



**UNIVERSIDAD DE PANAMÁ
VICERRECTORIA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO
PROGRAMA DE MAESTRIA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ORIENTACIÓN BIO-ANIMAL**

**Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera:
Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)
Identificados en Especímenes de Panamá**

Por:

Mónica Nuzhat Contreras Ochoa

8-312-608

**Tesis Presentada como uno de los requisitos para optar al grado
de Maestra en Ciencias con Orientación en Biología Animal**

Panamá, República de Panamá

2010

A usted respetada profesora Edelmira de Fanilla quien despertó en mí el interés por aprender y enseñar aspectos relacionados sobre Sistemática y Evolución de los Sistemas Biológicos.

AGRADECIMIENTO

Deseo expresar mi eterno agradecimiento tanto a las instituciones como al recurso humano que hizo posible el desarrollo de este proyecto de tesis de Maestría, brindándome la oportunidad de estudiar la diversidad de los animales desde una perspectiva innovadora que me permitirá explotar un nuevo nicho en la investigación científica

INSTITUCIONES

Instituto Conmemorativo Gorgas (Panamá)

Museo de Historia Natural de la Universidad de Florida, EU

Universidad de Panamá, Departamento de Zoología

Asociación para el Avance de la Ciencia (APANAC)

Secretaria Nacional de Ciencia y Tecnología (SENACYT)

Sociedad Mastozoológica de Panamá

TUTORES

Dra. Dora Isabel Quirós Universidad de Panamá

Dra. Jessica Light Universidad de Florida, EU

Dr. Daniel Emmen Universidad de Panamá

Dr. Rafael Samudio Sociedad Mastozoológica de Panamá (SOMASPA)

ASISTENCIA TÉCNICA

Dra. Oris Sanjur. Presidenta de la Asociación para el Avance de la Ciencia (APANAC)

Lic. Martha Sorita. Secretaria de la Asociación para el Avance de la Ciencia (APANAC)

Dr. Juan Jaén. Director del Programa de Maestría en Ciencias Biológicas
Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Universidad de Panamá

Magister Jacobo Arauz. Departamento de Zoología, Escuela de Biología
Universidad de Panamá

Lic. María Pérez. Técnico del Departamento de Limnología y Ciencias del Mar
Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Universidad de Panamá.

Dr. David Reed, Candace McCaffery, Ángelo Soto y Jorge Pino Museo de
Historia Natural de Florida, Universidad de Florida, Estados Unidos

Dr. M. Branham. Departamento de Entomología y Nematología de la
Universidad de Florida, Estados Unidos

Dr. Lance Durden. Departamento de Biología, Universidad del Sur de Georgia,
Estados Unidos

Sra. Grace y Giovanna por el hospedaje en la Ciudad de Gainesville, EU

Magister Sergio Bermúdez. Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá

Sr. Miguel Morales Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá. Colección
Zoológica Eustorgio Mendez

Magister Mario González. Centro Regional de Colón, Universidad de Panamá

Magister Edwin Dominguez. Departamento de Zoología, Universidad de
Panamá

ÍNDICE

	Página
Dedicatoria	II
Agradecimiento	iii
Indice General	v
Indice de Cuadros y Figuras	VIII
Resumen	XI
Introducción	xiii
 CAPÍTULO 1: FUNDAMENTACIÓN TEÓRICA	
1 1 Aspectos relacionados con el término Coevolución	2
1 2 Diversidad de los piojos chupadores (Insecta. Phthiraptera: Anoplura)	6
1 3 Filogenia de los piojos chupadores (Insecta Phthiraptera Anoplura)	11
1 4 Diversidad de Roedores (Mammalia Rodentia)...	15
1 5 Filogenia de Roedores (Mammalia Rodentia)	18
1 6 Asociaciones históricas entre Anoplura y sus hospederos Mamíferos	20
1.6 1 Asociación de piojos chupadores y sus hospederos Roedores	22

	Página
1.6 2. Coevolución entre piojos chupadores y sus roedores hospederos	24
 CAPITULO 2: ASPECTOS METODOLÒGICOS	
2 1 Especímenes de Anoplura	28
2 2 Selección del Grupo Externo	30
2 3 Selección y Codificación de Caracteres morfológicos en Anoplura	30
2 4 Análisis Filogenético de Anoplura	32
2 5 Comparación del árbol de piojos chupadores y sus roedores hospederos	32
2 6 Interpretación del Análisis de Reconciliación	33
 CAPITULO 3: RESULTADOS	
3 1 Filogenia de Anoplura	36
3 1 1 Caracteres morfológicos de Anoplura	36
3 1 2 Matriz de datos	51
3 1.3 Análisis Filogenético de Anoplura	54
3 2. Filogenia de Rodentia.	62
3 3. Análisis de Reconciliación	64
3 3 1. Patrón de Coespeciación	67

	Página
3 3 3 Patrón de "Sorting event"	73
3 3 4 Patrón de Cambio de hospedero	74
Conclusiones	78
Recomendaciones	81
Referencias Bibliográficas	83
Anexos	

ÍNDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Estado actual de la diversidad de los roedores	17
Cuadro 2. Lista de piojos chupadores evaluados en este estudio	28
Cuadro 3. Matriz de Datos para las taxa de Anoplura	51
Cuadro 4. Morfología de Anoplura Selección del Carácter y Estado del carácter para las quince especies de piojos chupadores	52
Cuadro 5. Análisis de reconciliación donde se compara árbol de hospedero frente al árbol del parásito	64
Cuadro 6 Tabla de Reconstrucción TreeMap 2 0b	66

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Vista ventral de la cabeza de piojos chupadores 1a <i>P humanus</i> 1b: <i>H sciuricola</i> 1c: <i>E hondurensis</i>	38
Figura 2. Vista dorsal de la cabeza de piojos chupadores (Johnson, 1972b)	38
Figura 3. Región torácica de piojos chupadores 3a <i>Pediculus humanus</i> , 3b <i>Hoplopleura hirsuta</i>	40
Figura 4. Región torácica de piojos chupadores 4a. <i>Enderleinellus microsciuri</i> ; 4b. <i>Polyplax spinulosa</i>	41
Figura 5. Placa ventral esternal en piojos chupadores	43
Figura 6. Paraterguito del segundo segmento abdominal dividido	43
Figura 7. Margen inferior de paraterguito fusionado al cuerpo	44
Figura 8. Margen inferior del paraterguito libre <i>Polyplax auricularis</i> .	44
Figura 9. Margen inferior del paraterguito libre <i>H similis</i>	45
Figura 10. Paraterguito con margen inferior libre <i>N semifasciatus</i>	45
Figura 11. Paraterguito con margen inferior libre <i>Pterophthirus audax</i>	46
Figura 12. Paraterguito con margen inferior libre <i>H oryzomydis</i>	46
Figura 13. Genitalia de macho 13a <i>P humanus</i> , 13b <i>E microsciuri</i>	48
Figura 14. Genitalia de macho 14a <i>H hirsuta</i> , 14b <i>P auricularis</i>	49

	Página
Figura 15. Genitalia de Hembra de Anoplura: 15a <i>P humanus</i> , 15b <i>P audax</i> , 15c <i>F fairchildi</i>	50
Figura 16. Relación filogenética entre 15 especies de piojos chupadores	55
Figura 17. Árbol filogenético de 16 especies de roedores hospederos de piojos chupadores parásitos de roedores basados en 25 caracteres morfológicos	63
Figura 18. Resultado de Analisis de Reconciliación Tanglegram	69
Figura 19 Resultado de Analisis de Reconciliación TreeMap 2.0b Arbol de Reconstrucción 4 Patrones de Coevolución	70
Figura 20. Resultado de Analisis de Reconciliación TreeMap 2.0b Arbol de Reconstrucción 6 Duplicación	72
Figura 21 Resultado de Analisis de Reconciliación TreeMap 2.0b Arbol de Reconstrucción 2 "Sortin Event"	73
Figura 22 Resultado de Analisis de Reconciliación TreeMap 2.0b Arbol de Reconstrucción Cambio de hospedero.	75
Figura 23 Resultado de Analisis de Reconciliación TreeMap 2.0b Tanglegram (3) de Roedores y sus piojos chupadores. Cambio de hospedero	76

RESUMEN

Los piojos chupadores del suborden Anoplura (Phthiraptera) comprenden unas 532 especies en 49 géneros y 15 familias registradas. Estos piojos son ectoparásitos permanentes de mamíferos eutherios con amplia distribución geográfica. Históricamente los piojos han jugado un interesante papel en el desarrollo de las ideas sobre coevolución. Algunos piojos ectoparásitos de mamíferos han sido utilizados en estudios de coespeciación. Nosotros en este estudio inferimos la relación filogenética de 15 especies de Anoplura ectoparásitos de 16 especies de roedores en Panamá, a partir de 25 caracteres morfológicos externos del estado adulto de las taxa analizadas, utilizando como grupo externo *Pediculus humanus*. Se generaron 109 árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud de 56, un índice de consistencia (CI) de 0.786, un índice de retención (RI) de 0.831, un índice de consistencia rescalada (RC) de 0.653. Los resultados indican una buena congruencia (menor número de homoplasias) en los caracteres seleccionados. Nuestros resultados apoyan la relación monofilética de piojos chupadores (Phthiraptera Anoplura), sugiriendo además que los tres clados de Anoplura estudiados están relacionados de la siguiente manera ((Hoplopleuridae, Polyplacidae), Enderleinellidae). La familia Hoplopleuridae y Polyplacidae como taxa hermanas (100%), Enderleinellidae representada por 3 especies, como la taxa hermana de Hoplopleuridae y Polyplacidae (100%) en todos los árboles generados. Además se realizó un análisis de reconciliación a través del programa TreeMap 2.0b que permiten visualizar la relación entre parásito y hospedero, determinándose los siguientes patrones de coevolución: patrón de coespeciación entre Enderleinellidae y Sciuridae; patrón de cambio de hospedero en *H. nesoryzomydis*, *H. oryzomydis* y *N. semifasciatus*; patrón de duplicación en *F. ferrisi*, *F. hertigi* y el patrón de Sorting event en *Polyplax auricularis*.

ABSTRACT

The louse suborder Anoplura (Phthiraptera) contains 532 currently described species from over 49 genera. These lice are permanent obligatory ectoparasites of a diverse selection of mammals with a worldwide distribution. Historically, they have played a major role in the development of ideas on coevolution, and species hosted by mammals have been used extensively as model organisms for the study of cospeciation. We analyzed the phylogeny of 15 species of sucking lice ectoparasites of 16 species of rodent mammalian in Panama. This study was based on the adult instar morphology of lice yielded 25 characters all of which are illustrated or discussed here. An outgroup taxa was examined from Anoplura family Pediculidae. Phylogenetic analyses of these data produced 109 most parsimonious cladograms, with a length of 56, a consistency index (CI) of 0.786, a retention index (RI) of 0.831 and rescaled consistency index of (RC) of 653. Our phylogenetic and cophylogenetic analyses suggest that a clade composed of three taxa of sucking lice ((Hoplopleuridae, Polyplacidae) Enderleinellidae), are monophyletic broadly consistent with previous classifications. The cophylogenetic analyses also propose complexes a significant pattern of cophylogeny with their hosts as Cospeciation between Enderleinellidae y Scuridae. Host switching in *H. nesoryzomydis*, *H. oryzomydis* y *N. semifasciatus*. Duplication in *Fahrenholzia fernsi* and *F. hertigi* and Sorting events in *Polyplax auricularis*.

INTRODUCCIÓN

Se ha estimado que al menos 50% de las especies que existen en nuestro planeta son parásitos (Price, 1980, Balbuena y Raga, 1994, Hoberg, 1996, Brooks et al , 2001) Los parásitos son un particular grupo de organismos que viven dentro o sobre otros organismos vivos, de los que se alimentan durante su ciclo de vida. Los hospederos pueden o no morir a consecuencia de esta interacción ecológica. Sin embargo, en términos evolutivos, matar al huésped no es tan bueno para el éxito reproductivo de los parásitos.

Los parásitos representan un interesante eslabón en estudios sobre biodiversidad, ya que aportan gran cantidad de piezas de información acerca de los hábitos, distribución y ecología de sus hospederos. Los parásitos pueden indicar qué come un hospedero, quién se lo come, cuánto tiempo pasa el hospedero en diferentes microhábitats, si los hospederos están siendo atacados por parásitos a través de eventos de colonización, así como, cuáles hospederos son colonizadores y cuáles son residentes en la comunidad.

Además, en un marco filogenético, los parásitos son excelentes indicadores de la naturaleza y duración de la asociación histórica entre el hospedero y el grupo de parásitos. Así mismo son indicadores de su pasada y presente distribución geográfica debido a que su distribución se restringe a aquellas áreas en las cuales todos los hospederos obligatorios coexisten regularmente para completar su ciclo biológico (Brooks et al , 2001)

Los piojos chupadores (Phthiraptera Anoplura) son un atractivo grupo de insectos ectoparásitos permanentes de mamíferos eutherios, que pueden decirnos algo sobre la ecología y evolución de ellos mismos y sus hospederos. Los piojos chupadores representan sistemas ideales para estudios taxonómicos, filogenéticos, forenses y modelos coevolutivos, pues se caracterizan principalmente por ser hemimetábolos, con un alto grado de especificidad por el hospedero a nivel de género y familia (Kim, 2006)

Históricamente los datos de las asociaciones entre los piojos chupadores y sus hospederos mamíferos se han utilizado como caracteres ecológicos en la taxonomía de los Anoplura (Page, 2003) Sin embargo, se han realizado pocos estudios de las relaciones filogenéticas entre los piojos chupadores del Suborden Anoplura (Kim y Ludwig, 1978b, Light y Hafner, 2007a) y son raras las investigaciones de cofilogenia (Reed *et al* 2004, Reed *et al* 2007) a pesar de que los Anoplura tienen reportes de alta especificidad por el hospedero (Méndez, 1990, Durden y Musser, 1994, Kim, 1985) e importancia médica y veterinaria como vectores de patógenos bacterianos (Kim, 2006)

Los registros de la diversidad de Anoplura y su asociación con roedores en Panamá están cimentados sobre las contribuciones de Ferris (1951), Johnson (1972a), Wenzel y Johnson (1967), Kim y Weisser (1974) y Méndez (1990) Sin embargo, es necesario desarrollar investigaciones que revelen el significado de estas asociaciones, ya que las mismas son buenas pruebas contemporáneas de la dinámica de la biodiversidad

Para contribuir con la comprensión de estas asociaciones entre los piojos chupadores y sus hospederos roedores este estudio se propone

- Inferir las relaciones filogenéticas entre especies de Anoplura ectoparásitos de roedores en Panamá, basadas en caracteres morfológicos
- Determinar patrones de coevolución entre miembros representativos de tres familias del Suborden Anoplura (Enderleinellidae, Hoplopleuridae y Polyplacidae) y sus roedores hospederos (Echimyidae, Cricetidae, Heteromyidae, Muridae y Sciuridae) en Panamá

CAPÍTULO 1

DIVERSIDAD, FILOGENIA Y ASOCIACIONES HISTÓRICAS DE ANOPLURA CON SUS HOSPEDEROS MAMÍFEROS

1.1. Aspectos relacionados con el término Coevolución

Las asociaciones evolutivas entre genes, organismos y áreas geográficas han sido estudiadas tradicionalmente por biólogos de diferentes disciplinas con pequeñas interacciones entre las mismas desde inicios del siglo XX (Page y Charleston, 1998). Estos estudios fueron influenciados directamente por las ideas de Darwin (1859), así como por los planteamientos de Von Ihering (1891) y Kellogg (1913). Darwin (1859), observó que las flores de las orquídeas y los abejorros tenían una relación estrecha para la polinización mediante estructuras morfológicas bien adaptadas, mientras que Von Ihering (1891) y Kellogg (1913) reconocieron las asociaciones parásito-hospedero como piezas de información en estudios biogeográficos.

A nivel molecular cada gen tiene una historia filogenética asociada con el organismo con que este reside, aunque esta no necesariamente sea congruente (Doyle, 1997). A nivel de los organismos, las asociaciones como mutualismo, comensalismo y parasitismo pueden tener una larga historia evolutiva, que puede ser reflejada a través de similitudes entre sus árboles filogenéticos (Light y Hafner, 2007b).

A una escala mayor, la historia evolutiva de los organismos puede reflejar la historia geológica del área donde estos conviven. Así algunos autores desarrollan estudios biogeográficos, en los cuales se analiza la relación que hay entre un taxón y el rango de su distribución, generándose información valiosa acerca de la posible evolución del taxón estudiado (Rosen, 1978, Brooks, 1979, Brooks y McLennan, 1991).

Muchas de las asociaciones simbióticas observadas hoy día, han persistido a pesar de los numerosos eventos geológicos, climáticos y extinciones masivas que han afectado la distribución mundial de los organismos. Esta persistencia en las asociaciones simbióticas ha conllevado a diferentes científicos, tanto desde la perspectiva ecológica como genética, a tratar de dar explicaciones plausibles a este fenómeno, originándose así, el concepto de coevolución, como un campo progresivo de estudio dentro de la biología evolutiva desde la segunda mitad del siglo XX (Light y Hafner, 2007b).

El término coevolución fue introducido por Ehrlich y Raven (1964) para describir la íntima asociación entre insectos fitófagos y sus plantas hospederas. Sin embargo, ellos no definen estrictamente dicho proceso, por lo que su conceptualización y aplicación en la naturaleza como mecanismo de especiación e incluso de evolución, aún es motivo de discusión por diferentes corrientes de científicos (Fontúrbel y Molina, 2005)

Para Odum (1995), coevolución es un proceso de selección recíproca entre dos o más especies estrechamente relacionadas pero sin intercambio genético, mientras que para Smith (2001), es la evolución conjunta de dos o más especies que no se cruzan entre sí pero que poseen una estrecha relación ecológica a través de presiones de selección recíproca. La evolución de una de las especies que forma esta relación es parcialmente dependiente de la evolución de la otra. Para Fontúrbel y Molina (2005), es un proceso de evolución paralela, armónica y coordinada entre dos o más poblaciones de organismos. Por otra parte, Brooks (1979), en el marco de las asociaciones parasito-

hospedero, define coevolución como una combinación de dos procesos evolutivos Coacomodación (asociación ecológica) y Coespeciación (asociación histórica), envolviendo procesos tanto microevolutivos como macroevolutivos.

Coacomodación (llamada posteriormente coadaptación), es la evolución de adaptaciones recíprocas a través del tiempo, durante el cual no hay cladogénesis (especiación), e incluye parámetros tales como patogenesidad, alta especificidad y sincronización del ciclo de vida. Cabe señalar que coadaptación es un proceso complejo, difícil de probar, por lo que muchos investigadores se han interesado en investigar como parásitos y hospederos se asocian a través del tiempo (Banks *et al*, 2006, Light y Hafner, 2007, Reed *et al*, 2007)

Brooks (1979, 1988) define el proceso de coespeciación (o codivergencia), como la cladogénesis de un parásito ancestral concomitante con la cladogénesis de su hospedero. Sin embargo, Hugot (2006), señala que el término coevolución (cofilogenia) no es necesariamente un fenómeno recíproco (coespeciación), e indica que la especiación de un hospedero posiblemente promueva la especiación del parásito sin que la especiación de este parásito estimule la del hospedero. Este mismo autor argumenta entonces que otros patrones coevolutivos como: cambio de hospedero, duplicación y *sorting event*, juegan un papel importante en la evolución entre el parásito y hospedero.

El concepto de *sorting event* se emplea cuando se desconoce la existencia del parásito o si este se ha extinguido o bien tiene la capacidad de colonizar nuevos hospederos (Page y Charleston, 1998, Brooks *et al*, 2001, Clayton y Johnson 2003, Nieberding y Olivieri, 2007, Light y Hafner, 2007b).

Cuando se piensa que alguno de los patrones coevolutivos antes citados ha ocurrido se recomienda realizar análisis biogeográficos pues, estos patrones macroevolutivos posiblemente estén gobernados por barreras ecológicas que limitan la capacidad de dispersión del parásito, reforzando su estructura genética y la alta especificidad por el hospedero, generándose así filogenias congruentes en las asociaciones parásito-hospedero (Clayton y Johnson, 2003)

Estos patrones coevolutivos refutan la idea de que la evolución de los parásitos se haya caracterizado por la pérdida continua de rasgos morfológicos o bien que la homoplasia sea un fenómeno común en este grupo de organismos, ideas que habían llevado a pensar que la evolución del parásito no es independiente de la de su hospedero (Brooks *et al*, 2001)

Finalmente, en los estudios de cofilogenia entre parásitos y sus hospederos se reconstruye y compara la filogenia del parásito y su(s) hospedero(s) y una vez el patrón de relación entre hospedero y parásito es establecido, este se puede comparar con hipótesis predictivas de asociación tales como

- 1 Regla coevolutiva de Fahrenholz que afirma que "*la filogenia del parásito refleja la filogenia del hospedero*" (Brooks, 1979, Greg, 1992),
2. Regla coevolutiva de Szidant que afirma que "*Entre más primitivo es el hospedero más primitivo es el parásito que se hospeda* (Brooks, 1979); y
- 3 Regla coevolutiva de Manter que afirma que "*Entre más larga es la asociación con el hospedero más pronunciada es la especificidad exhibida por el parásito*" (Brooks, 1979)

1.2. Diversidad de los Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura)

Los piojos chupadores son ectoparásitos permanentes de diversos grupos de mamíferos eutherios exceptuando Chiroptera, Xenarthra, Pholidota, Cetacea, Proboscidea y Sirenia (Kim y Ludwig, 1978a), pues una vez establecidos sobre su hospedero se alimentan, reproducen y mueren, generación tras generación hasta que el hospedero muere naturalmente. De este modo el ciclo de vida, la transmisión y la diversidad de especies de estos parásitos está determinado por la biología, diversidad y comportamiento social de sus hospederos mamíferos (Kim y Ludwig, 1978a, Kim, 2006)

Los piojos chupadores son insectos ápteros, que tienen adaptaciones morfológicas que les permiten maximizar su modo de vida sobre la superficie de los hospederos mamíferos. Estas adaptaciones incluyen un cuerpo dorso ventralmente aplanado, cabeza con probóscide evertible y tres estiletes bucales en el saco trófico para cortar la piel y succionar sangre directamente de los vasos sanguíneos del hospedero.

En algunas especies de Anoplura el labrum y el haustellum se restringen a la región ventral de la cabeza (Stojanovich, 1945, Kim y Ludwig 1978a). Poseen además, antenas cortas, filiformes y generalmente con cinco segmentos antenales, segmentos torácicos fusionados, un par de espiráculos en el mesotórax, uña tarsal única sobre cada pata y 6 pares o menos de espiráculos abdominales (Light y Hafner, 2007; Kim *et al* , 1986)

La diversidad de Anoplura, hasta ahora reportada, es el resultado de profundos análisis y revisiones por taxónomos especialistas que datan desde el siglo XVIII. Estos estudios comenzaron con Linnaeus (1758), quien describió el género *Pediculus* (6 especies) dentro del grupo de insectos ápteros. Los piojos chupadores se han ubicado a lo largo de la historia en tres ordenes: Anoplura Leach, 1815, Siphunculata Latreille, 1825 y Phthiraptera Haeckel, 1896, siendo este último taxón subdividido actualmente en cuatro subordenes: Amblycera, Ischnocera, Rhynchophthirina y Anoplura (Lyal, 1985, Cruickshank *et al*, 2001, Johnson y Whiting, 2002, Baker *et al*, 2003). Sin embargo, Ferris (1951) señaló que por sus caracteres particulares, los piojos chupadores debían ser elevados a la categoría de orden.

Hasta 1815 todos los piojos chupadores conocidos (6 especies) eran incluidos dentro del género *Pediculus* (Kim y Ludwig, 1978a), posteriormente, entre 1815 y 1818, Leach subdivide este género en tres: *Pthirus*, *Haematopinus* y *Pediculus*, ubicándolos dentro de la familia Pediculidae. Durante el período comprendido entre 1819 a 1905 nueva información fue obtenida sobre Anoplura, aumentando la diversidad de piojos chupadores a 65 especies, de las cuales 60 eran ubicadas dentro del género *Haematopinus* y las restantes a los géneros *Pthirus*, *Pediculus*, *Pedicinus*, *Haematopinoides* y *Echinophthirius*. Poco después Enderlein 1904, establece un nuevo sistema de clasificación reconociendo 13 géneros y 4 familias.

En el período comprendido entre 1916-1951, se publicaron varios catálogos y monografías donde se reordenaba la taxonomía de los piojos

chupadores. A medida que surgían nuevas revisiones se adopta un moderno sistema de clasificación propuesto por Ferris (1951), quien reconoció 255 especies en 39 géneros y 6 familias utilizando principalmente caracteres morfológicos de adultos y la información de la asociación con el hospedero como suplemento de las evidencias morfológicas. Las 6 familias reconocidas por Ferris en 1951 fueron Echinophthiridae, Linognathidae conformada por 4 géneros *Linognathus*, *Solenopotes*, *Prolinognathus* y *Microthoracius*, Haematopinidae conformada por los géneros *Haematopinus* y *Pecaroecus*; Hoplopleuridae la cual a su vez la subdividió en 5 subfamilias Enderleinellinae, Hoplopleurinae, Polyplacinae (*Polyplax*, *Hamophthirus*, *Ratemia* y otros géneros), Hybophthirinae y Pedicininae, Neolinognathidae y Pediculidae conformada por *Pediculus* y *Pthirus*. Sin embargo, Kim y Ludwig en 1978a elevan las 5 subfamilias de Hoplopleuridae así como también a los géneros *Microthoracius*, *Pecaroecus*, *Hamophthirus* y *Ratemia* a la categoría de familia al considerar los parámetros de microhábitat sobre el hospedero y los caracteres tanto de ninfas como adultos.

