

Filogenia de los piojos (Insecta: Anoplura) de los monos del Viejo Mundo (Catarrhini)

Axel P. Retana Salazar

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, Costa Rica.

(Rec. 10-VI-1993. Acep. 27-V-1994)

Abstract: The genera *Pediculus* and *Pthirus* were studied cladistically, although the genus *Pedicinus* was also taken into account. Morphological characters from the literature, and some established through direct study were analyzed. Using five methods of cladistic analysis, one most parsimonious tree with a c.i.= 0.84 and a length of 38 was obtained ((*Pedicinus*)+(*Paenipediculus*)+(*Parapediculus*)+(*Pediculus humanus capitis*+*Pediculus humanus humanus*). A novelty of this study is the inclusion of the subgenus.

Key words: Pediculidae, Pthiridae, *Pediculus*, *Pthirus*, Pedicinidae, *Pedicinus*, filogenia.

En el pasado el parentesco existente entre las familias Pediculidae y Pthiridae, ambas constituidas por ectoparásitos de grandes primates ha sido controversial.

Ferris (1951) aceptaba la posición de estimar el taxón *Pthirus*, como el género tipo de la subfamilia Pthirinae (familia Pediculidae); sin embargo, desde 1929 Ewing proponía que *Pthirus* debía ser ubicado en una familia aparte; esta última posición ha sido aceptada por los especialistas que han revisado este grupo en años recientes (Kim 1982, 1988, Kim & Ludwig 1978).

De igual forma, estos investigadores proponen que la familia Pediculidae está constituida por el género *Pediculus*, el cual contiene sólo dos especies, *Pediculus humanus* en el hombre y *Pediculus (Paenipediculus) schaeffi* en el chimpancé. Al mismo tiempo, consideran la especie *Pediculus (Parapediculus) mjobergi* como de difícil definición, ya que esta es parásita de cébidos, familia de monos americanos filogenéticamente muy alejada de los homínidos. Este hecho ha despertado algunas inquietudes entre los estudiosos de los anopluros.

Por otra parte la familia Pedicinidae, constituida por el género *Pedicinus*, fue creada por

Kim y Ludwig (1978) y, en 1988 Kim presenta un cladograma del orden Anoplura donde dicho taxón está muy cercano a Pthiridae y Pediculidae, aunque anteriormente este género se había separado en una subfamilia de Hoplopleuridae (Ferris 1951).

Pediculus, *Pthirus* y *Pedicinus* comparten hospederos cercanos filogenéticamente (Eisenberg 1981) y no muestran una especificidad marcada entre especies, sino al nivel de familias.

Kim (1988) sugiere que hay una alta coevolución entre los Anoplura y sus hospederos, la cual no es evidente al analizar el orden en forma global, pero si al analizar los géneros y familias de Anoplura con respecto a sus hospederos. Esto se evidencia al aplicar un análisis hospedero-parásito, del cual se desprende que hay grupos que son difíciles de explicar con la actual filogenia. Un ejemplo es el caso de *Parapediculus*, asociado con Cebidae el cual es muy cercano a *Pediculus* en Hominidae, en este caso los hospederos están muy lejanos entre sí desde el punto de vista filogenético. Por otra parte, el grupo *Paenipediculus* con una única especie parásita del chimpancé (*Pan*), parece haber tenido una evolución paralela a

su hospedero, haciendo de la familia Pediculidae un grupo en el cual son difíciles de entender las relaciones filogenéticas.

El objetivo de este estudio es presentar un análisis cladístico de los grupos mencionados, con el fin de ayudar a dilucidar las posibles relaciones evolutivas existentes dentro de los piojos de los Catarrhini.

MATERIAL Y METODOS

Para este trabajo se revisaron ejemplares de la colección del British Museum of Natural History (B.M.N.H.). Se analizaron cinco taxa, con base en la división propuesta por Ewing (1926, 1929), se consideraron los subgéneros *Parapediculus*, *Pediculus* y *Paenipediculus* (género *Pediculus*) al igual que al género *Pthirus* y *Pedicinus*. Se tomaron las características que Kim & Ludwig (1978) y Kim (1988) citan, eliminando la mayoría de aquellas que presentan un gran número de estados o se les ha asignado una nueva categorización; de esta forma se pretende bajar el número de homoplasias incluidas en el análisis.

Como grupos de afuera (out-groups) se tomaron los géneros *Haematopinus*, *Hoplopleura* y *Ratemia*, utilizando en su mayoría características de las propuestas por Kim & Ludwig (1978) y Kim (1988) y algunas de las propuestas por Lyal (1985).

