



**Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores
(Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores
Hospederos (Mammalia: Rodentia) II Edición.**

APORTES CIENTÍFICOS Y FORMATIVOS EN PANAMÁ

Mónica N. Contreras O.

<https://orcid.org/0000-0003-0972-6951>

Daniel A. Emmen P.

<https://orcid.org/0000-0001-9309-0487>

Luis J. Jurado

<https://orcid.org/0009-0000-2987-3348>

Título de la obra:

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia) aportes científicos y formativos en Panamá.

Autor: Mónica Nuzhat Contreras Ochoa, Daniel Emmen y Luis J. Jurado

ISBN: 978-9962-17-716-6

Editorial: Editorial Digital UP[®] Universidad de Panamá, Vicerrectoría de Investigación y Postgrado, Oficina de Publicaciones Académicas y Científicas.

Coordinación General: Dr. Francisco Farnum

Editora:

II Edición.

Diseño de portadas:

César Álvarez Melgarejo

Diagramación y digitalización interactiva

César Álvarez Melgarejo

Citar este documento como:

Contreras, M., Emmen, D. y Jurado, L. (2023). Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos. O.P.A.C. Universidad de Panamá.

Palabras clave:

El presente volumen está sujeto a los derechos de autor Creative Commons 4.0 en el cual se establece que el libro para todos los usuarios posibilita compartir (copiar y redistribuir el material en cualquier medio o formato), adaptar, transformar y construir a partir del material para cualquier propósito) siempre y cuando se realice de forma razonable y se cite a los autores del material original. El editor y Sello Editorial no se expresan implícitos respecto a la exactitud de la información contenida en este libro razón por la cual no pueden asumir ningún tipo de responsabilidad

DEDICATORIA

A las profesoras Edelmira de Fanilla, Dora Quirós y Onelia Fernández Camargo pioneras en estudios de Mercado, Conservación, Taxonomía y Sistemática en Panamá.

AGRADECIMIENTO

Dr. Francisco Farnum Universidad de Panamá

Dr. Rafael Samudio Sociedad Mastozoológica de Panamá

Dr. Edwin Domínguez. Universidad de Panamá

Lic. María Pérez. Universidad de Panamá

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

Dr. Carlos Viltre. Centro Latinoamericano de Estudios en Epistemología Pedagógica (CESPE)

Dra. Jessica Light University of Florida

Dr. David Reed, Candace McCaffrey, Ángelo Soto y Jorge Pino. University of Florida, Museo de Historia Natural de Florida,

Dr. M. Branham. University of Florida, Departamento de Entomología y Nematología

Sra. Grace y Sra. Giovanna Ciudad de Gainesville, Estados Unidos.

ÍNDICE

	Página
Dedicatoria	i
Agradecimiento.....	ii
Índice General	iii
Prólogo	iv
Resumen	v
Abstract	vi
Introducción	vii
CAPÍTULO 1: Coevolución, Diversidad y Taxonomía de Piojos Chupadores y sus roedores hospederos	1
1.1. Aspectos relacionados con el término Coevolución	3
1.2. Diversidad de los piojos chupadores (Insecta: Phthiraptera: Anoplura.....	5
1.3. Filogenia de los piojos chupadores (Insecta: Phthiraptera: Anoplura.....	9
1.4. Diversidad de Roedores (Mammalia: Rodentia)	11
1.5. Filogenia de Roedores (Mammalia: Rodentia)	14
1.6. Asociaciones históricas entre Anoplura y sus hospederos Mamíferos.....	15

1.6.1.	Asociación de piojos chupadores y sus hospederos Roedores	16
1.6.2.	Coevolución entre piojos chupadores y sus roedores hospederos	17

CAPITULO 2: Metodología para inferir la relación coevolutiva entre Piojos Chupadores y sus roedores hospederos 19

2.1.	Especímenes de Anoplura	21
2.2.	Selección del Grupo Externo	22
2.3.	Selección y Codificación de Caracteres Morfológicos en Anoplura	22
2.4.	Análisis Filogenético de Anoplura	23
2.5.	Comparación del Árbol de Piojos Chupadores y sus Roedores Hospederos	24
2.6.	Interpretación del Análisis de Reconciliación	24

CAPITULO 3: Filogenia y Patrones Coevolutivos de Piojos Chupadores y sus roedores hospederos 25

3.1.	Filogenia de Anoplura	27
3.1.1.	Caracteres morfológicos de Anoplura	27
3.1.2.	Polarización del carácter en piojos chupadores	40
3.1.3.	Análisis Filogenético de Anoplura	41
3.2.	Filogenia de Rodentia	46
3.3.	Análisis de Reconciliación	48
3.3.1.	Patrón de Coespeciación	51
3.3.2.	Patrón de Duplicación	54
3.3.3.	Patrón de "Sorting event"	55
3.3.4.	Patrón de Cambio de hospedero	56

CAPÍTULO 4 Aporte formativo en la Enseñanza de las Ciencias Biológicas.....	59
4.1. Educación Superior en Panamá.....	61
4.2. Modelo Educativo y Fundamento Curricular de la Enseñanza de la Biología en la Universidad de Panamá	63
4.3. Aporte Educativo del Estudio en la Enseñanza de las Ciencias Biológicas	67
Referencias Bibliográficas.....	67
Anexos.....	77

PRÓLOGO

La literatura científica que aborda temáticas sobre Taxonomía Animal, Sistemática y Biología Evolutiva son escasas en Panamá y bajo este escenario es oportuno publicar y presentar a la comunidad científica la segunda edición del libro titulado “Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia) aportes científicos y formativos en Panamá” el cual está dirigido a profesionales de las ciencias biológicas, como biólogos en formación e interesados en el reconocimiento de enfermedades zoonóticas, la conservación sostenible de grupos naturales, áreas verdes y ecosistemas terrestres.

Este libro en sus tres primeros capítulos aporta información confiable sobre la taxonomía, filogenia y los patrones coevolutivos entre dos grupos naturales, piojos chupadores y sus roedores hospederos; en la que los autores apoyan la hipótesis de que la presencia de piojos chupadores podría ser un carácter útil en el establecimiento de relaciones evolutivas entre sus roedores, en particular de aquellos de interés para la salud humana.