Las contribuciones más recientes al conocimiento taxonómico de los Anoplura ha provenido de diversos taxónomos entre estos Werneck (1937, 1948), Johnson (1962, 1972a, 1972b), Kim y Ludwig (1978a), Kim (1966 y 1986). Actualmente se reportan 532 especies en 49 géneros dentro de las siguientes 15 familias Echinophthiridae, Microthoracidae, Haematopinidae, Pecaroecidae, Hamophthiridae, Ratemiidae, Hybophthiridae, Pedicinidae, Neolinognathidae,

Linognathidae, Pediculidae, Pthiridae, Enderleinellidae, Hoplopleuridae y Polyplacidae, en todo el mundo (Durdan y Musser, 1994, Durdan y Webb, 1999)

Sin embargo, Kim (2006), estima que la diversidad de piojos chupadores (Phthiraptera Anoplura) es de aproximadamente 1500 especies considerando que las especies de Anoplura conocidas han sido reportadas solamente 31% de las 2,671 especies posibles de mamíferos hospederos. En Panamá, el registro de Anoplura es de 30 especies en 10 géneros y 7 familias: Enderleinellidae, Haematopinidae, Hoplopleuridae, Linognathidae, Pediculidae, Polyplacidae y Pthiridae (Durdan y Musser, 1994)

La familia Enderleinellidae es un grupo exclusivamente parásito de las ardillas (Sciuridae, Rodentia). Esta familia está constituida por 5 géneros y 49 especies ampliamente distribuidas. Son piojos chupadores muy pequeños, con ángulo postantenal poco desarrollado, placa torácica esternal bien desarrollada, primero y segundo par de patas de igual tamaño, y coxas ampliamente separadas unas de las otras. Estos piojos usualmente tienen un par de placas ventrales sobre el segundo segmento abdominal, si las placas ventrales están ausentes, entonces pueden mostrar un par de procesos sobre antenas y cabeza, generalmente con cuatro o cinco paratergitos sobre segmento abdominal 2-4, 2-5 o 2-6; genitalia del macho con endómero presente o ausente (Kim, 1966, Kim *et al* 1986)

La familia Hoplopleuridae que comprende 6 géneros y 172 especies (Durdan y Musser, 1994), son encontrados primariamente sobre Rodentia, pero además pueden encontrarse sobre Lagomorpha, Insectívora y Primates. Los

miembros representativos de esta familia tienen caracteres morfológicos altamente especializados particularmente en la cabeza, el complejo tibiotarso de las patas posteriores, los paratergitos, esternitos del segundo segmento abdominal y la armadura de la genitalia (Kim y Ludwig, 1978a, Kim, 1985)

La descripción morfológica del estado adulto de los piojos de la familia Hoplopleuridae contempla ausencia de ojos sobre la cabeza, ángulo postantenal variable, tercer par de patas más largas que las anteriores, tibiotarso altamente desarrollado; paratergitos con apéndice libre del cuerpo, placa esternal del segundo segmento abdominal en contacto con paratergitos, genitalia del macho con un apodema basal más largo que ancho, parámetros y pseudopene bien desarrollados. Genitalia de la hembra con gonopodios VIII usualmente bien desarrollados (Kim y Ludwig, 1978a, Kim, 1985)

El estado taxonómico de la familia Polyplacidae contempla actualmente 22 géneros y 197 especies (Durdén y Musser, 1994). La invasión sobre sus grupos hospederos Rodentia, Lagomorpha, Primates e Insectivora es relativamente reciente (Kim, 1985). Son de tamaño mediano a pequeño, patas delanteras más pequeñas y delgadas que las patas mediales y posteriores, las cuales son similares en longitud, paratergitos usualmente bien desarrollados, placa esternal del segundo segmento abdominal no está en contacto con paratergitos, apodema basal del macho bien desarrollado y de formas variadas, gonopodios VIII y IX de la genitalia de la hembra bien desarrollados (Kim y Ludwig, 1978a, Kim et al 1986)

1.3. Filogenia de los piojos chupadores (Insecta: Phthiraptera).

Para comprender el origen y evolución del parasitismo y la especialización relativa de los piojos, es necesario inferir hipótesis filogenéticas fiables de los mismos. La filogenia de los piojos (Insecta Phthiraptera) ha sido objeto de múltiples investigaciones por más de 100 años (Barker *et al*, 2003). Actualmente se considera que el orden Phthiraptera está constituido por 4 subórdenes: Anoplura, Rhynchophthirina, Ischnocera y Amblycera (Lyal, 1985, Cruickshank *et al*, 2001, Smith, 2001, Johnson y Whiting, 2002, Barker *et al*, 2003, Yoshizawa y Johnson, 2006).

Harrison (1928), fue el primero en postular que los piojos masticadores del suborden Ischnocera estaban más cercanamente relacionados con los piojos chupadores del suborden Anoplura que con cualquier otro grupo de piojos masticadores. Subsecuentemente otros autores han postulado relaciones filogenéticas entre estos piojos. Cuatro investigaciones recientemente han tratado de probar estos enunciados: Lyal (1985), Cruickshank *et al* (2001), Johnson y Whiting (2002) y Barker *et al* (2003).

Lyal (1985), quien realizó un análisis de la relación filogenética entre piojos chupadores y masticadores, utilizando caracteres morfológicos concluyó que el orden Phthiraptera era un grupo monofilético, y que los mismos estaban relacionados de la siguiente manera: (Amblycera (Ischnocera (Anoplura, Rhynchophthirina))). Los estudios moleculares realizados por Cruickshank *et al* (2001), Johnson y Whiting (2002) y Barker *et al* (2003), apoyan la hipótesis monofilética establecida por Lyal (1985), señalando que el Suborden Amblycera

es aparentemente el grupo hermano de los tres grupos restantes de piojos estudiados. Además, estos resultados sugieren que las piezas bucales masticadoras son plesiomórficas para Ischnocera, Amblycera y Rhynchophthirina, mientras que las piezas bucales chupadoras de Anoplura son sinapomórficas.

La filogenia de los piojos chupadores ha sido poco estudiada en contraste con los numerosos estudios filogenéticos de piojos masticadores (Light y Hafner, 2007a). Sin embargo, las investigaciones que se han focalizado sobre la filogenia de los piojos chupadores se ha nutrido tanto de datos morfológicos (Kim y Ludwig 1978a, Lyal 1985.), como de aportes moleculares (Barker *et al* 2003, Light y Hafner 2007a, Reed *et al* 2007).

Al considerar la biología, diversidad y amplia distribución de los piojos chupadores, Kim (1985, 2006), ha señalado que los anopluros se originaron de un piojo chupador ancestral (Protanoplura) del período Cretácico tardío, quien posiblemente era parásito facultativo de mamíferos ancestrales. Este Protanoplura sufrió dos importantes cambios evolutivos a medida que sus hospederos continuaban su radiación: (1) la invasión de un nuevo hábitat sobre la superficie del cuerpo del mamífero (piel y pelo), probablemente entre el Jurásico y Cretácico, y (2) la explotación de un nuevo nicho ecológico (hematófagos) durante el cretácico tardío y el paleoceno temprano.

Kim y Ludwig (1978a), analizaron la relación filogenética entre las 15 familias de Anoplura conocidas, a partir de la selección de 22 caracteres morfológicos; señalando que los taxos de anopluros existentes en la actualidad

posiblemente se originaron entre el eoceno tardío y el oligoceno, a partir de dos líneas filogenéticas Linognathoides y Haematopinoides. La línea Linognathoides incluía Linognathidae, Polyplacidae, Hoplopleuridae, Pedicinidae y Enderleinellidae; considerando que estas taxa comparten estados de carácter apomórfico. Ellos señalaron además que Polyplacidae, Hoplopleuridae y Enderleinellidae invaden y coevolucionan con los roedores.

La línea Haematopinoides estaba conformada por Haematopinidae, Microthracidae, Echinophthiridae, Pecarocidae y Pediculidae (Kim y Ludwig, 1978a, Kim, 1985). Estas taxa son altamente especializados, sin embargo retienen caracteres plesiomórficos. La relación filogenética de Hybophthiridae, Hamophthiridae, Pthiridae, Ratemidae, Neolinognathidae, no estaba aún esclarecida, sugiriéndose que dichas taxa divergieron tempranamente de la principal línea filogenética y que las inferencias hechas en dicho estudio debían considerarse el punto de partida de futuras investigaciones.

Kim (1988), infirió un cladograma para Anoplura reconociendo tres líneas filogenéticas Polyplacoides, Microthracoides y Pediculoides. La línea Polyplacoides estaba conformada por Linognathidae, Polyplacidae, Hoplopleuridae, Enderleinellidae, Neolinognathidae y Hamophthiridae; la línea Microthracoides por Microthracidae, Echinophthiridae y Ratemidae, y la línea Pediculoides por Pediculidae, Pthiridae, Pedicinidae, Pecarocidae, Haematopinidae e Hybophthiridae. El análisis filogenético realizado por Barker *et al* (2003), apoyan la relación monofilética de 8 taxa de piojos chupadores, sugiriendo que los piojos estudiados se agrupan en dos grandes clados:

(((((*Haematopinus*, (*Neohaematopinus*, *Linognathus*)), *Hoplopleura*), *Lepidophthirus*), *Pedicinus*), (*Pediculus*, *Pthirus*)) señalando como taxa hermanas al genero *Pediculus* y *Pthirus*

Light y Hafner (2007a), resuelven la relación filogenética del género *Fahrenholzia* (Anoplura Polyplacidae), a partir de datos moleculares. Este análisis apoya la monofilia de los piojos chupadores que parasitan roedores del género *Chaetodipus* y *Perognathus* (Heteromyidae Perognathinae), así como la de los piojos chupadores que parasitan la subfamilia Heteromyinae (Rodentia Heteromyidae)

Light y Hafner (2007a), infirieron que los piojos chupadores *Fahrenholzia ferrisi*, *F. hertigi* y *F. fairchildi*, que parasitan roedores (Heteromyidae: Heteromyinae), presentan divergencia genética alta para el gen COI y que los mismos están relacionados de la siguiente manera: ((*F. hertigi* y *F. fairchildi*), *F. ferrisi*). El análisis de maximum "likelihood bootstrap" (ML bootstrap), indica con 95% de certeza que las taxa *F. hertigi* y *F. fairchildi* son hermanas a pesar de que estas especies parasitan diferentes géneros de hospederos.

1.4. Diversidad de Roedores (Mammalia: Rodentia)

La diversidad de mamíferos hasta ahora reportada, es el resultado de profundos análisis y revisiones por taxónomos especialistas que datan desde hace más de tres siglos atrás. Al presente, la clase Mammalia está constituida por 5416 especies, 146 familias en 27 ordenes (Wilson y Reeder, 2005), de los

cuales el orden Rodentia representan cerca de la mitad (42%) de todas las especies vivas de mamíferos eutherios (Huchon et al 2002, Adkins *et al.*, 2001)

El orden Rodentia está conformado por animales que exhiben grandes diferencias morfológicas, así como, historias de vida, estructuras poblacionales y demográficas variables. Estos caracteres hacen de los roedores un taxón interesante para estudios biogeográficos, ecológicos, cofilogenéticos entre otros (Huchon *et al.*, 1999)

A nivel mundial, el orden Rodentia está constituido por 2277 especies, 481 géneros, 29 familias organizadas en 5 subordenes: Anomaluomorpha, Castorimorpha, Hystricomorpha, Myomorpha y Sciuromorpha. Dicha clasificación utiliza como caracteres primarios la morfología del cráneo y dentición para la organización a nivel de suborden (Wilson y Reeder, 2005)

Cabe señalar que la taxonomía a nivel de suborden en los roedores, ha estado sujeta a revisión desde hace más de un siglo atrás. Brandt (1855) consideró el patrón de inserción del músculo masetero para subdividir el orden Rodentia en Myomorpha, Sciuromorpha e Hystricomorpha. Sin embargo, el carácter morfológico utilizado ha demostrado ser un carácter homoplásico (Hartenberger, 1985). Tullberg (1899) utilizó la morfología del plano de inserción del incisivo ubicado en el maxilar inferior para subdividir el orden Rodentia en Sciurognathi e Hystricognathi. Sin embargo, estudios filogenéticos solo reconocen como grupo monofilético a los Hystricognathi, que incluye a promorfos del viejo mundo y a caviomorfos del nuevo mundo (Huchon *et al.*, 1999)

En Panamá, la diversidad de especies de mamíferos reportadas es de 259, las cuales representan el 4.8% de las especies registradas para el mundo; Estas especies están organizadas en 13 órdenes, 41 familias y 150 géneros. El orden Rodentia está conformada por aproximadamente 56 especies, en 10 familias (Samudio 2002). De las cuales la superfamilia Muroidea es la más diversa, pues esta comprende 45 especies en 2 familias: Cricetidae y Muridae (Fundación PANAMA, 2007, Samudio, 2002, Méndez, 1990). Ver anexo 9.

Cuadro 1 Estado Actual de la Diversidad de Roedores vivos.

Suborden	Superfamilia	Familia
Sctiuromorpha		
		Allomyidae
		Aplodontiidae
		Sciuridae
		Gliridae
Myomorpha	Muroidea	
		Platacanthomyidae
		Spalacidae
		Calomyscidae
		Nesomyidae
		Cricetidae
		Muridae
	Dipodoidea	
		Dipodidae
Castorimorpha	Castoroidea	
		Eutypomyidae
		Castoridae
		Rhizospalacidae
	Eomyoidea	
		Eomyidae
	Geomyoidea	
		Geomyidae
		Heteromyidae
Anomaluromorpha		Pedetidae
Hystricomorpha		
		Ctenodactylidae
		Diatomyidae
		Hystricidae
		Petromuridae
		Thryonomyidae
		Bathyergidae
		Erethizontidae
		Dasyproctidae
		Agoutidae
		Dinomyidae
		Caviidae
		Octodontidae
		Ctenomyidae
		Echimyidae
		Myocastoridae
		Capromyidae
		Chinchillidae
		Abrocomidae

1.5. Filogenia de Roedores (Mammalia: Rodentia)

La amplia diversidad de especies de roedores representa severos desafíos para quienes tratan de comprender su origen, radiación, tiempo de diversificación y relación filogenética entre miembros a nivel de familia, género y especie. La filogenia de Rodentia es aún controversial y provee un claro ejemplo de los conflictos o incongruencias entre estudios moleculares, con respecto a datos morfológicos y paleontológicos (Huchon *et al* , 1999; Huchon *et al* 2002, Adkins *et al* , 2001, Stepan *et al* , 2004)

Adkins (2001) indica que posiblemente la incongruencia entre datos morfológicos y moleculares responda a la reciente historia evolutiva de los roedores. Así, Kumar and Hedges (1998) sugieren que algunos linajes de roedores *Histricognathi* y *Sciurognathi* se separaron hace unos 110 millones de años atrás, mientras que otros grupos como los *Muroideos* (ratas y ratones) se separaron recientemente, posiblemente hace unos 41 millones de años atrás.

Sin embargo, el tiempo de origen de los roedores es aun controversial, pues evidencia fósil indica que los mismos radiaron en el Eoceno, hace aproximadamente 55 millones de años atrás, mientras que reloj molecular en el que se han utilizado pocas taxa de roedores, sugiere que estos se originaron y diversificaron en el cretácico entre 89 -125 millones de años atrás (Huchon *et al*, 2002)

Algunos estudios filogenéticos en roedores, utilizan como carácter primario la morfología dental y craneal, la cual puede ser el resultado de adaptación convergente en ambientes similares (Huchon *et al* , 1999). Estos

análisis apoyan la relación monofilético de los roedores (Luckkett y Hartenberger, 1993), mientras que muchos estudios moleculares apoyan la hipótesis de que los roedores son un grupo parafilético (Ma *et al* , 1993; Reyes, Pesole y Scoone, 1998, Huchon *et al* , 1999)

Estos estudios sugieren que la parafilia del taxón sea el resultado de una rápida tasa molecular de evolución, según Adkins (2004), los roedores exhiben una tasa de reemplazo de aminoácidos dos veces más rápido que el resto de los mamíferos. O bien, responde a la utilización inadecuada de grupo externo con respecto a las especies analizadas (Sullivan y Scrowfford, 1997)

Actualmente, exhaustivas investigaciones tanto morfológicas, moleculares o moleculares- morfológicas apoyan tanto la monofilia y parafilia dentro de los roedores (Sullivan y Swofford, 1997, Huchon *et al* , 1999, Huchon *et al* , 2002) Huchon y colaboradores (2002), apoyan la relación monofilética del taxón Rodentia, además, sugieren tres clados para el mismo ((Sciuromorpha, (Anomaluromorpha, (Castorimorpha, Myomorpha)), (Hystricomorpha))

El primer clado está compuesto por miembros del suborden Sciuromorpha (Aplodontidae,(Sciuridae,Gliridae)), el segundo clado por miembros representativos de Anomaluridae, Castoridae, Geomyoidea, Dipodidae y Myodonta, relacionados de la siguiente forma (Anomaluromorpha, (Castorimorpha, Myomorpha)) en donde se sugiere que a Castorimorpha como taxa hermana de Myomorpha y un tercer clado Hystricomorpha, conformado por miembros de la superfamilia Ctenodactylidae e Hystricognathi. Ver anexo 16

Cabe señalar que son pocos los estudios moleculares que tratan de resolver la relación filogenética entre familias de roedores, Pero son muchos los análisis que enfocan su atención principalmente en tratar de resolver la relación filogenética entre ratas y ratones Sin embargo, la filogenia de los muroideos aun constituye uno de los principales problemas en mastozoología, pues su rápida radiación han dado poca oportunidad para el desarrollo de sinapomorfias (Adkins *et al* , 2001, Weksler, 2003, Stepan *et al* , 2004)

1.6 Asociación Histórica entre Piojos Chupadores (Anoplura) y sus hospederos mamíferos

La mayoría de las asociaciones entre piojos chupadores y sus hospederos mamíferos siguen el modelo de infestación primaria, definida por Hopkins (1949) como la presencia de un taxón parásito antes de que el taxón hospedero divergiera (Kim y Ludwig, 1978a) Dicho modelo de asociación es el resultado de interacciones ecológicas y fisiológicas, a través de un corto período de tiempo geológico (Kim, 1985, 2006)

Los registros fósiles del Paleoceno, sobre distribución y endemismo de mamíferos de Norte América, apoyan esta hipótesis e indican que los anopluros estuvieron presentes sobre roedores primitivos, carnívoros y prosimios (Kim y Ludwig, 1978b, Traub, 1980) Cabe destacar el hecho de que los mamíferos empezaron a radiar en el período cretácico tardío, e incluían a los marsupiales y prosimios de Norteamérica e Insectívora de Norteamérica y Asia. Los carnívoros

y roedores aparecieron durante el Paleoceno en Norteamérica y los persodáctilos y artiodáctilos durante el Eoceno temprano

En el proceso coevolutivo, unas especies de Anoplura se establecieron como clados en linajes específicos de mamíferos hospederos. Estos piojos empezaron a tener éxito y posteriormente muchos linajes de piojos chupadores modificaron su estrategia de supervivencia y cambiaron a ambientes heterogéneos (Kim, 2006)

Actualmente, 87% de las especies de piojos chupadores están asociadas con uno, dos o tres especies de hospederos, así por ejemplo 63% de las especies conocidas de piojos chupadores son monoxenas (una especie de parásito sobre un solo hospedero), mientras que el 24% son oligoxenos (específica para dos o más hospederos). Cabe resaltar que las especies de Anoplura ectoparásitos de roedores tienen aproximadamente 62% de alta especificidad, son monoxenas mientras que las especies de Haematopinidae y Linognathidae, anopluros que infestan ungulados tienen entre 66% y 95% de especificidad sobre su hospedero, las especies de Pecarocidae y Pthiridae, presentan 100% de alta especificidad, mientras que las especies de Neolinognathidae muestran 0% de alta especificidad (Kim, 1985, Kim, 2006).

1.6.1. Asociación de piojos chupadores y sus hospederos roedores

Aproximadamente el 70% de las especies de Anoplura conocidas están asociadas con roedores, los cuales albergan tres familias de piojos chupadores Enderleinellidae, Hoplopleuridae y Polyplacidae (Kim, 1988, Kim, 2006)

Los anopluros están curiosamente ausentes sobre ciertos linajes de roedores como Geomyidae, Erethizontidae, Hystricidae, Aplodontidae, Anomaluridae y Spalacidae. Estas familias están infestadas por especies de Mallophaga, sin embargo el género *Pterophthirus* (Anoplura Hoplopleuridae) está presente sobre Echimyidae quien alberga además especies de Mallophaga (Durden y Musser, 1994, Kim, 1985, 2006)

La familia Sciuridae (ardillas) que incluye 51 géneros y 278 especies (Wilson y Reddeer, 2005) alberga tres taxa de Anoplura Enderleinellidae Polyplacidae (tres de 8 géneros) y Hoplopleuridae (un género)

Los miembros de la familia Enderleinellidae (5 géneros y 49 especies) son exclusivamente ectoparásitos de Sciuridae, en donde el género *Enderleinellus* está ampliamente distribuido sobre la familia Sciuridae

Microphthirus está restringido a las ardillas voladoras de Norte América; *Werneckia* a las ardillas de África, *Phthirunculus* y *Atopophthirus* a las ardillas de la región Oriental

La distribución de *Hoplopleura* (Hoplopleuridae), sobre sciuridos es irregular en diferentes regiones, así por ejemplo *H. sciuncola* Ferris, y *H.*

trispinosa Kellogg y Ferris se encuentran en la región holártica ectoparasitando *Eutamias*, *Sciurus*, *Tamiasciurus* y *Glaucomys*, respectivamente. Se considera que la invasión de Scuridae por Hoplopleura debió ser relativamente reciente y ha tenido lugar en diferentes regiones (Kim, 1985).

Neohaematopinus un género dentro de Polyplacidae, es parásito primariamente de Scuridae, pero además es encontrado en otros hospederos roedores (Cricetidae y Chrysochloridae), quienes posiblemente comparten el mismo hábitat que los scuridos (Kim, 1985)

La familia Heteromyidae o ratones de bolsas, que incluye 6 géneros y 55 especies divididas en tres subfamilias Dipodominae que contiene los géneros recientes de *Dipodomys* y *Microdipodops*, Perognathinae con *Chaetodipus* y *Perognathus*, y Heteromyinae con *Heteromys* y *Liomys* (Wilson y Reeder, 2005), son infestadas únicamente por el género *Fahrenholzia* de la familia Polyplacidae. Cualquier otro piojo encontrado sobre esta familia de roedores es accidental y no es el resultado de una verdadera asociación (Johnson, 1972b, Light y Hafner, 2007a)

El 40% de las especies de Anoplura conocidas se encuentran sobre Cricetidae y Muridae (Durden y Musser, 1994, Kim, 2006), las cuales incluyen las especies de ratas y ratones. Según Wilson y Reeder (2005), la familia Muridae incluye 150 géneros y 730 especies, y la Cricetidae posee 130 géneros y 681 especies. La familia Cricetidae esta conformada por 6 subfamilias de las cuales Neotominae (16 géneros, 124 especies) y Sigmodontinae (74 géneros, 377 especies) son infestadas primariamente por *Hoplopleura* (Hoplopleuridae) y

Polyplax (Polyplacidae) Los miembros representativos de la familia Polyplacidae, son encontrados además sobre Pedetidae, Bathyergidae, Petromuridae, Thryonomyidae, Chinchillidae, Ctenomyidae y Abrocomidae, mientras que los Hoplopleuridae son encontrados sobre Octodontidae y Myoxidae (Kim, 2006)

1.6.2. Coevolución entre piojos chupadores y sus roedores hospederos

La distribución actual de los piojos chupadores sobre sus roedores hospederos puede ser el resultado de coespeciación o de otros eventos históricos, ya que la tasa evolutiva a menudo difiere entre parásitos y sus hospederos (Brooks, 1979, Reed *et al*, 2007) Ciertos grupos de Anoplura posiblemente se han especializado rápidamente junto con la amplia diversidad de sus hospederos roedores Como es el caso de la mayoría de las asociaciones entre Enderleinellidae sobre Scuridae En el desarrollo de esta asociación, señala Kim (1985), la infestación es primaria, y la divergencia y evolución del hospedero conduce a la divergencia del parásito

Algunas veces la radiación adaptativa del parásito ha sido más lenta que la del hospedero, como resultado una simple especie de parásito infesta un grupo de especies de hospederos Así, *Hoplopleura* y *Polyplax* asociados con Scuridae, Cricetidae y Muridae proveen muchos ejemplos para este fenómeno

Según Kim (1985), en este patrón de coevolución (cambio de hospedero), ciertos hospederos han sido invadidos y colonizados por una especie específica de parásito con el cual han habitado durante y después de la cladogénesis del hospedero. En otros casos la cladogénesis del parásito podría ser más rápida que la del hospedero (Kim, 1985), consecuentemente muchas especies emparentadas de parásitos son encontradas sobre la misma especie de hospedero dentro del mismo hábitat (Sprent, 1969)

Este patrón de especiación del parásito, señala Eichler (1966), puede ser de dos tipos: 1. Especiación sinospitálica que envuelve una simple especie de hospedero. 2. Especiación alohospitálica que envuelve varios hospederos. La especiación sinospitálica es observada en Linognathidae y Polyplacidae (Kim, 1985)

Finalmente algunos grupos exitosos de Anoplura pueden haber desaparecido con la extinción de su taxón hospedero, a lo que Hopkins (1949), reconoce como ausencia secundaria de Anoplura y otros autores reconocen este patrón como *Sorting event*

El patrón *Sorting event*, pueden explicarse principalmente en tres vías:

1. Incapacidad del parásito para colonizar un nuevo hospedero
2. El parásito se extinguió durante la evolución del hospedero
3. El parásito existe pero no ha sido reconocido (Page y Charleston, 1998, Hugot, 2006, Light y Hafner, 2007b)

CAPÍTULO 2

ASPECTOS METODOLÓGICOS

Para determinar los Patrones de Coevolución entre piojos chupadores (Phthiraptera. Anoplura) y sus hospederos mamíferos (Mammalia Rodentia), fue necesario ejecutar este trabajo en dos etapas consecutivas. La primera etapa contempló el establecimiento de una hipótesis filogenética tanto para los piojos chupadores (Hoplopleuridae, Polyplacidae, Enderleinellidae), como para sus hospederos roedores (Muridae, Cricetidae, Heteromyidae y Sciuridae). En la segunda etapa se contrastaron estos dos árboles filogenéticos y se determinó el patrón de distribución de los piojos chupadores sobre sus hospederos roedores.

La relación filogenética entre las 15 especies de piojos chupadores se estableció sobre la base de caracteres morfológicos, ya que estos muestran un alto grado de especialización para adaptarse a vivir todo su ciclo de vida sobre sus hospederos. Además, los estudios realizados hasta el momento sobre filogenia de los piojos muestran un alto grado de concordancia entre las filogenias basadas en caracteres morfológicos y marcadores moleculares (Brooks *et al* , 2001, Yozhizawa, 2002 y 2004, Johnson y Mockford, 2003).

La relación filogenética entre las 16 taxa de roedores hospederos de Anoplura, se infirió tomando como referencia las hipótesis de relación filogenética de roedores propuestas por Adkins *et al* , (2003), Stepan *et al* , (2004), Weksler (2006 y 2003), Villalobos y Cervantes-Reza (2007) Anexo 2-3

2.1 Especímenes de Anoplura

Las 15 especies de Anoplura que forman parte de este estudio representan el 50% de la biodiversidad de Anoplura reportada para Panamá (Durden y Musser, 1994) ver anexo 5a y 5b Estas especies fueron solicitadas en calidad de préstamo al Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá, así como, al Museo de Historia Natural de la Universidad de Florida, división de Mastozoología (Cuadro 2), entre los meses de julio de 2007 y marzo de 2008

Cuadro 2.
Especies de piojos chupadores y sus hospederos examinados
en este estudio.