El estudio se efectuó con una matriz de 31 características (Cuadro 1) la cual se analizó con el programa Clinch 6.2, Mc Clade 2.1, y del Phylip los programas Clique 2.6 y Dollop 2.8. También se le aplicó en forma manual el algoritmo de Wagner, según lo describe Willey (1981).

Análisis de características

1) Placa torácica(PT): es una estructura común en el orden y se ha considerado su ausencia como el estado apomórfico y viceversa, tomando en cuenta que área cubra en el tórax y que tan esclerotizada se muestre (Kim 1988).

2) Patas anteriores(PA): se ha tomado como plesiomórfica cuando el primer par de patas se muestra reducido y como condición apomórfica el que los tres pares de patas sean subiguales (Kim & Ludwig 1978).

3) Tergitos y esternitos abdominales(TA): se considera apomórfica la carencia de estas

estructuras y viceversa (Kim & Ludwig 1978, Kim 1988).

4) Paratergitos(P): se ha considerado que la condición plesiomórfica es la presencia de paratergitos bien desarrollados, en tanto que la ausencia o reducción de estas estructuras se considera apomórfico (Kim & Ludwig 1978, Kim 1988).

5) Parámeros(Pr): son escleritos pares y alargados, los cuales se articulan en la parte anterior con el apodema basal de la genitalia del macho. Se considera que su estado es plesiomórfico cuando están bien desarrollados y esclerotizados y apomórfico cuando son de carácter membranoso y poco desarrollados (Kim & Ludwig 1978; Kim 1988; Lyal 1985).

6) Gonopodio VIII(GVIII): son estructuras ubicadas en el segmento VIII del abdomen de la hembra, se ha considerado plesiomórfica la presencia de esta estructura esclerotizada y viceversa (Kim & Ludwig 1978, Kim 1988).

7) Gonopodio IX(GIX): estructuras semejantes a GVIII pero ubicadas en el segmento IX, se considera la condición plesiomórfica cuando se hallan esclerotizadas y viceversa (Kim & Ludwig 1978, Kim 1988).

8) Quetotaxia abdominal(QA): se ha considerado la presencia de una quetotaxia abundante o moderada (donde un 75% o más del abdomen está cubierto por setas) como el estado plesiomórfico, en tanto que una cobertura de setas muy dispersa o casi inexistente (10% al 25%) se ha considerado el estado apomórfico (Kim & Ludwig 1978, Kim 1988).

9) Forma general del abdomen(FA): el abdomen de los Anoplura muestra dos claras tendencias en cuanto a su forma en general, estas son: con los lados convexos dando la impresión general de un óvalo o con los lados rectos dando la sensación de un polígono. La primera resulta ser la forma más típica dentro del grupo, en tanto que la segunda es más frecuente en aquellos taxa que son bastante especializados y que presentan juegos de características consideradas derivadas dentro del grupo. El hecho de que los Amblycera, Ischnocera y Rhyncophthirina muestren abdómenes convexos parece indicar que la forma oval del abdomen es el estado plesiomórfico de la característica, en tanto que los lados rectos serían la condición apomórfica.

10) Coxas I(C): se considera que cuando la distancia entre las coxas I es muy reducida o inexistente, hay una condición plesiomórfica, en cambio cuando estas están muy separadas

entre sí, hay una condición apomórfica del carácter (Kim 1988).

11) Sutura occipitotorácica(SO): este carácter se halla normalmente ligado al anterior, así cuando las coxas I se hallan muy separadas se observa una fuerte esclerotización de la región del cuello, debido a la necesidad de un mayor soporte para la cabeza al separarse las coxas I. Esto se ha considerado la condición apomórfica del carácter e igualmente, cuando es membranosa se considera plesiomórfico el estado de la característica.

12) Posición de los espiráculos(PE): otros autores han tomado en cuenta el número de espiráculos en sus análisis, en este caso, se ha considerado el utilizar la posición de los espiráculos la cual está relacionada con el ensanchamiento de los primeros segmentos del abdomen. Por esta razón, se ha considerado como estado plesiomórfico la posición lateral de los espiráculos y como apomórfico su desplazamiento hacia la parte dorsal del insecto.