En el cuarto capítulo, los autores sugieren a los profesores universitarios hacer las respectivas transposiciones didácticas, para que el mismo sea utilizado en los programas de formación de licenciados en Biología, en las asignaturas obligatorias del curriculum, como Diversidad Animal, Taxonomía Animal, Biología Evolutiva, o en Programas de postgrado de ciencias afines.

El diseño metodológico establecido por los autores en colaboración con investigadores internacionales, así como los hallazgos presentados en esta edición del libro, aunado a las más de 100 fuentes bibliográficas, le permiten al lector llegar a sus propias conclusiones o bien establecer recomendaciones para asegurar el rigor científico de próximas investigaciones.

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

Las imágenes presentadas para ilustrar caracteres diagnósticos de piojos chupadores fueron tomadas de placas fijas de piojos chupadores de la colección de Referencia del Instituto Conmemorativo Gorgas de Estudios de la Salud con la ayuda del equipo óptico de la Universidad de Panamá. Además las imágenes de cinco especies de roedores son fotografías inéditas captadas en roedores reportados en un fragmento de bosque tropical localizado en el Paisaje Protegido Isla Galeta, una de las cuatro áreas protegidas de la provincia de Colón, Panamá.

RESUMEN

Los piojos chupadores del suborden Anoplura (Phthiraptera) comprenden unas 539 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*. Este estudio hace un aporte al conocimiento científico que puede servir para la interpretación de enfermedades zoonóticas en Panamá, además es útil como fundamento epistemológico en la enseñanza de las Ciencias Biológicas, pues se abordan aspectos de Biología Celular, Ecología, Diversidad, Taxonomía, Evolución y Conservación de la fauna silvestre.

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 taxon was examined from Anoplura family Pediculidae. Phylogenetic analyses of these data produced 109 most parsimonious cladograms, with a long 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 Sciuridae. Host switching in *H. nesoryzomydis*; *H. oryzomydis* y *N. semifasciatus*. Duplication in *Fahrenheitia ferrisi* and *F. hertigi* and Sorting events in *Polyplax auricularis*. *This study makes a contribution to scientific knowledge that can be used for the interpretation of zoonotic diseases in Panama, it is also useful as an epistemological foundation in the teaching of Biological Sciences, since aspects of Cellular Biology, Ecology, Diversity, Taxonomy, Evolution and Wildlife conservation.*

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, cuales hospederos son colonizadores y cuales 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).

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

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.

Objetivos del Estudio

- ▣ 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
- ▣ Presentar el aporte educativo de este estudio en la formación académica y científica de los Biólogos de Panamá

CAPÍTULO

1



**DIVERSIDAD, FILOGENIA
Y ASOCIACIONES
HISTÓRICAS
DE ANOPLURA CON SUS
HOSPEDEROS MAMIFEROS**

Aspectos relacionados con el término Coevolución

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).

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

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 parásito-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 patogenicidad, 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 cómo 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).

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

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 estiletos 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).

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

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: Echinophthiriidae; 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*, *Hamophthirius*, *Ratemia* y otros géneros), Hybophthirinae y Pedicininae; Neolinognathidae y Pediculidae conformada por *Pediculus* y *Pthirus*.

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 (Durdén y Musser, 1994).

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

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 (Durdin 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 (Durdin y Musser, 1994). La invasión sobre sus grupos hospederos Rodentia, Lagomorpha, Primates e Insectívora 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 Sin embargo, Kim y Ludwig en 1978a elevan las 5 subfamilias de Hoplopleuridae así como también a los géneros *Microthoracius*, *Pecaroecus*, *Hamophthirius* 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: Echinophthiriidae, Microthoraciidae, Haematopinidae, Pecaroecidae, Hamophthiridae, Ratemiidae, Hybophthiriidae, Pedicinidae, Neolinognathidae, Linognathidae,

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

Pediculidae, Pthiridae, Enderleinellidae, Hoplopleuridae y Polyplacidae, en todo el mundo (Durden y Musser, 1994; Durden 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 (Durden 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 (Durden 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 (Durden y Musser, 1994). La invasión sobre sus grupos hospederos Rodentia, Lagomorpha, Primates e Insectívora 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, paraterguitos usualmente bien desarrollados, placa esternal del segundo segmento abdominal no está en contacto con paraterguitos, 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

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

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 estos 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, Microthraciidae, Echinophthiriidae, Pecarocidae y Pediculidae (Kim y Ludwig, 1978a; Kim, 1985). Estos taxa son altamente especializados, sin embargo retienen caracteres plesiomórficos.

La relación filogenética de Hybophthiriidae, Hamophthiridae, Pthiridae, Ratemiidae, 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: Microthraciidae, Echinophthiriidae y Ratemiidae; y la línea Pediculoides por: Pediculidae, Pthiridae, Pedicinidae Pecarocidae, Haematopinidae e Hybophthiriidae.

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 máximo "likelihood bootstrap" (ML bootstrap), indica con 95% de certeza que las taxa *F. hertigi* y *F. fairchildi* son hermanas a pesar de que estos géneros 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, estructura poblacionales y demográficas variables. Estos caracteres hacen de los roedores un taxón interesante para estudios biogeográficos, ecológicos, filogenéticos entre otros (Huchon *et al.*, 1999).

A nivel mundial, el orden Rodentia está constituido por 2277 especies, 481 géneros, 29 familias organizadas en 5 sub ordenes: Anomaluromorpha 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 homoplasico (Hartenberger, 1985). Tullberg (1899) utilizó la morfología del plano de inserción del incisivo ubicado en el maxilar inferior para subdividir el orden Rodentia en Sciurogathi e Histicognathi. Sin embargo, estudios filogenéticos solo reconocen como grupo monofilético a los Histicognathi, que incluye a piomorfos del viejo mundo y a caviomorfos del nuevo mundo (Huchon *et al.*, 1999).

En Panamá, la diversidad de especies de mamíferos reportadas es de 270, 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 67 especies, en 10 familias. De las cuales la superfamilia Muroidea es la más diversa, pues esta comprende 45 especies en 2 familias Cricetidae y Muridae (Fundación PA.NA.MA, 2007; Samudio, 2002; Méndez, 1990).

