloblattodea and Mantophasmatodea), the four orders of Paraneoptera (“Psocoptera”, Phthiraptera, Thysanoptera and Hemiptera) and the 11 orders of Holometabola (Coleoptera, Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera, Hymenoptera, Trichoptera, Lepidoptera, Siphonaptera, “Mecoptera”, Diptera and Strepsiptera), with emphasis on the position of controversial taxa. For the diverse and hyperdiverse orders, we also analyze the relationships and monophyly at suborder and infraorder levels.

Introducción

Los hexápodos, y dentro de ellos los insectos, constituyen el grupo de organismos más diverso de los seres vivos, y el mayor grupo de organismos terrestres en términos de biomasa (Grimaldi & Engel, 2005). Hasta el presente se han descrito cerca de un millón de especies, pero su número real se ubicaría entre los 2,5 y los 10 millones (Erwin, 1982). Según Grimaldi & Engel (2005) el número más ajustado sería de 5 millones (Tabla 1). Si bien los insectos se conocen desde el Silúrico tardío (aproximadamente 420 millones de años), la mayoría de los órdenes modernos se registra a partir de los 250 ma y muchas de las familias vivientes, desde hace 120

ma (Cretáceo tardío). Su gran diversificación comenzó a partir de este período geológico, del cual proceden numerosos restos fósiles preservados en depósitos de ámbar, y habría acompañado la radiación de las angios-

permas. Prueba de ello es que de las 200.000 especies de angiospermas, el 85% son polinizadas por insectos (Grimaldi & Engel, 2005).

Tabla 1. Número de especies de los 33 órdenes de Hexapoda vivientes. Datos tomados de Grimaldi & Engel (2005).

ORDENES	Nº ESPECIES
Protura	600
Collembola	9.000
Diplura	1.000
Archaeognatha	500
Zygentoma	400
Ephemeroptera	3.100
Odonata	5.500
Plecoptera	2.000
Dermaptera	2.000
Zoraptera	32
Orthoptera	20.000
Phasmatodea	3.000
Embioptera	500
Mantodea	1.800
“Blattodea”	4.000
Isoptera	2.900
Grylloblattodea + Mantophasmatodea	41
“Psocoptera”	4.400
Phthiraptera	4.900
Thysanoptera	5.000
Hemiptera	90.000
Coleoptera	350.000
Neuroptera+Megaloptera+Raphidioptera	6.500
Hymenoptera	125.000
Trichoptera	11.000
Lepidoptera	150.000
“Mecoptera”	600
Siphonaptera	2.500
Diptera	120.000
Strepsiptera	550
Total aproximado	926.400

Las relaciones entre los grandes grupos de Hexapoda han sido controvertidas desde los tiempos de Linneo (Wheeler *et al.*, 2001; Muzón, 2005), de allí las dificultades para arribar a una clasificación definitiva de esta superclase de artrópodos (Tabla 2). Los rigurosos estudios anatómicos llevados a cabo por Richard Snodgrass (1933, 1935) aportaron conocimiento de gran importancia para establecer la homología de los caracteres morfológicos de distintos grupos. El marco epistemológico que brindó Willi Hennig (1966), a través de la sistemática filogenética, fue fundamental para iniciar estudios tendientes a reconstruir las relaciones de parentesco entre los distintos órdenes, con una base metodológica sólida. Entre las primeras obras realizadas en este marco conceptual cabe destacar las de Boudreaux (1979), Hennig (1981) y las importantes contribuciones de Kristensen (1975, 1981, 1991, 1998). El conocimiento de los fósiles de insectos para interpretar cómo habrían evolucionado ciertos caracteres, en

especial aquellos de las alas, se acrecentó notablemente a partir de los trabajos de Kukalová-Peck (1978, 1985, 1987, 1991). En las últimas dos décadas, los datos de secuencias de ADN de un creciente número de genes y los aportes de disciplinas como *evo-devo*, han puesto en evidencia nuevas relaciones y viejos conflictos en la clasificación de los hexápodos, y han contribuido a formular nuevas hipótesis evolutivas sobre numerosas características anatómicas y del comportamiento en este taxón (Wheeler, 1989; Whiting & Wheeler, 1994; Whiting, 1998a; Wheeler *et al.*, 2001; Kjer *et al.*, 2006).

Tabla 2. Clasificación de los órdenes vivientes de la superclase Hexapoda, basada en Grimaldi & Engel (2005), excepto para los Polyneoptera, cuya clasificación corresponde a la filogenia de Terry & Whiting (2005).

SUPERCLASE HEXAPODA**CLASE ENTOGNATHA**

- Orden Protura
- Orden Diplura
- Orden Collembola

CLASE INSECTA

- Orden Archaeognatha

DICONDYLIA

- Orden Zygentoma

PTERIGOTA**PALEOPTERA**

- Orden Ephemeroptera
- Orden Odonata

NEOPTERA**POLYNEOPTERA**

- Superorden Plecopterida
- Orden Plecoptera
- Orden Dermaptera
- Orden Zoraptera

Superorden Orthopterida

- Orden Orthoptera
- Orden Phasmatodea
- Orden Embioptera

Superorden Dictyopterida**DYCTIOPTERA**

- Orden Mantodea
- Orden "Blattodea"

Orden Isoptera**XENONOMIA**

- Orden Grylloblattodea
- Orden Manto phasma todea

EUMETABOLA**PARANEOPTERA**

- Superorden Psocodea
- Orden "Psocoptera"
- Orden Phthiraptera
- Superorden Condylognatha
- Orden Thysanoptera
- Orden Hemiptera

HOLOMETABOLA**Superorden Coleopterida****Orden Coleoptera****Superorden Neuropterida****Orden Neuroptera****Orden Megaloptera****Orden Raphidioptera****Superorden Hymenopterida****Orden Hymenoptera****Superorden Mecopterida****Amphimenoptera****Orden Trichoptera****Orden Lepidoptera****Antliophora****Orden "Mecoptera"****Orden Siphonaptera****Orden Diptera****Orden Strepsiptera**

El objetivo de este capítulo es brindar una síntesis sobre el conocimiento de la filogenia de los hexápodos, tomando en cuenta los 33 órdenes actuales (Klass *et al.*, 2002). Se hace hincapié en algunos grupos cuyas relaciones son aún problemáticas (e.g. entognatos y "tisanuros", paleópteros, polineópteros, paraneópteros y holometábolos), y en la monofilia y posición de ciertos órdenes conflictivos dentro de ellos (e.g. Plecoptera, Zoraptera, Psocoptera, Mecoptera y Strepsiptera) (Zrzavý, 2008).

Posición de los hexápodos en el árbol de los artrópodos

Existen actualmente dos hipótesis principales sobre la posición de los artrópodos con respecto a los demás phyla animales: la que propone un clado Ecdysozoa, compuesto por los prostostomados que experimentan muda, y la que propone un clado Articulata, integrado por Arthropoda y Annelida. En la última década, la primera de estas hipótesis ha ganado mayor soporte que la hipótesis tradicional de Articulata, pues según evidencias de estudios moleculares los artrópodos serían más próximos a los nemátodos y nematomorfos, que a los anélidos (Aguinaldo *et al.*, 1997; Giribet, 2003; Mallatt & Giribet, 2006; Giribet *et al.*, 2007).

La monofilia de Arthropoda está bien justificada por sinapomorfías morfológicas, como la presencia de exoesqueleto quitinoso, ojos compuestos y apéndices articulados (Kristensen, 1991; Kukalová-Peck, 1991; Brusca & Brusca, 2005), al igual que la monofilia de Arthropoda + Onychophora + Tardigrada (Panarthropoda) y la de Hexapoda (Mallatt & Giribet, 2006). Sin embargo, subsisten controversias en torno a la hipótesis de Mandibulata (Hexapoda + Myriapoda + Crustacea) (Snodgrass, 1935; Boudreaux, 1979; Kukalová-Peck, 1992, 1998; Wheeler *et al.*, 1993; Wheeler, 1998) versus Schizoramia (Crustacea + Chelicerata + Trilobites), esta última apoyada principalmente por paleontólogos y carcinólogos (Briggs & Fortey, 1989; Wills *et al.*, 1994, 1998; Zrzavý *et al.*, 1998). Un reciente análisis filogenómico brinda un fuerte sustento a la hipótesis tradicional de Mandibulata (Regier *et al.*, 2010).

En lo que respecta a los artrópodos mandibulados, está en discusión si el grupo hermano de los hexápodos son los miriápodos (clado Atelocerata o Tracheata) (Wheeler *et al.*, 1993, Wheeler, 1998) o los crustáceos (clado Pancrustacea) (Giribet *et al.*, 1999; Mallatt & Giribet, 2006) (Fig. 1). La monofilia de Atelocerata está justificada principalmente por caracteres morfológicos, como la pérdida del segundo par de antenas, la presencia de túbulos de Malpighi, de órganos postantennales y de tráqueas, además de la presencia de apéndices unirrámeos, cuerpo adiposo cefálico, un único músculo pretarsal y brazos tentoriales anteriores (Dohle, 1998). Por el contrario, los estudios moleculares dan mayor soporte al clado Pancrustacea (Regier *et al.*, 2010) y sugieren que los caracteres que soportan la monofilia de Atelocerata habrían surgido por convergencia (Giribet *et al.*, 1999). Para quienes aceptan el clado Pancrustacea, Hexapoda sería el grupo hermano de Branchiopoda y el resto de

los crustáceos formaría un grupo parafilético (Giribet & Ribera, 1998; Mallat & Giribet, 2006; Regier *et al.*, 2010), aunque también se ha propuesto una relación más estrecha de Hexapoda con algún grupo de Malacostraca (Rasnitzyn, 2002). El concepto de Uniramia (Tiegs & Manton, 1958; Manton, 1973), que postulaba una estrecha relación entre Onychophora y Atelocerata, ha sido refutado por la evidencia morfológica, paleontológica, y más recientemente, por análisis simultáneos de datos morfológicos y moleculares (Wheeler, 1998; Zrzavý *et al.*, 1998).

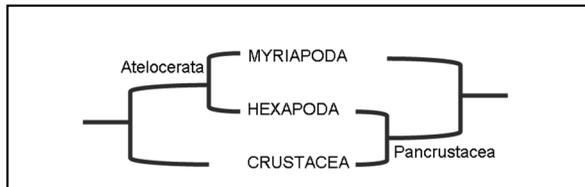


Fig. 1. Hipótesis filogenéticas alternativas (Atelocerata versus Pancrustacea) sobre las relaciones de la superclase Hexapoda con los otros dos grupos de artrópodos mandibulados: Myriapoda y Crustacea.

La monofilia de la superclase Hexapoda está justificada principalmente por la fusión del segundo par de maxilas para formar un labio (carácter convergente con los miriápodos Symphyla), la pérdida de una endita articular en la mandíbula, la presencia (en la mayoría de los grupos) de 11 segmentos abdominales y la pérdida de apéndices articulados en el abdomen (Kristensen, 1991; Grimaldi & Engel, 2005), como así también por análisis filogenéticos y filogenómicos (Mallat & Giribet, 2006; Regier *et al.*, 2010).

Posición filogenética de los “apterigotas” (Entognatha y “Thysanura”)

Dentro de Hexapoda se reconocen dos grupos principales, los entognatos o parainsectos (Collembola + Protura + Diplura) y los ectognatos o verdaderos insectos (Archaeognatha + Zygentoma + Pterygota). En los entognatos las piezas bucales se ubican en una bolsa gnatal de la cápsula cefálica, en tanto que en los ectognatos las piezas bucales no están retraídas en la cápsula cefálica y han experimentado profundas modificaciones, determinando diferentes tipos de aparatos bucales, adaptados a distintas formas de alimentación. De acuerdo con Giribet *et al.* (2004), los principales problemas que subsisten con respecto a los hexápodos “basales” o “apterigotas”, se refieren a la monofilia de Entognatha, de Ellipura (Protura + Collembola), de Diplura y de Zygentoma.

Entognatha

Los entognatos son pequeños hexápodos con tegumento poco esclerotizado y generalmente poco pigmentado, que viven en el suelo, la hojarasca o la madera en descomposición, alimentándose de hongos, materia orgánica y en algunos casos de pequeños invertebrados

o microorganismos (Díaz & Vidal Sarmiento, 1985). La mayoría de los autores considera que constituyen un grupo monofilético, siendo el entognatismo la principal sinapomorfía morfológica que lo justifica, ya que se considera una condición derivada con respecto al ectognatismo de los verdaderos insectos (Fig. 2). A pesar de que algunos especialistas han dudado de la monofilia de los entognatos (Kukalová-Peck, 1991; Machida, 2006), los estudios moleculares brindan gran soporte a la idea de que proceden de un antecesor común más próximo (Wheeler *et al.*, 2001; Kjer *et al.*, 2006; Gao *et al.*, 2008; Regier *et al.*, 2010).

Los entognatos con mayor número de caracteres primitivos son los Protura. Estos pequeños hexápodos tienen una morfología muy simplificada. Las patas anteriores están dirigidas hacia adelante y no se usan como apéndices locomotores, sino que poseen una función sensorial; carecen de antenas, presentan 12 segmentos abdominales, los tres primeros con apéndices rudimentarios provistos de vesículas eversibles en su ápice; el gonoporo se ubica en el segmento 11 y carecen de cercos. Otras características primitivas son el deutocerebro reducido, los ganglios del cordón ventral parcialmente fusionados y el intestino sin membrana peritrófica. A medida que crecen, van aumentando el número de segmentos abdominales de 9 a 12, como los miriápodos Symphyla (Grimaldi & Engel, 2005).