13) Lobulación del abdomen(LA): al observar material de Mallophaga es evidente la segmentación del abdomen en la mayoría de los casos, al igual que sucede en Anoplura con algunas excepciones. Esto es más claro en familias que se han considerado primitivas para este carácter como sucede en Haematopinidae, en estos casos los segmentos del abdomen están claramente delimitados (Ferris, 1951). Esta segmentación que se manifiesta especialmente como lóbulos en la pared abdominal externa se ha considerado la condición plesiomórfica, y aquellos donde los lados son rectos en su totalidad o parcialmente, se ha considerado la condición apomórfica de la característica.

14) Placas paratergales(PP): se toma como condición plesiomórfica cuando las placas paratergales no muestran ninguna modificación de la estructura, y se considera apomórfica cuando se registran modificaciones como en el caso de Pthirus que presenta estas placas modificadas es forma de tubérculos (Kim & Ludwig 1978, Kim 1988).

15) Pseudopene(Ps): la condición plesiomórfica muestra un pseudopene bien desarrollado, y la apomórfica el que se muestra reducido (Kim & Ludwig 1978; Kim 1988).

16) Principal seta dorsal de la cabeza(DPHS): se toma como condición apomórfica el que sea grande (bien desarrollada) y viceversa (Kim & Ludwig 1978; Kim 1988).

17) Hoyo notal(HN): la presencia de este hoyo que indica la presencia de un apófisis (Ferris 1951), se ha considerado un carácter en estado plesiomórfico, en tanto que su ausencia se ha considerado una condición apomórfica (Kim & Ludwig 1978; Kim 1988).

18) Dimorfismo sexual de las antenas(DS): esta característica no ha sido utilizada con anterioridad; sin embargo, Ferris (1951) la destaca en sus descripciones. En los Mallophaga se presenta un fuerte dimorfismo sexual a nivel de las antenas en muchos de sus grupos; sin embargo, al llegar a Anoplura son casos excepcionales aquellos en que esta condición se presenta, por lo que se toma su presencia dentro de Anoplura como una apomorfía y su ausencia como una plesiomorfía.

19) Lóbulo coxal(LC): al examinar ejemplares de Anoplura, al igual que al observar los diagramas de Ferris (1951) y de Kim et al.(1986) se evidencia que es usual en este grupo la presencia de un pequeño lóbulo en las coxas, ya sea en todas o sólo en algunas de ellas. Esta estructura es difícil de evaluar ya que, al parecer, existen varios estados intermedios con respecto a su desarrollo; sin embargo, se ha considerado apomórfica su presencia debido a su ausencia en la mayor parte de los otros Anoplura.

20) Válvula (Valv): esta característica no se ha tomado en cuenta en cladogramas anteriores de Anoplura; sin embargo, Kim (1966b) y Kim & Ludwig (1978) establecen que la válvula es de interés taxonómico y determinan varias formas fundamentales de esta estructura. Dicha unidad depende en gran medida de la modificación que sufran los gonopodios VIII, por esto, dado que en la mayor parte de los Anoplura esta estructura es casi invisible o está ausente, al igual que en los Mallophaga, se ha considerado su forma lineal sin modificaciones o su ausencia como el carácter plesiomórfico. En cambio, su presencia esclerotizada y en forma curva o casi circular se ha considerado apomórfico.

21) Arco mesomérico(AM): la fusión de los mesómeros formando un arco ha sido considerada como la condición plesiomórfica y la ausencia de esta condición como el estado apomórfico de la característica (Lyal 1985).

22) Forma del parámero(FP): la presencia del parámero bien desarrollado (ensanchado) se considera una condición plesiomórfica mientras que la presencia de un parámero reducido

se considera un estado apomórfico del caracter (Lyal 1985).

23) Extremo posterior del apodema basal(E-PAB): esta estructura ensanchada se considera en estado plesiomórfico y acuminada o en punta en estado apomórfico (Lyal 1985).

24) Forma del apodema basal(FAB): sin acinturamiento o cuello se considera que la característica está en estado plesiomórfico, con acinturamiento o cuello se considera que es el estado apomórfico (Lyal 1985).

25) Penis(Pen): esta estructura sin espinas ha sido considerada en estado plesiomórfico y la presencia de espinas como el estado apomórfico (Lyal 1985).

26) Placa genital(PG): esta estructura en las hembras cuando está presente se ha tomado como su estado apomórfico y viceversa

27) Setas en G VIII(SGVIII): presentes en gran número se ha considerado como condición plesiomórfica, si se encuentran pocas se ha considerado como apomorfa.