Especies de Anoplura	Especies hospederos	Colección de Referencia
<i>Enderleinellus deppoi</i>	<i>Sciurus granatensis</i>	Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá
<i>Enderleinellus hondurensis</i>	<i>Sciurus variegatoides</i>	Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá
<i>Enderleinellus microsciuri</i>	<i>Microsciurus alfarí</i>	Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá
<i>Hoplopleura hirsuta</i>	<i>Sigmodon hirsutus</i>	Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá
<i>Hoplopleura nesorymidis</i>	<i>Zigodontomys brevicauda</i> <i>Oligoryzomys fulvescens</i>	Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá
<i>Hoplopleura oryzomydis</i>	<i>Sigmodontomys alfarí</i> <i>Oryzomys alfaroi</i> <i>Oryzomys talamancae</i> <i>Melanomys caliginosus</i>	Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá
<i>Hoplopleura sciuricola</i>	<i>Sciurus granatensis</i>	Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá
<i>Hoplopleura similis</i>	<i>Oligoryzomys fulvescens</i> <i>Oryzomys talamancae</i>	Museo de Historia Natural, Florida
<i>Fahrenholzia fairchildi</i>	<i>Liomys adpersus</i>	Museo de Historia Natural, Florida
<i>Fahrenholzia ferrisi</i>	<i>Heteromys desmarestianus</i>	Museo de Historia Natural, Florida
<i>Fahrenholzia hertigi</i>	<i>Heteromys desmarestianus</i>	Museo de Historia Natural, Florida
<i>Neohaematopinus semifasciatus</i>	<i>Microsciurus alfarí</i> <i>Sciurus granatensis</i> <i>Sciurus variegatoides</i>	Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá
* <i>Pediculus humanus</i>	<i>Homo sapiens</i>	Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá
<i>Polyplax auricularis</i>	<i>Reithrodontomys creper</i>	Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá
<i>Polyplax spinulosa</i>	<i>Rattus rattus</i>	Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá
<i>Pterophthirus audax</i>	<i>Proechimys semispinosus</i> <i>Hoplomys gymnurus</i>	Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá

2.2. Selección del Grupo Externo

Los caracteres morfológicos seleccionados se polarizaron tomando como referencia a *Pediculus humanus* como grupo externo, pues este taxón es basal con respecto a las taxa analizadas (Barker *et al* , 2003) Además Stojanovich (1945) considera que *Pediculus humanus* retiene mejor algunos elementos básicos de la cabeza de un insecto generalizado, como lo son la presencia de ojos, labrum, clypeus y segmento antenal

Kim y Ludwig (1978a), indican que *Pediculus humanus* posee caracteres simplesiomórficos con respecto a las taxa analizadas son piojos grandes (>2.0mm), sin placa torácica, los tres pares de patas de tamaño similar, paraterguitos fusionados y con 6 o mas espiráculos, genitalia del macho con tres partes principales un apodema basal que es tan largo como ancho, un pseudopenis en posición media y dos parámeros en posición lateral, reducidos a una débil placa esclerotizada (Yoshizawa y Johnson, 2006)

2.3. Selección y Codificación de caracteres morfológicos en Anoplura

Después de un profundo análisis y evaluación, 25 caracteres morfológicos externos del estado adulto fueron seleccionados para construir la matriz de datos (Cuadro 2), que permitió inferir la relación filogenética entre las 15 especies de piojos chupadores que forman parte de este estudio

La selección de dichos caracteres se basó principalmente en observaciones directas realizadas tanto al grupo externo como al grupo interno, así como también de las revisiones realizadas por Kim (1966, 1986) y en las descripciones morfológicas establecidas por Ferris (1951), Kellogg y Ferris (1915), Johnson (1962, 1972b)

Se revisaron, inicialmente 100 individuos representantes de las tres familias de Anoplura que forman parte de este estudio, seleccionándose posteriormente tres especímenes por cada taxa estudiada que mostraran claramente los caracteres morfológicos de las tres regiones del cuerpo y la genitalia. Los 25 caracteres escogidos para este análisis son el resultado de observaciones sobre la longitud total del cuerpo, largo de la cabeza, largo de los tres pares de patas, posición del haustellum, morfología del margen postero antenal de la cabeza, de la placa torácica ventral, paraterguitos y genitalia. Todas las observaciones se hicieron mediante el uso de un microscopio compuesto marca Nikkon, el cual tenía incorporada un escalímetro y cámara fotográfica

Para polarizar los caracteres morfológicos fue necesario contrastar los caracteres morfológicos del grupo externo (*Pediculus humanus*) con respecto a los caracteres morfológicos de cada uno de los taxa analizados. Al contrastar los caracteres fue posible establecer tanto los caracteres binarios (Ausente/ presente) como los caracteres multiestado, asignándose el valor cero al estado del carácter plesiomórfico y cinco al estado apomórfico aplicando el criterio de parsimonia.

2.4. Análisis Filogenético de Anoplura.

Cada ejemplar de piojo chupador (Phthiraptera Anoplura) fue representado en el análisis filogenético como una unidad taxonómica única, siguiendo a Page (2003) Dicho análisis se llevó a cabo usando máxima-parsimonia disponible en el programa PAUP 4.0b "Phylogenetic Analysis Using Parsimony", implementado por Swofford (2003)

Para el análisis de los 25 caracteres morfológicos se asumió que no estaban ordenados y se asignó igual peso a cada uno de los seis estados posibles (0,1,2,3,4 y 5) Los árboles generados fueron enraizados de acuerdo con el "grupo externo" (outgroup), usando los caracteres morfológicos de *Pediculus humanus*, ectoparásito de *Homo sapiens*

La búsqueda del árbol más parsimonioso se realizó a través del algoritmo "Heuristic, tree bisection and reconnection" (TBR), utilizando "Majority Rule Consensus Tree", para representar el mejor árbol Por último, se calcularon los índices: SCI Stratigraphic Congruence Index de Huelsenbeck (1994) y RCI The Relative Completeness Index de Benton y Storr (1994) para determinar la congruencia del árbol

2.5. Comparación del árbol filogenético de piojos chupadores y sus hospederos roedores.

Para determinar los patrones coevolutivos entre los piojos chupadores y sus hospederos roedores se utilizó el algoritmo TreeMap 2.0b, asignando un

costo (peso) de cero para los eventos de coespeciación y un costo (peso) de 1 para los eventos de duplicación y extinción y hasta de dos en el caso de cambio de hospedero. Considerando significativas aquellas soluciones cuyo valor de p fueran menor de 0.05 ($p < 0.05$).

El árbol del parásito fue aleatorizado 100 veces, seleccionándose la solución que contenía el mayor número de eventos de coespeciación a menor costo. TreeMap es un algoritmo desarrollado por Page (1995, 2003), para determinar patrones coevolutivos entre diferentes tipos de asociaciones (organismo/gen, parásito/hospedero, área/organismo) usando los mismos escenarios de especiación (coespeciación, duplicación, cambio de hospedero y *sorting* eventos), llamándose a esta metodología, análisis de reconciliación.

TreeMap trata de encontrar todos los escenarios que maximicen el número de codivergencias a menor costo. El resultado es un conjunto de diagramas donde el árbol del parásito y hospedero son superpuestos, así los nodos del parásito se entrecruzan con el correspondiente nodo del árbol del hospedero, indicados a través de puntos negros, revelando la historia de una asociación particular.

2.6. Interpretación del Análisis de Reconciliación

La reconstrucción histórica de la asociación parásito-hospedero se visualizó en TreeMap 2.0b a través de cuatro ventanas: Tanglegram, Tabla de reconstrucción, Reconstrucción y "Log". La primera ventana, llamada Tanglegram se utilizó para representar la relación parásito-hospedero a través

de dos cladogramas colocados uno frente al otro y entrecruzados con líneas que representan las relaciones entre las taxa del parásito y su respectivo hospedero

La segunda ventana, tabla de reconstrucción, se utilizó para visualizar las soluciones o reconciliaciones entre los árboles comparados escogiéndose la solución que contenía un alto número de codivergencias a menor costo. La solución seleccionada conducía a la tercera ventana

La tercera ventana Reconstrucción se utilizó para representar los dos árboles superpuestos, uno de color claro que representa al parásito y uno de color oscuro que representa al hospedero. Los eventos o patrones coevolutivos se representan con figuras geométricas: círculo oscuro (coespeciación), línea remarcada con una flecha (cambio de hospedero), cuadrado claro (duplicación), círculo claro (*sorting evento*)

La cuarta ventana, "log" determina la significancia de la solución seleccionada, es decir, si la relación parásito-hospedero es significativamente congruente. La significancia es simbolizada a través del valor de $p > 0.05$

CAPÍTULO 3

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1. Filogenia de Anoplura

3.1.1. Caracteres morfológicos de Anoplura

Después de un exhaustivo estudio de los especímenes disponibles, se seleccionaron 25 caracteres morfológicos del estado adulto para construir la matriz de datos que permitió inferir la relación filogenética de 15 especies de Anoplura. Trece de estos caracteres son utilizados por primera vez en un análisis filogenético del grupo y son producto de observaciones directas y análisis de la literatura consultada.

Estos caracteres fueron: morfología del primer segmento antenal, posición del haustellum, margen postero antenal de la cabeza, el borde anterior y posterior de la placa torácica externa (PTE), longitud de la uña del primer y tercer par de patas, la presencia de la placa externa ventral sobre el segundo segmento abdominal, el número de setas en paraterguito del tercer segmento abdominal, la morfología del margen inferior del paraterguito del tercer segmento abdominal, la presencia del endómero en genitalia del macho, longitud de la seta genital y la fusión de placa genital en hembra.

Los caracteres elegidos y su respectiva polarización se detallan a continuación.

A- Medidas

1- Longitud del Cuerpo: (0) longitud del cuerpo de 3mm o más, (1) longitud del cuerpo de 2.9mm -0.9mm, (2) longitud del cuerpo de 0.89mm -0.5mm

2- Longitud de la cabeza: (0) Grande de 0.3mm o más, (1), mediana de 0.29mm -1mm, (2) pequeña de 0.9mm o menos. La forma de la cabeza es característica de cada taxa, generalmente es cónica y su longitud varía considerablemente aún dentro de un género.

B- Cabeza (Carácter 3-5; 25. Figura 1a, 1b, 1c, 2, 4, 10)

3-Ojo o punto ocular (Figura 1a, 1b) (0) Presente, (1) Ausente. Enderleinellidae, Hoplopleuridae y Polyplacidae comparten en común la ausencia de lente o punto ocular (Kim y Ludwig 1978, Kim, 1985)

4- Primer segmento antenal (Figura 2, 4,10). (0) Normal, (1) Alargado postero apicalmente, (2) Muy agrandado. Las antenas poseen generalmente cinco segmentos, pero el mismo puede variar de 3 a 5 a nivel de familia (Kim y Ludwig 1978a). El primer segmento antenal puede variar morfológicamente, tal como es el caso de *Polyplax auricularis* y *Polyplax spinulosa* en donde el primer segmento antenal es muy alargado o bien el mismo puede mostrarse alargado postero apicalmente como en *Neohaematopinus semifasciatus* (Kim et al., 1986)

5- Posición del haustellum (Figura 1a, 1b, 1c) (0) Terminal, (1) Subterminal. El haustellum es una membrana armada con dientes pequeños y recurvados que se anclan a la piel del hospedero (Borror et al., 2005). Stojanovich (1945) indicó que en la mayoría de las especies de piojos chupadores el haustellum sobresale más allá del límite esclerotizado del labrum. En las especies donde no se observa este estado, se encuentra en la cara ventral de la cabeza.

25-Margen postero antenal de la cabeza (Figura 1b) (0) No extendido lateralmente, (1) ligeramente extendido lateralmente, (2) Extremadamente extendido lateralmente

- El carácter margen postero antenal de la cabeza fue seleccionado al finalizar la construcción de la matriz de datos para las taxa de Anoplura.

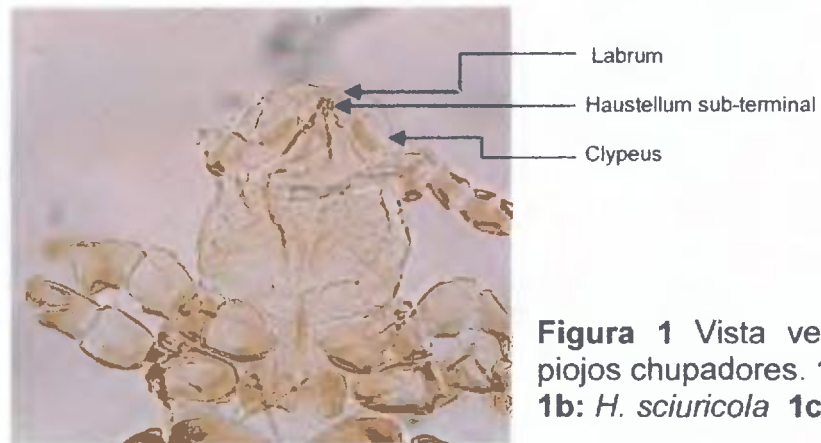
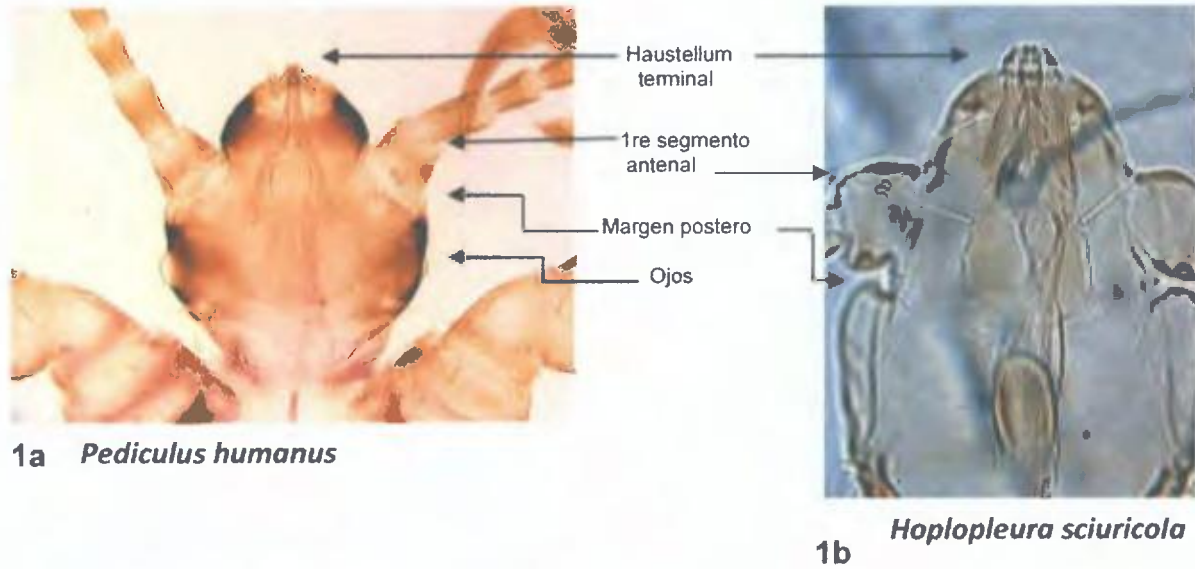


Figura 1 Vista ventral de la cabeza de piojos chupadores. 1a: *P. humanus* 1b: *H. sciuricola* 1c: *E. hondurensis*

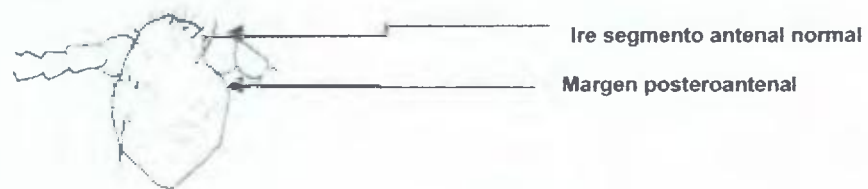


Figura 2 Vista dorsal de la cabeza de piojos chupadores (Johnson, 1972b)

C- Tórax (Carácter 6-12; fig. 3-4)

El tórax está compuesto por tres segmentos torácicos completamente fusionados. Cada segmento torácico puede ser reconocido ventralmente a través de los procesos coxales, los cuales articulan con la correspondiente coxa.

6-Placa Torácica Eterna (PTE) (0) Ausente, (1) Presente entera, (2) Presente dividida. La placa torácica puede tener o no un proceso torácico en la región anterior o posterior, puede ser completa o bien dividida, el margen posterior puede ser recto, puntriagudo o cóncavo, entre otros (Kim y Ludwig, 1978a)

7-Borde Anterior de la PTE

(0) Ausente, (1) Recto, (2) Cóncavo, (3) Convexo, (4) con Proceso torácico.

8-Borde posterior de la PTE: (0) Ausente, (1) Recto, (2) Cóncavo, (3) Convexo, (4) Con proceso torácico

9-Primer par de Patas

(0) Similar en tamaño al Segundo par de patas, (1) Más corta que el segundo par de patas. Las patas delanteras de los piojos chupadores pequeños son usualmente más pequeñas que las patas situadas en posición media y posterior, las cuales están altamente modificadas, como es el caso de *Polyplax* (Polyplacidae) y *Hoplopleura* (Hoplopleuridae), mientras que los tres pares de patas en piojos chupadores grandes como *Haematopinus* (Haematopinidae), *Microthoracius* (Microthoraciidae), *Pecaroecus* (Pecaroecidae) y *Pediculus* (Pediculidae) son relativamente similares en forma y tamaño (Kim, 1985)

10- Tercer par de patas

(0) Similar en tamaño al primer y segundo par de patas, (1) Similar en tamaño al segundo par de patas, (2) Más larga que los dos pares de patas anteriores

11- Uña del primer par de patas

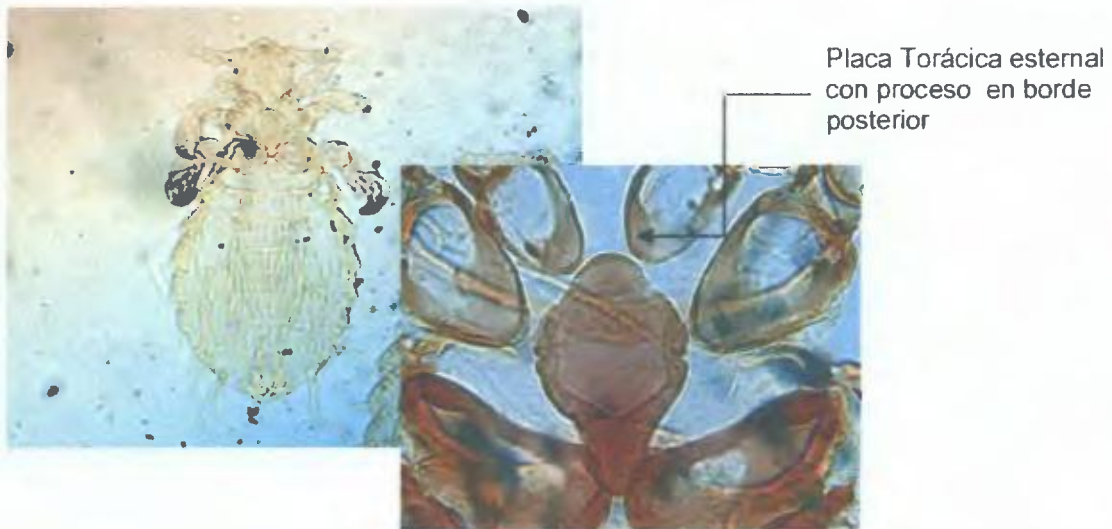
(0) Más desarrollada que la uña del segundo y tercer par de patas (1) Similar en tamaño a la uña del segundo par de patas, (2) Más corta que la uña del segundo par de patas

12- Uña del tercer par de Patas

(0) Menos desarrollada que la uña del primer y segundo par de patas; (1) Similar a la uña del primer y segundo par de patas, (2) Más desarrollada que la uña del primer y segundo par de patas



3a *P. humanus*



3b *Hoplopleura hirsuta*

Figura 3. Región torácica de los piojos chupadores.
3a: *Pediculus humanus*; 3b: *Hoplopleura hirsuta*.

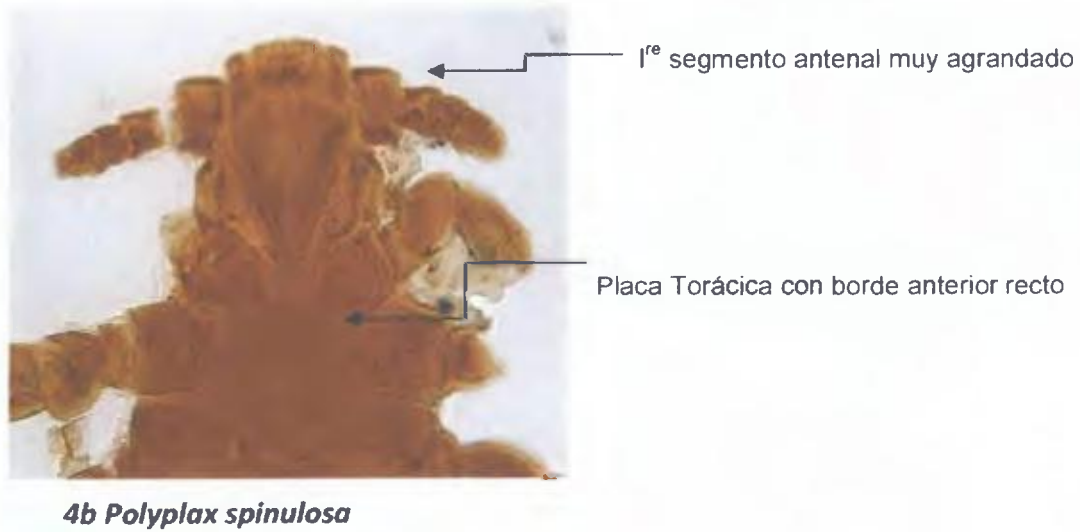
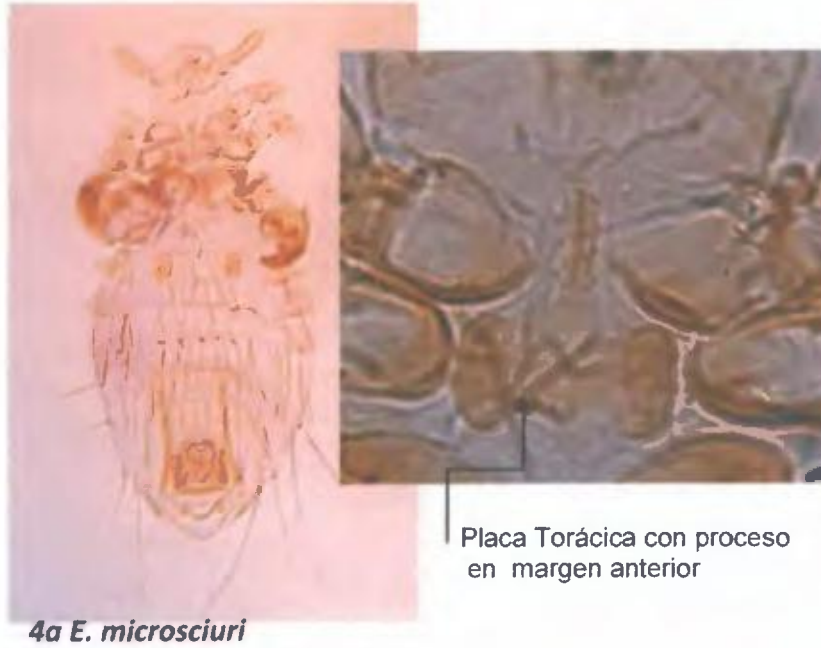


Figura 4. Región torácica de los piojos chupadores
4a: *Enderleinellus microsciuri*; 4b: *Polyplax spinulosa*

D- Abdomen (carácter 13 - 19; Fig. 5 - 12)

El abdomen provee la mayoría de los caracteres taxonómicos, muestra dimorfismo sexual, y está constituido generalmente de 11 segmentos, los 9 primeros segmentos son claramente distintivos mientras que los dos últimos segmentos están ocultos

13-Setas laterales: (0) Presentes, (1) Ausentes

14-Placa Esternal ventral del segundo segmento abdominal (Figura 5):

(0) Ausente, (1) Presente La placa ventral, ubicada una a cada lado sobre el segundo segmento abdominal, es característica de *Enderleinellus* (Kim et al, 1986)

15-Número de Paraterguitos: (0) Seis o más, (1) Cinco o menos Los paraterguitos son placas laterales ubicadas sobre cada lado de los segmentos abdominales y su número varía a nivel de género En *Hoplopleura* el número de paraterguitos es de 6-9 (pares), mientras que en *Enderleinellus* es de 3-5 (pares)

16-Paraterguito del segundo segmento abdominal (Figura 6): (0) Entero, (1) Dividido Los piojos chupadores del genero *Fahrenholzia* tienen paraterguitos del segundo segmento abdominal dividido, una placa en posición ventral mientras la otro esta en posición dorsal

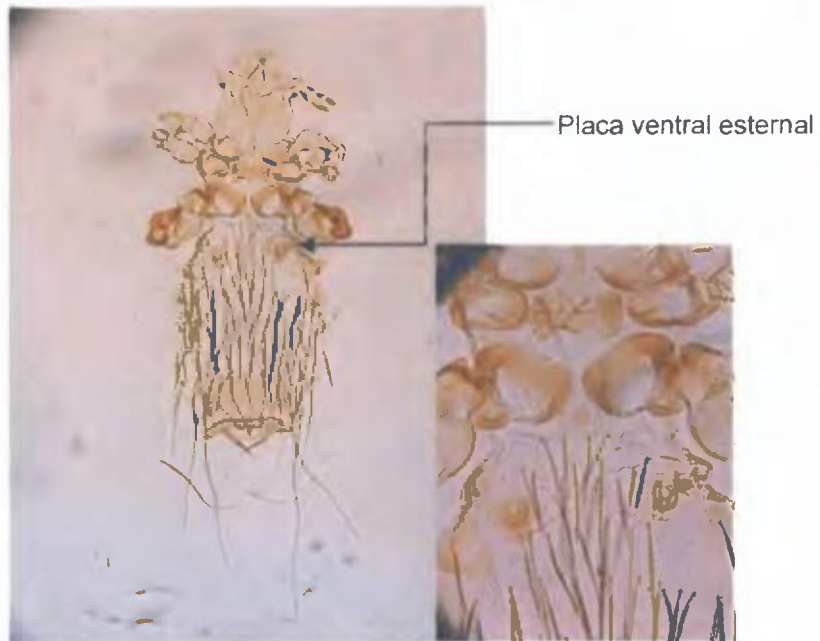
17-Número de setas en el paraterguito del tercer segmento abdominal

(0) Una seta, (1) dos setas, (2) Ausente Cada paraterguito generalmente tiene un par de setas, una en la cara dorsal y otra en la ventral, el tamaño de estas setas y la forma del margen inferior del paraterguito son caracteres específicos en *Hoplopleura* y *Polyplax* (Kim y Ludwig 1978a)

18-Margen inferior del paraterguito del tercer segmento abdominal (Figura 7, 8, 9, 10, 11,12).