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)



A. *Sciurus granatensis* Humboldt 1811



B. *Sigmodontomys alfari*
J.A. Allen 1897



C. *Zygodontomys brevicauda*
J.A. Allen 1897 & Chapman, 1893



D. *Hoplomys gymnurus*
(Thomas, 1897)



E. *Proechimys semispinosus*
(Tome, 1860)

Figura 1 Roedores de Panamá. Foto Luis Jurado

Tabla 1 Taxonomía de Roedores Existentes.

Sub orden	Super familia	Familia
Anomaluomorpha	Pedetoidea	Pedetidae
Sciuomorpha		Allomyidae
		Aplodontiidae
		Sciuridae
		Gliridae
Myomorpha	Muroidea	Platacanthomyidae
		Spalacidae
		Calomyscidae
		Nesomyidae
		Cricetidae
		Muridae
	Dipodoidea	Dipodidae
Castorimorpha	Castoroidea	Eutypomyidae
		Castoridae
		Rhizospalacidae
	Eomyoidea	Eomyidae
		Geomyidae
		Heteromyidae
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; Steppan *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 aún controversial, pues evidencia fosil 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 parafiletico (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, responda a la utilización inadecuada de grupo externo con respecto a las especies analizadas (Sullivan y Scrowford, 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, (Anomaluomorpha, (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 Miomorpha y un tercer clado Hystricomorpha, conformado por miembros de la superfamilia Ctenodactylidae e Hystricognathi.

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 perisodáctilos 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

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

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 Pecaroecidae 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. sciuricola* 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 Sciuridae 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 Sciuridae, pero además es encontrado en otros hospederos roedores (Cricetidae y Chrysochloridae), quienes posiblemente comparten el mismo hábitat que los sciuridos (Kim, 1985).

La familia Heteromyidae o ratones de bolsas, que incluye 6 géneros y 55 especies divididas en tres subfamilias: Dipodomysinae 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 (Durdin 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 subdivididas en 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 Sciuridae. En el desarrollo de esta asociación, señala Kim (1985), la infestación es primaria, y la divergencia y evolución del hospederos conduce a la divergencia del parásito.

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

Según Kim (1985), en este patrón de coevolución (cambio de hospederos), 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 hospederos.

En otros casos la cladogénesis del parásito podría ser más rápida que la del hospederos (Kim, 1985), consecuentemente muchas especies emparentadas de parásitos son encontradas sobre la misma especie de hospederos dentro del mismo hábitat (Sprent, 1969).

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

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 parasito 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).



**ASPECTOS METODOLÓGICOS
para inferir Patrones
Coevolutivos entre piojos
chupadores y
sus mamíferos hospederos**

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

Para determinar los Patrones de Coevolución entre piojos chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus hospederos mamíferos (Mammalia: Rodentia), fue necesario inferir previamente la relación filogenética de los piojos chupadores, así como inferir la relación filogenética más parsimoniosa para los roedores en el estudio.

La relación filogenética entre las 15 especies de piojos chupadores del estudio, 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 (Tabla 2), representan el 50% de la biodiversidad de Anoplura reportada para Panamá (Durdén y Musser, 1994). Para la selección de caracteres morfológicos en este grupo natural, se observaron 25 placas fijas de piojos chupadores inventariadas del Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá; así como, al Museo de Historia Natural de la Universidad de Florida, división de Mastozoología.

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

Especies de Anoplura	Especies hospederos	Colección de Referencia
<i>Enderleinellus deppei</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 alfari</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 alfari</i> <i>Oryzomys alfaroii</i> <i>Oryzomys talamancae</i> <i>Melanomys caliginosus</i>	Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

<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 adspersus</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 alfari</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 más espiráculos; genitalia del macho con tres partes principales: un apodema basal que es tan largo como ancho, un pseudopenis en posición media y dos parámetros 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 fundamentó sobre las 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 Nikon, 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 convergencias 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 $p > 0.05$.



**Filogenia y Patrones
Coevolutivos de Piojos
Chupadores y sus roedores
hospederos**

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 esternal (PTE), longitud de la uña del primer y tercer par de patas, la presencia de la placa esternal 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 0 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

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

del hospedero (Borrór *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.

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

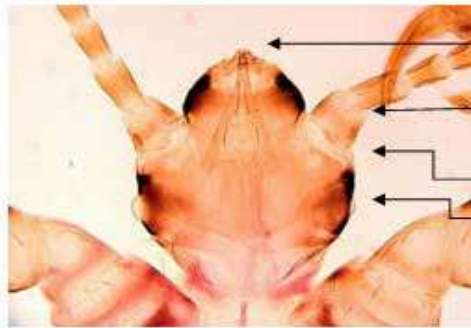


Figura 1a. *Pediculus humanus*

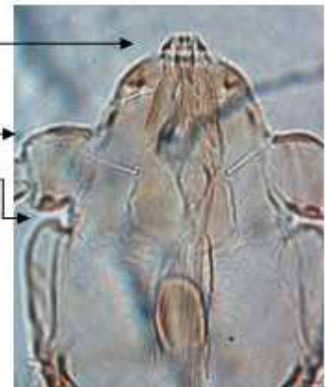


Figura 1b. *Hoplopleura sciuricola*

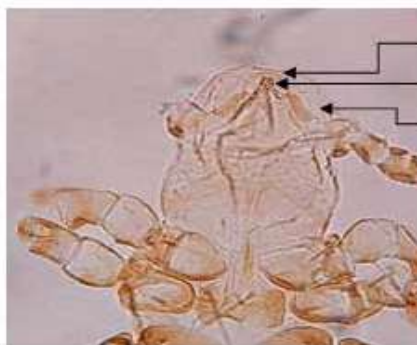
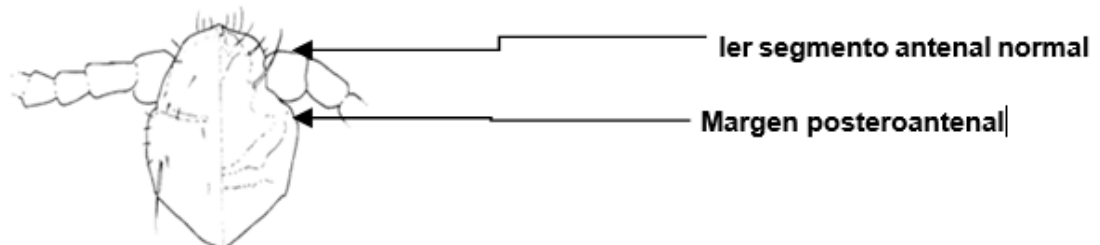