28) Tipo de setas en G VIII(TSGVIII): uniformes en longitud se ha considerado como el estado plesiomórfico del caracter y cuando se presentan con diferentes longitudes se han considerado como apomorfa.

29) Escamas genitales(EG): cuando se presentan reducidas se considera que su estado es plesiomórfico y cuando se presentan desarrolladas se considera que están en su estado apomórfico.

30) Setas de la válvula(SV): se ha considerado que la ausencia de estas setas es el estado plesiomórfico de la característica y que su presencia es el estado apomórfico, el en cual se han determinado dos estados que son la estructura piliforme de las setas (1) y la estructura espiniforme de las setas (2).

31) Fijación del huevo(FH): se considera que cuando los huevecillos son fijados al pelo del hospedero directamente es la condición plesiomórfica de esta característica dentro de los Anoplura, y que cuando este es cimentado a la ropa es la condición apomórfica de la misma.

CUADRO 1

Matriz de características: 0 = estado plesiomórfico de la característica, 1,2 = estados apomórficos de las características; donde 2 corresponde a un estado más derivado que 1. La secuencia horizontal corresponde al orden de las características en el texto

<i>Pediculus humanus capitis</i>	110011000000000000211011100120
<i>Pediculus humanus humanus</i>	1100110000000000000211011100111
<i>Parapediculus</i>	1100110000000100000211011100120
<i>Paenipediculus</i>	2111110011111000001111011100110
<i>Pthirus pubis</i>	2010000111112220101000000101100
<i>Pthirus gorillae</i>	2010000111112220101000010101100
<i>Pedicinus</i>	2010010000102011110000000100010

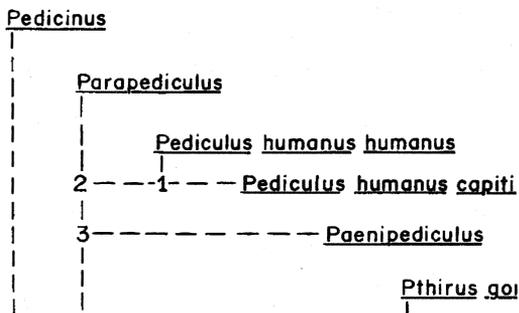


Fig. 1. Cladograma de los grupos de piojos parásitos de los Catarrhini.

Análisis filogenético

Kim (1988) presenta un análisis cladístico de las familias del orden Anoplura utilizando 41 características. En este árbol filogenético Pthiridae y Pedicinidae quedan ubicados como grupos hermanos y cercanamente emparentados con Pecarocidae, Haematopinidae e Hybophthiridae, mientras que en un grupo aparte y monotípico se halla Pediculidae como grupo hermano de las anteriores familias.

El presente cladograma (fig. 1)(c.i.= 0.84, L= 38) permite establecer claramente que *Paenipediculus* en efecto está estrechamente emparentado

con *Pediculus* y *Parapediculus*. Los tres taxa forman un grupo monofilético que constituye la familia Pediculidae. Esto parece indicar que esta familia tuvo una amplia radiación dentro de especies de primates.

Es importante señalar que aunque Kim & Ludwig (1978) y Kim (1988) plantean que dentro de la familia Pediculidae existen solamente dos especies (*Pediculus humanus* y *Pediculus schäffi*), las evidencias obtenidas parecen confirmar el criterio de Ferris (1951) acerca de la necesidad de considerar a la especie parásita de los cébidos como diferente de la especie que parasita al hombre. Por ello es necesario volver a tomar en cuenta la especie *Pediculus (Parapediculus) mjobergi*, ya que las evidencias filogenéticas parecen indicar que este taxon presenta autoapomorfías que permiten separarlo claramente de las demás especies de la familia; al parecer la hipótesis planteada por Ewing (1926) es posiblemente la mejor explicación en cuanto a la especiación de *Pediculus humanus* y *Pediculus mjobergi*.

La familia Pediculidae se muestra como un grupo monofilético, pero el taxon *Paenipediculus* presenta una serie de características propias que lo ubican más alejado de los otros dos taxa. A pesar de que solo se ha descrito una especie merece un mayor estudio, ya que podría conformar una subfamilia de Pediculidae.