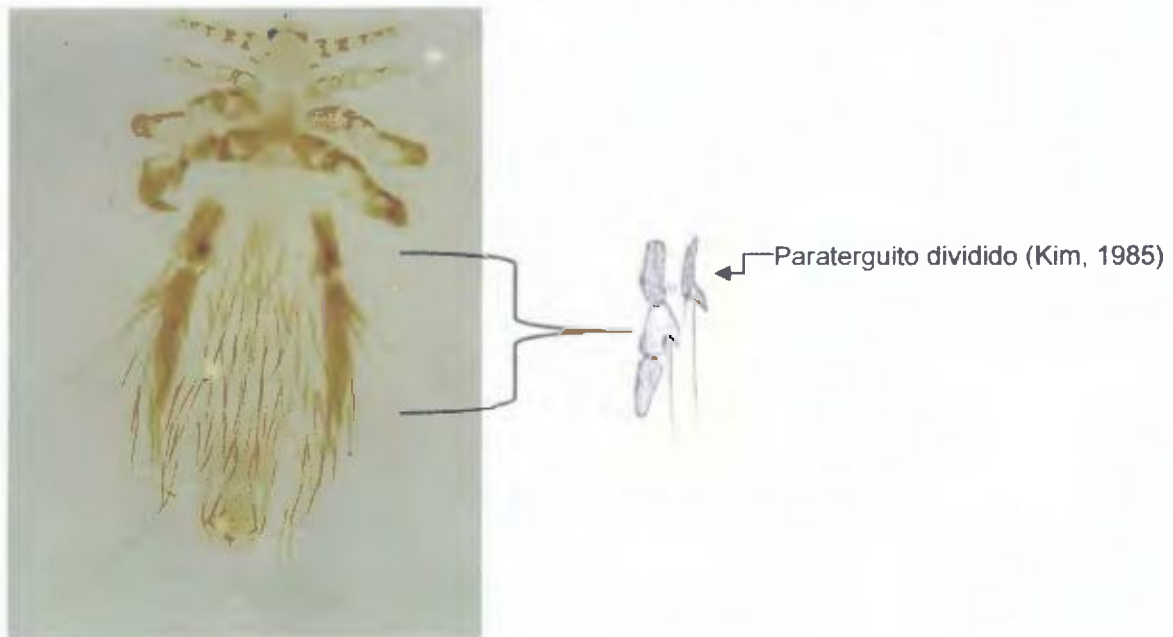
(0) Fusionado, (1) Recto, (2) Aserrado, (3) Proceso apical en ambos lados, (4) Proceso apical de un solo lado, (5) Lóbulo lateral en ambos lados Algunas taxa como Enderleinellidae, Hoplopleuridae y Polyplacidae tienen el margen distal libre del cuerpo, considerándose este estado del carácter como apomórfico (Kim y Ludwig, 1978a), mientras que cuando están fusionados al cuerpo se consideran plesiomórfico, como en Pediculidae

19-Número de Espiráculos: (0) Seis pares o más, (1) Cinco pares o menos Los espiráculos están generalmente asociados a los paraterguitos El número funcional de paraterguitos es de seis pares, un par en cada segmento abdominal, sin embargo en *Enderleinellus* es de cinco pares o menos



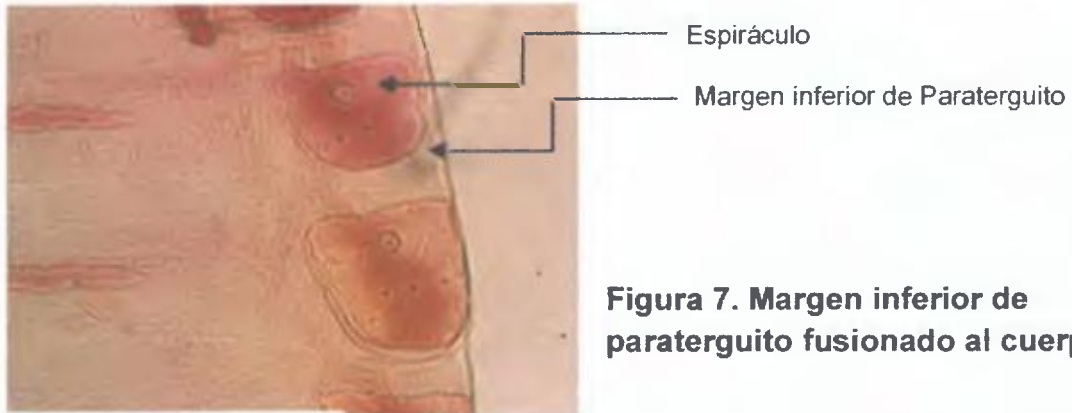
E. hondurensis

Figura 5. Placa ventral esternal en piojos chupadores

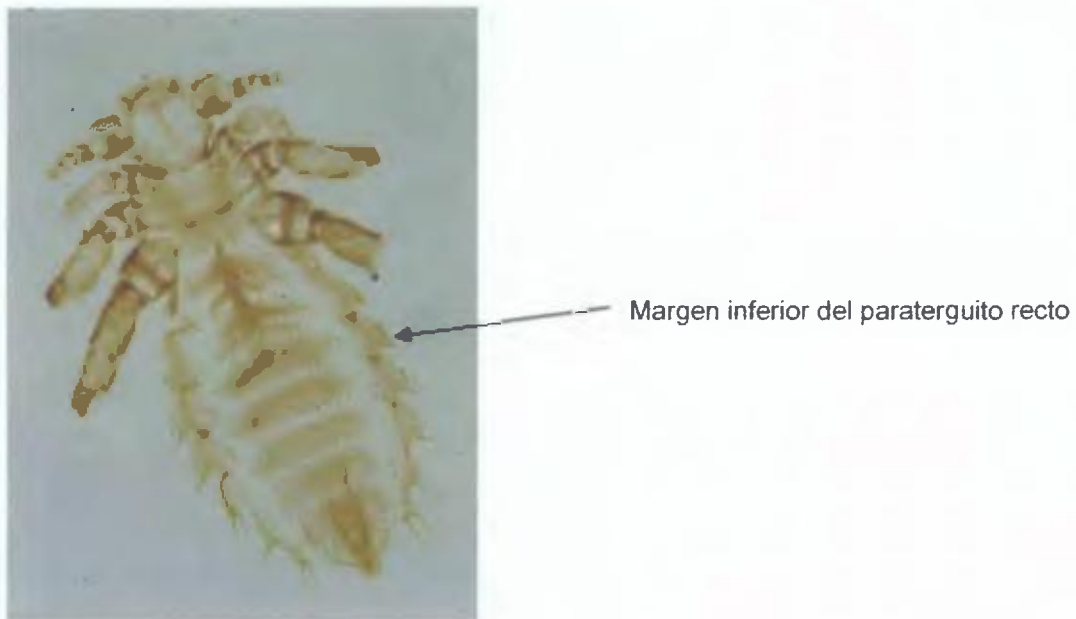


F. ferrisi

Figura 6. Paraterguito del segundo segmento abdominal dividido

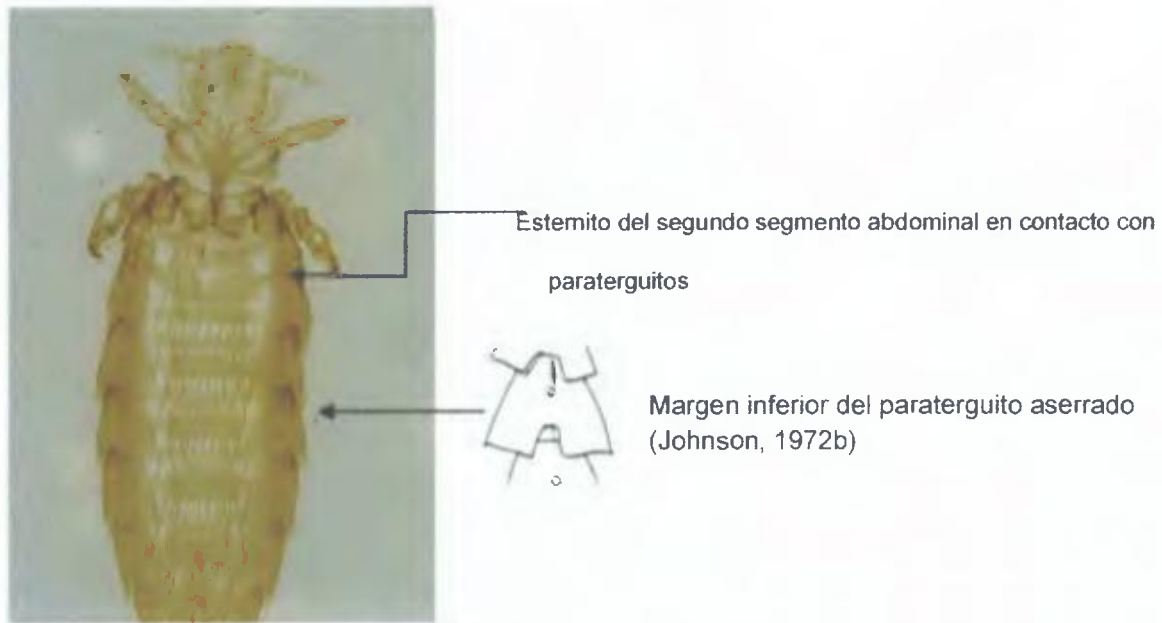


P. humanus



Polyplax auricularis

Figura 8. Margen inferior del paraterguito libre *Polyplax auricularis*

*H. similis***Figura 9. Margen inferior del Paraterguito libre***N. semifasciatus***Figura 10. Paraterguito con margen inferior libre**

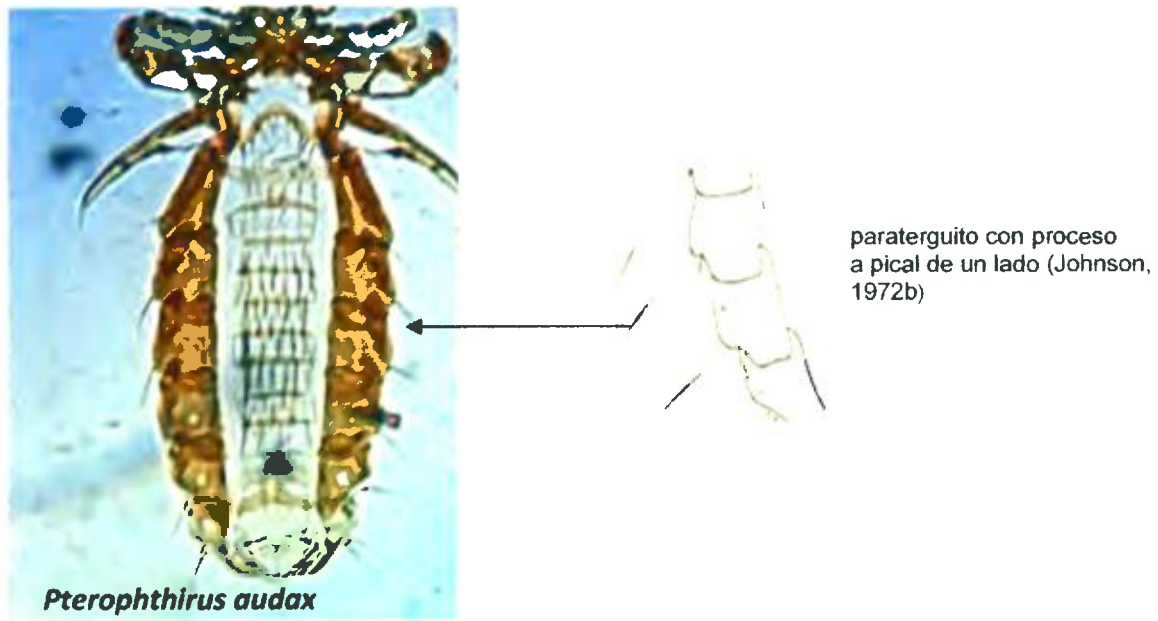


Figura 11. Paraterguito con margen inferior libre

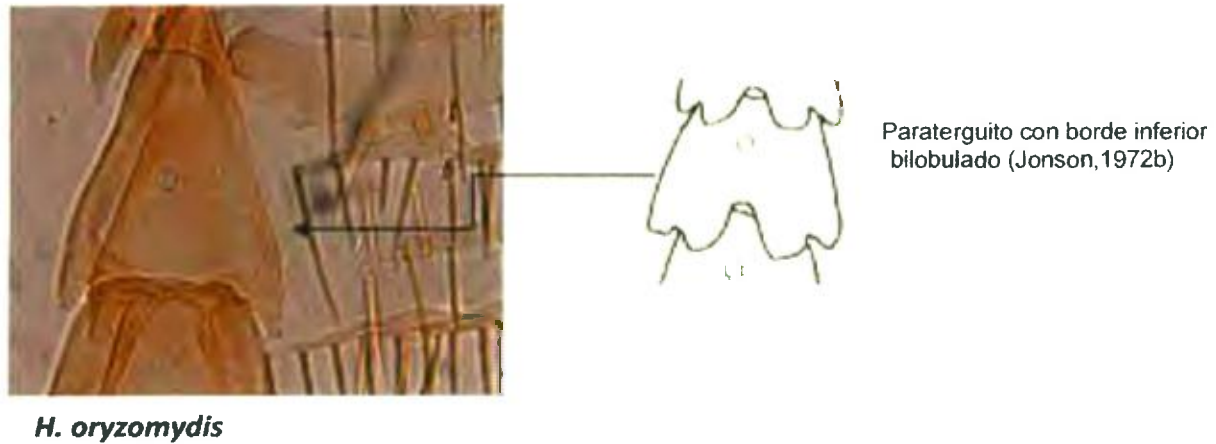


Figura 12. Paraterguito con margen inferior libre

E- Genitalia del macho (Carácter 20-22; Figura 13a, 13b,14a, 14b)

La genitalia del macho está constituida principalmente por cuatro estructuras apodema basal, un par de parámetros, aedeagus y pseudopenis. Sin embargo algunas especies del genero *Enderleinellus* (grupo *Enderleinellus longiceps*), tienen una quinta estructura denominada endómero (Kim, 1966)

20-Endómero (Fig 13b): (0) Ausente, (1) Presente El endómero es una placa esclerotizada constituida por cuatro partes Endómero dorsal, Endómero anterior, Endómero posterior y Endómero medio, en la parte anterior al endómero se localiza el apodema basal, y lateralmente está limitado por los parámetros (Kim, 1966)

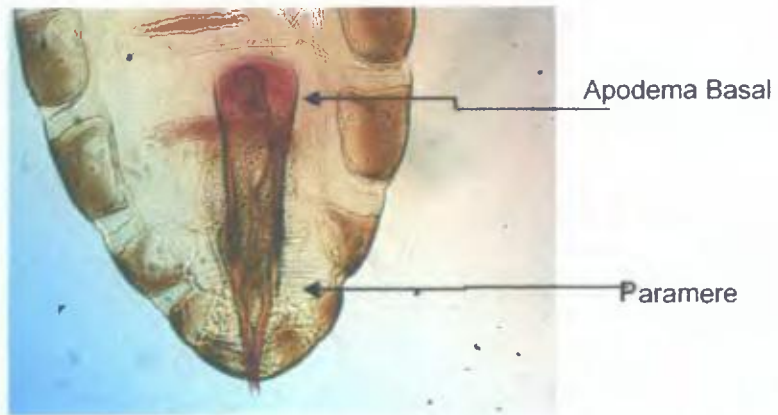
21-Apodema Basal (Fig 13a, 13b, 14a, 14b): (0) Tan largo como ancho; (1) Más largo que ancho El diámetro y longitud del apodema basal son caracteres taxonómicos distintivos a nivel de especie En grupo *Enderleinellus longiceps* los brazos del apodema pueden estar sub apicalmente bilobulados lo que sugiere la subdivisión del mismo en sub grupo *Extremus* y sub grupo *Longiceps* quien se caracteriza por por que el los brazos del apodema basal no están apicalmente bilobulados (Kim, 1966)

22-Parámetros (Fig 13a, 13b, 14a, 14b): (0) No sobrepasa el margen anterior del Pseudopenis; (1) Sobrepasa el margen anterior del pseudopenis Los parámetros son un par de estructuras esclerotizadas cuya longitud varia a nivel de genero y especie (Kim y Ludwig 1978a)

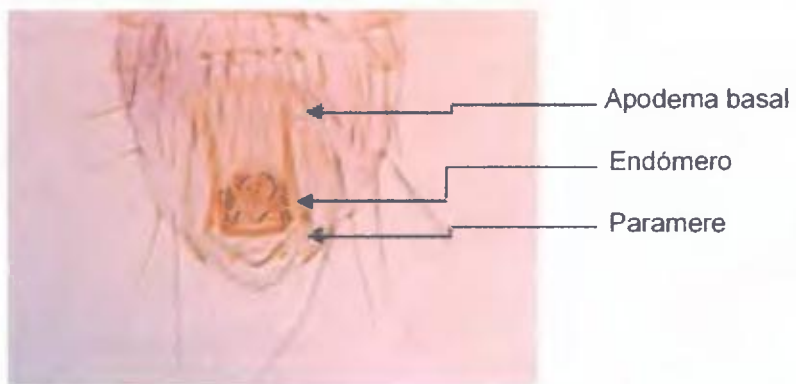
F-Genitalia de la hembra (Carácter 23 y 24, Figura 15a, 15b)

23-Seta Genital (Fig 15a, 15b): 0, De igual tamaño que la seta del gonopodio (IX); (1) Más larga que la seta del gonopodio (IX), (2) Más corta que la los seta del gonopodio (IX), (3) ausente en gonopodio (IX)

24-Placa Genital (Fig 15a, 15b, 15c): (0) No fusionada con el séptimo segmento abdominal; (1) Fusionada con el séptimo segmento abdominal

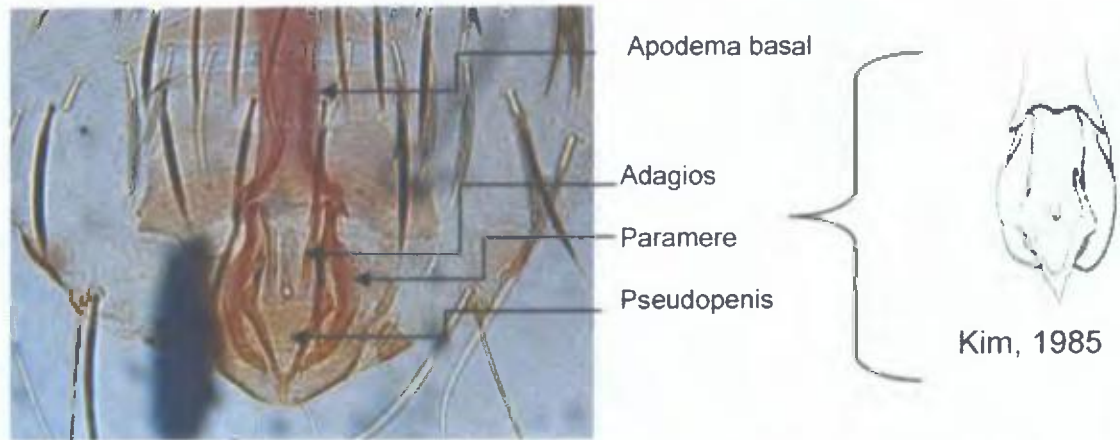


13a *P. humanus*

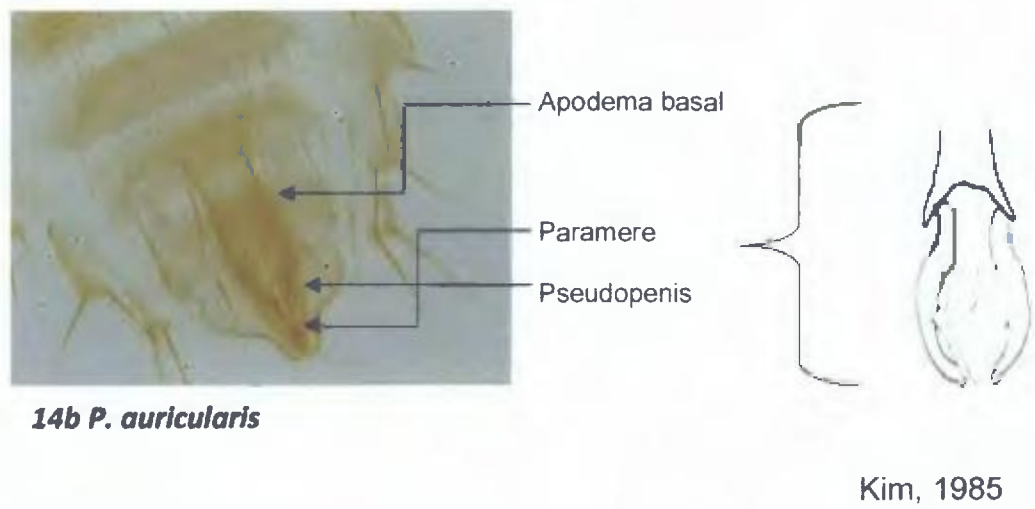


13b *E. microsciuri*

Figura 13. Genitalia de macho: 13a. *P. humanus*; 13b. *E. microsciuri*.



14a *H. hirsuta*



14b *P. auricularis*

Figura 14. Genitalia de macho: 14a. *H. hirsuta*; 14b. *P. auricularis*

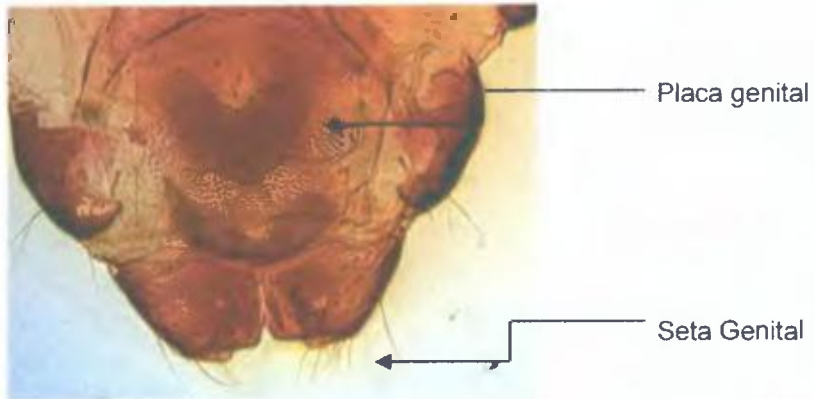
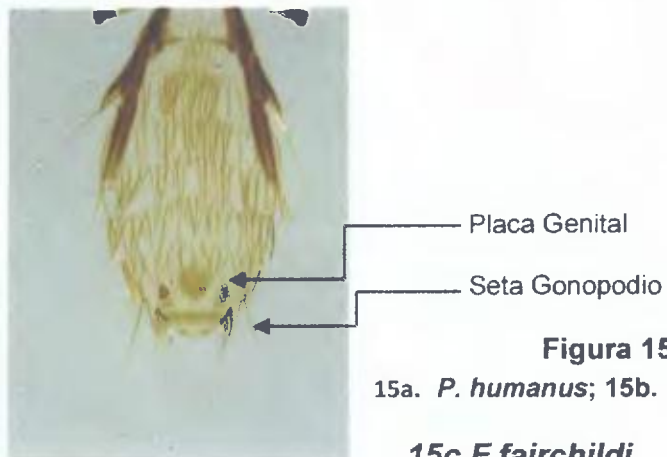
15a *P. humanus*15b *Pterophthirus audax*15c *F. fairchildi*

Figura 15. Genitalia de Hembra de Anoplura
 15a. *P. humanus*; 15b. *P. audax*; 15c. *F. fairchildi*

Cuadro 3. Matriz de Datos para las taxa de Anoplura.

Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
<i>Pediculus humanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Enderleinellus deppel</i>	2	2	1	0	1	1	4	1	0	2	1	2	0	1	1	0	1	3	1	1	0	1	1	0	0
<i>E hondurensis</i>	2	2	1	0	1	1	4	3	0	2	1	2	0	1	1	0	1	3	1	1	0	0	1	0	0
<i>E microscium</i>	2	2	1	0	1	1	4	3	0	2	1	2	0	1	1	0	1	3	1	1	0	1	1	0	0
<i>Pterophthirus audax</i>	1	1	1	0	0	1	3	4	1	2	1	2	0	0	0	0	1	4	0	0	1	0	2	1	1
<i>H hirsuta</i>	1	1	1	0	0	1	3	4	1	2	2	2	0	0	0	0	1	3	0	0	1	0	2	0	1
<i>H nesoryzomydis</i>	1	1	1	0	0	1	3	4	1	2	2	2	0	0	0	0	0	5	0	0	1	0	2	1	1
<i>H oryzomydis</i>	1	1	1	0	0	1	3	4	1	2	2	2	0	0	0	0	0	5	0	0	1	0	2	1	1
<i>H sciuricola</i>	1	1	1	0	0	1	3	4	1	2	2	2	0	0	0	0	1	3	0	0	1	0	0	1	2
<i>H similis</i>	1	1	1	0	0	1	3	4	1	2	2	2	0	0	0	0	1	2	0	0	1	1	2	0	2
<i>Fahrenholzia fairchildi</i>	1	1	1	0	0	1	3	3	1	1	2	1	0	0	1	1	1	3	0	0	0	0	3	0	0
<i>F ferrisi</i>	1	1	1	0	0	1	1	3	1	1	2	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	2	0	0
<i>F hertigi</i>	1	1	1	0	0	2	2	3	1	1	2	1	0	0	1	1	1	1	0	0	?	?	2	0	0
<i>Polyplax auricularis</i>	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	2	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	0	0
<i>P spinulosa</i>	1	1	1	2	0	1	1	3	1	1	2	1	0	0	0	0	1	4	0	0	0	0	2	0	0
<i>Neohaematopinus semifasciatus</i>	1	1	1	1	0	1	3	2	1	1	2	1	0	0	0	0	1	3	0	0	1	0	2	0	0

Posible secuencia evolutiva: 0-5, donde 0 es el estado más primitivo (plesiomórfico), 1-4 alternativas intermedias de caracteres derivados, 5 es el carácter más especializado (apomórfico).