Figura 1c. *Enderleinellus hondurensis*

Figura 1 Vista ventral de la cabeza, Piojos Chupadores

Figura 2. Vista Dorsal de la Cabeza de piojos chupadores



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 Externa (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, puntiagudo 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

Figura 3

Región torácica de los piojos chupadores

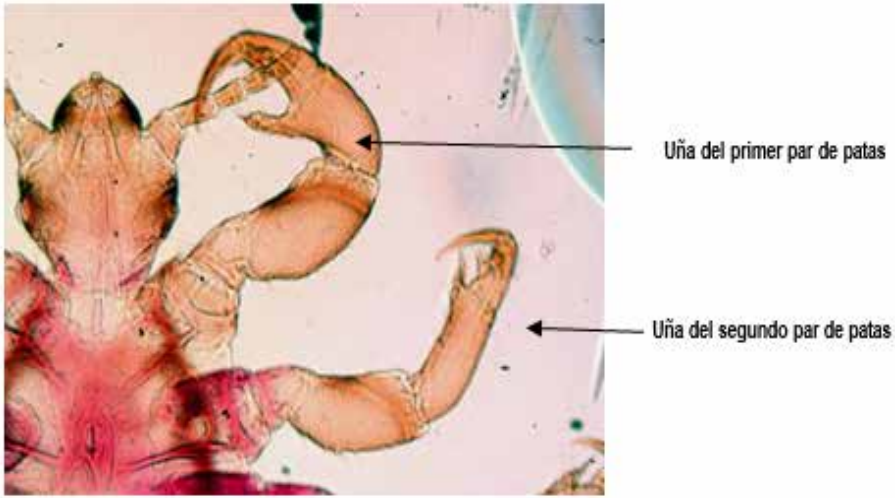


Figura 3a. *P. humanus*

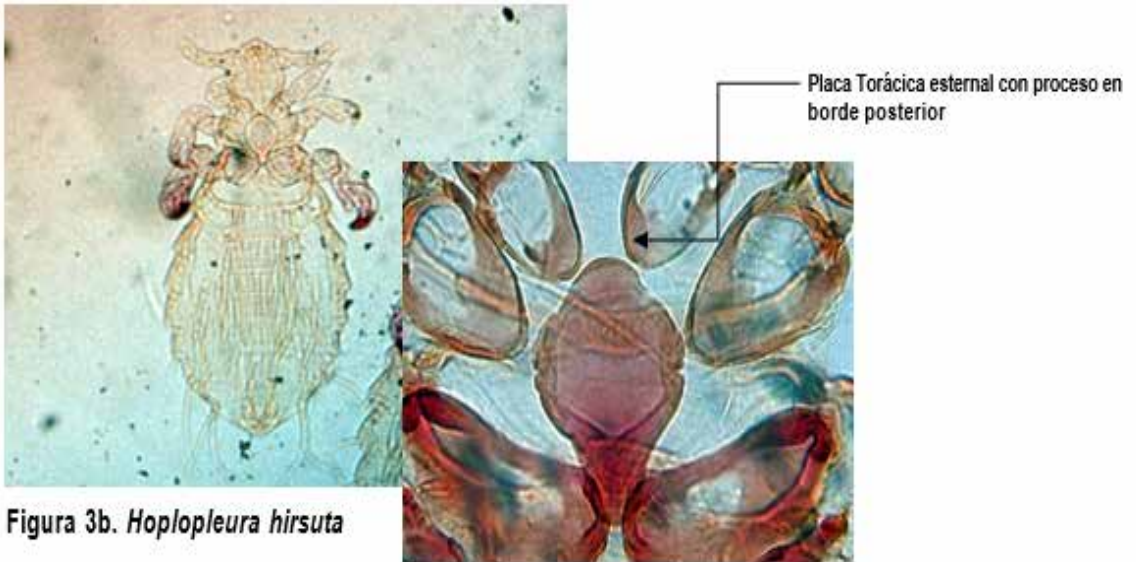


Figura 3b. *Hoplopleura hirsuta*

Figura 4 Región torácica de los piojos chupadores

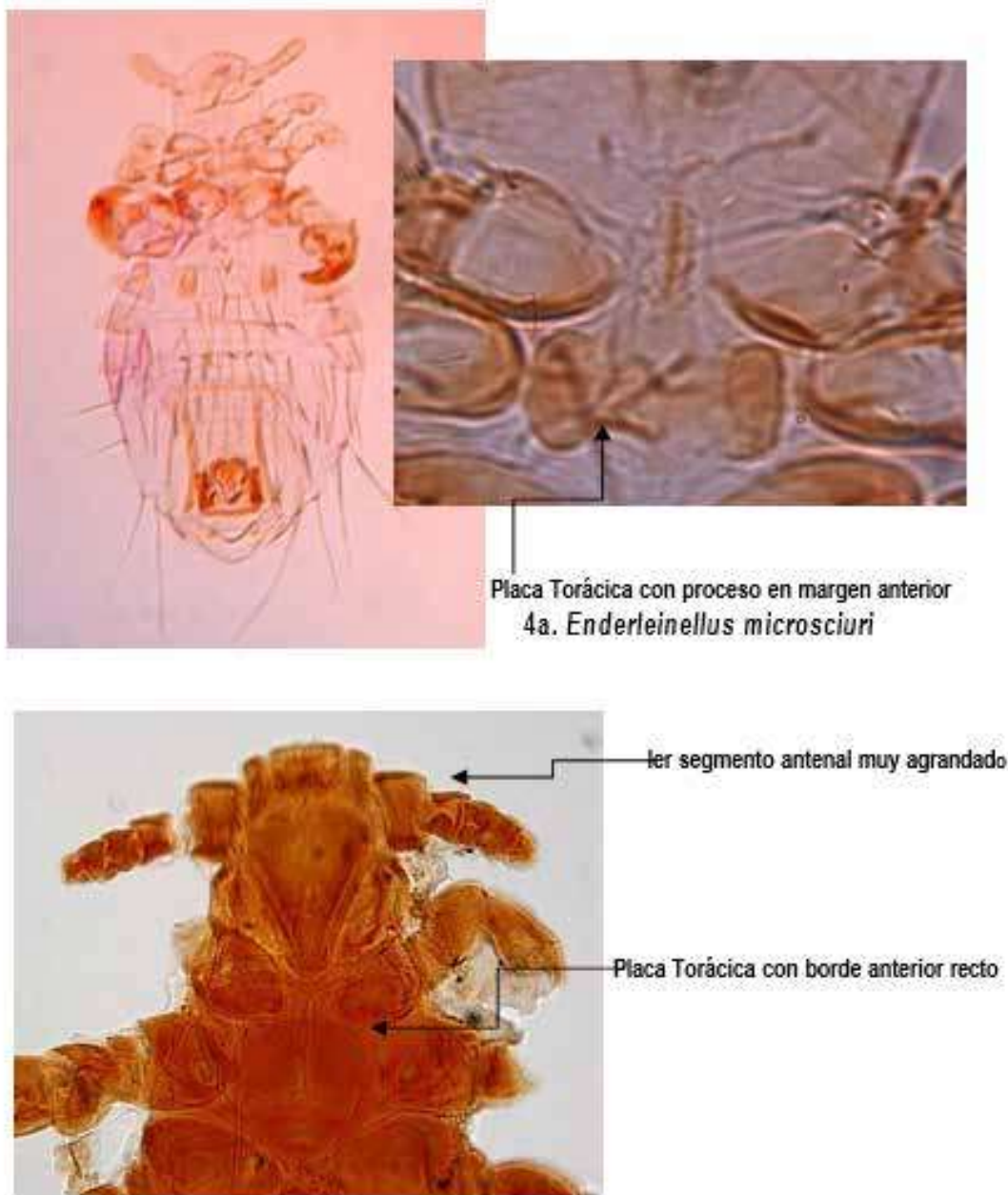


Figura 4b. *Polyplax spinulosa*

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 ETERNAL 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 género *Fahrenholzia* tienen paraterguitos del segundo segmento abdominal dividido, una placa en posición ventral mientras la otro está 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.