Los Diplura son hexápodos de cuerpo alargado que carecen de ojos, como los Protura, pero tienen antenas moniliformes y cercos. Este orden incluye dos linajes bien diferenciados, las especies de la superfamilia Campodeoidea presentan cercos multisegmentados y prosteca mandibular móvil, y son generalmente herbívoros; en tanto que los Japygoidea tienen cercos no segmentados, carecen de prosteca mandibular y son depredadores de pequeños insectos y otros invertebrados. Las dudas en torno a la monofilia de Diplura han surgido debido a que en algunos análisis filogenéticos los Campodeoidea están más estrechamente relacionados con Protura que con Japygoidea (Stys & Bilinski, 1990; Stys *et al.*, 1993) (Fig. 2). Sin embargo, la hipótesis de mayor consenso en la actualidad postula que ambas superfamilias formarían un clado bien soportado por caracteres morfológicos (Koch, 1997; Kristensen, 1998) y moleculares (Carapelli *et al.*, 2000; Luan *et al.*, 2003; Giribet *et al.*, 2004; Kjer *et al.*, 2006) (Fig. 2). El estudio de un fósil del Carbonífero Superior asignado a Diplura, *Testajapyx thomasi*, llevó a Kukalová-Peck (1991) a ubicar a este orden como grupo hermano de los insectos, rechazando de este modo la monofilia de Entognatha; sin embargo, en la actualidad la mayoría de los especialistas no avala esta hipótesis.

Collembola es el orden más diverso de entognatos y el que presenta el registro fósil más extenso, siendo *Rhyniella praecursor*, del Devónico temprano, uno de los fósiles más antiguos de Hexapoda (Grimaldi & Engel, 2005). Su monofilia se halla justificada por numerosas sinapomorfías, como la reducción de los segmentos abdominales a seis; la presencia de un tubo ventral o colóforo en el primer segmento del abdomen, que le permite adherirse a superficies resbalosas y cumple

una importante función en el balance hídrico (a esta estructura se debe el nombre Collembola); la presencia de un órgano saltatorio conformado por la fúrcula (4° segmento abdominal) y el tenáculo (3° segmento); las antenas cortas de cuatro segmentos; los esternos torácicos divididos en basiesternitos laterales; las tibias y tarsos monoméricos fusionados en tibiotarsos; y el gonoporo ubicado en el 5° segmento del abdomen (Grimaldi & Engel, 2005). Una síntesis sobre la morfología, biología, clasificación y diversidad de Collembola en la Argentina puede consultarse en Bernava-Laborde & Palacios-Vargas (2008).

A pesar de las notables diferencias morfológicas entre Protura y Collembola, estos entognatos han sido considerados por largo tiempo como parte de un mismo grupo denominado Ellipura (Boudreaux, 1979; Hennig, 1981; Kristensen, 1975, 1981, 1998; Kukulová-Peck 1987, 1991; Stys & Zrzavý, 1994; Bitsch & Bitsch, 1998; Wheeler *et al.*, 2001) (Fig. 2). Entre las sinapomorfías que soportarían Ellipura cabe señalar la presencia de un tipo particular de entognatismo (Koch, 1997) y otros caracteres menos obvios, como la pérdida de cercos (Kraus, 1998). Sin embargo, análisis más recientes de datos morfológicos y moleculares rechazan la monofilia de Ellipura y recuperan a Protura como grupo hermano de Diplura (Giribet *et al.*, 2004; Kjer *et al.*, 2006). Por otra parte, en algunos análisis filogenéticos combinados que incluyen hexápodos “basales” y crustáceos como taxones terminales, los Collembola se recuperan junto con Malacostraca + Entomostraca + los verdaderos insectos, en tanto que Protura + Diplura integran otro clado próximo a Symphyla (miriápodos) (Giribet *et al.*, 2004). En este caso ni Hexapoda ni Entognatha serían monofiléticos. Sin embargo, esta hipótesis, al igual que aquella que propone un clado Myocercata, integrado por entognatos y miriápodos (Rasnitsyn, 2002), no han sido avaladas por los estudios más recientes (Regier *et al.*, 2010).

“Thysanura”

Los “Thysanura” de las clasificaciones antiguas incluían dos superfamilias, Machiloidea y Lepismatoidea, pero como existe consenso en cuanto a la evidencia filogenética que indica que ellas no forman un grupo monofilético, este orden se dividió en dos, Archaeognatha (= Machiloidea) y Zygentoma (= Lepismatoidea).

Archaeognatha es el orden más primitivo de los ectognatos (Fig. 2). Estos organismos viven bajo cortezas y piedras, se alimentan de algas y líquenes y son de hábitos nocturnos. Su cuerpo subcilíndrico se halla cubierto generalmente por escamas, tienen ojos compuestos grandes, unidos en el dorso, ocelos bien desarrollados, mandíbulas monocondíleas, palpos maxilares muy largos (a veces más que las patas), abdomen flexible que les permite arquearse y posibilita el salto, estilos y vesículas eversibles en la parte esternal del abdomen, un filamento terminal y un par de cercos (Grimaldi & Engel, 2005). En la actualidad se considera que Archaeognatha es el grupo hermano del clado Dicondylia, integrado por Zygentoma y los insectos pterigotas (Fig. 2). La

monofilia de Dicondylia se justifica principalmente por la presencia de una segunda articulación entre la mandíbula y la cápsula cefálica, y otras sinapomorfías morfológicas como los palpos maxilares reducidos y la presencia de gonangulum en la base del ovipositor (Grimaldi & Engel, 2005). La evidencia molecular también avala la monofilia de Dicondylia (Wheeler *et al.*, 2001; Kjer *et al.*, 2006).

Los Zygentoma o “pescaditos de plata” se caracterizan por el cuerpo aplanado y cubierto por escamas, y la presencia de un largo filamento terminal ubicado entre el par de cercos. El abdomen deprimido no se arquea como en Archaeognatha, y a diferencia de este orden,

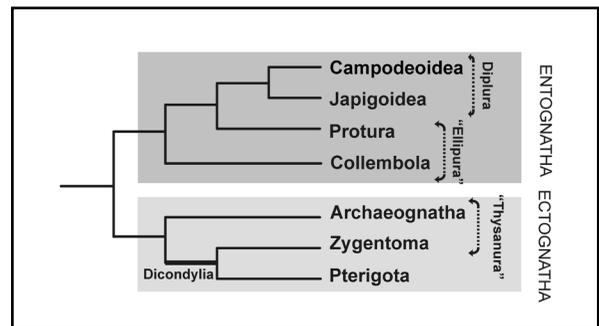


Fig. 2. Relaciones filogenéticas entre los principales linajes de hexápodos: entognatos y ectognatos. Los grupos no monofiléticos se indican entre comillas.

los “pescaditos de plata” son de hábitos diurnos y omnívoros, excepto los miembros de la familia Nicoletiidae, que son vegetarianos y de hábitos subterráneos. La monofilia de Zygentoma es objeto de controversia, pues el único representante viviente de Nicoletiidae, *Tricholepidion gertschi*, aparece en algunos análisis como grupo hermano del clado Zygentoma + Pterygota (Giribet *et al.*, 2004). Esta posición se debe a que dicha especie carece de algunas de las sinapomorfías que definen a Zygentoma, por ejemplo, la presencia de tarsos de 2-3 segmentos. En *Tricholepidion* los tarsos son pentámeros como en Pterygota. No obstante, la evidencia molecular avala la monofilia de Zygentoma (Kjer *et al.*, 2006).

Relaciones filogenéticas de los Paleoptera (“pterigotas basales”)

La aparición de las alas en los insectos pterigotas constituyó una innovación morfológica clave que les permitió acrecentar su capacidad de dispersión y la variabilidad genética de sus poblaciones, potenciando su diversificación (Grimaldi & Engel, 2005). Las alas varían en la estructura de los escleritos axilares que posibilitan su articulación con el cuerpo. En los pterigotas primitivos o Paleoptera el arreglo de estos escleritos no permite que las alas se plieguen sobre el abdomen durante el reposo, como ocurre en los Neoptera, y además, aparecen nervaduras intercalares únicas.

Los Paleoptera incluyen dos órdenes vivos, Ephemeroptera y Odonata, y un orden completamente extinguido, Paleodictyoptera. Este último comprendía alrededor del 50% de las especies de insectos del Paleozoico y se extinguió hacia el final del Pérmico. Una de sus características más notables es la presencia de lóbulos paranotales en el protórax, provistos de nervaduras y con el aspecto de alas (parecen insectos con tres pares de alas), aunque no articuladas (Grimaldi & Engel, 2005).

La monofilia de Paleoptera fue propuesta por Hennig (1969), quien citó cuatro posibles sinapomorfias: la presencia de larvas acuáticas, de nervaduras intercalares, de antenas aristadas, y la fusión de los lóbulos internos de las maxilas (Fig. 3A). Esta hipótesis fue apoyada por la evidencia fósil (Kukalová-Peck, 1991, 1998; Rasnitsyn, 2002) y más recientemente por los resultados del análisis de una supermatriz combinada de 170 caracteres morfológicos y secuencias de varios genes nucleares de copia única (EF-1 alfa Histona 3), ribosomales nucleares (28S y 18S) y ribosomales mitocondriales (12S y 16S) además de ARNt (Kjer *et al.*, 2006), y por un análisis filogenómico (Regier *et al.*, 2010).

Las otras dos hipótesis consideran que Paleoptera no es monofilético sino parafilético, habiendo dos alternativas 1) que Odonata es el grupo hermano de los Neoptera, y Ephemeroptera se ubica en una posición más “basal” (Fig. 3B), o 2) que el grupo hermano de Neoptera es Ephemeroptera (Fig. 3C). La hipótesis que ubica a Odonata como grupo hermano de Neoptera fue propuesta por Kristensen (1975, 1981), sobre la base de siete sinapomorfias morfológicas, y por algunos análisis moleculares y combinados (Wheeler *et al.*, 2001; Hovmöller *et al.*, 2002; Ogden & Whiting, 2003; Terry & Whiting, 2005). La posición de Ephemeroptera como grupo hermano de Neoptera fue propuesta ini-

cialmente por Matsuda (1970) y Boudreaux (1979), y se basa principalmente en la sinapomorfia de la transferencia directa del esperma (de gonoporo a gonoporo), en contraposición a lo que ocurre en Odonata, en que la transferencia es indirecta (Ogden & Whiting, 2003). Hasta hace poco tiempo esta hipótesis no había ganado mayor consenso, sin embargo recientemente ha resurgido, pues los resultados de un estudio filogenómico realizado por Simon *et al.* (2009) parecen confirmarla. Asimismo, Kjer *et al.* (2006) remarcaron que a pesar de que en su análisis filogenético combinado se recupera el clado Paleoptera, los análisis basados en ADNr 18S y 28S justifican la relación Ephemeroptera + Neoptera. En este caso cabría suponer que los caracteres morfológicos que han llevado a sustentar el clado Paleoptera, habrían surgido por convergencia. No obstante las nuevas evidencias que han aportado los estudios de filogenia molecular y de filogenómica, las relaciones filogenéticas entre los Pterygota “basales” son aún conflictivas (Ogden & Whiting, 2003).

Los Ephemeroptera deben su nombre a la vida efímera de los adultos (viven unos pocos días y a veces horas), que no se alimentan, ya que sus piezas bucales son vestigiales o están ausentes. Se caracterizan por la presencia de una nervadura costal en la base del ala anterior, las alas posteriores reducidas (carecen de región anal), las patas posteriores muy largas y los machos con penes pares. Es el único orden de Pterygota que retiene el carácter primitivo del filamento mediano en el abdomen (Grimaldi & Engel, 2005). Según Domínguez (1998), sus caracteres más salientes son la presencia de un estado alado supernumerario o subimago y la modificación del tubo digestivo de los adultos en una bomba neumática para el vuelo. Los estados inmaduros o náyades tienen tres filamentos caudales y respiran por traqueo-branquias abdominales. Habitan en una variedad de ambientes acuáticos y generalmente son herbívoras o detritívoras, aunque hay también formas carnívoras (Grimaldi & Engel, 2005). Un aporte sustancial a la filogenia de las familias y superfamilias fue realizado por McCafferty & Wang (2000).

Los Odonata reúnen las especies comúnmente conocidas como libélulas, helicópteros o alguaciles, y se definen por una serie de sinapomorfias discutidas por Rehn (2003) y por otros autores, correspondientes a la nerviación alar (e.g. desarrollo de un pterostigma, de “nodus”, de “arculus”, y ausencia de nervadura CuP), a modificaciones en el tórax (particular deformación o asimetría, reducción de los tergos, mesepisterno casi tocando las alas), y de los escleritos axilares (fusionados formando dos amplias placas en la articulación del ala), entre otras. Una de las características más notables del orden se refiere a las estructuras copulatorias de los machos y a su particular y complejo comportamiento reproductivo (Muzón & von Ellenrieder, 1998). En estos insectos los *terminalia* masculinos han evolucionado en apéndices con función prensil, en tanto que los verdaderos órganos copulatorios se ubican en los segmentos abdominales 2° y 3° (Grimaldi & Engel, 2005). A diferencia de los Ephemeroptera, los adultos de Odonata son voraces depredadores aéreos, al igual que las náyades, cuyo comportamiento agresivo aumenta después del

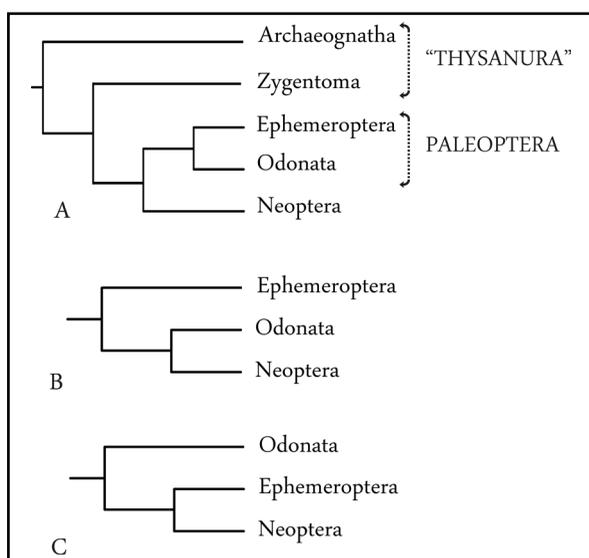


Fig. 3. A, Relaciones filogenéticas entre los principales linajes de insectos “basales” y los neópteros. B y C, Hipótesis alternativas para los dos órdenes actuales de Paleoptera: Odonata y Ephemeroptera.