Cuadro 4 Morfología de Anoplura Selección del Carácter y Estado del carácter para las quince especies de piojos chupadores

Carácter morfológico	Estado del carácter morfológico				
	0, largo (3mm o más)	1, mediano (2.9mm - 0.9mm)	2, pequeño (0.89- 0.5mm)		
1-Longitud total del cuerpo	0, Grande (0.3mm o más)	1, mediana (0.29mm - 1mm)	2, pequeña (0.9mm 0 menos)		
2-Longitud de la cabeza	0, Presente	1, Ausente			
3-Ojo o punto ocular	0, Normal	1, Alargado postero apicalmente	2, Muy agrandado		
4-Primer segmento antenal	0, Terminal	1, Subterminal			
5- Posición del Haustellum	0, Ausente	1, Presente Entera	2, Presente Dividida		
6-Placa Torácica ETERNAL (PTE)	0, Ausente	1, Recto	2, Cóncavo	3, Convexo	4, Proceso Torácico
7-Borde Anterior de la (PTE)	0, Ausente	1, Recto	2, Cóncavo	3, Convexo	4, Proceso Torácico
8-Borde posterior de la (PTE)	0, Similar en tamaño al Segundo par de patas	1, Más corta que el segundo par de patas			
9-Primer par de Patas	0, Similar en tamaño al primer y segundo par de patas	1, Similar en tamaño al segundo par de patas	2, Más larga que los dos pares de patas anteriores		
10- Tercer par de patas	0, Más desarrollada que la uña del segundo y tercer par de patas	1, Similar en tamaño al segundo par de patas	2, Más corta que la uña del segundo par de patas		
11- Uña del primer par de patas	0, Menos desarrollada que la uña del primer y segundo par de patas	1, Similar a la uña del segundo par de patas	2, Más desarrollada que la uña del primer y segundo par de patas		
12- Uña del tercer par de Patas					

Carácter morfológico	Estado del carácter morfológico					
13-Setas laterales	0, Presente	1, Ausente				
14-Placa esternal ventral del segundo segmento abdominal	0, Ausente	1, Presente				
15-Número de Paraterguitos	0, Seis o más	1, Cinco o menos				
16-Paraterguito del segundo segmento abdominal	0, Entero	1- Dividido				
17-Número de setas en paraterguito del tercer segmento abdominal	0, Una seta	1, Dos setas	2, Ausente			
18-Margen inferior del paraterguito del tercer segmento abdominal	0, Fusionado	1, Recto	2, Aserrado	3, Proceso apical en ambos lados	4, Proceso apical de un solo lado	5, Lóbulo lateral en ambos lados
19-Número de Espiráculos	0, Seis pares o más	1, Cinco pares o menos				
20- Endómere	0, Ausente	1, Presente				
21-Apodema Basal	0, Tan largo como ancho	1, Más largo que ancho				
22-Parámere	0, No sobrepasa el margen anterior pseudopenis	1, Sobrepasa el margen anterior del pseudopenis				
23-Seta Genital	0, De igual tamaño que la seta del gonopodio (IX)	1, Más larga que la seta del gonopodio (IX)	2, Más corta que la seta del gonopodio (IX)	3- Ausente solo gonopodio (IX)		
24- Placa Genital	0, No fusionada con Séptimo segmento abdominal	1- Fusionada con el Séptimo segmento abdominal				
25-Margen postero antenal de la cabeza	0, No extendido lateralmente	1, ligeramente extendido lateralmente	2, Extremadamente extendido lateralmente			

3.1.3 Análisis Filogenético de Anoplura

En el presente estudio identificamos 25 caracteres morfológicos (12 binarios y 13 multiestado), en la anatomía de los piojos chupadores adultos con información potencial para inferir la relación monofilética entre las 15 especies de Anoplura estudiada

Dichos caracteres fueron analizados sobre la base del criterio de máxima parsimonia generándose 109 árboles igualmente parsimoniosos, ampliamente congruentes (MR> 50%, CI=0.786, RI= 0.831, RC= 653) y concordantes con la relación monofilética de los piojos chupadores reportada por Kim y Ludwig (1978a), Lyal, (1985) y recientemente con el análisis de filogenia molecular inferida por Barker (*et al*, 2003) sobre la base de secuencias de ARNr (18s)
Ver fig 16

La relación monofilética entre los tres clados de piojos chupadores ((Hoplopleuridae, Polyplacidae), Enderleinellidae) que forman parte de este estudio se discuten sobre la base de dos temas centrales de evolución. El primero considera la filogenia del parásito sobre la base de los caracteres y estados de los caracteres morfológicos previamente seleccionados en el cuadro 2, así como la asociación de estos piojos chupadores con sus roedores hospederos y los valores arrojados en el filograma de Máxima Parsimonia con Majority Rule

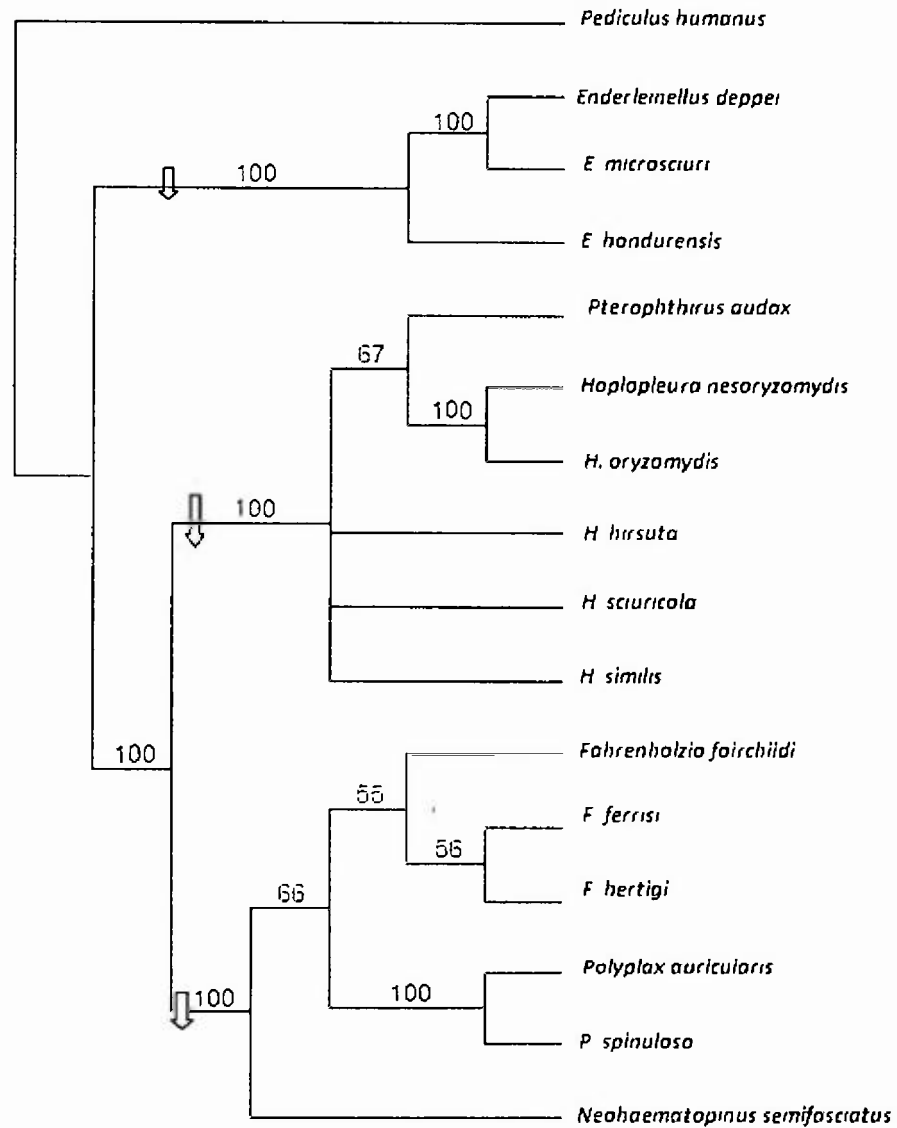


Figura 16. Relación filogenética entre 15 especies de piojos chupadores ectoparásitos de roedores basados en 25 caracteres morfológicos. Filograma de Máxima Parsimonia (MR) con Majority Rule soporta valores más altos que el 50%, Longitud=56, CI=0.786, RI=0.831, RC=653. Las flechas indican los tres clados discutidos en el texto.

Nuestros resultados sugieren que Enderleinellidae es el grupo hermano de Hoplopleuridae y Polyplacidae. Posiblemente esta relación monofilética, se apoya en la ausencia de ojos o punto ocular pues los taxa antes mencionados carecen de ojos.

La ausencia de ojos compuestos en 8 de las 15 familias de piojos chupadores registradas, ha sido poca estudiada. De acuerdo con nuestras observaciones consideramos que posiblemente el ancestro común de los taxa terminales de piojos chupadores tenía ojos compuestos, carácter que se perdió secundariamente en la evolución de los piojos chupadores que invaden hospederos pequeños como lo son los roedores.

Piojos chupadores pequeños (0.5mm – 0.89mm)

Clado Enderleinellidae:

E. deppei, E. microsciuri y E. hondurensis

Nuestros resultados indican que el clado Enderleinellidae, representado por tres especies (*E. deppei, E. microsciuri, E. hondurensis*) es el más evolucionado de los tres clados analizados Enderleinellidae, Hoplopleuridae y Polyplacidae. Además, sugieren que *Enderleinellus hondurensis* es la taxa hermana de las dos especies restantes del clado en todos los árboles generados (100,MR, Fig 16).

La relación monofilética de este clado es apoyada posiblemente por seis apomorfias: tamaño pequeño (menor de 0.9mm), haustellum en posición subterminal, presencia de placa torácica esternal sobre segundo el segmento

abdominal, reducción en el número de paraterguitos (menos de 5 pares), reducción en el número de espiráculos (menos de 5 pares) y endómero en la genitalia del macho

Posiblemente estas apomorfías han permitido maximizar su modo de vida sobre la superficie de sus ardillas hospederos. Así como, también les ha concedido alcanzar un alto grado de especificidad, ya que estas especies de piojos chupadores generalmente son monoxenas, es decir una especie de piojo chupador asociada a una sola especie de sciurido

Es importante señalar que, Stojanovich (1945), utilizó la posición del haustellum para describir la cabeza de cuatro especies de piojos chupadores, indicando que en la mayoría de las especies de piojos chupadores, el haustellum sobresale más allá del límite de la pared esclerotizada del labrum, mientras que en algunas especies está oculto dorsalmente por la pared externa del cuerpo, Esta condición podemos observarla en las tres especies de piojos chupadores del género *Enderleinellus*, ectoparásitos de las ardillas (Sciurinae)

Kim y Ludwig (1978a) argumentan que la reducción en número, tanto de paraterguitos como la de los espiráculos son caracteres apomórficos en Anoplura

La genitalia del macho de estos piojos chupadores (del grupo *Enderleinellus-longiceps*), poseen una estructura denominada endómere que varía morfológicamente entre las mismas, sin embargo su función es poco conocida (Kim, 1966)

Además, la relación monofilética de este clado cuyos taxa solo parasitan roedores de la subfamilia Sciurinae, tribu Sciurini, concuerda ampliamente con la filogenia del hospedero ((*S granatensis*, *M alfarí*), *S variegatoides*) reportada por Villalobos y Cervantes-Reza, 2007 y que revisaremos posteriormente en el análisis de reconciliación

Piojos chupadores medianos (0.9mm – 2.9mm)

Nuestros resultados apoyan la relación monofilética del clado Hoplopleuridae y Polyplacidae, posiblemente esta relación esté apoyada por dos sinapomorfías piojos chupadores de tamaño mediano y primer par de patas más cortas que el segundo par de patas. Estos resultados concuerdan con los establecidos por Kim y Ludwig (1978a), y recientemente por el análisis de filogenia molecular (Barker *et al* , 2003)

Clado Hoplopleuridae

El análisis filogenético para el clado Hoplopleuridae (*Pterophthirus audax*, *Hoplopleura nesoryzomydi*, *H oryzomydis*, *H hirsuta*, *H sciuricola*, *H similis*, MR, 100, Fig 15), cuyos piojos parasitan roedores tanto de la subfamilia Sciurinae como Eumysopinae y Sigmodontinae, apoyada ampliamente la relación de taxa hermanas entre *Hoplopleura nesoryzomydis* y *H oryzomydis* (MR, 100). Al mismo tiempo que apoya moderadamente la relación de *Pterophthirus audax* como taxa hermana entre *Hoplopleura nesoryzomydis* y *H oryzomydis* (MR,67)

Pterophthirus audax*, *Hoplopleura nesoryzomydis* y *H. oryzomydis

Nuestro análisis sugiere que la relación monofilética del clado compuesto por *Pterophthirus audax*, *Hoplopleura nesoryzomydis* y *H. oryzomydis* se apoya en dos sinapomorfias la placa torácica con un proceso en el borde posterior y el apodema basal (genitalia del macho) tan largo como ancho

Solo encontramos un carácter, margen inferior del paraterguito del tercer segmento abdominal bilobulado, como carácter apomórfico que potencialmente respalda la relación de taxa hermanas entre *Hoplopleura nesoryzomydis* y *H. oryzomydis*. Es importante señalar que el hecho de que estos piojos chupadores se hospedan sobre especies de roedores que muestran una rápida tasa de especiación (Springer *et al* , 2003)

Nuestro análisis no resuelve la relación filogenética entre, *H. hirsuta*, *H. sciuricola*, *H. similis* observándose en esta sección del árbol tres politomias, Fig 15). Por lo que se sugiere entonces dos posibles soluciones por cada politomia en el clado Hoplopleuridae

- 1- *H. hirsuta* como taxa hermana del clado formado por *H. nesoryzomydis*, *H. oryzomydis* y *P. audax* expresado de la siguiente forma
(((*H. Nesoryzomydis*, *H. oryzomydis*), *P. audax*), *H. hirsuta*),
- 2- *H. sciuricola* como taxa hermana del clado formado por *H. nesorysomydis*, *H. oryzomydis* y *P. audax* expresado de la siguiente forma
((*H. nesoryzomydis*, *H. oryzomydis*), *P. audax*), *H. sciuricola*),
- 3- *H. similis* como taxa hermana del clado formado por *H. nesoryzomydis*, *H. oryzomydis* y *P. audax* expresado de la siguiente forma
(((*H. nesoryzomydis*, *H. oryzomydis*), *P. audax*), *H. similis*),
- 4- *H. hirsuta* como taxa hermana de *H. sciuricola* enunciado así: (*H. hirsuta*, *H. sciuricola*),

- 5- *H sciuricola* como taxa hermana de *H similis* indicado así (*H sciuricola*, *H similis*),
- 6- *H hirsuta* como taxa hermana de *H similis* expresado así (*H hirsuta*, *H similis*)

Clado Polyplacidae

Nuestro análisis además apoya la relación monofilética del clado Polyplacidae (*Fahrenholzia fairchildi*, *Fahrenholzia ferrisi*, *Fahrenholzia hertigi*, *Polyplax auricularis*, *Polyplax spinulosa* y *Neohaematopinus semifasciatus*, MR, 100, Fig 16) Estos piojos son ectoparásitos de roedores de la subfamilia Heteromyinae, Neotominae, Murinae y Sciurinae

Este análisis resuelve ampliamente la relación de taxa hermanas entre *Polyplax auricularis* y *Polyplax spinulosa* (MR, 100) Sin embargo el análisis resuelve moderadamente el clado del género *Fahrenholzia* (MR, 56), donde se indica a *Fahrenholzia fairchildi* como taxa hermana de *F ferrisi* y *F hertigi*, expresado de la siguiente manera ((*F ferrisi*, *F hertigi*), *F fairchildi*)

Fahrenholzia hertigi*, *F. ferrisi* y *F. fairchildi

Nuestros análisis sugieren que la monofilia de este clado posiblemente este respaldada por la apomorfía representada por los paraterguitos divididos en margen dorsal y ventral del segundo segmento abdominal. La relación de taxa hermana entre *Fahrenholzia hertigi* y *F ferrisi* quienes parasitan el mismo

tipo de hospedero, *Heteromys desmarestianus*, queda inconclusa a pesar de que ambas especies son morfológicamente distintas

Light y Hafner (2007a), reportaron igualmente, el clado constituido por las tres taxa antes mencionados, pero consideran como taxa hermanas a *F. hertigi* y *F. fairchildi* y no resuelven la relación de *F. ferrisi*

La incongruencia entre los datos morfológicos y moleculares aquí expuesta posiblemente responda a que los caracteres morfológicos externos están frecuentemente relacionados a las adaptaciones de vida parasitaria. Además, las estructuras genitales se consideran altamente complicadas, y son poco susceptibles a cambios por fuerzas de selección del ambiente (Yoshizawa y Johnson, 2006)

Polyplax auricularis* y *P. spinulosa

Nuestros resultados sugieren que la relación de taxa hermana entre *Polyplax auricularis* y *P. spinulosa* posiblemente esté apoyada en una sinapomorfía: presencia del primer segmento antenal muy alargado. Cabe destacar el hecho de que estas taxa parasitan especies de roedores muroideos (*Reithrodontomys creper* y *Rattus rattus*), lo que indirectamente apoya la relación entre estos piojos.

Neohaematopinus semifasciatus

De acuerdo con nuestros resultados podemos considerar a *N. semifasciatus* como el taxón basal del clado Polyplacidae. Estos piojos chupadores parasitan ardillas del género *Sciurus* quienes a la vez se han reportado como taxón basal en la relación monofilética de roedores (Steppan *et al*, 2004, Weksler, 2006,

2003, Villalobos y Cervantes-Reza, 2007), posición que apoya indirectamente nuestros resultados

3.2 Filogenia de Rodentia

La figura 17 muestra la relación monofilética de cuatro clados de roedores hospederos de Anoplura (((Múridos, Heteromidos), Echimidos), Sciuridos) que se infirió a partir de arboles publicados por Adkins *et al* , 2003, Stepan *et al* , 2004, Weksler, 2006, 2003, Villalobos y Cervantes-Reza, 2007.

Dichas especies posiblemente están relacionadas de la siguiente manera

(((R_rattus,(Re_creper,(Sigmodon,(Z_brevicauda,((O_alfaroi,O_talamancae), (Oi_fulvescens,(S_alfari,M_caliginosus)))))),(L_adspersus,H_desmarestranus)), (Proechimys,Hoplomys)),((Sc_granatensis,M_alfari),Sc_variegatoides))

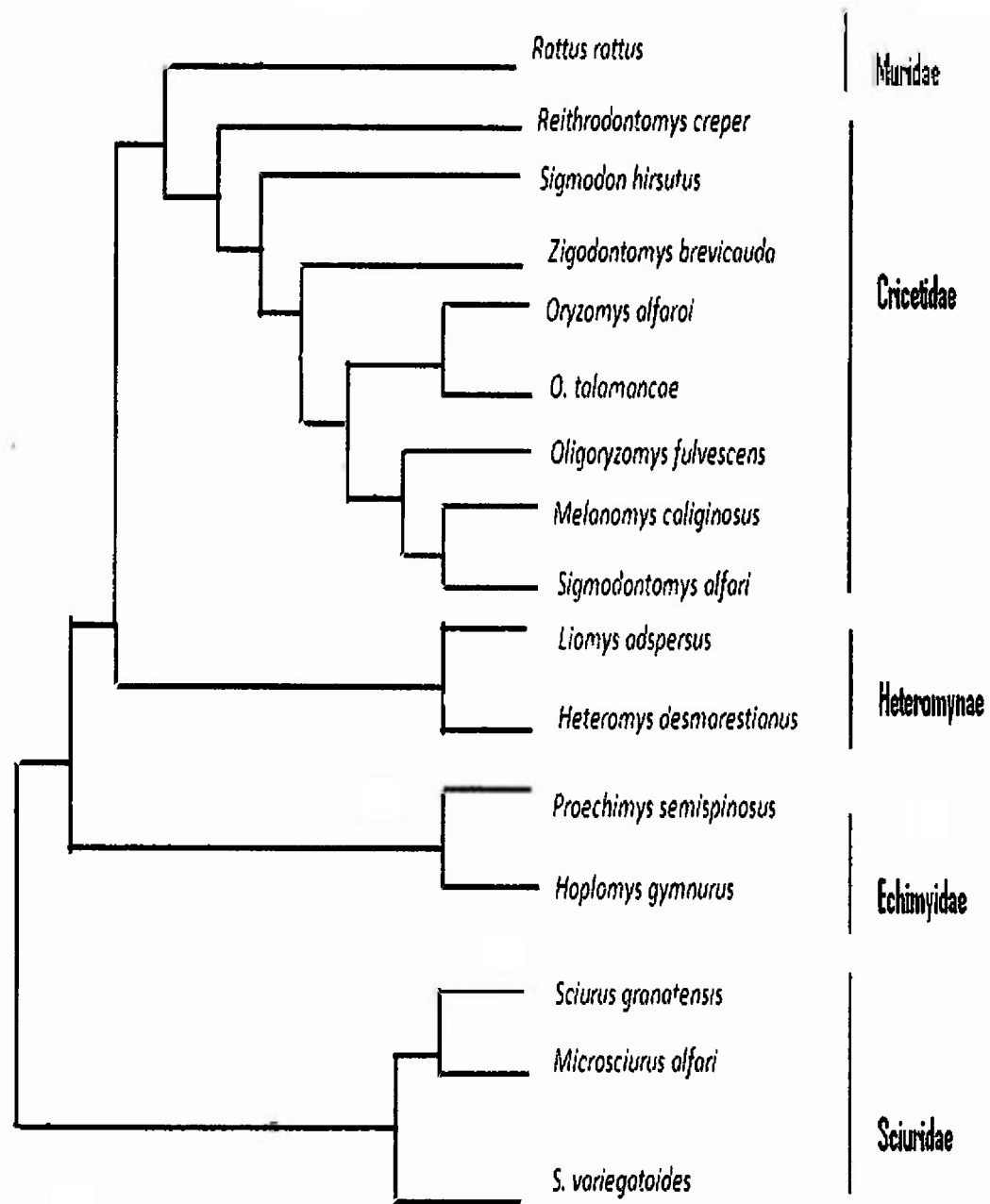


Figura 17. Árbol filogenético de 16 especies de roedores hospederos de piojos chupadores reportados para Panamá. Light, J (2008).

3.3. Análisis de Reconciliación

Una vez inferida la relación filogenética de las 15 especies de piojos chupadores que forman parte de este estudio, se efectuó a cada uno de los árboles generados un análisis de reconciliación a partir de las tres politomías del clado Hoplopleuridae Ver Cuadro 5

Cuadro 5. Análisis de reconciliación donde se compara árbol de hospedero frente al árbol del parásito

Comparación 1

Árbol del hospedero

(((((R_rattus,(Re_creper,(Sigmodon,(Z_brevicauda,((O_alfaroi,O_talamancae),(O_fulvescens,(S_alfari,M_caliginosus)))))),(L_adpersus,H_desmarestianus)),(Proechimys,Hoplomys)),((Sc_granatensis,M_alfari),Sc_variegatoides)),

Árbol del Parásito

((((E_deppei,E_microsciuri),E_hondurensis),(((H_nesorysomys,H_oryzomydis),P_audax),H_hirsuta),(((F_ferrisi,F_hertigi),F_fairchildi),(P_auricularis,P_spinulosa)),N_semifasciatus))),

Comparación 2

Árbol del hospedero

(((((R_rattus,(Re_creper,(Z_brevicauda,((O_alfaroi,O_talamancae),(O_fulvescens,(S_alfari,M_caliginosus)))))),(L_adpersus,H_desmarestianus)),(Proechimys,Hoplomys)),((Sc_granatensis,M_alfari),Sc_variegatoides)),

Árbol del Parásito

((((E_deppei,E_microsciuri),E_hondurensis),(((H_nesorysomys,H_oryzomydis),P_audax),H_sciuricola),(((F_ferrisi,F_hertigi),F_fairchildi),(P_auricularis,P_spinulosa)),N_semifasciatus))),

Comparación 3**Árbol del hospedero**

((((R_rattus,(Re_creper,(Z_brevicauda,((O_alfaroi,O_talamancae),(Ol_fulvescens,(S_alfari,M_caliginosus)))))),(L_adspersus,H_desmarestianus)),(Proechimys,Hoplomys)),((Sc_granatensis,M_alfari),Sc_variegatoides)),

Árbol del Parásito

((E_deppei,E_microsciuri),E_hondurensis),(((H_nesorysomys,H_oryzomydis),P_audax),H_similis),(((F_ferrisi,F_hertigi),F_fairchildi),(P_auricularis,P_spinulosa)),N_semifasciatus)),

Comparación 4**Árbol del hospedero**

((R_rattus,(Re_creper,Sigmodon)),(L_adspersus,H_desmarestianus)),((Sc_granatensis,M_alfari),Sc_variegatoides)),

Árbol del Parásito

((E_deppei,E_microsciuri),E_hondurensis),((H_hirsuta,H_sciuricola),(((F_ferrisi,F_hertigi),F_fairchildi),(P_auricularis,P_spinulosa)),N_semifasciatus)));

Comparación 5**Árbol del hospedero**

((R_rattus,(Re_creper,(Sigmodon,(O_talamancae,Ol_fulvescens))))),(L_adspersus,H_desmarestianus)),((Sc_granatensis,M_alfari),Sc_variegatoides)),

Árbol del Parásito

((E_deppei,E_microsciuri),E_hondurensis),((H_hirsuta,H_similis),(((F_ferrisi,F_hertigi),F_fairchildi),(P_auricularis,P_spinulosa)),N_semifasciatus))),□

Comparación 6**Árbol del hospedero**

((R_rattus,(Re_creper,(O_talamancae,Ol_fulvescens))),(L_adspersus,H_desmarestianus)),((Sc_granatensis,M_alfari),Sc_variegatoides)),

Árbol del hospedero

((E_deppei,E_microsciuri),E_hondurensis),((H_sciuricola,H_similis),(((F_ferrisi,F_hertigi),F_fairchildi),(P_auricularis,P_spinulosa)),N_semifasciatus))),

El análisis de reconciliación sugiere cuatro posibles explicaciones a la distribución de los piojos chupadores sobre sus roedores hospederos (cuadro 6), todas con igual significancia $p < 0.01$. En cada explicación, el algoritmo TreeMap 2.0b detecto eventos significativos de coespeciación (12-16), así como eventos de cambios de hospedero (2-3), duplicación del parásito (6-10) para todas las posibles soluciones o reconstrucciones ($p < 0.01$; Fig.118-23).

Cuadro 6. Tabla de Reconstrucción. TreeMap 2.0b.

Comparación	Coespeciación	Duplicación	Sorting eventos	Cambio de hospedero	Costo	Significancia
Solución 1-A	16	8	4	3	15	$P < 0.01$
Solución 1-B	16	8	4	3	15	$P < 0.01^*$
Solución 1-C	16	8	4	3	15	$P < 0.01$
Solución 2-A	16	8	4	3	15	$P < 0.01$
Solución 2-B	16	8	4	3	15	$P < 0.01^*$
Solución 2-C	16	8	4	3	15	$P < 0.01$
Solución 3-A	16	8	4	3	18	$P < 0.01$
Solución 3-B	16	8	4	3	18	$P < 0.01^*$
Solución 3-C	16	8	4	3	18	$P < 0.01$
Solución 4-A	12	8	4	2	14	$P < 0.01$
Solución 4-B	12	8	4	2	14	$P = 0.01^*$
Solución 4-C	12	8	4	2	14	$P = 0.01$
Solución 5-A	14	6	4	2	12	$P < 0.01^*$
Solución 5-B	10	10	1	4	15	$P < 0.01$
Solución 5-C	10	10	1	4	15	$P < 0.01$
Solución 6-A	12	8	4	2	14	$P = 0.02$
Solución 6-B	12	8	4	2	14	$P < 0.01$
Solución 6-C	12	8	1	3	12	$P < 0.01^*$

Las columnas muestran el número de cada tipo de evento necesario para reconciliar el árbol del hospedero con respecto al árbol del parásito, con su respectivo costo. Además cada posible explicación de la distribución de los piojos chupadores se expone con colores distintos.