Figura 5
Placa ventral esternal en piojos chupadores

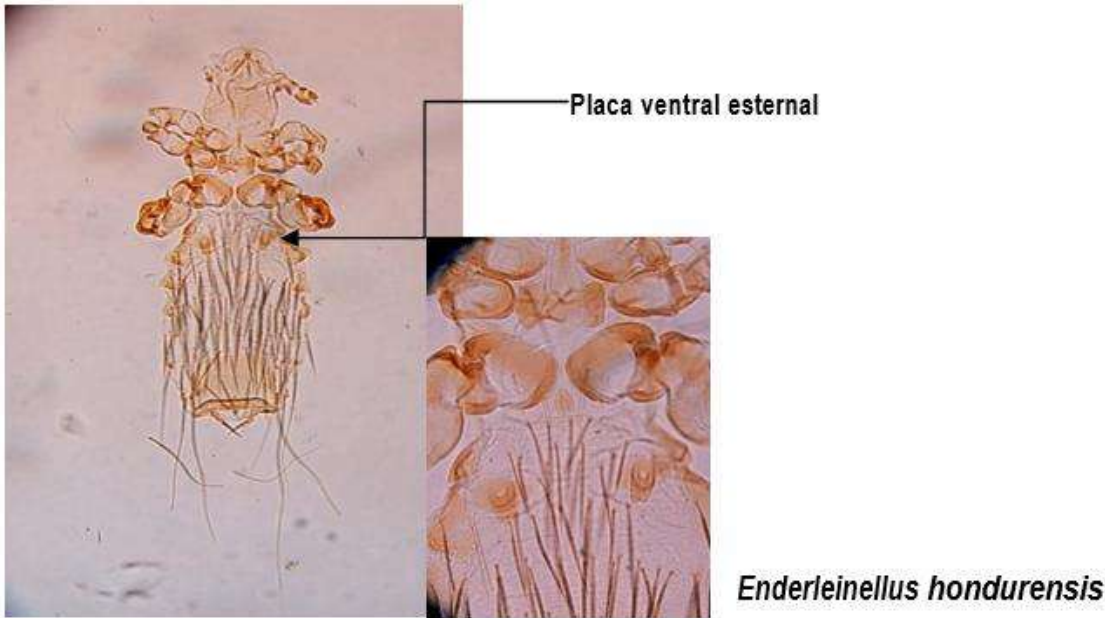


Figura 6
Paraterguito del segundo segmento abdominal dividido

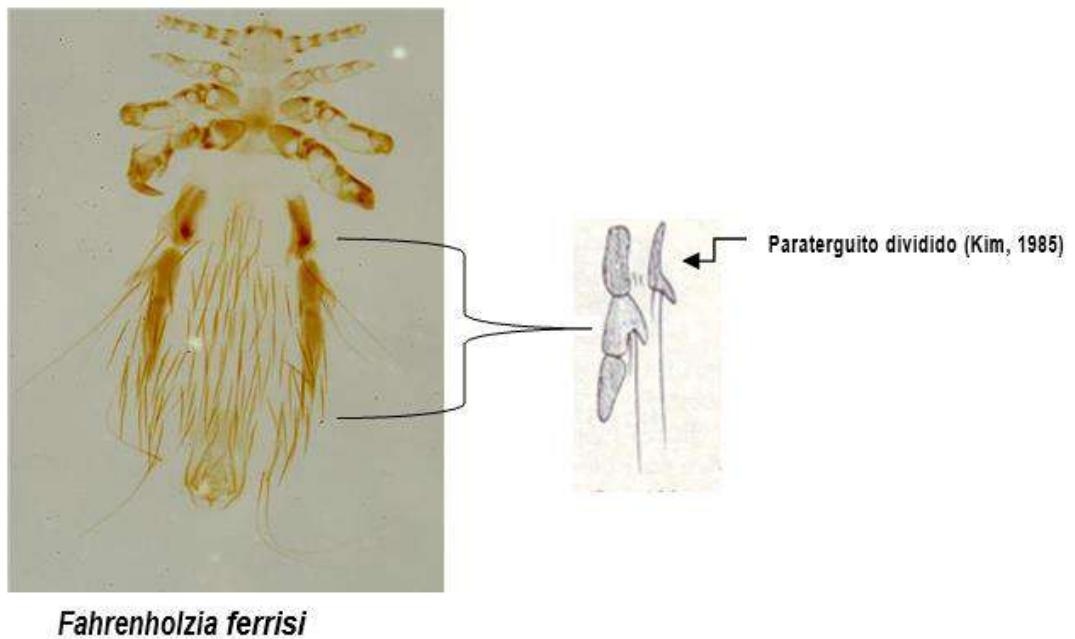
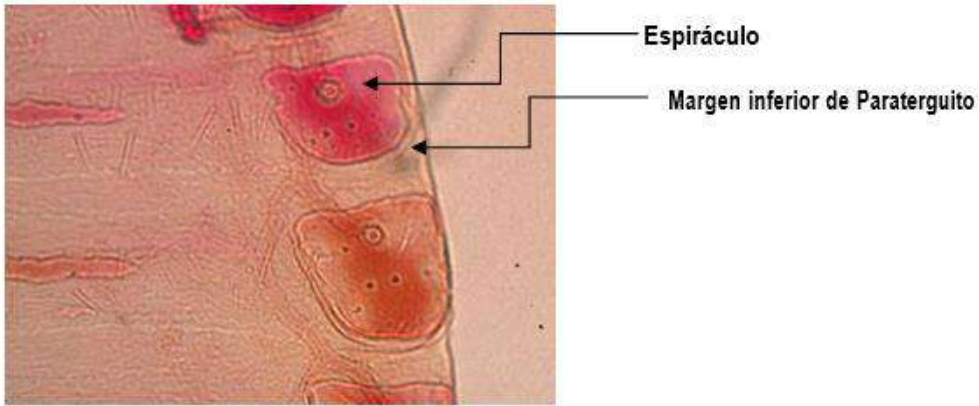
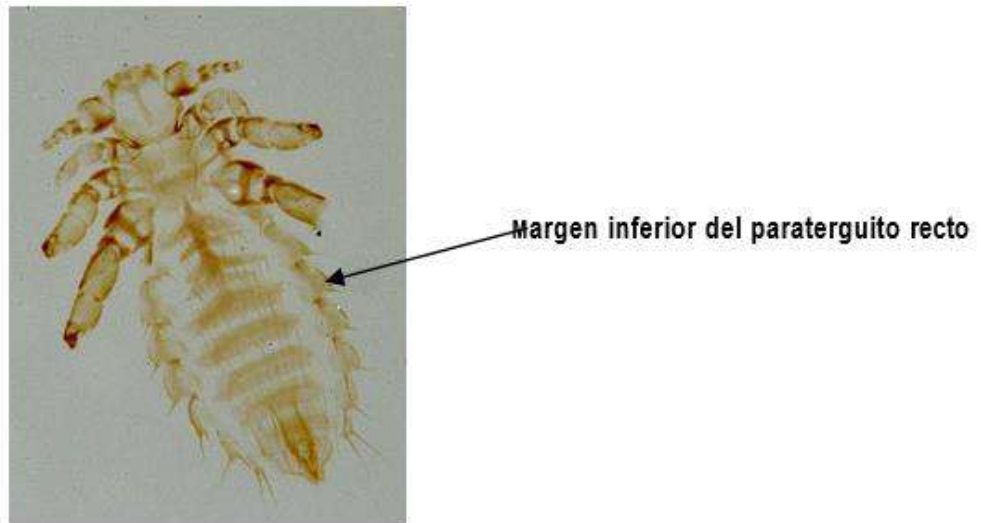