2º o 3º estadio (Grimaldi & Engel, 2005). En cuanto a la clasificación de Odonata, tradicionalmente se han reconocido tres subórdenes, Zygoptera, Anisoptera y Anisozygoptera, pero sólo los dos primeros se consideran monofiléticos, siendo el tercero parafilético con respecto a Anisoptera (Muzón & von Ellenrieder, 1998).

Relaciones filogenéticas de los Polyneoptera (ortopteroides)

Los Neoptera son aquellos insectos capaces de flexionar las alas mediante un músculo que se inserta en el esclerito axilar 3º; tienen una placa mediana en la articulación alar, que se puede doblar durante la flexión del ala; la nervadura R está muy simplificada (no se ramifica desde el extremo basal del ala) y han desarrollado una gonoplaca. Su monofilia también ha sido avalada por la evidencia molecular (Wheeler *et al.*, 2001; Kjer *et al.*, 2006), y se los agrupa tradicionalmente en tres secciones: Polyneoptera (= ortopteroides), Paraneoptera (= hemipteroides) y Holometabola (insectos con metamorfosis completa) (Fig. 4).

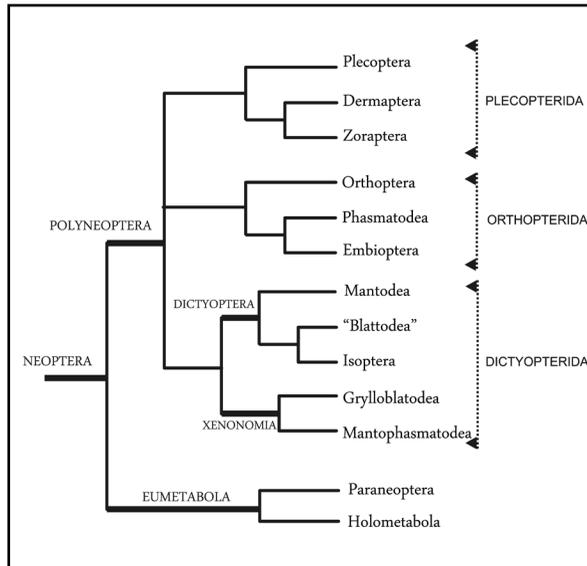


Fig. 4. Relaciones filogenéticas entre los órdenes de insectos polineópteros, con respecto a los eumetábolos. Los superórdenes Plecopterida, Orthopterida y Dictyopterida se indicaron con llaves, según Terry & Whiting (2005).

La monofilia de Polyneoptera se justifica por la sinapomorfía de las alas posteriores, que presentan un amplio lóbulo anal en forma de abanico, con la adición de numerosas nervaduras anales (Grimaldi & Engel, 2005). Sin embargo, este carácter no puede observarse ni en los Embioptera, ni en los Grylloblatodea, por carecer de alas. En el análisis combinado de Wheeler *et al.* (2001), los Polyneoptera se recuperan como grupo monofilético, pero esto no ocurre en análisis posteriores, en que la monofilia y relaciones de los diferentes órdenes son cambiantes, en particular la de los Plecoptera, Embioptera y Zoraptera (Terry & Whiting, 2005; Yoshizawa & Johnson, 2005; Kjer *et al.*, 2006; Zwick, 2009).

Hasta el 2001 Polyneoptera incluía 10 órdenes: Plecoptera, Embioptera (= Emibioidina o Emibiodea), Orthoptera,

Phasmatodea, Dermaptera, Blattodea (= Blattaria), Mantodea, Isoptera, Zoraptera y Grylloblattodea (Wheeler *et al.*, 2001), a los que luego se agregó el orden Mantophasmatodea (Klass *et al.*, 2002). Terry & Whiting (2005) agrupan a los Polyneoptera en tres superórdenes: Plecopterida, Orthopterida y Dictyopterida (Fig. 4). Si bien la monofilia de estos grupos está en discusión, se adoptará este esquema para facilitar el análisis de las relaciones interordinales de los Polyneoptera.

Plecopterida

Según Terry & Whiting (2005), los Plecopterida incluyen los órdenes Plecoptera, Dermaptera y Zoraptera (Fig. 4), pero según Grimaldi & Engel (2005), estarían conformados por Plecoptera, Zoraptera y Embioptera. A los plecópteros se los conoce como “moscas de las piedras”, debido a que sus larvas habitan generalmente en arroyos de montaña, bajo piedras u otros objetos sumergidos (Muzón & Bachmann, 1998). Los adultos son de cuerpo alargado, prognatos, con aparato bucal masticador generalmente no funcional, alas usualmente desarrolladas y cercos presentes. El ovipositor vestigial, excepto en unas pocas especies, es un carácter apomórfico que los define (Grimaldi & Engel, 2005). La mayor parte de la vida del insecto transcurre como ninfa o larva, estado que puede durar hasta tres años y tener hasta 22 estadios. Es precisamente la presencia de larvas acuáticas (como en los Paleoptera), lo que ha llevado a algunos autores a pensar que los Plecoptera son neópteros muy primitivos. Sin embargo, las branquias de los plecópteros, distribuidas a lo largo de todo el cuerpo, y vestigiales en algunos adultos, no serían homólogas de las branquias de los efemerópteros y odonatos (Grimaldi & Engel, 2005).

En el cladograma publicado por Terry & Whiting (2005), basado en datos morfológicos y moleculares (histona 3, ADNr 18S y 28S), se recupera la relación Plecoptera + (Dermaptera + Zoraptera) (Fig. 4); pero los análisis de Yoshizawa & Johnson (2005) y Kjer *et al.* (2006) sugieren la relación Plecoptera + Dermaptera. Otras propuestas relacionan a Plecoptera con Embioptera (Boudreaux, 1979; Haas & Kukulová-Peck, 2001; Wheeler *et al.*, 2001) o con Phasmatodea (Matsuda, 1970; Kristensen, 1975; Zompro, 2005). Uno de los especialistas que más ha aportado a la clasificación filogenética de Plecoptera (Zwick, 2000, 2009), considera que la posición de este orden es problemática y que los estudios moleculares no han aportado una solución definitiva, no obstante, habría evidencia a favor de la relación de Plecoptera como grupo hermano de los restantes Polyneoptera o de los restantes Neoptera. Esta última hipótesis coincide con la posición de Hennig (1981), quien consideraba que todos los Polyneoptera formaban un grupo monofilético (= Paurometabola), excepto Plecoptera, que sería el grupo hermano de los restantes Neoptera.

Los Dermaptera, comúnmente denominados “tijeretas”, son fácilmente reconocibles por sus alas anteriores cortas de tipo tegminas, y su abdomen muy móvil y telescopado, terminando en un par de robustos fórceps que emplean para capturar presas, sujetar al sexo opuesto durante la cópula, u ocultar las alas posteriores debajo

de las tegminas (Grimaldi & Engel, 2005). Habitan principalmente en zonas tropicales, son generalmente nocturnos y omnívoros, y algunas especies son dañinas para plantas cultivadas (Mariani, 1998). Dos familias vivientes (Arimxeniidae y Hemimeridae) presentan caracteres “pedomórficos” (retención de caracteres ninfales en el adulto) y han adoptado hábitos ectoparasitarios. La morfología de la mayoría de las especies actuales de Dermaptera se ha modificado poco con respecto a la morfología de las especies conocidas desde el Triásico, a través de los fósiles. Se conocen hipótesis filogenéticas para las relaciones entre sus familias (Hass & Kukulová-Peck, 2001; Jarvis *et al.*, 2004), sin embargo, la posición del orden con respecto a los restantes Polyneoptera sigue siendo incierta.

Zoraptera es uno de los órdenes menos diversos y menos conocidos (Yoshizawa & Johnson, 2005). Incluye sólo 38 especies pertenecientes a un mismo género (*Zorotypus*), que viven bajo la corteza de árboles en descomposición. Su cuerpo diminuto es superficialmente similar al de los “Psocoptera”, y su monofilia está soportada por varias sinapomorfías morfológicas, por ejemplo, una nerviación alar peculiar, antenas moniliformes de nueve segmentos, tarsos bisegmentados, cercos unisegmentados, y un comportamiento muy característico (Grimaldi & Engel, 2005). Cada especie es dimórfica, pues tiene una forma con ojos y alas, y otra con individuos ciegos y ápteros. Estos últimos son los que predominan en las colonias subcorticales temporarias, y a medida que éstas crecen y el alimento escasea, aparecen las formas capaces de dispersarse para formar nuevas colonias (con ojos y alas), de manera similar a lo que ocurre en termitas, hormigas y embiópteros (Grimaldi & Engel, 2005).

La posición filogenética de Zoraptera es incierta, dado que este orden ha sido relacionado con diferentes grupos de Polyneoptera, por ejemplo Dictyoptera (Boudreaux, 1979; Kukulová-Peck & Peck, 1993; Yoshizawa & Johnson, 2005), Embioptera (Grimaldi & Engel, 2005), Dermaptera (Terry & Whiting, 2005) y Paraneoptera (Kristensen, 1975, 1981; Hennig, 1981; Wheeler *et al.*, 2001).

Orthopterida

Según el análisis filogenético de Terry & Whiting (2005), Orthoptera es el grupo hermano de Phasmatodea + Embioptera (Fig. 4). Esta última relación es también recuperada en los análisis de Yoshizawa & Johnson (2005) y Kjer *et al.* (2006). Sin embargo, según Wheeler *et al.* (2001) y Grimaldi & Engel (2005), los Orthopterida incluyen solamente los órdenes Orthoptera y Phasmatodea, los cuales serían grupos hermanos.

La monofilia de Orthoptera está justificada por varias sinapomorfías morfológicas, e.g. lóbulos laterales del pronoto cubriendo ampliamente el pleuron, criptopleuron desarrollado, fémures ampliamente desarrollados y modificados para el salto, con músculos elevadores tibiales, tibias posteriores con dos hileras de dientes dorsales, primer espiráculo torácico dividido horizontalmente, y esbozos alares de los últimos estadios ninfales en posición invertida (Kristensen, 1991). Sin embargo, otros especialistas consideran que algunas

de estas características, por ejemplo el fémur posterior transformado para el salto, no serían verdaderas sinapomorfías y que Orthoptera debería dividirse en dos órdenes diferentes, uno correspondiente a los Ensifera y otros a los Caelifera. Inclusive los órganos estridulatorios de los dos subórdenes tradicionales de Orthoptera no serían homólogos (para más detalles consultar Cigliano & Lange, 1998).

El suborden Ensifera (saltamontes, grillos y grillotopos) se caracteriza por la presencia de antenas de más de 30 segmentos, órganos auditivos ubicados en el extremo proximal de la tibia anterior, aparato estridulatorio localizado en la zona de superposición del primer par de alas, y ovipositor con valvas articuladas formando una estructura ensiforme. En el suborden Caelifera (langostas, tucuras y “falsos bichos palo”) las antenas tienen menos de 30 segmentos, los órganos auditivos se ubican en el primer segmento abdominal, el aparato estridulatorio es generalar femoroalar (fricción entre ala anterior y fémur posterior), y el ovipositor tiene tres pares de valvas con forma de gancho (Cigliano & Lange, 1998).

La monofilia de Phasmatodea (“bichos palo” o “insectos hojas”) se justifica principalmente por el desarrollo de una glándula defensiva protorácica de posición anterodorsal; por la presencia de un esclerito del 10° esterno (“vómer”) que permite a los machos sujetar a las hembras durante la cópula (aunque esta última sinapomorfía está en discusión), y por ciertas características de los huevos (Grimaldi & Engel, 2005). Las alas anteriores son de tipo tegminas como en Orthoptera y están reducidas, en tanto que las alas posteriores están plegadas contra el cuerpo o modificadas para asemejar hojas. La coloración críptica y las modificaciones en la forma del cuerpo y las patas, son otras de las adaptaciones para asemejarse a hojas o ramas. La información filogenética sobre Phasmatodea es muy pobre (Grimaldi & Engel, 2005). En los análisis combinados de Yoshizawa & Johnson (2005) y Kjer *et al.* (2006) este orden es parafilético con respecto a Embioptera.

Los Embioptera son insectos subsociales que se caracterizan principalmente por la capacidad de producir seda, tanto en el estado adulto como en los juveniles de ambos sexos, a través de glándulas ubicadas en el basitarso del primer par de patas (Szumik, 1996, 1998, 2004). La seda se emplea para construir refugios tubulares, generalmente debajo de la corteza de troncos, piedras u hojarasca, donde estos insectos viven en comunidades, de modo análogo a lo que ocurre en Zoraptera (Grimaldi & Engel, 2005). Algunos caracteres morfológicos evidencian su adaptación a la vida en los túneles de seda, por ejemplo, los ocelos ausentes y ojos compuestos poco desarrollados, las patas relativamente cortas, con fémures posteriores robustos, las hembras ápteras y los machos generalmente braquípteros o ápteros (tienen la capacidad de desprenderse de las alas). La monofilia de Embioptera está sustentada por varias sinapomorfías morfológicas, pero su especialización a la vida en túneles de seda dificulta el análisis de sus relaciones filogenéticas con otros grupos (Fernández, 2008).