Este análisis consideró por aparte las características de las subespecies de *Pediculus humanus (Pediculus humanus humanus* y *Pediculus humanus capitis)* las cuales han creado polémica en cuanto si deben ser consideradas especies aunque la única diferencia morfológica que se ha estimado es la de tamaño corporal (Kim et al., 1986). La presente revisión de caracteres mostró una sutil diferencia estructural de las setas de la válvula fimbriae en las hembras. Aunque morfológicamente es difícil la separación de estos taxa, su comportamiento en el hospedero, la fijación de los huevos e incluso la función como vectores de diferentes patógenos hace pensar que posiblemente se trate de dos especies; esto se ve reforzado por el hecho de que ambos taxa se separan claramente en el análisis filogenético efectuado. Este punto merece la atención de futuros estudios evalúen esta hipótesis.

En lo referente a Pthiridae, esta familia se muestra compartida por dos géneros de hospederos muy emparentados *Gorilla* y *Homo* lo

que sugiere que estos forman un grupo holofilético, tal como se expone en las filogenias actuales de los Catarrhini. Por otra parte Pedicinidae se ve restringida a la familia Cercopithecidae de monos del Viejo Mundo, mostrando una alta especificidad entre hospedero-parásito lo que indica una posible evolución paralela entre ambos grupos (Ashlock, 1974). *Pedicinus*, único género de la familia Pedicinidae, se presenta como el grupo menos derivado de los taxa estudiados mientras que Pthiridae se presenta como el grupo hermano de Pediculidae e igualmente derivados en consecuencia. Esto difiere de lo expuesto por Kim (1988) donde Pedicinidae y Pthiridae aparecen como grupos hermanos y Pediculidae como el grupo más ancestral.

La familia Pthiridae presenta solamente dos especies las cuales están claramente definidas (*Pthirus pubis* y *Pthirus gorillae*).

Por otra parte las características homoplásicas que se han tomado en cuenta en este trabajo no presentan una fuerte disyunción en los resultados, ya que al ser eliminadas del mismo los resultados son los mismos con variaciones esperadas en la longitud del árbol y el c.i.

RESUMEN

Se trabajó con los géneros *Pediculus* y *Pthirus* esencialmente aunque también se tomó en cuenta el género *Pedicinus*. Se analizaron caracteres morfológicos establecidos por otros autores (Kim, 1988; Kim & Ludwig, 1978) y algunos obtenidos del estudio de estos grupos en forma directa. Utilizando cinco diferentes métodos de análisis cladístico se obtuvo un árbol como el más probable con un C.I.= 0.84 y una longitud de 38.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Eustorgio Méndez, Laboratorio Conmemorativo Gorgas, Panamá, por la revisión del primer borrador y por haber facilitado especímenes de dicha Institución. A Mario Vargas, (Universidad de Costa Rica) y a William Eberhard, (Universidad de Costa Rica), por la revisión del primer manuscrito. Igualmente agradezco a Daniel Brooks y a cuatro correctores anónimos escogidos por la revista.

A Christopher Lyal, British Museum of Natural History, Londres, por facilitar el material de estudio.

REFERENCIAS

- Ashlock, P.D. 1974. The uses of cladistics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:81-99
- Ewing, H.E. 1926. A revision of the American lice of the genus *Pediculus*, together with a consideration of the significance of their geographical and host distribution. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 68:1-30.
- Ewing, H.E. 1929. *A Manual of External Parasites*. C. C. Thomas, Springfield, Massachussets.
- Ferris, G.F. 1951. The sucking lice. *Mem. Pac. Coast Entomol. Soc.* 1:1-320.
- Lyal, C.H.C. 1985. A cladistic analysis and classification of trichodectid mammal lice (Phthiraptera: Ischnocera), *Bull. Brit. Museum Nat. Hist. Entomol. ser.* 51:1-346.
- Kim, K.C. 1966. The species of *Enderleinellus* (Anoplura, Hoplopleuridae) parasitic on the Sciurini and Tamiasciurini. *J. Parasit.* 52:988-1024.
- Kim, K.C. 1982. Host specificity and phylogeny of Anoplura, Deuxième Symposium sur la Spécificité Parasitaire des Parasites de Vertébrés, 13-17 avril 1981, Paris Editions du Muséum, 123:123-127.
- Kim, K.C. 1988. Evolutionary parallelism in Anoplura and eutherian mammals. *Biosyst. Haematoph. Insects* 37:91-114.
- Kim, K.C. & Ludwig, H.W. 1978. The family classification of the Anoplura. *Syst. Entom.* 3:249-284.
- Kim, K.C., H.D. Pratt, & C.J. Stojanovich, 1986. *The sucking lice of North America. An Illustrated Manual for Identification*. Pennsylvania State University, Pennsylvania. 241p.
- Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics*. J. Wiley, Nueva York.