Figura 7
Margen inferior de paraterguito fusionado al cuerpo



Pediculus humanus

Figura 8
Margen inferior del paraterguito libre *Polyplax auricularis*



Polyplax auricularis

Figura 9 Margen inferior del Paraterguito aserrado

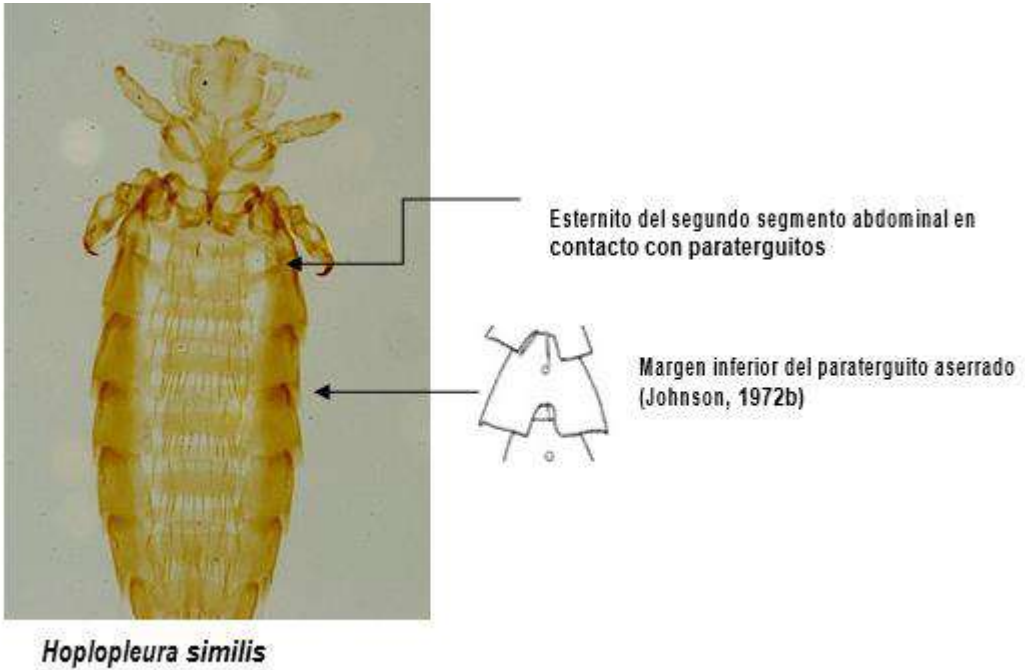


Figura 10 Paraterguito con proceso apical en ambos lados

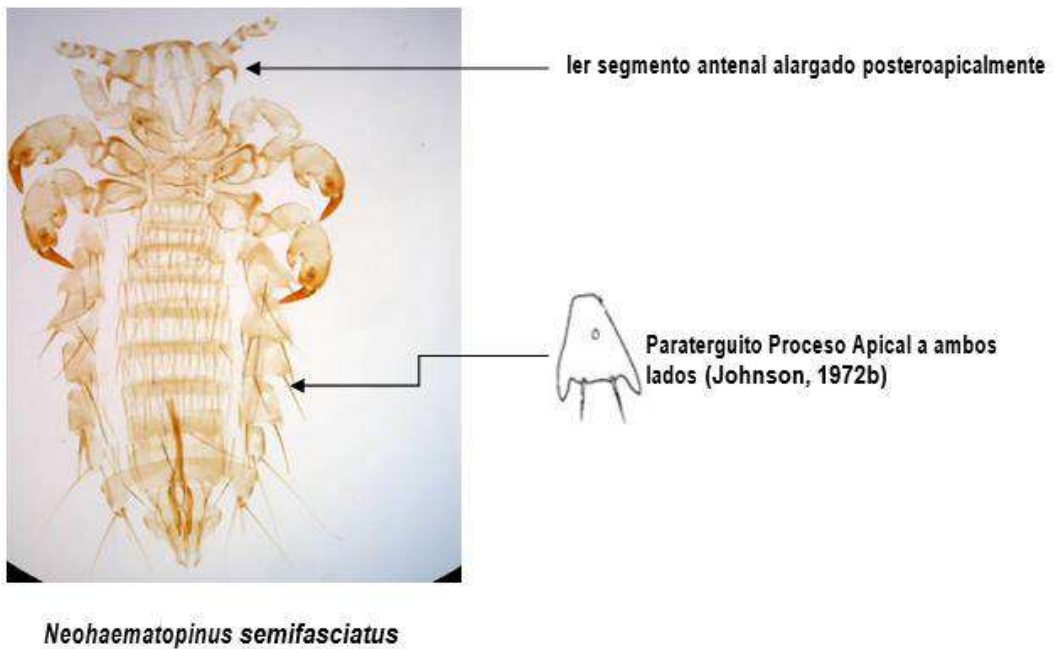
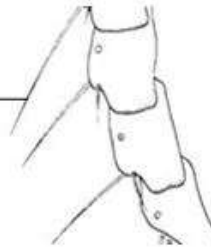


Figura 11

Paraterguito con margen inferior libre



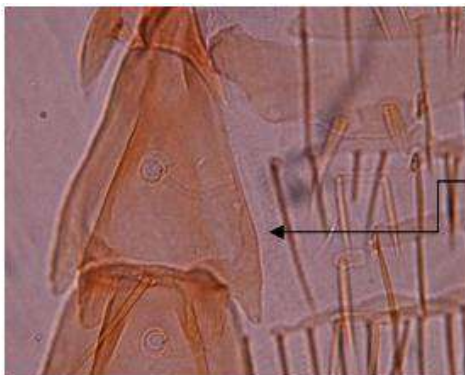
Pterophthirus audax



paraterguito con proceso a pical de un lado Johnson, 1972b)

Figura 12