Dictyoptera

Según la mayoría de los autores, los órdenes Mantodea + (Blattodea + Isoptera) forman un grupo monofilético (Fig. 4) bien justificado por la evidencia morfológica y molecular (Wheeler *et al.*, 2001; Grandcolas & D'Haese, 2001; Terry & Whiting, 2005; Yoshizawa & Johnson, 2005; Kjer *et al.*, 2006), tal es así que se ha propuesto tratarlos como un único orden, Dictyoptera (Fernández, 2008). Según Terry & Whiting (2005) los órdenes Mantophasmatodea y Grylloblattodea formarían el clado "Xenonomia", posiblemente hermano de Dictyoptera, por lo que también pertenecerían a Dictyoptera (Fig. 4).

Mantodea (mamboretás o "Tata Dios") es un orden poco diverso, cuyas especies se caracterizan por su coloración y morfología de camuflaje con la vegetación, sus ojos grandes y abultados (exoftálmicos), con visión binocular, y sus patas anteriores raptoras muy grandes. La biología de estos insectos ha sido bien estudiada, pero no así su filogenia (Grimaldi & Engel, 2005).

Los "Blattodea" o "Blattaria" (cucarachas) incluyen insectos terrestres ampliamente distribuidos y particularmente diversos en las zonas tropicales, que oviponen en ootecas (Crespo & Valverde, 2008). No serían un grupo monofilético, sino parafilético con respecto a Isoptera (termitas), dado que las cucarachas del género *Cryptocercus* se han recuperado consistentemente como el grupo hermano de las termitas (Grandcolas & D'Haese, 2001; Yoshizawa & Johnson, 2005; Kjer *et al.*, 2006; Klass & Meier, 2006).

De acuerdo con la evidencia actual, Isoptera es un grupo de cucarachas altamente especializado y con un elevado desarrollo social (Grimaldi & Engel, 2005). A diferencia de las sociedades de himenópteros, que son matriarcales y con polimorfismo imaginal, las sociedades de termitas son bisexuales y con polimorfismo larval. Además, durante su desarrollo las termitas pueden pertenecer sucesivamente a dos o más castas diferentes, es decir que experimentan un polimorfismo temporario (Torales, 1998). En cuanto a la filogenia a nivel de familias, cabe mencionar los trabajos de Donovan *et al.* (2000) y Thompson *et al.* (2000).

Mantophasmatodea ("rock crawlers") es un orden endémico de ambientes xéricos del sur de África descrito por Klass *et al.* (2002), que tiene similitudes con mántidos y con fásmidos, tal como alude su nombre, pero que actualmente se considera el grupo hermano de Grylloblattodea (Fig. 4), un pequeño orden relictual confinado al noroeste de América y noreste de Asia (Terry & Whiting, 2005). Los Grylloblattodea ("ice crawlers"), son ápteros, de cuerpo blando, y habitan en la hojarasca o bajo piedras, en bosques fríos y a veces a grandes alturas (Grimaldi & Engel, 2005). Ambos órdenes están bien justificados por apomorfías, al igual que el clado Mantophasmatodea + Grylloblattodea, denominado Xenonomia, sin embargo, la posición de dicho clado con respecto a los demás Polyneoptera es controvertida. En uno de los árboles de consenso publicados por Terry & Whiting (2005) Xenonomia se recupera como hermano de Dictyoptera, pero en otro aparece como hermano de Plecoptera + Holometabola. Asimismo, Kjer *et*

al. (2006) recuperan a Xenonomia como hermano de Phasmatodea + Embioptera, y Grimaldi & Engel (2005) los ubican fuera de los tres superórdenes tradicionales de Polyneoptera, junto a Dermaptera.

Relaciones filogenéticas de los Paraneoptera (hemipteroides)

Paraneoptera o hemipteroides incluyen cuatro órdenes: "Psocoptera", Phthiraptera, Thysanoptera y Hemiptera (Fig. 5). Hennig (1969) justificó su monofilia por la presencia de estiletes lacinales, túbulos de Malpighi en número reducido (cuatro o menos), un solo ganglio abdominal, y la pérdida del 1° esterno abdominal y de cercos, de allí el nombre de Acercaria. Kristensen (1981) adicionó otras dos sinapomorfías, espermatozoides con dos flagelos y fusión del "gonangulum" con el 9° tergito. En los análisis filogenéticos recientes, que incluyen datos morfológicos y moleculares, Paraneoptera se recupera generalmente como grupo monofilético hermano de Holometabola, conformando el clado Eumetabola (Wheeler *et al.*, 2001; Terry & Whiting, 2005; Kjer *et al.*, 2006) (Fig. 5).

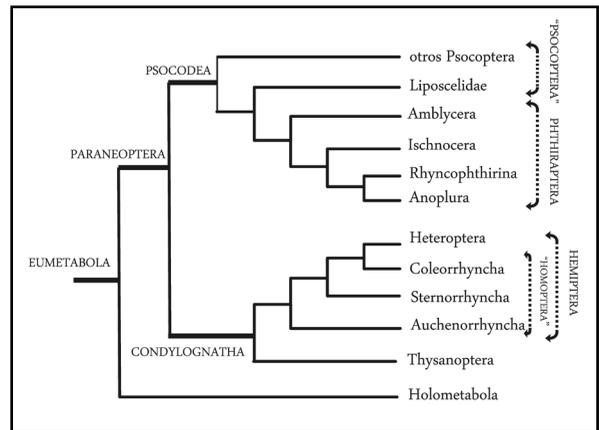


Fig. 5. Relaciones filogenéticas entre los órdenes y subórdenes de insectos paraneópteros. En el caso de "Psocoptera", se indican los dos linajes principales, que conforman un grupo parafilético con respecto a Phthiraptera.

Dentro de Paraneoptera se reconocen dos grupos principales (Wheeler *et al.*, 2001; Grimaldi & Engel, 2005): "Psocoptera" + Phthiraptera, reunidos por Lyal (1985) en Psocodea, y Thysanoptera + Hemiptera, agrupados en Condylognatha (Fig. 5). La monofilia de este último se justifica por la presencia de mandíbulas estiliformes y de anillos esclerotizados entre los flagelómeros antenales. Yoshizawa & Johnson (2005) también recuperan los clados Psocodea y Condylognatha, pero no Paraneoptera, que sería parafilético, pues Condylognatha aparece como grupo hermano de Holometabola y Psocodea como un taxón más "basal". Asimismo Kjer *et al.* (2006) no recuperan los grupos Psocodea y Condylognatha, pues Hemiptera aparece como grupo hermano de "Psocoptera" (no monofilético) + Thysanoptera + Phthiraptera.

Los "Psocoptera" o "piojos de la madera" son pequeños insectos de tegumento poco esclerosado, cabeza móvil, ojos compuestos muy prominentes, antenas largas y filiformes, aparato bucal masticador muy especializado,

protórax pequeño y pterotórax amplio, alas membranosas con nerviación similar a la de los hemípteros, dispuestas como techo a dos aguas cuando están en reposo (a veces reducidas o ausentes), abdomen de 10 segmentos y ovipositor reducido o ausente (Grimaldi & Engel, 2005). Se hallan en microhábitats protegidos (grietas, cavernas, hojarasca, nidos de mamíferos y aves), en algunos casos debajo de telas de seda producidas por sus glándulas labiales (Muzón & Viegas, 2008a). Se alimentan de detritos y materia vegetal (esporas, hifas, líquenes, algas y levaduras), que remueven de la superficie de las plantas con su aparato bucal especializado (Grimaldi & Engel, 2005). Dentro de “Psocoptera”, la familia Liposcelidae o “piojos de los libros” se consideran el grupo hermano de los Phthyraptera o “verdaderos piojos”. En consecuencia “Psocoptera” sería parafilético y Phthyraptera, un linaje de psicópteros adaptado a la vida ectoparasitaria sobre mamíferos y aves (Grimaldi & Engel, 2005) (Fig. 5).

Los Phthyraptera exhiben numerosas adaptaciones para cumplir todo su ciclo de vida sobre los huéspedes. Tienen cuerpo aplanado, alas y ojos ausentes, antenas reducidas a 3-5 segmentos, piezas bucales muy modificadas y un tipo de oviposición característica. Los huevos, grandes con respecto al tamaño corporal, son adheridos a los pelos o plumas mediante una secreción cementante producida por una glándula accesoria (Grimaldi & Engel, 2005). Dentro de Phthyraptera se reconocen cuatro subórdenes: Amblycera (parasitan aves y mamíferos, y el huésped ancestral sería un grupo de mamíferos primitivos, e.g. marsupiales), Rhyncophthrina (grupo muy curioso de sólo tres especies parásitas de elefantes y cerdos salvajes), Anoplura (parásitos de mamíferos incluido el hombre) e Ischnocera (parásitos de aves, y en menor proporción, de mamíferos). Los subórdenes Amblycera, Ischnocera y Rhyncophthrina incluyen los “piojos masticadores”, reunidos antiguamente en Mallophaga (Cicchino & Castro, 1998a, b), grupo parafilético con respecto a Anoplura (Lyal, 1985). Amblycera es claramente monofilético y el más “basal” de estos órdenes (Marshall, 2003; Cicchino & Castro, 1998c). Anoplura es el que ha sufrido mayores modificaciones en sus piezas bucales, e Ischnocera es el suborden más diverso y problemático en cuanto a su monofilia (Fig. 5) (Lyal, 1985; Smith, 2001; Johnson & Whiting, 2002).

Los Hemiptera se reconocen como grupo monofilético, por la pérdida de palpos labiales y maxilares y la transformación del rostro en un pico para succionar. Dentro de este orden se reconocen actualmente cuatro subórdenes: Auchenorrhyncha (chicharras, chicharritas, cotorritas), Sternorrhyncha (áfidos, cochinillas, moscas blancas), Heteroptera (chinches) y Coleorrhyncha (Fig. 5). Este último es un grupo pequeño y relictual, con una sola familia viviente, Peloridiidae, cuyas especies viven entre musgos y hojarasca de los bosques de *Nothofagus* del sur de América del Sur, Australia, Nueva Zelandia y Nueva Caledonia (Popov & Shcherbakov, 1996; Grimaldi & Engel, 2005). La mayoría de los autores concuerda en la monofilia de los cuatro subórdenes de Hemiptera, y la relación de grupos hermanos entre Heteroptera + Coleorrhyncha, sin embargo, subsisten dudas en torno a la monofilia de Auchenorrhyncha (e.g. Bourgoin *et al.*,

1997). El término “Homoptera” de las clasificaciones tradicionales ha sido abandonado, ya que refiere a un grupo parafilético formado por Auchenorrhyncha, Sternorrhyncha y Coleorrhyncha, aunque sigue usándose en algunos libros de texto (Grimaldi & Engel, 2005) (Fig. 5).

Thysanoptera (trips) es un orden monofilético definido principalmente por las alas bordeadas por setas largas y finas, característica a la cual debe su nombre. El polimorfismo alar es muy frecuente; hay formas macropteras, micrópteras y ápteras. Cuando presentes, las alas tienen una nerviación muy simplificada. Otras características distintivas del orden son su compleja organización social y los pretarsos con una estructura particular, “el arolio”, que les permite adherirse a superficies resbaladizas de las plantas (Grimaldi & Engel, 1998). Hay formas solitarias, gregarias, coloniales, subsociales y eusociales, con diferenciación en castas (Morris *et al.*, 1999). Si bien adaptado a la succión de fluidos vegetales, el aparato bucal es menos especializado que el de los hemípteros; algunas especies se alimentan de polen, micelio de hongos, esporas y de pequeños animales (Grimaldi & Engel, 2005).

La clasificación tradicional de los trips incluye dos subórdenes bien diferenciados por características del ovipositor: Terebrantia y Tubulifera, siendo el primero de ellos probablemente parafilético (Morris & Mound, 2003). Las especies de Thysanoptera de la Argentina, especialmente aquellas de mayor importancia agronómica, han sido estudiadas extensamente por De Santis (1998).

Relaciones filogenéticas de los Holometabola

Los Holometabola incluyen más del 80% de las especies de insectos y más del 50% de las especies animales (Wilson, 1988; Kristensen, 1999), por lo que se consideran el grupo más diverso y exitoso de organismos terrestres (Fig. 6). Comprenden 11 órdenes de los cuales cuatro

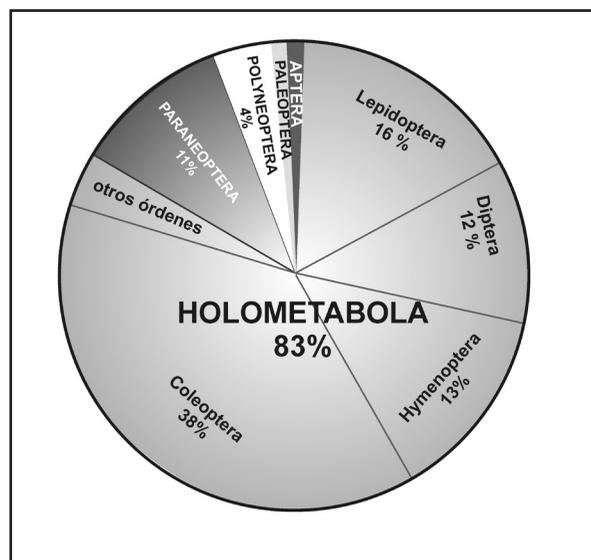


Fig. 6. Esquema que muestra los porcentajes de diversidad específica de los cuatro órdenes hiperdiversos de Holometabola, con respecto a los restantes grupos de Hexapoda.

son megadiversos (reúnen el 99% de las especies): Coleoptera (~500.000 spp.), Diptera (~150.000 spp.), Hymenoptera (~150.000 spp.) y Lepidoptera (~160.000 spp.). De los restantes siete órdenes, Trichoptera, Neuroptera y Siphonaptera incluyen menos de 4000 especies, y Mecoptera, Strepsiptera, Megaloptera y Raphidioptera, menos de 1000 especies.