La primera de estas explicaciones, que envuelve las tres primeras comparaciones (cuadro 6, solución 1A - 3C), la hemos considerado como la solución óptima pues contiene el mayor número de eventos de coespeciación (16) a menor costo. Dicha solución además contempla 8 eventos de Duplicación, 4 "Sorting event" y 3 eventos de Cambio de Hospedero a un costo de 15 y $p < 0.01$

Con respecto a la segunda explicación, comparación 4 (solución 4A - 4C), TreeMap 2.0b propone los siguientes escenarios evolutivos: 12 eventos de coespeciación, 8 eventos de Duplicación, 4 "Sorting event" y 2 eventos de Cambio de Hospedero a un costo de 14 y $p < 0.01$ (cuadro 5)

La tercera y cuarta explicación, comparación 5 y 6 (Solución 5A - 6C), TreeMap 2.0b propone los siguientes escenarios evolutivos: 12-14 eventos de coespeciación, 6-8 eventos de Duplicación, de 1-4 "Sorting event" y 2-3 eventos de Cambio de Hospedero con un costo de 12 y $p < 0.01$ (cuadro 5)

3.3.1. Patrón de Coespeciación

TreeMap 2.0b, detectó en todos los análisis de reconciliación eventos significativos de coespeciación ($p < 0.01$), sugiriendo en todas las reconstrucciones un evento de coespeciación entre *Sciurus vanegatoides* y *Enderleinellus hondurensis*, *Sciurus granatensis* y *Enderleinellus depperi*; *Microsciurus alfaroi* y *Enderleinellus microsciuri*, *Liomys adspersus* y *Fahrenholzia fairchildi*, *Rattus rattus* y *Polyplax spinulosa* (Fig18-19). La congruencia observada entre piojos chupadores del género *Enderleinellus* y sus roedores

hospederos posiblemente estén relacionados con los siguientes factores ecológicos observados entre los sciuridos sus patrones altitudinales, hábitat y etología. Así por ejemplo, *Sciurus variegatoides* está ampliamente distribuida desde el sur de Méjico hasta el centro de Panamá, desde tierras bajas hasta los 1800 m s n m, con preferencia de bosques secos y/o áreas abiertas (Villalobos y Cervantes-Reza 2007, Reed *et al* , 2004, Ver Reid (1999 o 2009) Guías de mamíferos de Centro America) Ver anexo

Microsciurus alfari y *S granatensis* son territoriales y habitan principalmente bosques húmedos, sin embargo, *M alfari* es comunmente encontrada en tierras bajas, desde Nicaragua, Costa Rica y Panamá; mientras que *S granatensis* tiene preferencia por bosques húmedos desde tierras bajas hasta tierras altas (hasta 3200m s n m) desde el norte de Costa Rica, Panamá hasta Ecuador, norte de Venezuela, Trinidad y Tobago (Villalobos y Cervantes-Reza 2007, Reed *et al* , 2004)

Este Patrón de Coespeciación o Codivergencia encontrado entre los piojos chupadores del género *Enderleinellus* y sus roedores hospederos (*Sciuridos*) concuerda con las hipótesis de Asociación establecidas por Fahrenholz, Manter y Szidant (Brooks, 1979, Greg, 1992), por lo que pensamos que la historia filogenética de *Enderleinellus* es un espejo de la historia filogenética de sus sciuridos hospederos, situación que nos lleva a especular que a medida que sus sciuridos hospederos adquieran nuevas sinapomorfias las mismas conducirán a la divergencia de las especie parásito (Anoplura. *Enderleinellus*)

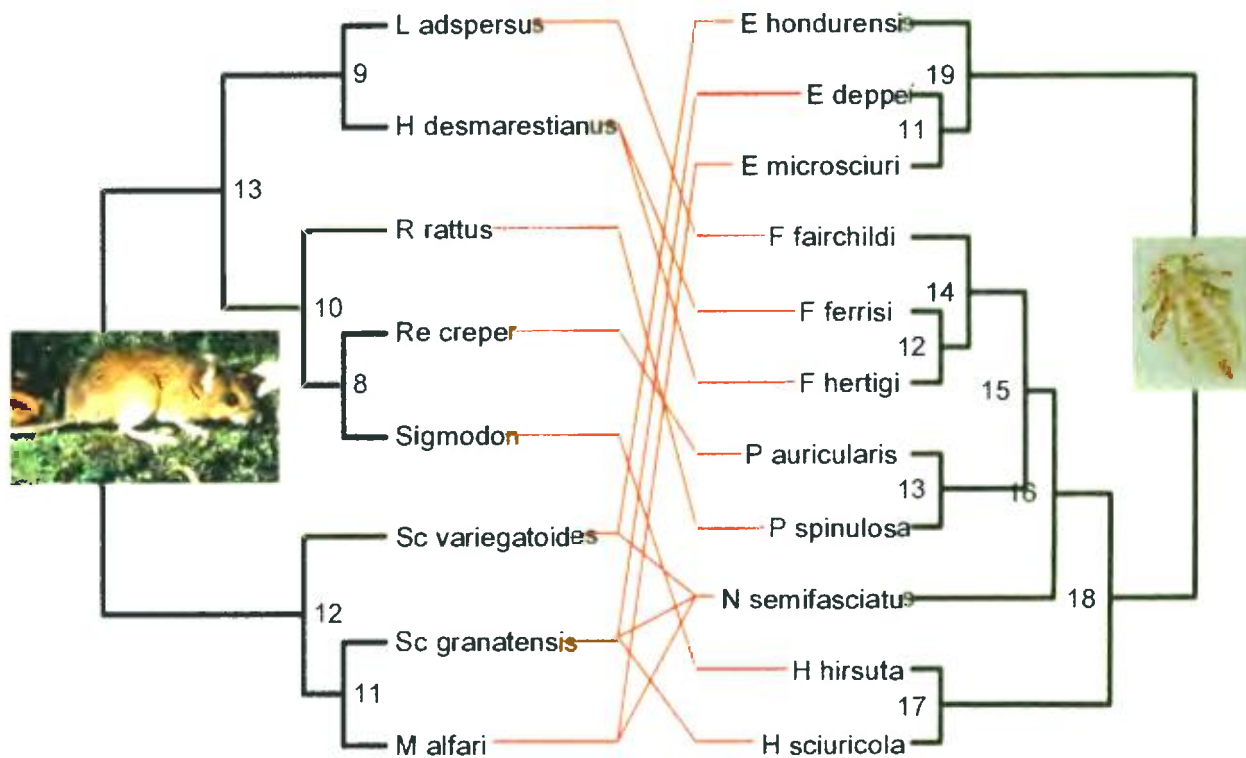


Figura 18. Resultado de Analisis de Reconciliación. TreeMap 2.0b.Tanglegram (4) de roedores y sus piojos chupadores ectoparasitos. Las líneas entre las taxa indican la asociacion parásito-hospedero.

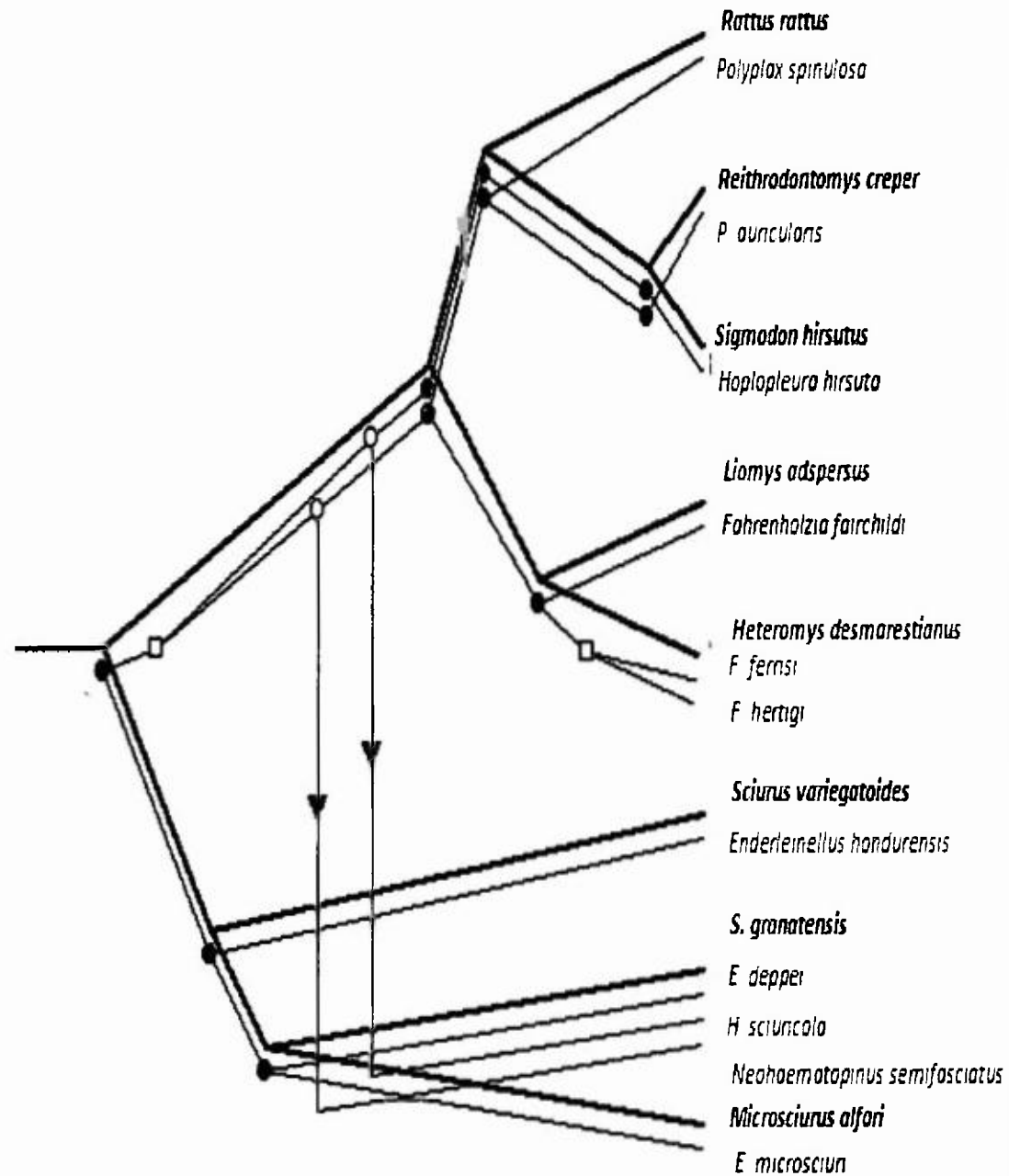


Figura 19 Resultado de Analisis de Reconsiliación. TreeMap 2.0b. Arbol de Reconstrucción 4. La línea gruesa representa la filogenia del hospedero, mientras que la línea delgada representa la filogenia del parásito. Los círculos negros representan eventos de coespeciación, los recuadros representan eventos de duplicación, los círculos rojos sorting event y las flechas negras cambio de hospedero.

3.3.2. Patrón de Duplicación

TreeMap 2 0b, detectó en todos los análisis de reconciliación eventos significativos de duplicación ($p < 0.01$), sugiriendo en todas las reconstrucciones un evento reciente de duplicación que dio origen posiblemente a las taxa hermanas *Fahrenheitia ferrisi* y *F. hertigi* (Figura 18, 19, 20)

Tal vez, la tasa de especiación del clado conformado por *F. ferrisi* y *F. hertigi* sea más rápida que la de su hospedero *H. desmarestianus* ya que estas dos especies del género *Fahrenheitia* son genética y morfológicamente distinta (Light y Hafner, 2007a). Posiblemente este patrón de coevolución (duplicación) corresponde al modelo de especiación sinospitálica descrito por Eichler (1966) y sugerido por Kim (1985) como el modelo de especiación para las taxa Linognathidae y Polyplocidae.

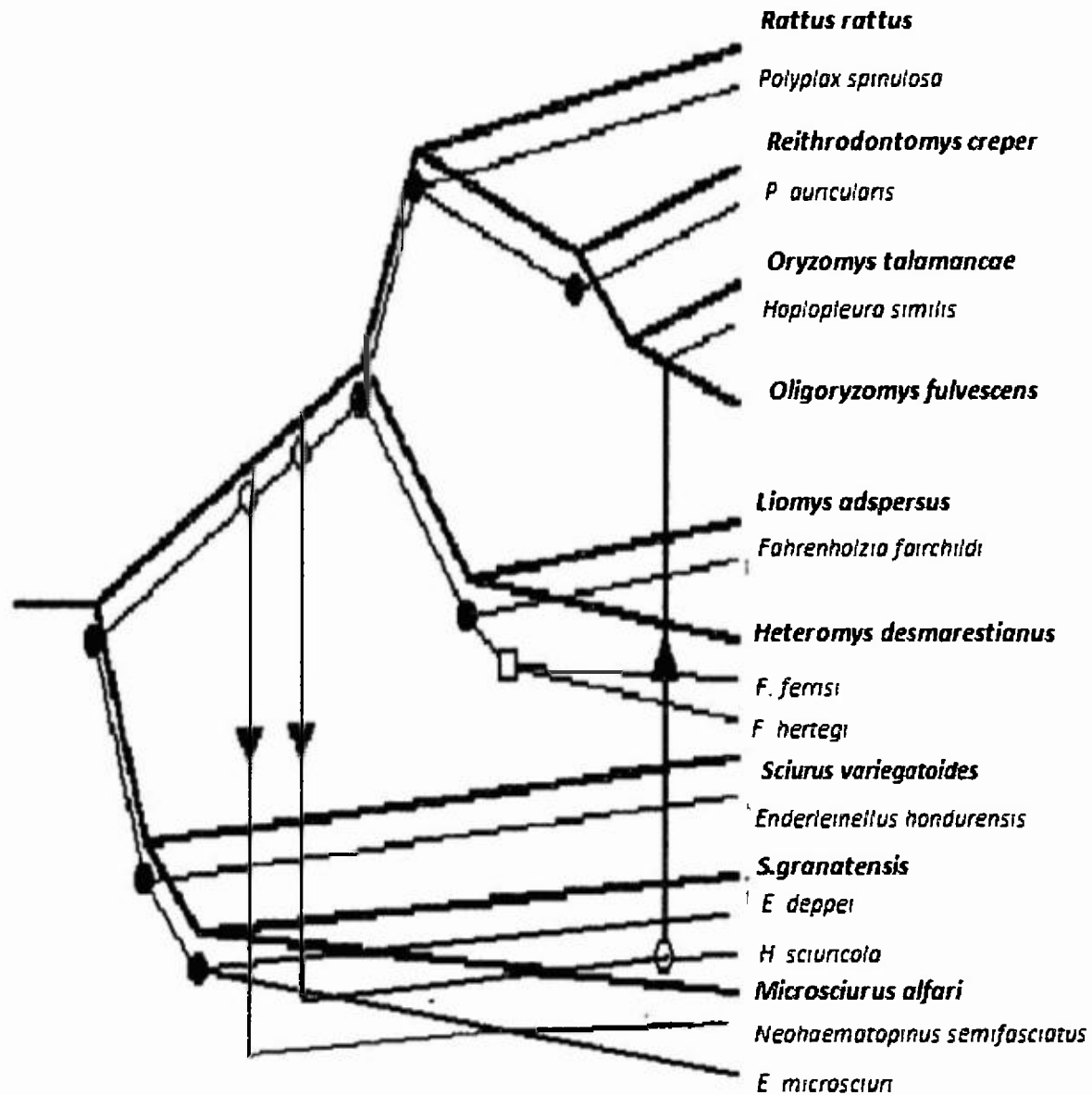


Figura 20. Resultado de Analisis de Reconsiliación. TreeMap 2.0b. Arbol de Reconstrucción 6. La línea gruesa representa la filogenia del hospedero, mientras que la línea delgada representa la filogenia del parásito. Los círculos negros representan eventos de coespeciación, los recuadros representan eventos de duplicación, los círculos rojos sorting event y las flechas negras cambio de hospedero.

3.3.3. Patrón de “Sorting event”.

TreeMap 2.0b, muestra en todas sus reconstrucciones un reciente “sorting event” del taxón *Polyplax auricularis* precedida por un evento de coespeciación en el ancestro reciente del taxón *Polyplax* (figura 18, 19, 20, 21). Quizas este patrón de *Sorting event* se puede explicar en este estudio como la incapacidad del parásito para colonizar un nuevo hospedero.

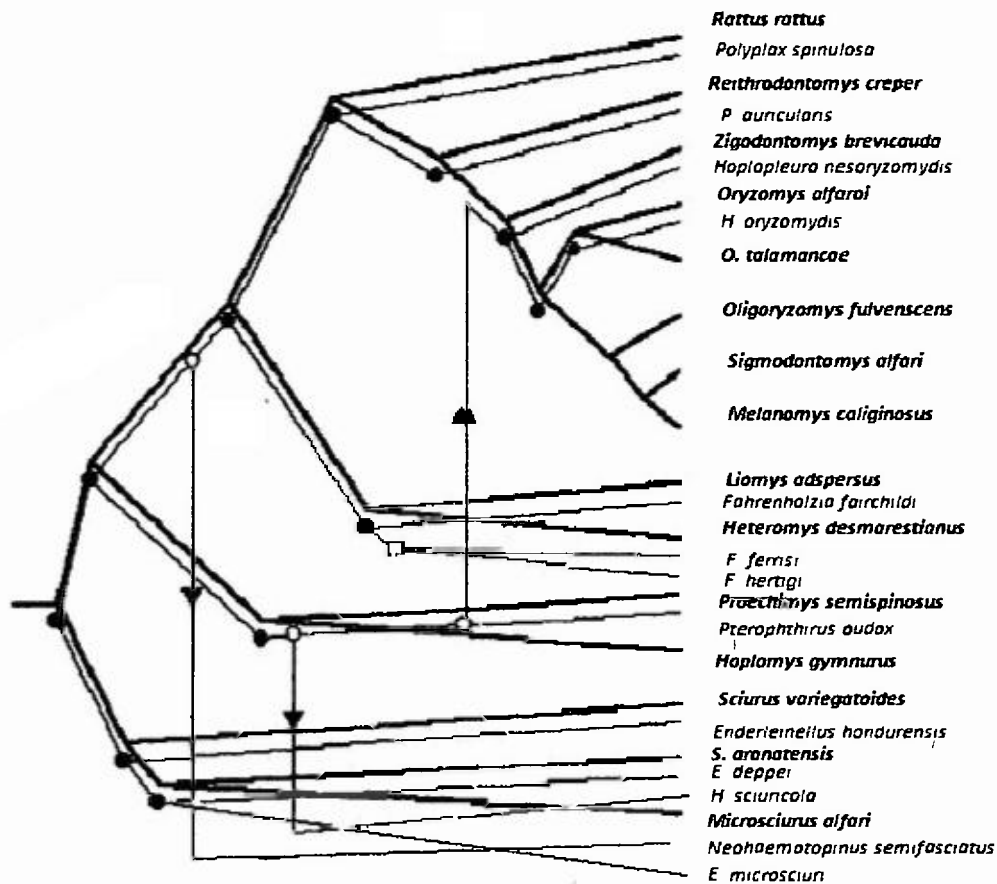


Figura 21 Resultado de Analisis de Reconsiliación. TreeMap 2 0b Arbol de Reconstrucción 2. La línea gruesa representa la filogenia del hospedero, mientras que la línea delgada representa la filogenia del parásito. Los círculos negros representan eventos de coespeciación, los recuadros representan eventos de duplicación, los círculos rojos *sorting event* y las flechas negras cambio de hospedero.

3.3.4. Patrón de cambio de hospedero

TreeMap 2 0b, propone tres escenarios para explicar la relación entre piojos chupadores y sus mamíferos hospederos. En un primer escenario propone que los piojos chupadores (*Anoplura N semisfaciatus*) cambiaron de hospedero del ancestro de los muroideos (ratas y ratones del viejo/nuevo mundo) hacia los sciuridos (Figura 18, 19, 20, 21, 22)

Un segundo escenario, TreeMap 2 0b propone dos eventos de cambios de hospederos ancestrales, que incluye al taxón *N semisfaciatus* y *Hoplopleura sciuricola* hacia sciuridos (Figura 18, 19, 20, 21).

Un tercer escenario, TreeMap 2 0b propone tres eventos de cambios de hospedero, un cambio de hospedero ancestral por miembros del taxón *Neohaematopinus* y dos cambios de hospederos recientes, *H oryzomydis* y *H nesoryzomydis* (Figura 21, 22, 23)

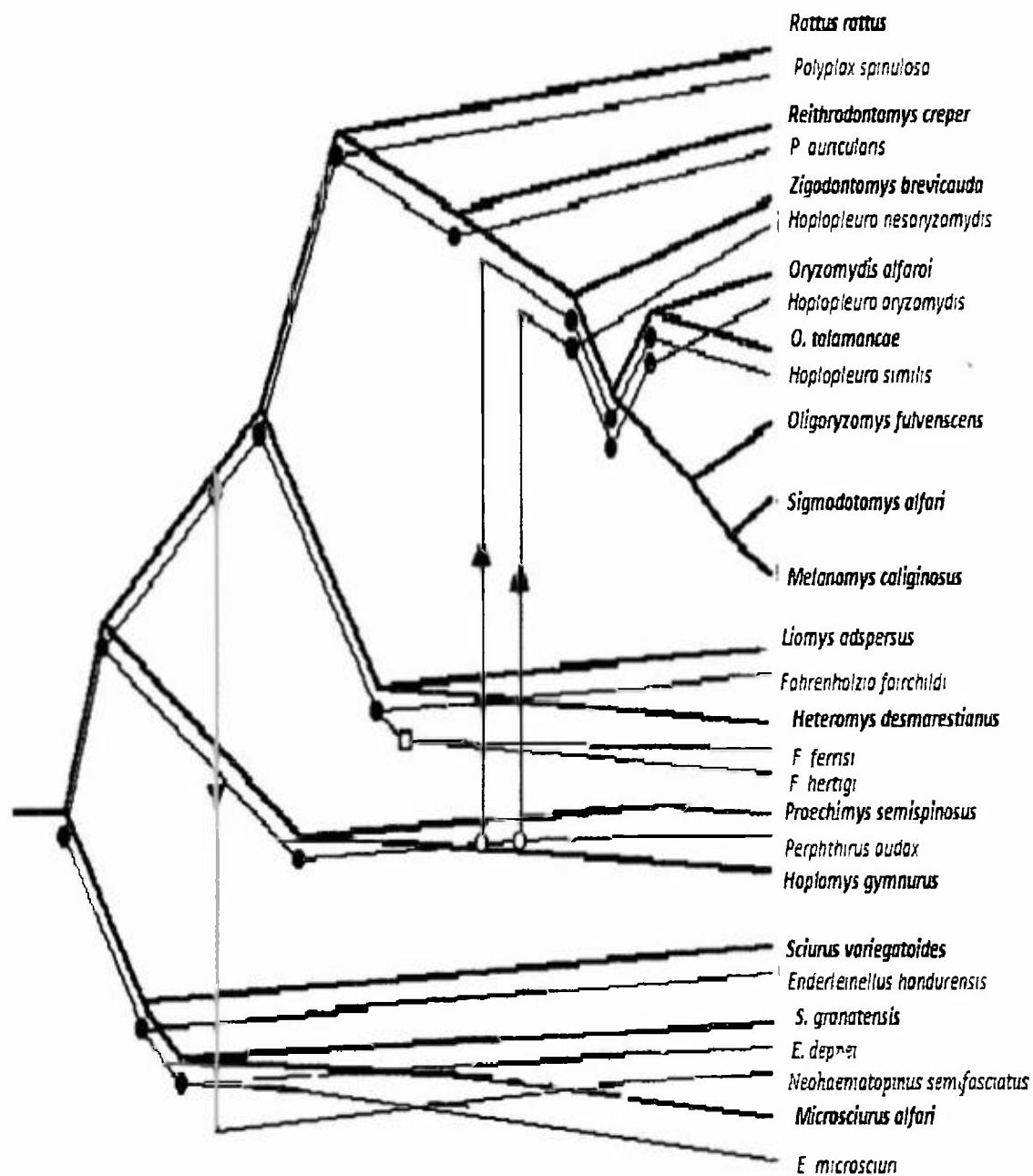


Figura 22. Resultado de Analisis de Reconciliación. TreeMap 2.0b. Arbol de Reconstrucción 3

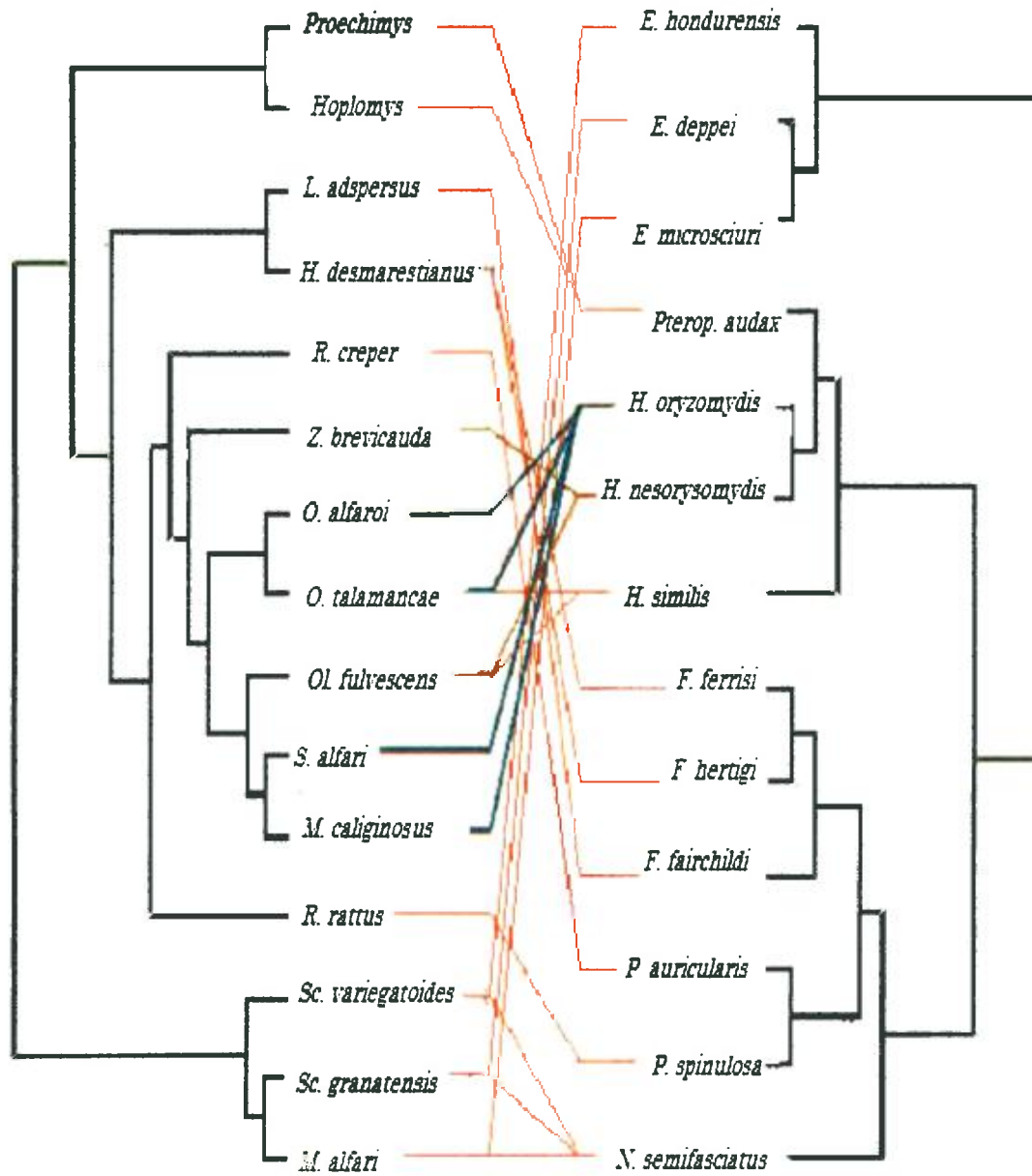


Figura 23. Resultado de Analisis de Reconciliación. TreeMap 2.0b.Tanglegram (3) de Roedores y sus piojos chupadores ectoparasitos. Las líneas entre las taxa indican la asociacion parásito-hospedero

Nuestros resultados sugieren que *Hoplopleura similis*, posiblemente ha expandido su rango de hospedero (*O. talamancae*) para colonizar *Oligoryzomys fulvescens*. Además, apunta a que *Hoplopleura nesoryzomydis* ha expandido su rango de distribución de *Z. brevicauda* para colonizar a *Oligoryzomys fulvescens*, mientras que *Hoplopleura oryzomydis* posiblemente tiene una incapacidad para especiar, ampliando su rango de distribución entre diferentes cricétidos de la tribu Sigmodontini *O. alfaroi*, *O. talamancae*, *O. fulvescens* y *M. caliginosus*.

Pensamos que este evento coevolutivo se sustenta en que los ratones del nuevo mundo correspondientes a la tribu Sigmodontini constituyen un clado con una rápida tasa de especiación (Adkins *et al* , 2001, Stepan *et al* , 2004)

Bajo este escenario, una rápida especiación permite que aún estos roedores compartan un conjunto de atributos biológicos propios (nocturnos, dietas alimenticias semejantes y su distribución geográfica) que posiblemente permitan una transferencia horizontal del clado *Hoplopleura* hacia sus roedores hospederos.