Paraterguito con margen inferior bilobulado



Hoplopleura bryzomydis



Paraterguito con borde inferior bilobulado (Jonson, 1972b)

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 género *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 que 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 género y especie (Kim y Ludwig 1978a).

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

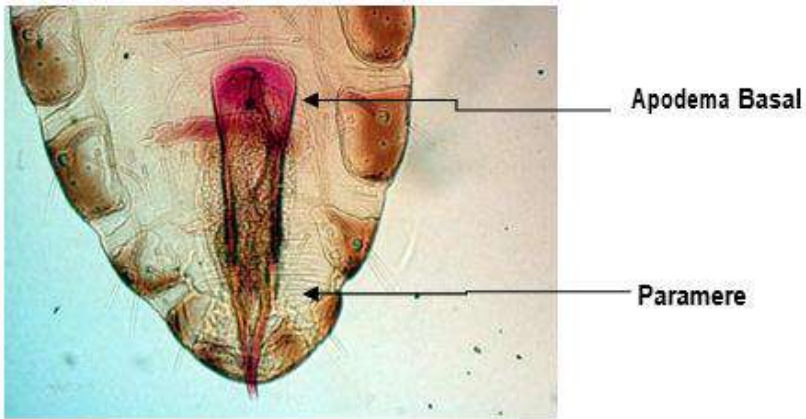
23- Seta Genital (Fig. 15a, 15b):

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).

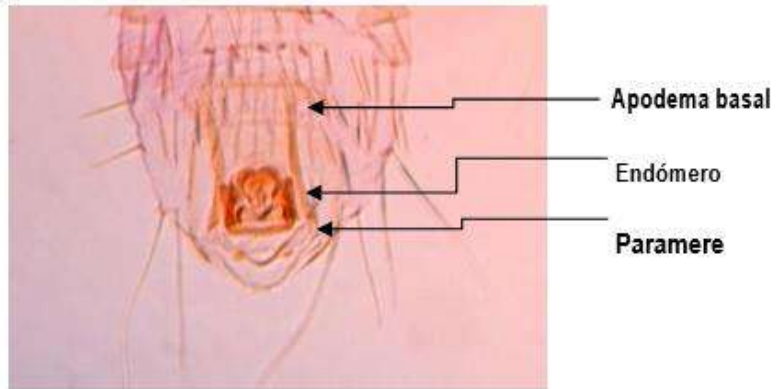
24- Placa Genital (Fig. 15a, 15b, 15c):