La monofilia de Holometabola está bien soportada por la presencia de una metamorfosis completa y por otras características morfológicas como los ojos del adulto desarrollados “de novo” durante el último estadio inmaduro, las alas desarrolladas dentro del cuerpo hasta la pupación (endopterigotas) y los genitales externos no presentes hasta la muda larva-pupa (Kristensen, 1999; Whiting, 2004).

Según Grimaldi & Engel (2005), Holometabola incluye cuatro superórdenes: Coleopterida (Coleoptera), Neuropterida (Raphidioptera, Megaloptera y Neuroptera), Hymenopterida (Hymenoptera) y Mecopterida (Trichoptera, Lepidoptera, Siphonaptera, “Mecoptera”, Diptera y Strepsiptera) (Fig. 7). Desde el punto de vista filogenético, Coleoptera sería el grupo hermano de Neuropterida, e Hymenoptera el grupo hermano de Mecopterida. Dentro de este último se distinguen dos grupos: Amphiesmenoptera (Trichoptera + Lepidoptera) y Antliophora (“Mecoptera” + Siphonaptera y Diptera). La posición de Strepsiptera ha sido muy discutida, aunque sin duda pertenecen a Holometabola (Whiting, 1998 a, b; McKenna & Farrell, 2010).

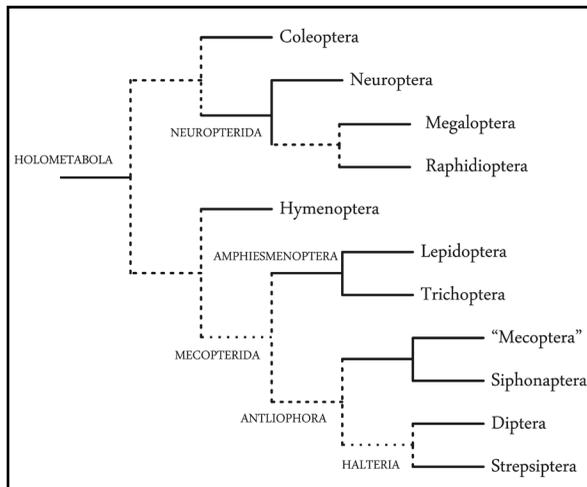


Fig. 7. Relaciones filogenéticas entre los órdenes de insectos holometábolos según Whiting (2004). Las líneas punteadas indican relaciones inciertas.

Los análisis moleculares han contribuido a sustentar la monofilia de Holometabola y la de la mayoría de sus órdenes, a excepción de Mecoptera, que sería parafilético con respecto a Siphonaptera (Whiting, 2002a). Además se han recuperado los grupos Amphiesmenoptera, Neuropterida, y “Mecoptera” + Siphonaptera. Sin embargo, no se han confirmado definitivamente las relaciones hipotetizadas en cuanto a Hymenoptera + Mecopterida, Coleoptera + Neuropterida y “Halteria” (Diptera + Strepsiptera) (Kjer *et al.*, 2006; McKenna & Farrell, 2010).

Coleoptera + Neuropterida

La relación Coleoptera + Neuropterida está soportada por modificaciones del ovipositor (Kristensen, 1991) y caracteres asociados con la base de las alas posteriores (Hörschemeyer, 2002). Neuropterida (Neuroptera + Raphidioptera + Megaloptera) está también soportado por características del ovipositor (Mickoleit, 1973) y fue recuperado en los análisis moleculares (Wheeler *et al.*, 2001; Whiting, 2002b). Dentro de Neuropterida, Megaloptera y Raphidioptera serían grupos hermanos (Wheeler *et al.*, 2001; Whiting, 2002b) (Fig. 7), aunque también se ha propuesto a Megaloptera como hermano de Neuroptera, sobre la base de la presencia de larvas acuáticas en todos los megalópteros y en una familia primitiva de neurópteros (Aspöck *et al.*, 2001).

Los Raphidioptera (“snakeflies”) son un orden poco diverso (220 especies), que se caracteriza por presentar un protórax muy alargado (= cuello de serpiente), ovipositor elongado y robusto, y una nerviación alar típica. Se distribuyen en regiones templado-frías del hemisferio norte, extendiéndose hacia el sur (América Central, norte de África y sur de Asia) solo en áreas montañosas por encima de los 1100 m. Sus especies viven exclusivamente sobre los árboles, y requieren al menos un período de frío, cercano al punto de congelamiento, para completar su desarrollo. Las larvas habitan debajo de cortezas, en el suelo o grietas de arbustos, y son depredadoras de huevos y larvas de otros insectos y artrópodos pequeños, al igual que los adultos (Grimaldi & Engel, 2005).

Los Megaloptera son insectos de tamaño generalmente grande, cuyos machos exhiben enormes mandíbulas en forma de hoz (e.g. género *Corydalus*). La morfología de los adultos, de vida generalmente corta, es bastante generalizada. Las alas posteriores tienen la región anal bien desarrollada y las larvas acuáticas presentan branquias laterales, y son depredadores generalistas de invertebrados acuáticos. Empupan en las orillas de los cursos de agua donde habitan. Si bien no se han encontrado claras sinapomorfías morfológicas, el orden Megaloptera está bien soportado por la evidencia molecular (Wheeler *et al.*, 2001). Algunos autores han considerado a Megaloptera como parafilético con respecto a Raphidioptera (Grimaldi & Engel, 2005).

Los Neuroptera son holometábolos primitivos, cuyo origen se remonta al Pérmico tardío, y habrían sido más diversos en el pasado geológico que en la actualidad. Tienen dos pares de alas grandes, subiguales, diáfanas, surcadas por una nerviación muy intrincada (con nervaduras principales ramificadas en los extremos y nervaduras más pequeñas que forman celdas también pequeñas) (González Olazo & Reguilón, 2008). Una de las sinapomorfías más notables se refiere al aparato bucal de las larvas, con las mandíbulas y maxilas formando un tubo succionador a cada lado y el canal alimentario modificado. Cuando las presas son capturadas, los tubos succionadores perforan su cuerpo y absorben los jugos internos predigeridos. Los adultos son también depredadores. Algunas de las especies más conocidas pertenecen a las familias Mirmelolontidae (“hormigas león”), Mantispidae (con patas anteriores raptoras como los mántidos) y Chry-

sopidae (empleadas en control biológico por presentar larvas depredadoras de insectos fitófagos). El orden se distribuye principalmente en regiones templadas y subtropicales. Los estudios filogenéticos más recientes sobre el grupo se deben a Aspöck *et al.* (2001) y Aspöck (2002).

La monofilia de Coleoptera se justifica por las alas anteriores rígidas y endurecidas cubriendo los segmentos abdominales (élitros), el protórax libremente articulado con el pterotórax, los esternitos abdominales fuertemente esclerotizados y los ocelos y cercos ausentes, entre otras numerosas sinapomorfías morfológicas (Beutel & Haas, 2000). Sin embargo, en algunos análisis moleculares los Coleoptera no se recuperan como grupo monofilético (Whiting *et al.*, 1997; Wheeler *et al.*, 2001; Caterino *et al.*, 2002), probablemente debido a cuestiones metodológicas (Whiting, 2002c).

Dentro de Coleoptera se reconocen cuatro subórdenes: Archostemata, Adephaga, Polyphaga y Myxophaga. Los Archostemata incluyen sólo 33 especies reunidas en cuatro familias, además de un amplio registro fósil. Los adultos son de vida corta y las larvas ápodas taladran troncos en putrefacción, infestados por hongos (Marvaldi & Roig-Juñent, 1998). Es el grupo hermano de los restantes Coleoptera y junto con Myxophaga reúne sólo el 1% de la diversidad del orden. Myxophaga incluye cuatro familias de escarabajos acuáticos o semiacuáticos muy pequeños, tanto al estado adulto como larval (Beutel & Haas, 2000).

Las relaciones entre Myxophaga, Adephaga y Polyphaga son controversiales. Según la evidencia morfológica, Adephaga es el grupo hermano de Myxophaga + Polyphaga (Beutel & Haas 2000; Friedrich *et al.*, 2009), pero la evidencia molecular (ADNr 18S) sugiere la relación Adephaga + Polyphaga como hermano de Myxophaga (Caterino *et al.*, 2002).

Los Adephaga incluyen el 10% de las especies de coleópteros vivientes, reunidos en 12 familias. Se reconoce por varias sinapomorfías, entre ellas la presencia de glándulas pigdiales que secretan sustancias defensivas. Adultos y larvas son depredadores. Las relaciones entre sus familias son controversiales, principalmente en lo que respecta a la monofilia de los taxones acuáticos (reunidos en el infraorden Hydradephaga, con seis familias, siendo Dytiscidae la más diversa) versus los taxones terrestres (reunidos en Geodephaga, con seis familias, siendo Carabidae la más diversa). Un análisis molecular sugiere que los taxones acuáticos forman un grupo monofilético (Shull *et al.*, 2001).

Los Polyphaga reúnen casi el 90% de las especies de coleópteros, agrupadas en más de 100 familias, y como su nombre lo indica, presentan diversos hábitos de alimentación. Las relaciones filogenéticas entre la mayoría de sus familias está en discusión, debido a la gran diversidad morfológica y específica de este suborden, y algunas de ellas no serían monofiléticas. Los autores que han realizado los mayores aportes al conocimiento de este grupo son Crowson (1981) y Lawrence & Newton (1982, 1995). De acuerdo con estos especialistas dentro de Polyphaga se reconocen cinco linajes o infraórdenes

principales cuyas relaciones son inciertas (Hunt *et al.*, 2007; Fiedrich *et al.*, 2009): Staphyliniformia (e.g. stafilínidos, sílfidos y ptílidos), Scarabaeiformia (e.g. escarabajos), Elateriformia (e.g. elatérios o “salta pericos”, bupréstidos y lampíridos o “luciérnagas”), Bostrichiformia (e.g. bostríquidos, anóbidos o “escarabajos de la madera”, ptínidos o “escarabajos araña”) y Cucujiformia (curculiónidos o “gorgojos” o “picudos”, coccinélidos o “mariquitas”, crisomélidos o “vaquitas”, tenebriónidos, meloideos o “bichos moro”, cléridos y cerambícidos o “taladros”). Uno de los análisis más recientes de la filogenia de Coleoptera se debe a Fiedrich *et al.* (2009).

Hymenoptera + “Mecopterida”

Hymenoptera es uno de los órdenes hiperdiversos más difíciles de ubicar filogenéticamente, pues presenta una combinación de características primitivas (por ejemplo en lo que respecta al aparato bucal) y otras muy derivadas, que son las que justifican su monofilia. Entre estas últimas cabe mencionar la presencia de pequeñas estructuras con forma de gancho, los “hamulis”, que les permiten unir las alas posteriores con las anteriores, y un sistema haplodiploide único a nivel de orden (hembras diploides y machos generalmente haploides surgidos por partenogénesis arrenotóquica), además de otras 18 sinapomorfías morfológicas (Vilhelmsen, 2001; Sharkey, 2007). La relación entre Hymenoptera y Mecopterida (= Panorpida) (Fig. 7) se basa principalmente en caracteres de la morfología larval (presencia de glándula de la seda, patas con una sola uña) y en una modificación del aparato bucal del adulto (Kristensen 1991, 1999), pero ha sido discutida, ya que en algunos análisis aparece como grupo hermano del resto de los holometábolos (Savard *et al.*, 2006; McKenna & Farrell, 2010).

Los himenópteros juegan papeles ecológicos importantes como polinizadores de plantas con flores, y como parasitoides y depredadores de insectos polífagos. Los linajes más primitivos son fitófagos, luego habrían evolucionado formas xilófagas y fungívoras, y finalmente las formas parasitoides, cuya aparición constituye un hito fundamental en la evolución del orden (Grimaldi & Engel, 2005).

Tradicionalmente el orden ha sido dividido en dos subórdenes: Symphyta y Apocrita, siendo el primero de ellos no monofilético (Ronquist *et al.*, 1999; Schulmeister *et al.*, 2002). En los Symphyta (e.g. Tenthredinoidea) el tórax es trisegmentado y se une ampliamente al abdomen, la venación alar es relativamente completa y el ovipositor es primitivo. La mayoría de sus especies son fitófagas. Los Apocrita incluyen la mayor diversidad específica, y se caracterizan porque el primer segmento abdominal (propodeo) está fusionado con el tórax formando el mesosoma, en tanto que el resto del abdomen forma el metasoma, con el segundo segmento (y a veces el tercero) constreñido en un peciolo; la venación alar suele estar muy simplificada y el ovipositor está modificado en un aguijón, formado por el par de gonapófisis, con un reservorio de veneno (bulbo) en la base.