CONCLUSIONES

Culminada esta investigación, nuestros resultados agregan las siguientes nuevas conclusiones para la ciencia

- La relación monofilética de los tres clados de Anoplura estudiados es la siguiente ((Hoplopleuridae, Polyplacidae), Enderleinellidae).
- El clado Enderleinellidae representado por tres especies ((*E deppei*, *E microsciuri*) *E hondurensis*) es el más evolucionado de los tres clados analizados
- El clado Enderleinellidae es la taxa hermana de Hoplopleuridae y Polyplacidae
- La relación monofilética del clado Hoplopeluridae, representado por 6 especies, aún no está resuelta
- *Neohaematopinus semifasciatus* posiblemente es el taxón basal del clado Polyplacidae representado en este estudio por seis especies
- El patrón de coevolución entre las especies de piojos chupadores (Anoplura Enderleinellidae) y sus roedores hospederos (Rodentia Scuridae) estudiados es el de coespeciación
- *H nesoryzomydis* ha expandido su rango de distribución de *Z brevicauda* para colonizar a *Oligoryzomys fulvescens*
- *Hoplopleura oryzomydis* ha expandido su rango de distribución entre diferentes especies de la tribu Sigmodontini. *O alfaroi*, *O talamancae*, *OI fulvescens* y *M caliginosus*

RECOMENDACIONES

- El patrón de coevolución entre *N semifasciatus* (Anoplura Polyplucidae) y sus hospederos roedores (Rodentia Scuridae) es el de cambio de hospedero
- Posiblemente *N semifasciatus* hizo un cambio de hospedero ancestral de muridos a sciuridos
- La tasa de especiación de las taxa hermanas *Fahrenholzia ferrisi* y *F hertigi* es más rápida que la de su roedor hospedero (*H desmarestianus*)
- El patrón de coevolución entre las taxa hermanas *Fahrenholzia ferrisi* y *F hertigi* es el de duplicación
- Algunas combinaciones entre los patrones de coevolución: Coespeciación, cambio de hospedero, duplicación y *sorting event* han contribuido a la alta especificidad de los piojos chupadores sobre sus hospederos roedores

En atención a los resultados producto de esta investigación nosotros recomendamos:

- Realizar estudios biogeográficos que puedan explicar los patrones de coevolución entre los piojos chupadores (Phthiraptera Anoplura) y sus roedores hospederos
- Actualizar los registros sobre la biodiversidad de piojos chupadores y sus hospederos roedores en Panamá
- Desarrollar estudios basados en filogenia molecular, para tratar de resolver la relación entre las especies que constituyen el clado Hoplopluridae en el actual estudio
- Utilizar otros caracteres morfológicos mediante el empleo del microscopio electrónico en estudios filogenéticos de piojos chupadores

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adkins, R M, E Gelke, D Rowe and R Honeycutt 2001 Molecular Phylogeny and Divergence Time Estimates For Major Rodent Groups Evidence from Multiple Genes **Molecular Biology and Evolution** 18(5) 777-791

Adkins, R.M, A H Walton and R L Honeycutt 2003 Higher-level Systematics of Rodents and divergence time estimates on two Congruent Nuclear Genes **Molecular Phylogenetics and Evolution** 26 409-420

ANAM 2006 Taller de Validación de la Lista de Especies de Vertebrados de Panamá

Balbuena, J A and J A Raga 1994 Intestinal Helminths as Indicators of Segregation and Social Structure of Pods of Long-Finned Pilot Whales (*Globicephala melas*) off the Faeroe Islands **Canadian Journal of Zoology** 72 443- 448

Banks, J C; R L Palma y A M Paterson 2006 Cophylogenetic Relationships between Penguins and their Chewing Lice **Journal of Evolutionary Biology** 19.156-166

Barker, S. C, M F Whiting, K. P Johnson y A Murrell. 2003 Phylogeny of the Lice (Insecta Phthiraptera) inferred from Small Subunit rRNA. **Zoological Scripta** 32 407-414

Benton, M J; R Hitchin y M A Wills 1999 Assessing congruence between cladistic and stratigraphic data **Systematic Biology**, 48. 581-596

Benton, M J y G W Storrs, 1994 Testing the quality of the fossil record paleontological knowledge is improving **Geology**, 22 111-114

Borror, D; Ch. Triplehorn y N Johnson 2005 Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects 7ed Thomson Brooks/Cole Australia

Brandt, J 1855 Beitrage Zur Nahern Kenntniss Der Säugethiere Russlands. **Mem. Acad. Imp. St. Peterbuors Ser.** 69 1-69

Brooks, D R, V Leon Reggon y G Perez- Ponce de Leon 2001 Los Parásitos y la Biodiversidad Pp 245-289 En Hernández, H, A N García, F A Álvarez y M Ulloa (eds) **Enfoques Contemporáneos para el Estudio de la Biodiversidad** Instituto de Biología UNAM, Méjico

Brooks, D.R y D A McLennan 1991 Phylogeny, Ecology and Behavior: A Research Program in Comparative Biology University of Chicago Press, Chicago, 434p

Brooks, D R 1988 Macroevolutionary Comparison of Host and Parasite Phylogenies **Annual Review of Ecology and Systematics** 19 235-259

Brooks, D R 1985 Historical Ecology A new Approach to Studying the Evolution of Ecological Associations **Ann Mo Bot Gard** 72 660-680

Brooks, D R 1979 Testing The Context and Extent of Host-Parasite Convolution **Systematic Zoology** 28 299-307

Charleston, M A y R D M Page 2002 Tree Map (v2.0) Applications for Apple Macintosh University of Oxford Oxford, U K

Clayton, D H y D M Drown 2001 Critical Evaluation of Five Methods for Quantifying Chewing Lice (Insecta, Phthiraptera) **Journal of Parasitology** 87 1291-1300

Clayton, D H y K Johnson 2003 Linking Coevolutionary History to Ecological Process Doves and Lice **Evolution** 57(10) 2335-2341

Cruickshank, R H, K P Johnson; V S Smith, R J Adams, D H Clayton y R D. M Page 2001 Phylogenetic Analysis of Partial Sequences of Elongation Factor 1 α Identifies Major Groups of Lice (Insecta Phthiraptera) **Molecular Phylogenetics and Evolution** 19 202-215

Darwin, C R 1859 On the Origin of Species by Means of Natural Selection Or The Preservation of Favored races in The Struggle For Life Reprinted, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 488pp

Doyle, J 1997. Trees within Trees Genes and Species, Molecules and Morphology **Systematic Biology** 46:537-553

Durden, L A y G. G Musser 1994. The Sucking Lice (Insecta, Anoplura) of the World: A Taxonomic Checklist With Records of Mammalian Host and Geographical Distributions **Bulletin of American Museum of Natural History** 218.1-90

Durden, L A y J P Webb 1999 *Abrocomaphthirus hoplai*, a new genus and species of sucking lice from Chile and its relevance to zoogeography **Medical and Veterinary Entomology** 13, 447-452

Ehrlich, P y P. H Raven. 1964 Butterflies and Plants A Study of Coevolution **Evolution** 18 586-608

Eichler, W 1966 Two New Evolutionary Terms for Speciation in Parasitic Animals **Systematic Zoology** 15(3) 216-218

Ferris, G F. 1951 The Sucking Lice **Memoirs of the Pacific Coast Entomological Society** 1 1-320

Fontúrbel, F y C Molina 2005 Mecanismos Genéticos del Proceso de Coevolución **Elementos** 57 (12) 21

Greg, J K 1992 Coevolution A History of the Macroevolutionary Approach to Studying Host-Parasite Associations **The Journal of Parasitology** 78(4) 573-587

Hafner, M S, P D Sudman, F X Villablanca, T A Spradling, J W Demastes y S.A Nadler 1994 Disparate Rates of Molecular Evolution in Coespetiation Host and Parasites **Science** 265 1087-1090

Harrison, L 1928 Host and Parasite **Proceeding of the Linnean Society of New South Wales** 53 ix-xxxI

Hartenberger, J 1985 The order Rodentia Mayor Question On Their Evolutionary Origin, Relationships and Suprafamilial Systematics Pp 1-33 En Luckett, W and J.Hartenberger (eds) **Evolutionary Relationships among Rodents: A Multidisciplinary Analysis** Plenum Press, New York

Hennig, W. 1996 **Phylogenetic Systematics** University of Illinois, Urbana, Illinois
Hopkins, G. 1949 The host-associations of the lice of mammals **Proceedings of the Zoological Society of London** 119 387-604

Hoberg, E P 1996 Phylogeny and Historical Reconstruction: Host-Parasite System as Key-stones in Biogeography and Ecology En Reaka-Kudla, M, D E Wilson y E O. Wilson (eds) Biodiversity II Understanding and protecting our Biological Resourses Joseph Henry Press, Washington, D C , pp 243-261

Hopkins, G 1949 The host-associations of the lice on mammals. **Proceedings of the Zoological Society of London.** 119 387-604

Huchon,D, O Madsen, N. Sibbald, K Ament; M Stanhope, F Catzeflis, W de Jong and E Douzery 2002 Rodent Phylogeny and Timescale for the Evolution of Glires Evidence from an Extensive Taxon Sampling Using Three Nuclear Genes **Molecular Biology and Evolution** 19 (7) 1053 – 1065

Huchon,D, F Catzeflis and E Douzery 1999 Molecular Evolution of The Nuclear Von Willebrand Factor Gene In Mammals And The Phylogeny of Rodents **Molecular Biology and Evolution** 16 (5). 577-589

Hugot, Jean-Pierre 2006 Coevolution of Macroparasites and their small Mammalian Host Cophylogeny and Coadaptation En Morand, S, B R Krasnov y R Poulin (eds) **Micromammals and Macroparasites from Evolutionary Ecology to Management**. Springer-Verlag, Tokyo

Huelsenbeck, J P. 1994 Comparing The Stratigraphic Record To Estimates Of Phylogeny **Paleobiology**, 20 470-483

Informe sobre el Estado del Conocimiento y Conservación de la Biodiversidad y de las Especies de Vertebrados de Panamá Fundación de Parques Nacionales y Medio Ambiente 2007

Johnson, K P y E L Mockford 2003 Molecular Systematic of Psocomorpha (Psocoptera) **Systematic Entomology** 28 409-416

Johnson, K P y M F Whiting 2002 Multiple Genes and Monophyly of Ischnocera (Insecta Phthiraptera) **Molecular Phylogenetics and Evolution** 22 101-110

Johnson, P T 1972a On the rodent-infesting Anoplura of Panama **The Great Basin Naturalist** 32 (3) 121-136

Johnson, P T 1972b Sucking Lice of Venezuelan Rodents, with Remarks on Related Species (Anoplura) **Biological Series** 17 (5) 1-61

Johnson, P T. 1962 The Species of *Fahrenholzia* Kellogg and Ferris from Spiny Pocket Mice (Anoplura Hoplopleuridae) **Annals of the Entomological Society of America** 55 415-428

Kazunori, Y y K P Jonson 2006 Morphology of Male Genitalia in Lice and their Relatives and Phylogenetic Implications **Systematic Entomology** 31 350-361

Kellogg, V y G Ferris 1915a The Anoplura and Mallophaga of North American Mammals **Stanford University Publications, University Series** 74p

Kellogg, V 1913. Distribution and species-forming of ectoparasites **American Naturalist** 47 129-158

Kim, K C 2006 Blood Sucking Lice (Anoplura) of Small Mammals. True Parasites Pp141-160 En Morand, S, B R Krasnov y R Poulin (eds) **Micromammals and Macroparasites from Evolutionary Ecology to Management**. Springer-Verlag, Tokyo

Kim, K C 1988 Evolutionary parallelism in Anoplura and eutherian mammals En Service MW (eds) Biosystematics of haematophagous insects. Oxford Univ Press

Kim, K C, H D Pratt y C J Stojanovich 1986 The Sucking Lice of North America An Illustrated Manual for Identification The Pennsylvania State University Press, University Park, Pennsylvania

Kim, K C 1985 Evolution and Host Associations of Anoplura Cap 5 En Kim, K C (ed) Coevolution Of Parasite Arthropods And Mammals John Wiley & Sons N York

Kim, K C y H. Ludwig 1978a The Family Classification of the Anoplura **Systematic Entomology**. 3 249-284

Kim, K C y H Ludwig 1978b Phylogenetic Relationships of Parasitic Psocodea and Taxonomic position of the Anoplura **Annals of the Entomological Society of America** 71 910-922

Kim, K y C F Weisser 1974 Taxonomy of Solenopotes Enderlein, 1904, With Redescription of *Linognathus panamensis* Ewing (Linognathidae Anoplura). **Parasitology** 69 107-135

Kim, K. C. 1966 The Species of Enderleinellus (Anoplura, Hoplopleuridae) Parasitic on Sciurini and Tamasciurini **The Journal of Parasitology** 52 (5). 988-1024

Light, J y M S Hafner 2007a Phylogenetics and Host Associations of *Fahrenholzia* Sucking Lice (Phthiraptera Anoplura) **Systematic Entomology** 32 (2).359-370

Kumar, S and S B Hedges 1998 A Molecular Timescale for Vertebrate Evolution **Nature** 392 917- 920

Light, J y M S Hafner 2007b Cophylogeny and Disparate Rate of Evolution in Sinpatric Linages of Chewing Lice on Pocket Gophers **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 45 997-1013

Linnaeus, C 1758 **Systema Naturae**. 1 Ed 10, Holmiae.

Lyal, C. H. 1985 Phylogeny and Classification of the Psocodea with Particular Reference to the Lice (Psocodea Phthiraptera) **Systematic Entomology** 10 145-165

Luckett, W and J Hartenberger 1993 Monophyly or Polyphyly of the Order Rodentia Possible Conflict Between Morphological and Molecular Interpretations **Journal Mammal Evolution** 1 127-147

Ma, D; A Zharkikh; D Graur, J VandeBerg and W Li 1993. Structure and Evolution of Opossum, Guinea Pig and Porcupine Cytochrome b Genes **Journal Mammal Evolution** 36 327-334

Méndez, E 1990 Identificación de los Anopluros de Panamá Editorial Universitaria de Panamá 42pp

Nieberding, C. y I Olivieri, 2007 Parasites Proxies for Host genealogy and Ecology **Trends in Ecology and Evolution**, 22(3) 156-16

Nieberding, C y S Morand 2006 Comparative Phylogeography The Use of Parasites for Insights into Host Histoty En Morand, S, B R. Krasnov y R Poulin (eds) **Micromammals and Macroparasites from Evolutionary Ecology to Management**. Springer-Verlag, Tokyo.

Odum, E 1995 **Ecología: Peligra la Vida**. Interamericana. Méjico. 192p

Page, R D M 2003 TreeMap_En Page, R D M (ed) Tangled Trees Phylogeny, Coespeciation and Coevolution University Chicago Press, Chicago

Page, R D M y M A Charleston. 1998 Trees within Trees: Phylogeny and Historical Asociation **TREE** 13(9) 356-359

Page, R D M. 1995 Parallel Phylogenies Reconstructing the History of Host-Parasite Assemblages **Cladistics** 10 155-173

Price, P W 1986 Evolution in Parasite communities **International Journal for Parasitology** 17 209-214

Price, P. W. 1980 Evolutionry Biology of Parasites. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 237pp

Reed, D L; V. S Smith, S L Hammond; A R. Rogers y D. H Clayton 2004 Genetic Analysis of Lice Supports Direct Contact Between Modern and Archaic Humans **PLOS Biology**, 2, e340

Reed, D L, J Light, J Allen y J Kirchman 2007 Pair of Lice Lost or Parasites Regained The Evolutionary History of Anthropoid Primate Lice **Bio Med Central Biology** 5 7

Reyes, A, G Pesole and C Scoone 1998 Complete Mitochondrial DNA Sequence of The Fat Dormouse, *Glis glis* Further Evidence of Rodent Paraphyly **Molecular Biology and Evolution** 5: 499- 505

Ronquist, F 2003 Parsimony Analysis of Coevolving Species Association Pp 22-64 En Page, R D M (ed) Tangled Trees Phylogeny, Coespeciation and Coevolution University Chicago Press, Chicago

Ronquist, F. 1997 Phylogenetic Approaches in Coevolution and Biogeography **Zoological Scripta** 26 313-322

Ronquist, F y S Nylin. 1990 Process and Pattern in the Evolution of Species Associations **Systematic Zoology** 39 323-344

Rosen, 1978 Vicariant Patterns and Historical Explanation in Biogeography **Systematic Zoology** 27 159-188

Reed, D, J Light, J Allen and J Kirchman 2007 Pair of Lice Lost or Parasites regained The evolutionary of Anthropoid Primate Lice **BMC Biology** 5 7

Reed, D, V S Smith, S L Hammond A R Rogers y D H Clayton. 2004. Genetic Analysis of Lice Supports Direct Contac between Modern and Archaic Humans **PLOS Biology** 2 e340

Samudio, R 2002 Actualización de la Lista de Especies de Flora y Fauna de Panamá

Siddall, M E y S L Perkins 2003 Brooks Parsimony Analysis A Valiant Failure **Cladistics** 19 554-564

Smith, V S 2001 Avian Louse Phylogeny (Phthiraptera Ischnocera) a Cladistic Study based on Morphology. **Zoological Journal of the Linnean Society.** 132 81- 144

Sprent, J F 1969 Evolutionary Aspects of Immunity in Zooparasitic Infections Pp3-62 En Jackson, G, R Herman y I Singers (eds) Immunity to Parasitic Animals Vol 1 Appleton-Century Crofts. New York.

Springer, M, W Murphy, E Eizirik y S. J O'Brien 2003 Placental Mammal diversification and the Cretaceous- Tertiary Boundary **PNAS** 100 1056-1061

Steppan, S. J, R M Adkins y J Anderson 2004 Phylogeny and Divergence Dates Estimates of Rapid Radiations in Muroid Rodents Based on Multiple Nuclear Genes **Systematic Biology** 53 533-553.

Stojanovich, CH. 1945 The Head and Mouthparts of the Sucking Lice (Insecta. Anoplura) **Microentology**. 10 1-49

Sullivan, J and D Swofford 1997 Are Guinea Pigs Rodents? The importance of Adequate Models in Molecular Phylogenetics **Journal Mammal Evolution** 4 77-86

Swofford, D L 2003 PAUP* Phylogenetics Analysis Using Parsimony (*and Other Methods), Version 4 0b10 Sunderland, Massachusetts Sinauer Associates

Traub, R 1980 The zoogeography and evolution of some fleas, lice and mammals En Traub, R y H Starck (eds) Fleas Proc Int Conf Fleas, Ashton Wold/ Peterbourough/UK, 21-25 june 1977, A A Bolkema, Publ ,Rotterdam

Tullberg, T 1899 Ueber Das System Der Nagetiereierne Phylogegetische Studie **Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsala** 3 18 1-514

Villalobos, F y F Cervantes-Reza 2007 Phylogenetic Relationships of Mesoamerican Species of the Genus *Sciurus* (Rodentia Scuridae). **ZOOTAXA** 1525 31-40

Von, Ihering 1891 On the ancient relations between New Zealand and South America **Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute** 24 431-445

Wenzel, R L and P T Johnson 1967 Checklist of the Sucking Lice of Panama (Anoplura) En Wenzel, R L y Tipton, V J (Eds). Ectoparasites of Panama Field Mus Nat Hist Chicago, Illinois Pp 273-279

Weksler, M 2006 Phylogenetic Relationships of Oryzomine Rodents (Muroidea Sigmodontinae) Separate and Combined Analyses of Morphological and Molecular Data **Bulletin of the American Museum of Natural History**. 296 1-149

Weksler, M 2003 Phylogeny of Neotropical Oryzomyne Rodents (Muridae: Sigmodontinae) based on the Nuclear IRBP Exon **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 29 331-349.

Wenzel, R L y P T Jonhson 1967 Checklist of the Sucking Lice of Panama (Anoplura) Pp 273-279 En Wenzel, R L y V J Tipton (Eds) Ectoparasites of Panama Field Museum of Natural History Chicago, Illinois

Weckstein, J D 2004 Biogeography Explains Cophylogenetic Patterns in Tucan Chewing Lice **Systematic Biology** 53(1) 154-164

Werneck, F L 1937 *Algumas species e sub-especies novas de Anoplura* Mem Inst Osw Cruz (Rio de Janeiro) 32 191-410

Werneck, F L 1948 *Notas sobre o genero Enderleinellus Anoplura* Mem Inst Osw Cruz (Rio de Janeiro) 45 281-305

Wilson, D y R M Reeder 2005 Mammal Species of The World A Taxonomic and Geographyc Reference Tercera Edición Volumen 2 Baltimore. The John Hopking University Press

Yoshizawa, K y K Johnson 2006 *Morphology of Male Genitalia in Lice and their Relatives and Phylogenetic Implications* **Systematic Entomology** 31 350-361

Yoshizawa, K 2004 *Molecular Phylogeny of mayor lineages of Trichadenotecnum and a review of Diagnostic Morphological Characters (Psocoptera Psocidae)* **Systematic Entomology** 29 383-394

Yoshizawa, K 2002 *Phylogeny and Higher Classification of Suborder Psocomorpha (Insecta Psocodea Psocoptera)* **Zoological Journal of Linnean Society** 136 371-400

ANEXOS

Anexo 2

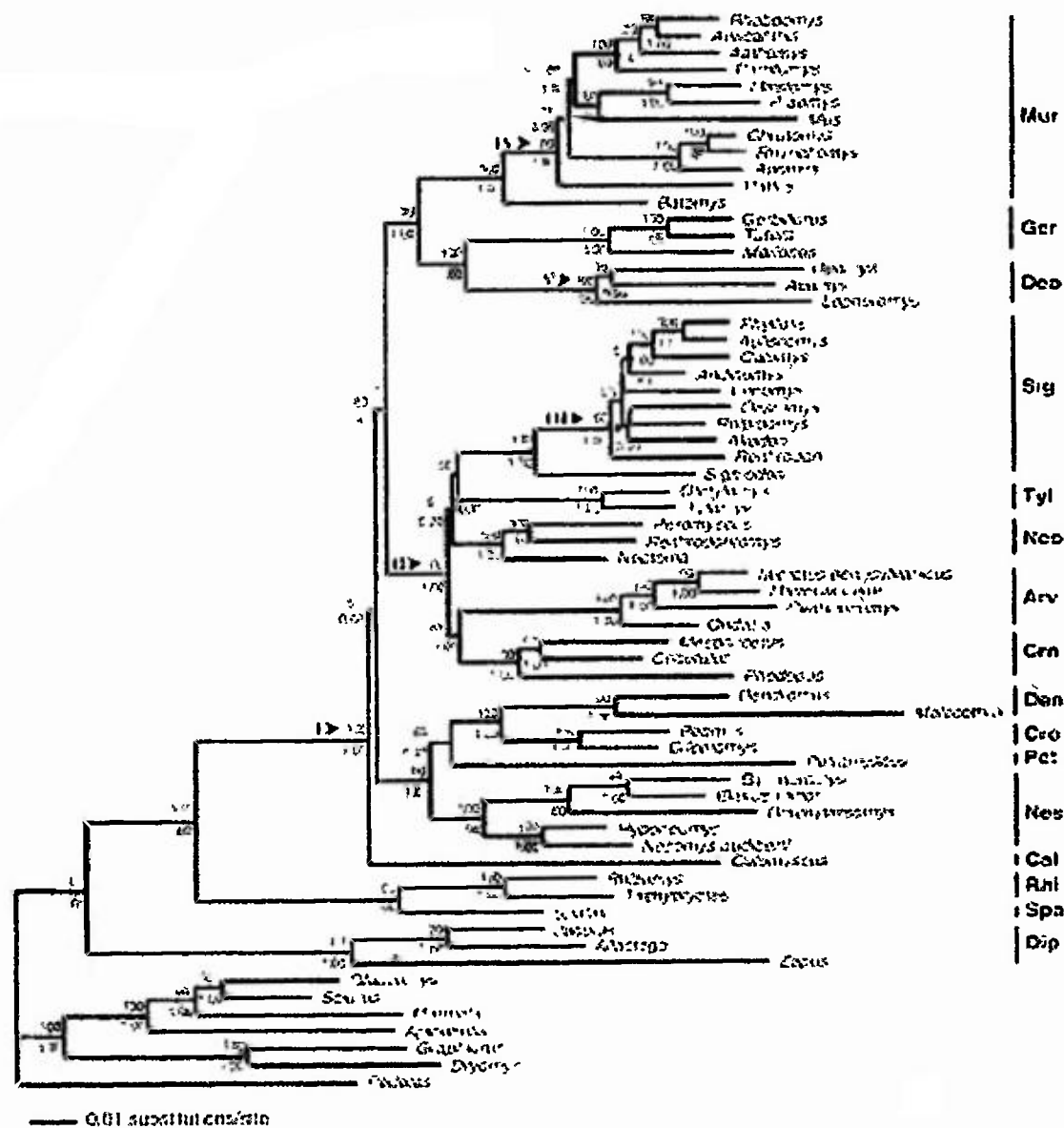


FIGURE 1. Maximum-likelihood phylogeny for the Muridae under the GTR+I+G model. Numbers above branches refer to ML bootstrap percentages. Numbers below branches refer to Bayesian posterior probabilities greater than 0.50. Clade names are abbreviations from the first three letters of the subfamily or family names (except Crn = Cricetinae, Cro = Cricomyinae). Dipodidae and unlabeled taxa are outgroups. Note the longer branch lengths among the *Myodomys*. Arrows indicate regions of conflict and poor resolution discussed in the text.

Anexo 4

Placental mammal diversification and the Cretaceous–Tertiary boundary

Mark S. Springer^{1*}, William J. Murphy², Eduardo Eizirik², and Stephen J. O'Brien³

PNAS 2003.100.1056-1061. originally published online Jan 27, 2003
doi:10.1073/pnas.0334222100

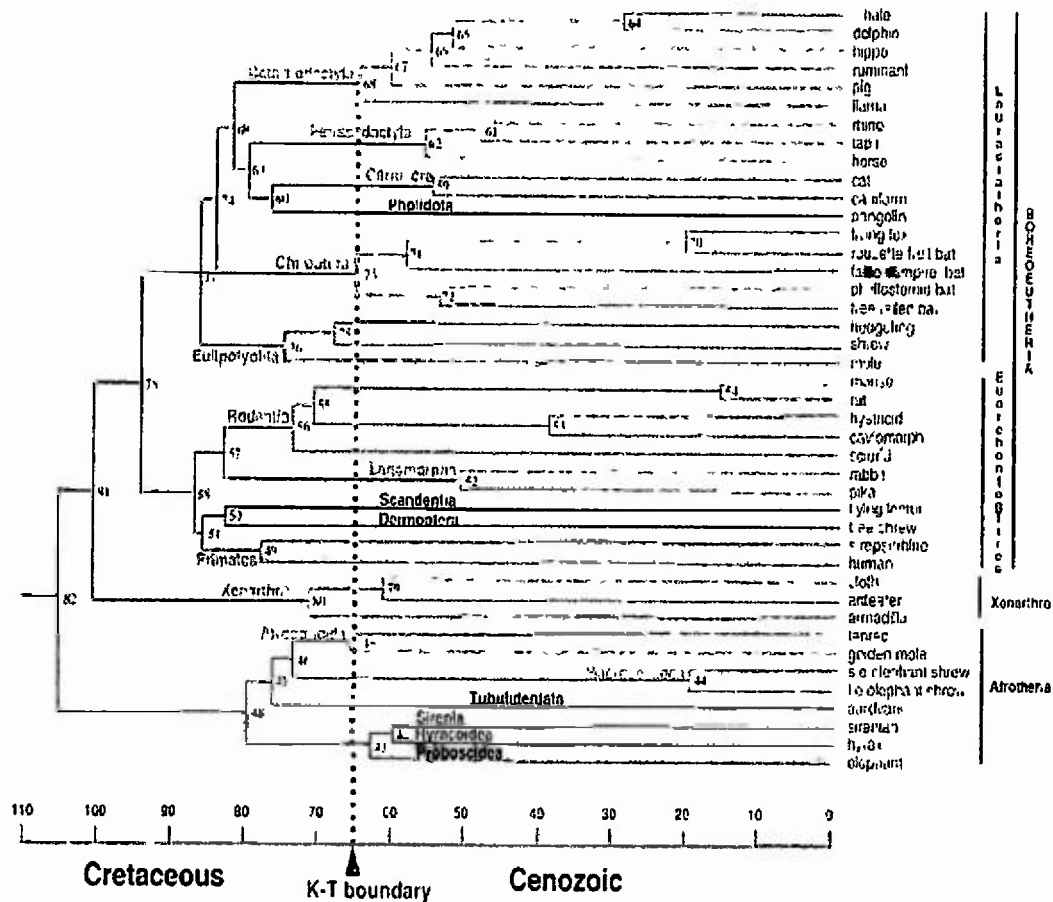


Fig. 2. Molecular time scale for the orders of placental mammals based on the 16,397-bp dataset and maximum likelihood tree of ref. 14 (with an opossum outgroup; data not shown). 13 fossil constraints (*Martens and Method*), and a mean prior of 105 mya for the placental root. Ordinal designations are listed above the branches. Orange and green lines denote orders with basal diversification before or after the K-T boundary, respectively. Black lines depict orders for which only one taxon was available. Asterisks denote placental taxa included in the "K-T body size" taxon set. The composition of clade taxa, including carnivora, cavemorph, strepsirrhine, and sloth, is indicated elsewhere (14). Numbers for internal nodes are cross-referenced in the supporting information.