La división de los Apocrita en avispas aculeadas (Aculeata) y avispas parasitoides (Terebrantia o serie Parasitica) ha dejado de emplearse, pues Aculeata sería un linaje derivado de Terebrantia. Las avispas parasitoides incluyen varias superfamilias, e.g. Ichneumonoidea, Platygastroidea, Chalcidoidea, Cynipoidea, Proctotrupoidea. Asimismo dentro de Aculeata se reconocen tres superfamilias: Chrysidoidea (e.g. crisídidos, drínidos, betílidos), Vespoidea (e.g. véspidos o “avispa”; formicidos u “hormigas”, mutilidos, pompílidos o “avispa de San Jorge”, esfécidos o “avispa alfarera”) y Apoidea (e.g. ápidos o “abejas”, megaquílicos o “abejas cortadoras de hojas” y bómidos o abejorros). Para un análisis más detallado de la filogenia de Hymenoptera consultar Sharkey (2007).

La monofilia de Mecoptera está soportada por la presencia de un músculo insertado entre la pared del tórax y una estructura rígida de la base del ala (Kristensen 1999), aunque este carácter no es observable en los Siphonaptera, por ser ápteros. Dentro de Mecoptera, el grupo Amphimesenoptera, que reúne Lepidoptera + Trichoptera (Fig. 7), está justificado por 15 sinapomorfías, incluyendo la heterogamia femenina y la presencia de pelos o escamas en la superficie de las alas, entre las nervaduras (Hennig, 1981; Kristensen, 1997; Wheeler *et al.*, 2001). Este grupo es recuperado además en todos los análisis moleculares (Wheeler *et al.*, 2001; Whiting, 2002b; Kjer *et al.*, 2006; McKenna & Farrell, 2010).

Los tricópteros son pequeños insectos semejantes a polillas, con antenas filamentosas y escasa diferenciación en los segmentos torácicos, y alas membranosas bien desarrolladas, generalmente cubiertas de pelos. Uno de sus caracteres más distintivos es la modificación de las piezas bucales en un “haustelo” (por fusión de hipofaringe y prelabio), con hileras de microtriquias que forman finos canales, y mandíbulas y maxilas reducidas. Ésto les permite alimentarse de líquidos, como las moscas. Algunas especies inclusive tienen una larga proboscis (Grimaldi & Engel, 2005). Los adultos viven pocos días y las larvas habitan en cuerpos de agua dulce, respiran a través de la cutícula o mediante branquias filamentosas abdominales, y secretan seda con la que construyen redes o capullos, que adhieren al sustrato en sitios ocultos o camuflados. Algunas son “eruciformes” (de movimientos lentos, con abdomen rollizo y pseudopatas anales cortas) y construyen capullos donde transcurre toda su vida larval y pupal; y otras son “campodeiformes” (más ágiles, con cuerpo más estilizado y pseudopatas anales largas) y construyen redes durante su vida larval y capullos antes de empupar (Angrisano, 1998). El tipo de construcciones que realizan las larvas, utilizando trozos de materia vegetal, de conchillas, granos de arena, etc., revela un comportamiento muy complejo, y permite diferenciar géneros o grupos de géneros, aunque suele haber convergencia (Grimaldi & Engel, 2005).

Lepidoptera constituye el mayor linaje de insectos herbívoros, junto con los coleópteros Phytophaga (Chrysomeloidea + Curculionoidea). Este orden se caracteriza por presentar las alas cubiertas densamente por setas (grupos primitivos) o escamas (grupos avan-

zados) y su monofilia está justificada por numerosas sinapomorfías morfológicas (26 caracteres) y por la evidencia molecular (Kristensen *et al.*, 2007). Estudios morfológicos detallados y el aporte de datos del ADN han permitido realizar avances importantes en el estudio de las relaciones filogenéticas entre grupos de polillas primitivas (Wiegmann *et al.*, 2002; Kristensen *et al.*, 2007), sin embargo, las relaciones entre los grupos más avanzados y a nivel de familias, aun no están resueltas. Micropterigidae, Agathiphagidae y Heterobathmiidae constituyen los linajes más “basales” de Lepidoptera. Estas polillas retienen las mandíbulas en su estado primitivo y presentan glosas no modificadas, en consecuencia sus hábitos son detritívoros o minadores de semillas u hojas de gimnospermas. El desarrollo de una probóscide succionadora, formada a partir de las galeas fusionadas (glosa), constituyó una gran innovación evolutiva que permitió a los adultos de Lepidoptera alimentarse exclusivamente de fluidos, explotar nuevos nichos ecológicos y alcanzar una enorme diversificación junto con las angiospermas (Kristensen, 1997). Evidencia de ello es que más del 99,9% de los Lepidoptera pertenecen al grupo Glossata. Otros dos cambios evolutivos importantes en la evolución y diversificación de los Lepidoptera fueron la adquisición de una condición “heteroneura” (el ala posterior es más pequeña y presenta diferente venación que la anterior), y el cambio de una condición “monotrisia” (con un solo poro genital) a “ditrysia” (con dos poros genitales). Cerca del 98% de los lepidópteros pertenece a Ditrysia y dentro de este grupo se hallan los macrolepidópteros, que son las polillas más evolucionadas y las mariposas diurnas. Las relaciones filogenéticas entre estos grupos están en discusión. Para un análisis más detallado de la filogenia de Lepidoptera consultar Kristensen *et al.* (2007).

En lo que respecta al grupo Antliophora, la relación de “Mecoptera” con Siphonaptera está muy bien soportada, pero subsisten dudas en lo que respecta a la relación de Diptera con Stresiptera (Halteria) (Fig. 7). Los “Mecoptera” o “moscas escorpión” habitan en ambientes húmedos, especialmente en bosques o selvas, y se hallan entre los holometábolos de morfología más generalizada, como lo reflejan su anatomía, hábitos y registro fósil (Grimaldi & Engel, 2005; Muzón & Viegas, 2008b). Habrían experimentado la extinción de numerosos linajes, como se evidencia en la distribución disyunta de varias familias, de modo que las formas actuales serían representantes relictuales de un grupo más diverso en el pasado geológico.

Los “Mecoptera” serían un grupo parafilético, dentro del cual Siphonaptera representaría un linaje derivado altamente especializado a la vida parasitaria. Los mecópteros de la familia Boreidae, conocidos como “pulgas de las nieves” por su hábito de caminar y saltar sobre la nieve en otoño y primavera, son el grupo más próximo a los Siphonaptera. Esta familia incluye 24 especies de la región Holártica, que se alimentan de musgos y se caracterizan por su cuerpo robusto, sin alas, y con patas muy largas. Algunos análisis moleculares también avalan la hipótesis que relaciona a “Mecoptera” con los Siphonaptera Boreidae (Whiting, 2002a) y en consecuencia se ha propuesto crear dos nuevos órde-

nes: Nannomecoptera, para los miembros de la familia Nannochoristidae, con larvas acuáticas y depredadoras, y Neomecoptera (hermano de Siphonaptera), para los miembros de Boreidae, con larvas terrestres que se alimentan de materia vegetal o insectos muertos (Whiting, 2004). Sin embargo, en un análisis molecular reciente, tanto Mecoptera como Siphonaptera se recuperan como monofiléticos (McKenna & Farrell, 2010).

La monofilia de Diptera se justifica principalmente por las alas posteriores modificadas en halterios, empleados para el equilibrio durante el vuelo, y por presentar piezas bucales muy modificadas para lamer, punzar o chupar. Además está apoyada por otros caracteres morfológicos y por la evidencia molecular (Yeates *et al.*, 2007). Diptera es el orden de holometábolos más diverso ecológicamente, dado que incluye formas hematófagos, ecto y endoparásitas, depredadoras, formadoras de agallas, minadoras, parasitoides, polinizadoras, saprófagos y xilófagos. Su filogenia ha sido muy estudiada, pero quedan muchas relaciones por elucidar (Yeates & Wiegmann, 1999). Tradicionalmente Diptera se ha dividido en dos subórdenes: Nematocera y Brachycera, pero análisis recientes han demostrado que Nematocera no sería monofilético (Yeates & Wiegmann, 1999). Los “Nematocera” incluyen seis infraórdenes parafiléticos con respecto a Brachycera (Yeates *et al.*, 2007): Ptychoptromorpha, Culicomorpha (e.g. culicidos o “mosquitos”, ceratopogónidos o “polvorines”, simúlidos o “jejenes” y quironómidos), Blephariceromorpha, Bibionomorpha (e.g. bibiónidos, micetofílicos y cecidómidos), Tipulomorpha (e.g. tipúlidos o “mosquitos de patas largas”) y Psychodomorpha (e.g. psicódidos o “moscas de letrina” y flebotomos), aunque la monofilia de los tres últimos ha sido cuestionada (Whiting, 2004).

Los Brachycera son un grupo monofilético bien soportado por la presencia de antenas cortas, de cuatro segmentos o menos, los apicales reducidos a un estilo o arista; modificaciones de la cápsula cefálica de la larva y especializaciones particulares del aparato bucal (con labelo y pseudotráqueas para absorber líquidos). Dentro de este suborden se reconocen cuatro infraórdenes: Stratiomyomorpha (e.g. stratiómidos), Tabanomorpha (e.g. tábanos), Xylophagomorpha (e.g. xilofágidos) y Muscomorpha (moscas y moscardones de numerosas familias; e.g. asílidos, fóridos, sírfidos, múscidos, oéstridos, taquinidos, califóridos y sarcófágidos). Este último infraorden incluye la mayoría de las familias de Diptera. Los análisis filogenéticos sugieren la relación Muscomorpha + (Stratiomyomorpha + (Tabanomorpha + Xylophagomorpha)) (Yeates, 2002; Yeates *et al.*, 2007).

Strepsiptera es el orden más enigmático de los Holometabola y su posición filogenética ha sido ampliamente debatida. Las hembras son larviformes, carecen de patas, alas, ojos, antenas, genitalia externa y recto, y viven como parásitos obligados de otros insectos, generalmente especies de Auchenorrhyncha. Los machos son de vida libre, aunque solo por unas pocas horas (lo necesario para reproducirse), y se reconocen fácilmente por sus antenas flabeladas, sus ojos compuestos con facetas muy abultadas, y por la transformación de las alas anteriores en halterios. La cópula se produce a través

de un canal ubicado en el cefalotórax de la hembra, las larvas del primer estadio se desarrollan en el hemocel y luego salen al exterior por dicho canal, para buscar activamente algún huésped, de manera similar a las triungulinas de los Meloidae y Rhipiphoridae (Grimaldi & Engel, 2005). En cuanto a la posición filogenética de los Strepsiptera se han planteado dos hipótesis principales: la que los ubica como grupo hermano de Diptera, formando el clado Halteria (Fig. 7) (Whiting & Wheeler, 1994; Whiting *et al.*, 1997; Wheeler *et al.*, 2001; Whiting, 2002b) y la que los considera el grupo hermano de Coleoptera (Kristensen, 1981, 1991; Kathirithamby, 1989; Kukulová-Peck & Lawrence, 1993), o un grupo derivado de coleópteros del suborden Polyphaga (Crowson 1960, 1981; McKenna & Farrell, 2010). Quienes apoyan la hipótesis de relación con Coleoptera consideran que los halterios serían élitros reducidos y enfatizan la similitud entre las larvas hiperparásitas de tipo triungulina de ciertos coleópteros y de los Strepsiptera. Quienes sustentan la monofilia del grupo Halteria consideran que los halterios serían el resultado de la expresión de genes homeóticos, que habrían determinado la inversión de la posición de los halterios en los segmentos del pterotórax (Whiting & Wheeler, 1994); sin embargo, esta hipótesis no ha sido confirmada (Rokas *et al.*, 1999). Los análisis filogenéticos más recientes de la evidencia morfológica y molecular (secuencias de nueve genes) han reforzado la hipótesis que relaciona a Strepsiptera con coleópteros Polyphaga de la familia Cantharidae o con Neuropterida, grupo hermano de Coleoptera (McKenna & Farrell, 2010).

Epílogo

El proyecto “Animal Tree of Life” ha posibilitado grandes avances en la comprensión de las relaciones entre los phyla animales. Ésto ha sido posible gracias a la meticulosa reexaminación de las homologías entre los caracteres morfológicos y anatómicos, y a los aportes de la filogenia molecular y la filogenómica. Se espera que nuevas disciplinas y herramientas metodológicas, como la biología del desarrollo combinada con técnicas moleculares para el estudio de la expresión génica, la microscopía de barrido láser confocal, aplicada a estudios del desarrollo de la musculatura y el sistema nervioso, y la información filogenética que aporta la ultraestructura del esperma, entre otras, posibiliten futuros avances en la reconstrucción del árbol de la vida (Giribet *et al.*, 2007). En este contexto, el estudio de las relaciones filogenéticas entre los órdenes de Hexapoda y los taxones de categorías inferiores, constituyen sin lugar a dudas uno de los mayores desafíos.

Literatura citada

- AGUINALDO, A.M.A., J.M. TURBEVILLE, L.S. LINDFORD, M.C. RIVERA, J.R. GAREY, R.A. RAFF & J.A. LAKE. 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature* 387: 489-493.
- ANGRISANO, E. 1998. Capítulo 36: Trichoptera. In: Morrone J. J. & S. Coscarón (Dirs.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, Ediciones Sur, La Plata, pp. 374-384.

- ASPÖCK, U.J. 2002. Phylogeny of the Neuropterida (Insecta: Holometabola). *Zool. Scripta* 31: 51-56.
- ASPÖCK, U.J., D. PLANT & H.L. NEMESCHKAL. 2001. Cladistic analysis of Neuroptera and their systematic position within Neuropterida (Insecta: Holometabola: Neuropterida: Neuroptera). *Syst. Entomol.* 26 (1): 73-86.
- BERNAVA-LABORDE, V. & J.G. PALACIOS-VARGAS. 2008. Collombola. In: Claps, L.E., G. Debandi & S. Roig-Juñent (Dir.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, vol. 2, Soc. Entomol. Arg., Mendoza, pp. 151-166.
- BEUTEL, R.G. & F. HAAS. 2000. Phylogenetic relationships of the suborders of Coleoptera (Insecta). *Cladistics* 16: 103-142.
- BITSCH, C. & J. BITSCH. 1998. Internal anatomy and phylogenetic relationships among apterygote insects clades (Hexapoda). *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N. S.)* 34: 339-363.
- BOUDREAUX, H.B. 1979. *Arthropod phylogeny with special reference to insects*. John Wiley & Sons, Nueva York, 320 pp.
- BOURGOIN T., J.D. STEFFAN-CAMPBELL & B.C. CAMPBELL. 1997. Molecular phylogeny of Fulgoromorpha (Insecta, Hemiptera, Auchenorrhyncha). The enigmatic Tetrigometridae: evolutionary affiliation and historical biogeography. *Cladistics* 13: 207-224.
- BRIGGS, D.E.G. & R.A. FORTEY. 1989. The early radiation and relationships on the major arthropods groups. *Science* 256: 1670-1673.
- BRUSCA, R.C. & G.J. BRUSCA. 2005. *Invertebrados* (2° ed.). Interamericana-Mc Graw Hill, Madrid, 1005 pp.
- CARAPPELLI, A., F. FRATI, F. NARDI, R. DALLAI & C. SIMON. 2000. Molecular phylogeny of the apterygotan insects based on nuclear and mitochondrial genes. *Pedobiologia* 44: 361-373.
- CATERINO, M.S., V.L. SHULL, P.M. HAMMOND & A.P. VOGLER. 2002. Basal relationships of Coleoptera inferred from 18S rDNA sequences. *Zool. Scripta* 31: 41-49.
- CICCHINO, A.C. & D. del C. CASTRO. 1998a. Amblycera. In: Morrone J. J. & S. Coscarón (Dir.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, Ediciones Sur, La Plata, pp. 84-103.
- CICCHINO, A.C. & D. del C. CASTRO. 1998b. Ischnocera. In: Morrone J. J. & S. Coscarón (Dir.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, Ediciones Sur, La Plata, pp. 104-124.
- CICCHINO, A.C. & D. del C. CASTRO. 1998c. Anoplura. In: Morrone J. J. & S. Coscarón (Dir.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, Ediciones Sur, La Plata, pp. 125-139.
- CIGLIANO, M.M. & C.E. LANGE. 1998. Orthoptera. In: Morrone J. J. & S. Coscarón (Dir.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, Ediciones Sur, La Plata, pp. 67-83.
- CRESPO, F.A. & A. del C. VALVERDE. 2008. Blattaria. In: Claps, L.E., G. Debandi & S. Roig-Juñent (Dir.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, vol. 2, Soc. Entomol. Arg., Mendoza, pp. 167-179.
- CROWSON, R.A. 1960. The phylogeny of Coleoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 5: 111-134.
- CROWSON, R.A. 1981. *The biology of Coleoptera*. Academic Press, Londres. 802 pp.
- DE SANTIS, L. 1998. Thysanoptera. In: Morrone J. J. & S. Coscarón (Dir.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, Ediciones Sur, La Plata, pp. 181-188.
- DÍAZ, N.B. & J.A. VIDAL SARMIENTO DE REGALIA. 1985. *Aparato bucal de los Hexapoda I: Entognatha*. Colección climax n° 4, Asoc. Cienc. Nat. Litoral, Santa Fé, 60 pp.
- DOHLE, W. 1998. Myriapod-insect relationships as opposed to an insect-crustacean sister group relationship. In: R.A. Fortey & R. H. Thomas (eds.). *Arthropod relationships*, Chapman & Hall, Londres, pp. 305-315.
- DOMÍNGUEZ, E. 1998. Ephemeroptera. In: Morrone J. J. & S. Coscarón (Dir.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, Ediciones Sur, La Plata, pp. 7-13.
- DONOVAN, S.E., D.T. JONES, W.A. SANDS & P. EGGLETON. 2000. Morphological phylogenetics of termites (Isoptera). *Biol. J. Linnean Soc.* 70: 467-513.
- ERWIN, T.L. 1982. Tropical forests: Their richness in Coleoptera and other Arthropod species. *Coleopt. Bull.* 36: 74-75.
- FERNÁNDEZ, F. 2008. Filogenia y sistemática de insectos: repaso a propuestas recientes. In: Llorente-Bousquets, J. & A.A. Lanteri (eds.). *Contribuciones taxonómicas en órdenes hiperdiversos*. UNAM, México D.F., pp. 1-35.
- FRIEDRICH, F., B.D. FARRELL & R.G. BEUTEL. 2009. The thoracic morphology of Archostemata and the relationships of the extant suborders of Coleoptera (Hexapoda). *Cladistics* 25: 1-37.
- GAO Y., Y. BU & Y. LUAN. 2008. Phylogenetic relationships of basal hexapods reconstructed from nearly complete 18S and 28S rRNA gene sequences. *Zool. Sci.* 25(11): 1139-1145.
- GIRIBET, G. 2003. Molecules development and fossils in the study of metazoan evolution: Articulata versus Ecdisozoa revisited. *Zoology* 106: 303-326.
- GIRIBET, G. & C. RIBERA. 1998. The position of arthropods in the Animal kingdom: A search for a reliable outgroup for internal arthropods phylogeny. *Mol. Phylogenet. Evol.* 9: 481-488.
- GIRIBET, G., G.D. EDGECOMBE & W.C. WHEELER. 1999. Sistemática y filogenia de artrópodos: Estado de la cuestión con énfasis en datos moleculares. *Bol. Soc. Entomol. Arag.* 26: 197-212.
- GIRIBET G., G.D. EDGECOMBE, J.M. CARPENTER, C.A. D'HAESE & W.C. WHEELER. 2004. Is Ellipura monophyletic? A combined analysis of basal hexapod relationships with emphasis on the origin of insects. *Org. Divers. Evol.* 4: 319-340.
- GIRIBET, G., C.W. DUNN, G.D. EDGECOMBE & G.W. ROUSE. 2007. A modern look at the Animal Tree of Life. *Zootaxa* 1668: 61-79.
- GONZÁLEZ-OLAZO, E. & C. REGUILÓN. 2008. Neuroptera. In: Claps, L.E., G. Debandi & S. Roig-Juñent (Dir.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, vol. 2, Soc. Entomol. Arg., Mendoza, pp. 235-248.
- GRANDCOLAS, P. & C. D'HAESE. 2001. The phylogeny of cockroach families: Is the current molecular hypothesis robust? *Cladistics* 17: 48-55.
- GRIMALDI, D. & M. ENGEL. 2005. *Evolution of the insects*. Cambridge Univ. Press, USA, 755 pp.
- HAAS, F. & J. KUKALOVÁ-PECK. 2001. Dermaptera hind wing structure and folding: New evidence for familiar, ordinal and supraordinal relationships within Neoptera (Insecta). *Eur. J. Entomol.* 98: 445-509.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Univ. of Illinois Press, Urbana, 263 pp.
- HENNIG, W. 1969. *Die Stammesgeschichte der Insekten*. W. Kramer, Frankfurt, 436 pp.
- HENNIG, W. 1981. *Insect phylogeny*. J. Wiley, Nueva York, 514 pp.
- HÖRNSCHEMEYER, T. 2002. Phylogenetic significance of the wingbase of the Holometabola (Insecta). *Zool. Scripta* 31: 17-30.
- HOVMÖLLER, R., T. PAPE & M. KÄLLERSJÖ. 2002. The Paleoptera problem: Basal Pterygote phylogeny inferred from 18s and 28s rDNA secuencias. *Cladistics* 18: 313-323.
- HUNT, T., J. BERGSTEN, Z. LEVKANICOVA, A. PAPADOPOULOU, O. ST JOHN, R. WILD, P.M. HAMMOND, D. DAHRENS, M. BALKE & M.S. CATERINO. 2007. A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. *Science* 318: 1913-1916.
- JARVIS K.J., F. HASS & M.E. WHITING. 2004. Phylogeny of earwings (Insecta: Dermaptera) based on molecular and morphological evidence: reconsidering the classification of Dermaptera. *Syst. Entomol.* 30 (3): 442-453.
- JOHNSON K.P. & M.F. WHITING. 2002. Multiple genes and the monophyly of Ischnocera (Insecta: Phthiraptera). *Mol. Phylogenet. Evol.* 22: 101-110.

- KATHIRITHAMBY, J. 1989. Review of the order Strepsiptera. *Syst. Entomol.* 14: 41-92.
- KJER, K.M., F.L. CARLE, J. LITMAN & J. WARE. 2006. A molecular phylogeny of Hexapoda. *Arthr. Syst. Phylogenet.* 64: 35-44.
- KLAAS, K.D. & R. MEIER. 2006. A phylogenetic analysis of Dictyoptera (Insecta) based on morphological characters. *Entomol. Abh.* 63: 3-50.
- KLASS, K.D., O. ZOMPRO, N.P. KRISTENSEN & J. ADIS. 2002. Mantophasmatodea: A new insect order with extant members in the Afrotropics. *Science* 296: 1456-1459.
- KOCH, M. 1997. Monophyly and phylogenetic position of the Diplura (Hexapoda). *Pedobiologia* 41: 9-12.
- KRAUS, O. 1998. Phylogenetic relationships between higher taxa of tracheate arthropods. In: Fortey, R.A. & R.H. Thomas (eds.). *Arthropod relationships*. Chapman & Hall, Londres, pp. 295-303.
- KRISTENSEN, N.P. 1975. The phylogeny of hexapod "orders": A critical review of recent accounts. *Z. Zool. Syst. Evolutionforsch.* 13: 1-44.
- KRISTENSEN, N.P. 1981. Phylogeny of insect orders. *Annu. Rev. Entomol.* 26: 135-157.
- KRISTENSEN, N.P. 1991. Phylogeny of extant hexapods. In: Nielsen I.D., J.P. Spradberry, R.W. Taylor, M.J. Whittien & M.J. Littlejohn (eds.). *The insects of Australia* (2nd ed.), CSIRD, Melbourne Univ. Press, Melbourne, pp. 125-140.
- KRISTENSEN, N.P. 1997. Early evolution of the Lepidoptera + Trichoptera lineage: phylogeny and the ecological scenario. *Mem. Mus. Natn. Hist. Nat.* 173: 253-271.
- KRISTENSEN, N.P. 1998. The groundplan and basal diversification of the hexapods. In: Fortey, R.A., & R.H. Thomas (eds.). *Arthropod relationships*. Chapman & Hall, Londres, pp. 281-293.
- KRISTENSEN, N.P. 1999. Phylogeny of endopterygote insects, the most successful lineage of living organisms. *Eur. J. Entomol.* 96: 237-253.
- KRISTENSEN N.P., M.J. SCOBLE & O. KARSHOLT. 2007. Lepidoptera phylogeny and systematics: The state of inventorying moth and butterfly diversity. *Zootaxa* 1668: 699-747.
- KUKALOVÁ-PECK, J. 1978. Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. *J. Morphol.* 156: 53-126.
- KUKALOVÁ-PECK, J. 1985. Ephemeroïd wing venation based upon new gigantic Carboniferous mayflies, and basic morphology, phylogeny, and metamorphosis of pterygote insects (Insecta, Ephemera). *Can. J. Zool.* 63: 933-955.
- KUKALOVÁ-PECK, J. 1987. New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod groundplan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). *Can. J. Zool.* 65: 2327-2345.
- KUKALOVÁ-PECK, J. 1991. Fossil history and the evolution of hexapod structures. In: Naumann, I.D. (ed.). *The insects of Australia*. CSIRO, Australia, Melbourne, pp. 141-179.
- KUKALOVÁ-PECK, J. 1992. The "Uniramia" do not exist: the ground plan of the Pterygota as revealed by Permian Diaphanopteroidea from Russia (Insecta: Paleodictyopteroidea). *Can. J. Zool.* 70: 236-255.
- KUKALOVÁ-PECK, J. 1998. Arthropod phylogeny and 'basal' morphological structures. In: Fortey, R.A. & R.H. Thomas (eds.). *Arthropod relationships*, Chapman & Hall, Londres, pp. 249-268.
- KUKALOVA-PECK, J. & J.F. LAWRENCE. 1993. Evolution of the hind wing in Coleoptera. *Can. J. Entomol.* 125: 181-258.
- KUKALOVÁ-PECK, J. & S.B. PECK. 1993. Zoraptera wing structures: Evidence for new genera and relationship with the blattoid orders (Insecta: Blattellodea). *Syst. Entomol.* 18: 333-350.
- LAWRENCE, J.F. & A.F. NEWTON. 1982. Evolution and classification of beetles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 261-290.
- LAWRENCE, J.F. & A.F. NEWTON Jr. 1995. Families and sub-families of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). In: Pakaluk, J. & S.A. Slípinski (eds.). *Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera*. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Varsovia, pp. 634-797.
- LUAN, Y.X., Y.P. ZHANG., Q.Y. YUE, J.F. PANG, R.D. XIE & W.Y. YIN. 2003. Ribosomal DNA gene and phylogenetic relationships of Diplura and lower hexapods. *Sci. China Ser. C* 46: 67-76.
- LYAL, C.H.C. 1985. Phylogeny and classification of the Psocodea, with particular reference to the lice (Psocodea: Phthiraptera). *Syst. Entomol.* 10: 145-165.
- MACHIDA, R. 2006. Evidence from embryology for reconstructing the relationships of hexapod basal clades. *Arthr. Syst. Phylogenet.* 64(11): 95-104.
- MALLATT, J. & G. GIRIBET. 2006. Further use of nearly complete 28S and 18S rRNA genes to classify Ecdysozoa: 37 more arthropods and a kinorhynch. *Mol. Phylogenet. Evol.* 40: 772-794.
- MANTON, S.M. 1973. Arthropod phylogeny- a modern synthesis. *J. Zool. Lond.* 171: 11-130.
- MARIANI, R. 1998. Dermaptera. In: Morrone J. J. & S. Coscarón (Dirs.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, Ediciones Sur, La Plata, pp. 38-47.
- MARSHALL, I.K. 2003. A morphological phylogeny for four families of amblyceran lice (Phthiraptera: Amblycera: Menoponida, Boopidae, Laemobothriidae, Ricinidae). *Zool. J. Linnean Soc.* 138: 39-82.
- MARVALDI, A.E. & S. ROIG-JUNENT. 1998. Archostemata. In: Morrone J. J. & S. Coscarón (Dirs.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, Ediciones Sur, La Plata, pp. 189-194.
- MATSUDA, R. 1970. Morphology and evolution of the insect thorax. *Mem. Entomol. Soc. Can.* 76: 1-431.
- McCAFFERTY, W.P. & T.G. WANG. 2000. Phylogenetic systematics of the major lineages of pannotate mayflies (Ephemeroptera: Pannota). *Trans. Am. Entomol. Soc.* 126: 9-101.
- McKENNA, D.D. & B.D. FARRELL. 2010. 9-genes reinforce the phylogeny of Holometabola and yield alternate views on the Phylogenetic Placement of Strepsiptera. *PLoS ONE* 5(7): 1-8.
- MICKOLEIT, G. 1973. Über den Ovipositor der Neuropteroidea und Coleoptera und seine phylogenetische Bedeutung (Insecta, Holometabola). *Z. Morphol. Tiere* 74: 37-64.
- MORRIS, D.C. & L. MOUND. 2003. Thysanoptera phylogeny: The molecular future. *Entomol. Abh.* 61: 153-155.
- MORRIS, D.C., L. A. MOUND, M.P. SCHWARZ & B. J. CRESPI. 1999. Morphological phylogenetics of Australian gall-inducing thrips and their allies: The evolution of host-plants affiliations, domicile use and social behaviour. *Syst. Entomol.* 24: 289-299.
- MUZÓN, J. 2005. Insecta: La búsqueda de la clasificación perfecta. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 64(3): 1-12.
- MÚZON, J. & A.O. BACHMAN. 1998. Plecoptera. In: Morrone J. J. & S. Coscarón (Dirs.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, Ediciones Sur, La Plata, pp. 26-31.
- MÚZON, J. & N. VON ELLENRIEDER. 1998. Odonata. In: Morrone J. J. & S. Coscarón (Dirs.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, Ediciones Sur, La Plata, pp. 14-25.
- MÚZON, J. & A. VIEGAS. 2008a. Psocoptera. In: Claps, L.E., G. Debandi & S. Roig-Juñent (Dirs.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, vol. 2, Soc. Entomol. Arg., Mendoza, pp. 185-188.
- MÚZON, J. & A. VIEGAS. 2008b. Mecoptera. In: Claps, L.E., G. Debandi & S. Roig-Juñent (Dirs.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, vol. 2, Soc. Entomol. Arg., Mendoza, pp. 151-166.
- OGDEN, T.H. & M.F. WHITING. 2003. The problem with "the Paleoptera problem" sense and sensitivity. *Cladistics* 19: 432-442.