Anexo 5a. DIVERSIDAD DE ANOPLURA

Categoría Taxonomica	Mundial	Norte América	Panamá
Familia	15	9	7
Género	49	19	10
Especie	532	76	30

Según Durden y Musser ,1994, Kim *et al* , 1986

Anexo 5b. DIVERSIDAD DE ANOPLURA QUE INFESTAN ROEDORES

Familia	Genero y especies		Genero	Especies Norte América	Especies en Panamá
	A nivel mundial				
Enderleinellidae	5	49	<i>Enderleinellus</i>	9	3
			<i>*Microphthirus</i>	1	-----
Hoplopleuridae	6	172	<i>Hoplopleura</i>	15	10
			<i>*Haematopinooides</i>	1	----
Polyplacidae	22	197	<i>Fahrenheitia</i>	7	3
			<i>Haemodipsus</i>	2	-----
			<i>Linognathoides</i>	3	-----
			<i>Neohaematopinus</i>	10	1
			<i>Polyplax</i>	5	2

*Origen en América

Según Durden y Musser ,1994; Kim *et al* , 1986

**Anexo 6. Colección de Referencia de Piojos Chupadores del
Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá**

Taxa	Hospedero	*Cantidad	Fecha	Localidad
<i>Enderleinellus deppoi</i>	<i>Sciurus granatensis</i>	4	1974	Colón
<i>E hondurensis</i>	<i>S variegatoides</i>	5	1987	Chiriquí
<i>E microsciuri</i>	<i>M alfari</i>	27	1979	Panamá-Capira
<i>H audax</i>	<i>Proechimys semispinosus</i>	6	1967	Darién- Santa Fe
<i>H ferrisi</i>	<i>Peromyscus nudipes</i>	11	1960	Chiriquí
<i>H hesperomydis</i>	<i>Peromyscus nudipes</i>	5	1973	Chiriquí-Santa Clara
<i>H hirsuta</i>	<i>Sigmodon hispidus</i>	1	1963	Panamá- Zona del Canal
<i>H nesoryzomydis</i>	<i>Oryzomys capito</i>	2	1967	Darién-Santa Fe
<i>H oryzomydis</i>	<i>Oryzomys caliginosus</i>	11	1971	Panamá- Cerro azul
<i>H sciuricola</i>	<i>Sciurus granatensis</i>	2	1967	Colón- María Chiquita
<i>H similis</i>	<i>Oryzomys fulvescens</i>	-	-	-
<i>Fahrenheitzia farchildi</i>	<i>Liomys adpersus</i>	1	1966	Panamá- Las Cumbres
<i>F ferrisi</i>	<i>Heteromys desmarestianus</i>	-	-	-
<i>F hertigi</i>	<i>Heteromys desmarestianus</i>	-	-	-
Neohaematopinus semifasciatus	<i>Sciurus granatensis</i>	9	1979	Panamá-Capira
	<i>Sciurus granatensis</i>	2	1974	Colón-Río Piedra
	<i>S variegatoides</i>	2	1979	Panamá-Capira
	<i>M Alfaro</i>	1	1979	Panamá-Capira
<i>Polyplax auricularis</i>	<i>Reithrodontomys creper</i>	-	-	-
<i>Polyplax spinulosa</i>	<i>Rattus rattus</i>	9	1967	Darién- Santa fe

* Número de placas fijas de Anoplura que reposan en colección de Referencia del Instituto Conmemorativo Gorgas

Anexo 7 ESTADO ACTUAL DE LA TAXONOMÍA DE LOS ROEDORES HOSPEDEROS DE PIOJOS CHUPADORES (WILSON Y REEDER, 2005).

Familia	Subfamilia	Tribu	Especie
Sciuridae	Sciurinae	Sciurini	<i>Microsciurus alfar</i> <i>Sciurus granatensis</i> <i>Sciurus variegatoides</i>
Heteromyidae	Heteromynae		<i>Heteromys desmarestianus</i> <i>Liomys adpersus</i>
Echimyidae	Eumysopinae		<i>Proechimys semispinosus</i> <i>Hoplomys gymnurus</i>
Cricetidae	Sigmodontinae	Sigmodontini	<i>Oryzomys alfar</i> * <i>Oryzomys talamancae</i> <i>Melanomys caliginosus</i> * <i>Oligoryzomys fulvescens</i> * <i>Sigmodon hirsutus</i> <i>Sigmodontomys alfar</i> <i>Zigodontomys brevicauda</i>
	Neotominae	Rethrodontomyini	<i>Reithrodontomys creper</i>
Muridae	Murinae		<i>Rattus rattus</i>

* *Oryzomys talamancae* *Oryzomys capito*
 * *Oligoryzomys fulvescens* *Oryzomys fulvescens*
 * *Sigmodon hirsutus* *Sigmodon hispidus*

Anexo 8. Diversidad de Roedores en América

Origen		Familia	Género	Especie
Periodo	Localización			
Paleoceno	Dispersión de Asia-Europa-Norteamérica	Sciuridae	51	269
Oligoceno	Norteamérica	Geomyidae	5	35
Oligoceno medio y Paleoceno	En Norteamérica	Heteromyidae	6	60
Mioceno- Oligoceno	Eurasia-Norte América	Cricetidae	97	567
Mioceno – Oligoceno	Eurasia-Norte América	Muridae	98	457
Oligoceno	África-Sur América	*Octodontidae		
Oligoceno		*Ctenomyidae		
Oligoceno		*Abrocomidae		
Oligoceno		*Myocastoridae		
Oligoceno		*Chinchillidae		
Oligoceno		*Dinomysidae		
Oligoceno		*Cavidae		
Oligoceno		*Capromyidae		
Oligoceno		Echimyidae	15 vivientes 18 Extintos	70
Oligoceno		Erethizontidae	4	15
Plioceno		Hydrochaeridae	1	1
Oligoceno		Dasyproctidae	2	14

Wilson y Reeder (2005)

- * Exclusivos de Sur América
- Exclusivo de América

Anexo 9. Diversidad de Roedores en Panamá

Familia	Número de Género	Género	Número de Especie Mundial	Especie en Panamá
Scuridae		<i>Microsciurus</i>	4	<i>Microsciurus alfarí</i> <i>M. mimulus</i>
		<i>Sciurus</i>	28	<i>S. granatensis</i> <i>S. variegatoides</i>
		<i>Syntheosciurus</i>	1	<i>Syntheosciurus brochus</i>
Geomyidae	1	<i>Orthogeomys</i>	11	<i>Orthogeomys cavador</i> <i>O. derienensis</i> <i>O. underwoodi</i>
Heteromyidae	2	<i>Heteromys</i>	4	<i>Heteromys anomalus</i> <i>H. australis</i> <i>H. desmarestianus</i>
Cricetidae	13	<i>Liomys</i>		<i>Liomys adspersus</i>
		<i>Oecomys</i>	35	<i>Oecomys bicolor</i> <i>Oecomys trinitatis</i> <i>Oryzomys albigularis</i> <i>O. alfarí</i> <i>O. bolivaris</i> <i>O. couesi</i> <i>O. devius</i> <i>O. talamancae</i> <i>Oligoryzomys fulvescens</i> <i>O. vegetus</i>
		<i>Oryzomys</i>		<i>Melanomys caliginosus</i>
		<i>Melanomys</i>		
		<i>Neacomys</i>	4	<i>Neacomys pictus</i> <i>N. tenuipes</i>
		<i>Rhipidomys</i>		<i>Rhipidomys scandens</i>
		<i>Tylomys</i>		<i>T. fulviventer</i> <i>T. panamensis</i>
		<i>Reithrodontomys</i>		<i>Reithrodontomys derienensis</i> <i>R. creper</i> <i>R. mexicanus</i> <i>R. sumichrasti</i>
		<i>Peromyscus</i>		<i>Peromyscus nudipes</i>
		<i>Isthmomys</i>		<i>Isthmomys pirrensis</i> <i>Isthmomys flavidus</i> <i>Isthmomys teweedii</i>
		<i>Zygodontomys</i>		<i>Zygodontomys brevicauda</i>
		<i>Scotinomys</i>		<i>Scotinomys teguina</i> <i>Scotinomys xerampelinus</i>
		<i>Sigmodon</i>		<i>Sigmodon hirsutus</i> <i>Sigmodontomys alfarí</i>
<i>Sigmodontomys</i>		<i>Sigmodontomys aphrastus</i>		

		<i>Rheomys</i>		<i>Rheomys raptor</i> <i>R hartmanni</i> <i>R underwoodi</i>
		<i>Ichthyomys</i>	4	<i>Ichthyomys tweedii</i>
		<i>Nyctomys</i>	1	<i>Nyctomys sumichrasti</i>
Muridae	2	<i>Rattus</i>	14	<i>Rattus rattus</i> <i>Rattus norvegicus</i>
		<i>Mus</i>	38	<i>Mus musculus</i>
Echimyidae	3	<i>Proechimys</i>		<i>Proechimys semispinosus</i>
		<i>Hoplomys</i>		<i>Hoplomys gymnurus</i>
		<i>Diplomys</i>		<i>Diplomys labilis</i>
Erethizontidae	1	<i>Coendou</i>		<i>Coendou rothschildi</i> <i>Coendou mexicanus</i>
		<i>Sphiggurus</i>		<i>Sphiggurus laenatus</i>
Hydrochaeridae	1	<i>Hydrochaeridae</i>	1	<i>Hydrochaeridae isthmus</i>
Cuniculidae	2	<i>Cuniculus</i>		<i>Cuniculus paca</i>
Dasyproctidae		<i>Dasyprocta</i>		<i>Dasyprocta punctata</i> <i>Dasyprocta coibae</i>

Wilson y Reeder, 2005 ANAM, Taller de Consulta, 2006

Anexo 10. Filogenia de Anoplura.

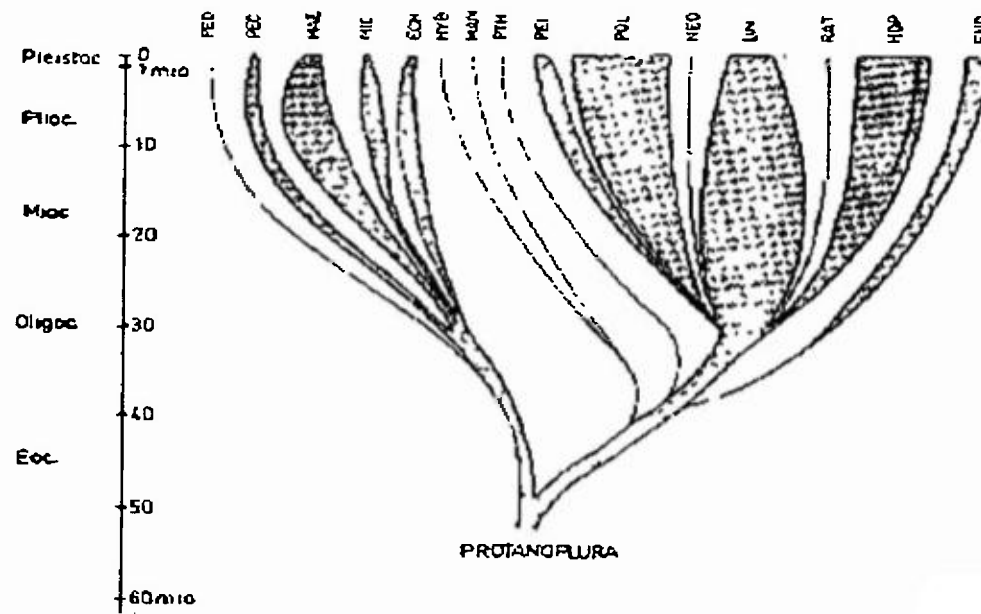


FIG 42 Inferred phylogeny of the Anoplura

Anexo 11. Origen y diversidad de Phthyraptera.

Evolution and Host Associations of Anoplura.

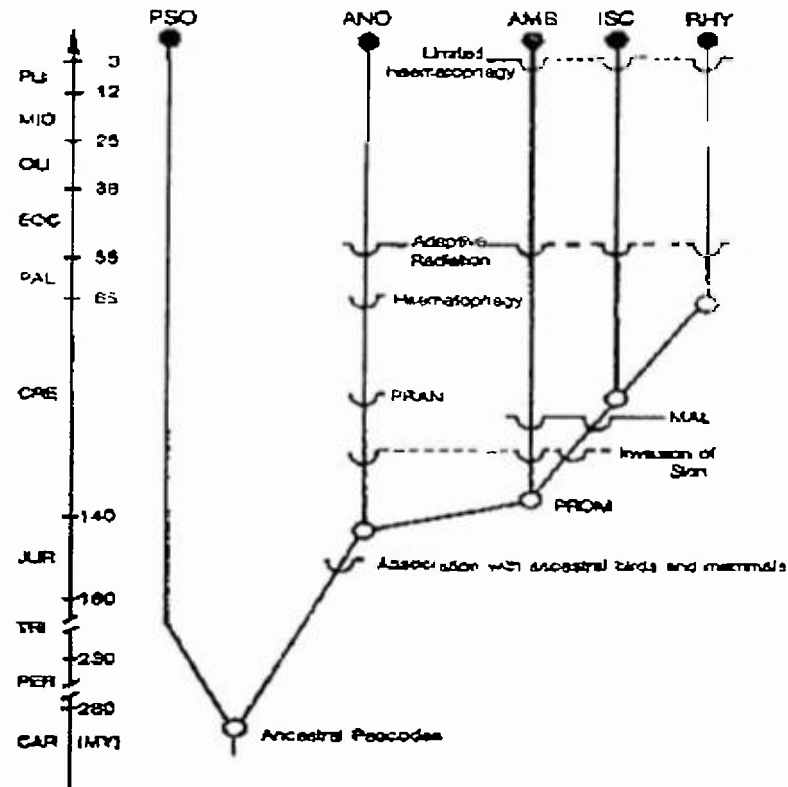
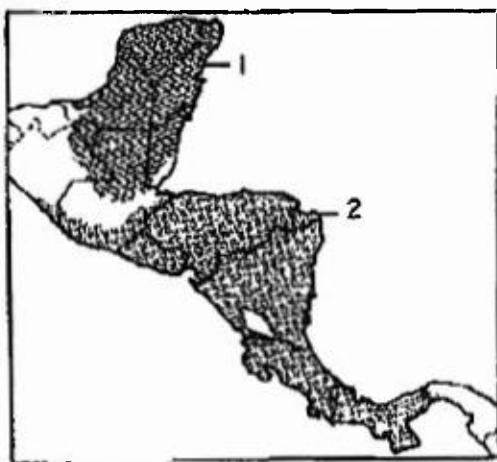
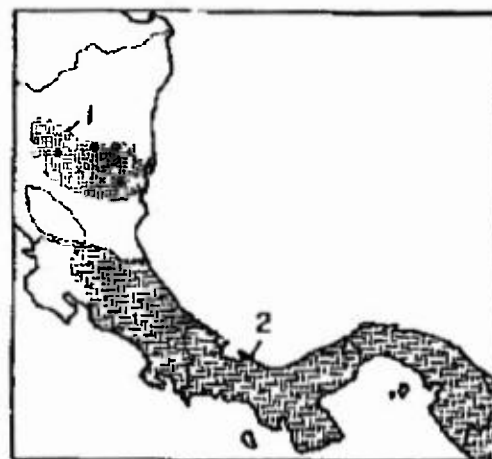


Figure 5.6 Phylogenetic tree of parasitic psocodes showing the origin of Anoplura. PSO, Psocodes; ANO, Anoplura; AMB, Amblycera; ISC, Ischnocera; RHY, Rhynchophthirina; MAL, Mallophaga; PRAN, Protanopiura; PROM, Proomalophaga; CAR, Carboniferous; PER, Permian; TRI, Triassic; JUR, Jurassic; CRE, Cretaceous; PAL, Paleocene; EOC, Eocene; OLI, Oligocene; MIO, Miocene; PLI, Pliocene. (From Kum and Ludwig, 1982, *Ann. Entomol. Soc. Am.* 75:537-548. By permission of the Entomological Society of America.)

Anexo 12. Distribución de roedores.



Map 163 1 Mucetas Squirrel, *Sciurus yucatanensis*
2 Variegated Squirrel, *Sciurus variegatoides*

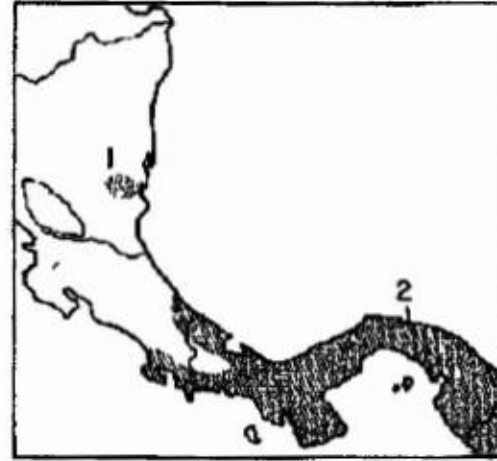


Map 164 1 Richmond's Squirrel, *Sciurus richmondi*
2 Red-tailed Squirrel, *Sciurus granatensis*

Anexo 13. Distribución de roedores.

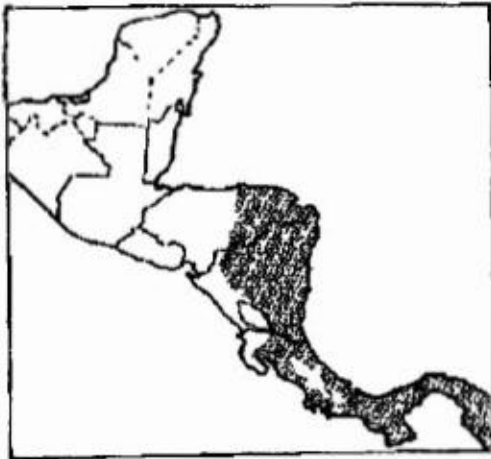


Map 183 Alfaro's Rice Rat, *Oryzomys alfaro* group

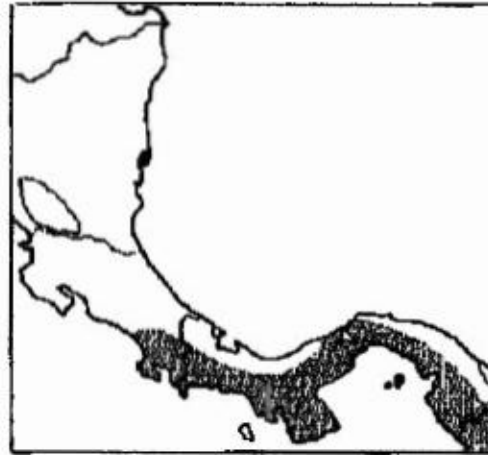


Map 184 1 Nicaraguan Rice Rat, *Oryzomys dimidiatus*
2 Palmarian Rice Rat, *Oryzomys palmarum*

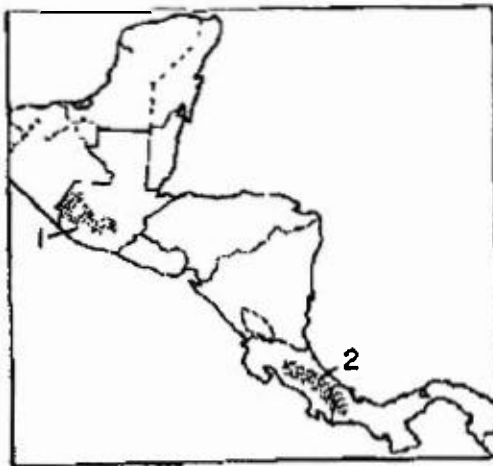
Anexo 14. Distribución de roedores.



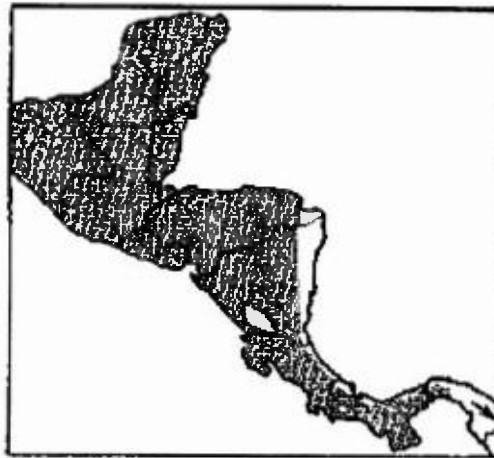
Map 187 Dusky Rice Rat, *Melanomys castaneus*



Map 193 Common Cane Rat, *Zygodontomys brevicauda*



Map 213. 1 Narrow-nosed Harvest Mouse, *Reithrodontomys tenuirostris*
2 Clay-colored Mouse, *Reithrodontomys raperi*



Map 190 Northern Pygmy Rice Rat, *Oligoryzomys fulvescens*

Anexo 15. Eras Geológicas

Eón		Era	Período		Epoca
Fanerozoico (544 ma a hoy)		Cenozoica (65 ma a hoy)	Cuaternario (1.8 ma a hoy)		Holoceno (11,000 años a hoy)
					Pleistoceno (1.8 ma a 11,000 años)
			Terciario (65 a 1.8 ma)	Neógeno (23 a 1.8 ma)	Plioceno (5 a 1.8 ma)
					Mioceno (23 a 5 ma)
			Paleógeno (65 a 23 ma)	Eoceno (54 a 38 ma)	
				Oligoceno (38 a 23 ma)	
				Paleoceno (65 a 54 ma)	
		Mesozoica (245 a 65 ma)	Cretácico (146 a 65 ma)		
			Jurásico (208 a 146 ma)		
			Triásico (245 a 208 ma)		
		Paleozoica (544 a 245 ma)	Pérmico (286 a 245 ma)		
			Carbonífero (360 a 286 ma)		
			Devónico (410 a 360 ma)		
Silúrico (440 a 410 ma)					
Ordovícico (505 a 440 ma)					
Cambriaco (544 a 505 ma)					
Tiempo Precambriico (4,500 a 544 ma)	Proterozoico (2500 a 544 ma)				
	Arcaico (3800 a 2500 ma)				
	Hádico (4500 a 3800 ma)				

Anexo 16. Relación Filogenética de Roedores, Huchon et al., 2002

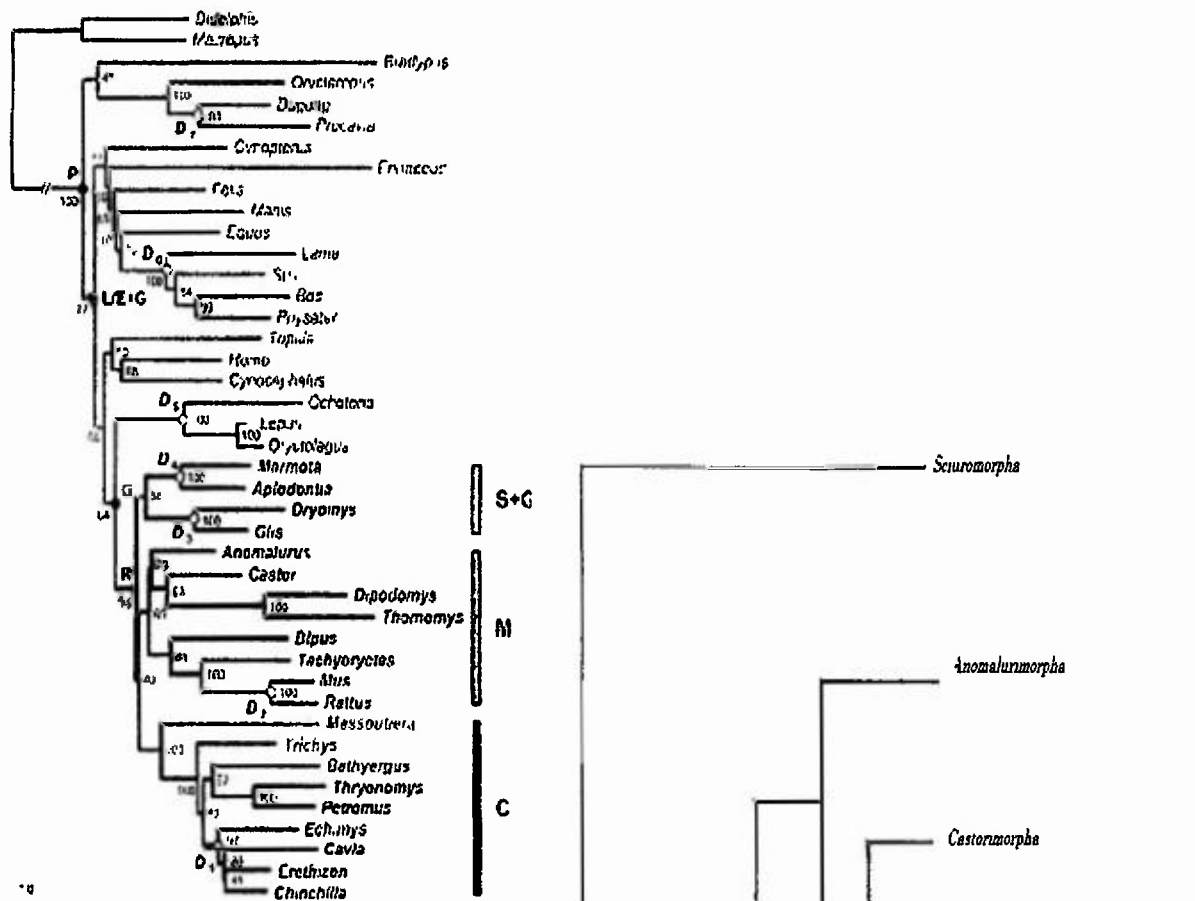


FIG. 2.—Maximum Likelihood tree (−lnL = −29 567.53) reconstructed from first and second codon positions of combined 424B IRBP and 17F rDNA sequences of 40 species, and two major supraspecific clades. Branch lengths were computed assuming a single ML model for the three combined genes. Nucleotide substitutions were described by a HKY model with parameter $\kappa = 1.78$ and rate heterogeneity among sites described by an 8-category discrete Gamma distribution with parameter $\alpha = 0.59$. The branch leading to the major supraspecific group has been shortened three times. ML BP carried after 100 replications are given for each node. Note that all nodes supported by more than 55% of bootstrap ML do have Bayesian posterior probabilities ranging from 0.9 to 1.00. The three major rodent clades are indicated: Sciuroidea + Gliridae (S + G), the mouse-related clade (M), and the ctenodactyla (C). Black circles indicate the nodes that have been dated using the Quartet dating method (abbreviations: E Euzarchonia, G Guroidea, L Lagomorphina, P Placentalia, R Rodentia of fig. 4) whereas the white circles indicate the calibration points that have been used (i.e. the time-calibrated pairs D₁–D₇ of table 1).