- POPOV, Y.A. & D.E. SHCHERBAKOV. 1996. Origin and evolution of the Coleorrhyncha as shown by the fossil record. In: Schaefer, C. W. (ed.). *Studies on Hemipteran phylogeny*. Entomol. Soc. Am., Lanham, pp. 9-30.
- RASNITSYN, A.P. 2002. The present state and perspectives of palaeoentomology. *Vestnik zoologii* 36 (1): 3-7.
- REGIER, J.C., W.J. SHULTZ & R.E. KAMBIC. 2005. Pancrustacean phylogeny: Hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic. *Proc. Royal Soc. B., Biol. Sciences* 272 (1561): 395-401.
- REGIER J.C., J.W. SHULTZ, A. ZWICK, A. HUSSEY, B. BALL, R. WETZER, J. W. MARTIN & C.W. CUNNINGHAM. 2010. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature* 463: 1079-1084.
- REHN, A.C. 2003. Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata. *Syst. Entomol.* 28: 181-239.
- ROKAS, A., J. KATHIRITHAMBY & P.W.H. HOLLAND. 1999. Intron insertion as a phylogenetic character: The engrailed homeobox of Strepsiptera does not indicate affinity with Diptera. *Ins. Mol. Biol.* 8(4): 527-530.
- RONQUIST, F., A.P. RASNITSYN, A. ROY, K. ERIKSSON & M. LIDGREN. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera: A cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data. *Zool. Scripta* 28: 13-50.
- SAVARD, J., T. DIETHARD, S. RICHARDS, G.M. WEINSTOCK, R.A. GIBBS, J.H. WERREN, H. TETTELIN & M.J. LERCHER. 2006. Phylogenetic analysis reveals bees and wasps (Hymenoptera) at the base of the radiation of Holometabolous insects. *Gen. Res.* 16: 1334-1338.
- SCHULMEISTER, S., W.C. WHEELER & J.M. CARPENTER. 2002. Simultaneous analysis of the basal lineages of Hymenoptera (Insecta) using sensitivity analysis. *Cladistics* 18: 455-484.
- SHARKEY, M.J. 2007. Phylogeny and classification of Hymenoptera. *Zootaxa* 1668: 521-548.
- SHULL, V.L., A.P. VOGLER, M.D. BAKER, D.R. MADDISON & P.M. HAMMOND. 2001. Sequence alignment of 18S ribosomal RNA and the basal relationships of adepagan beetles: evidence for monophyly of aquatic families and the placement of Trachypachidae. *Syst. Biol.* 50: 945-969.
- SIMON, S., S. STRAUSS, A. VON HAESLER & H. HADRY. 2009. A phylogenomic approach to resolve the basal pterygote divergent. *Mol. Biol. Evol.* 26 (12): 2719-2730.
- SMITH, V.S. 2001. Avian louse phylogeny (Phthiraptera: Ischnocera): A cladistic study based on morphology. *Zool. J. Linnean Soc.* 132: 81-144.
- SNODGRASS, R.E. 1933. Morphology of the insect abdomen. Part II. The genital ducts and the ovipositor. *Smithson. Misc. Coll.* 89: 1-148.
- SNODGRASS, R.E. 1935. *Principles of insect morphology*. McGraw-Hill, Nueva York, 667 pp.
- STYS, P. & S. BILINSKI. 1990. Ovariole types and the phylogeny of hexapods. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 65: 401-429.
- STYS, P. & J. ZRZAVÝ. 1994. Phylogeny and classification of extant Arthropoda: Review of hypotheses and nomenclature. *Eur. J. Entomol.* 91: 257-275.
- STYS, P., J. ZRZAVÝ & F. WEYDA. 1993. Phylogeny of the hexapoda and ovarian metamerism. *Biol. Rev.* 68: 365-379.
- SZUMIK, C.A. 1996. The higher classification of the order Embioptera: A cladistic analysis. *Cladistics* 12: 41-64.
- SZUMIK, C.A. 1998. Embioptera. In: Morrone J. J. & S. Coscarón (Dirs.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, Ediciones Sur, La Plata, pp. 32-37.
- SZUMIK, C.A. 2004. Phylogenetic systematics of Archemiidae (Embiidina, insecta). *Syst. Entomol.* 29: 215-237.
- TERRY, M.D. & M.F. WHITING. 2005. Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. *Cladistics* 21: 240-257.
- THOMPSON, G.J., O. KITADE, N. LO & R.H. CROZIER. 2000. Phylogenetic evidence for a single, ancestral origin of a "true" worker caste in termites. *J. Evol. Biol.* 13: 869-881.
- TIEGS, O.W. & S.M. MANTON. 1958. The evolution of the Arthropoda. *Biol. Rev.* 33: 255-337.
- TORALES, G.J. 1998. Isoptera. In: Morrone J. J. & S. Coscarón (Dirs.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, Ediciones Sur, La Plata, pp. 48-66.
- VILHELMOSEN, L. 2001. Phylogeny and classification of the extant basal lineages of the Hymenoptera (Insecta). *Zool. J. Linnean Soc.* 131: 393-442.
- WHEELER, W.C. 1989. The systematics of insect ribosomal DNA. In: Fernholm, B., K. Bremer & H. Jörnvall (eds.) *The hierarchy of life: Molecules and morphology in phylogenetic analysis*, Elsevier, Amsterdam, pp. 307-321.
- WHEELER, W.C. 1998. Sampling, groundplans, total evidence and the systematics of arthropods. In: Fortey, R.A. & R.H. Thomas (eds.). *Arthropod relationships*. Chapman & Hall, Londres, pp. 87-96.
- WHEELER, W.C., P. CARTWRIGHT & C.Y. HAYASHI. 1993. Arthropod phylogeny: A combined approach. *Cladistics* 9: 1-39.
- WHEELER, W.C., M.F. WHITING, Q.D. WHEELER & J.M. CARPENTER. 2001. The phylogeny of extant insect orders. *Cladistics* 17: 113-169.
- WHITING, M.F. 1998a. Phylogenetic position of the Strepsiptera: Review of molecular and morphological evidence. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 27: 53-60.
- WHITING, M.F. 1998b. Long-branch distraction and the Strepsiptera. *Syst. Biol.* 47: 134-138.
- WHITING, M.F. 2002a. Mecoptera is paraphyletic: Multiple genes and phylogeny of Mecoptera and Siphonaptera. *Zool. Scripta* 31: 93-104.
- WHITING, M.F. 2002b. Phylogeny of the holometabolous insect orders: Molecular evidence. *Zool. Scripta* 31: 3-15.
- WHITING, M.F. 2002c. Phylogeny of the holometabolous insect orders based on 18S ribosomal DNA: when bad things happen to good data. In: DeSalle, R., G. Giribet & W. Wheeler (eds.) *Molecular systematics and evolution: theory and practice*. Birkhauser, Verlag, Switzerland, pp 69-83.
- WHITING, M.J. 2004. Phylogeny of the holometabolous insects: The most successful group of terrestrial organisms. In: Cracraft J. & M.J. Donoghue (eds) *Assembling the Tree of Life*, Oxford Univ. Press, Oxford, pp. 345-359.
- WHITING, M.F. & W.C. WHEELER. 1994. Insect homeotic transformation. *Nature* 368: 696.
- WHITING, M.F., J.M. CARPENTER, Q.D. WHEELER & W.C. WHEELER. 1997. The Strepsiptera problem: Phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Syst. Biol.* 46: 1-68.
- WIEGMANN, B.M., J.C. REGIER & C. MITTER. 2002. Combined molecular and morphological evidence on the phylogeny of the earliest lepidopteran lineages. *Zool. Scripta* 31: 67-81.
- WILLS, M.A., D.E.G. BRIGGS & R.A. FORTEY. 1994. Disparity as an evolutionary index: A comparison of Cambrian and recent arthropods. *Paleobiology* 20: 93-130.
- WILLS, M.A., R.A. BRIGGSFORTEY, M. WILKINSON & P.H.A. SNEATH. 1998. An arthropods phylogeny based on fossil and recent taxa. In: Edgecombe G.D. (ed.) *Arthropod Fossils and Phylogeny*, Columbia Univ. Press, Nueva York, pp. 33-105.
- WILSON, E.O. 1988. The current state of biological diversity. In: Wilson E.O. (ed.) *Biodiversity*. National Academy Press, Washington DC, pp. 3-18.
- YEATES, D.K. 2002. Relationships of the lower Brachycera (Diptera): A quantitative synthesis of morphological characters. *Zool. Scripta* 31: 105-121.
- YEATES, D.K. & B.M. WIEGMANN. 1999. Congruence and controversy: Toward a higher-level classification of Diptera. *Annu. Rev. Entomol.* 44: 397-428.

- YEATES, D.K., B.M. WIEGMANN, G.W. COURTNEY, R. MEIER, C. LAMBKIN & T. PAPE. 2007. Phylogeny and systematics of Diptera: Two decades of progress and prospects. *Zootaxa* 1668: 565-590.
- YOSHIZAWA, K. & K.P. JOHNSON. 2005. Aligned 18S for Zoraptera (Insecta): Phylogenetic position and molecular evolution. *Mol. Phylogenet. Evol.* 37: 572-580.
- ZOMBRO, O. 2005. Inter- and intra-ordinal relationships of the Mantophasmatodea, with comments on the phylogeny of the polyneopteran orders (Insecta: Polyneoptera). *Mitt. Geol. Paläont. Inst. Univ. Hamburg* 89: 85-116.
- ZRZAVÝ, J., S. MIHULKA, P. KEPKA, A. BEZDEK & D. TIETZ. 1998. Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence. *Cladistics* 14: 249-285.
- ZRZAVÝ, J. 2008. Four chapters about the monophyly of insect 'orders': A review of recent phylogenetic contributions. *Ann. Entomol. Mus. Nat. Pragae* 48(2): 217-232.
- ZWICK, P. 2000. Phylogenetic system and zoogeography of the Plecoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 45: 709-746.
- ZWICK, P. 2009. The Plecoptera- Who are they? The problematic placement of stoneflies in the phylogenetic system of insects. *Aquat. Insects* 31: 181-194.