(0) No fusionada con el séptimo segmento abdominal; (1) Fusionada con el séptimo segmento abdominal

Figura 13 Genitalia de macho de piojos chupadores

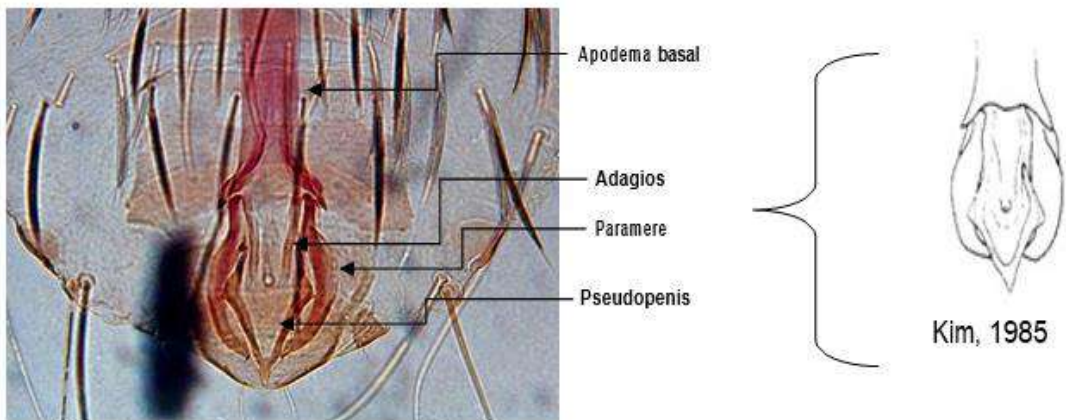


13a. *Pediculus humanus*



13b. *Enderleinellus microsciuri*

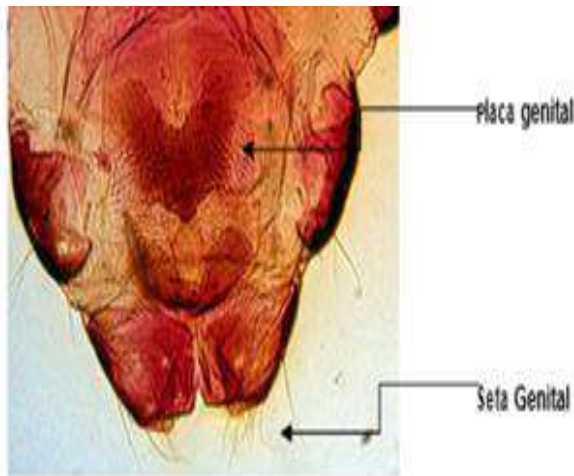
Figura 14 Genitalia de Macho de piojos chupadores



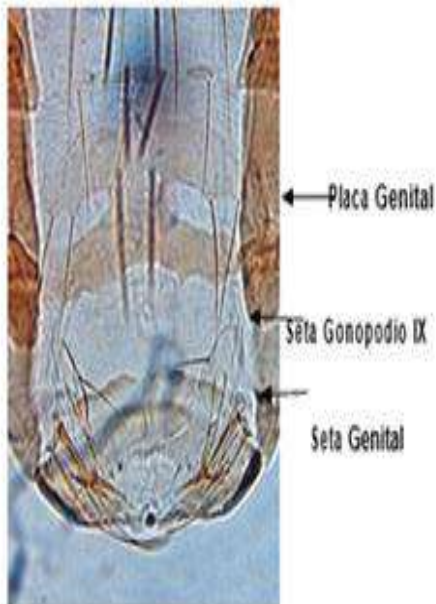
14a. *H. hirsuta*

Figura 15

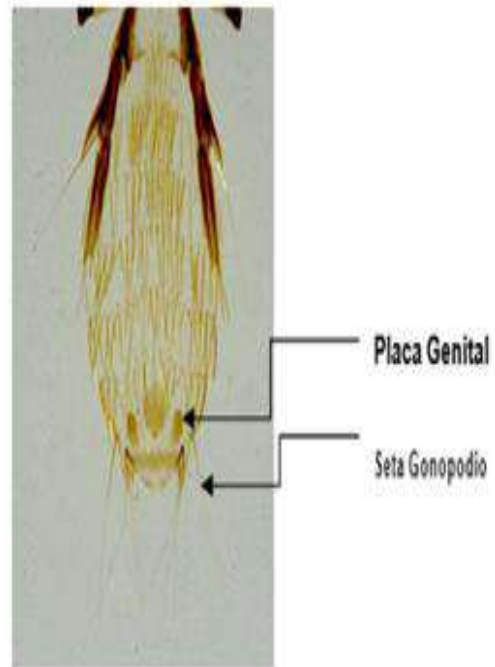
Genitalia de Hembra de Anoplura



15a. *Pediculus humanus*



15b. *Pterophthirus audax*



15c. *Fahrenholzia fairchildi*

3.1.2 Polarización del carácter

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

Carácter morfológico	Estado del carácter morfológico	
	1, mediano (2.9mm - 0.9mm)	2, pequeño (0.89-0.5mm)
1-Longitud total del cuerpo	0, largo (3mm o más)	2, pequeño (0.89-0.5mm)
2-Longitud de la cabeza	0, Grande (0.3mm o más)	2, pequeña (0.9mm 0 menos)
3-Ojo o punto ocular	0, Presente	
4-Primer segmento antenal	0, Normal	2, Muy agrandado
5- Posición del Haustellum	0, Terminal	
6-Placa Torácica Esternal (PTE)	0, Ausente	2, Presente Dividida
7-Borde Anterior de la (PTE)	0, Ausente	2, Cóncavo
8-Borde posterior de la (PTE)	0, Ausente	2, Cóncavo
9-Primer par de Patas	0, Similar en tamaño al Segundo par de patas	
10- Tercer par de patas	0, Similar en tamaño al primer y 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	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	2, Más desarrollada que la uña del primer y segundo par de patas

Carácter morfológico	Estado del carácter morfológico
----------------------	---------------------------------

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

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 (X)	1, Más larga que la seta del gonopodio (X)	2, Más corta que la seta del gonopodio (X)	3- Ausente solo gonopodio (X)		
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

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

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.

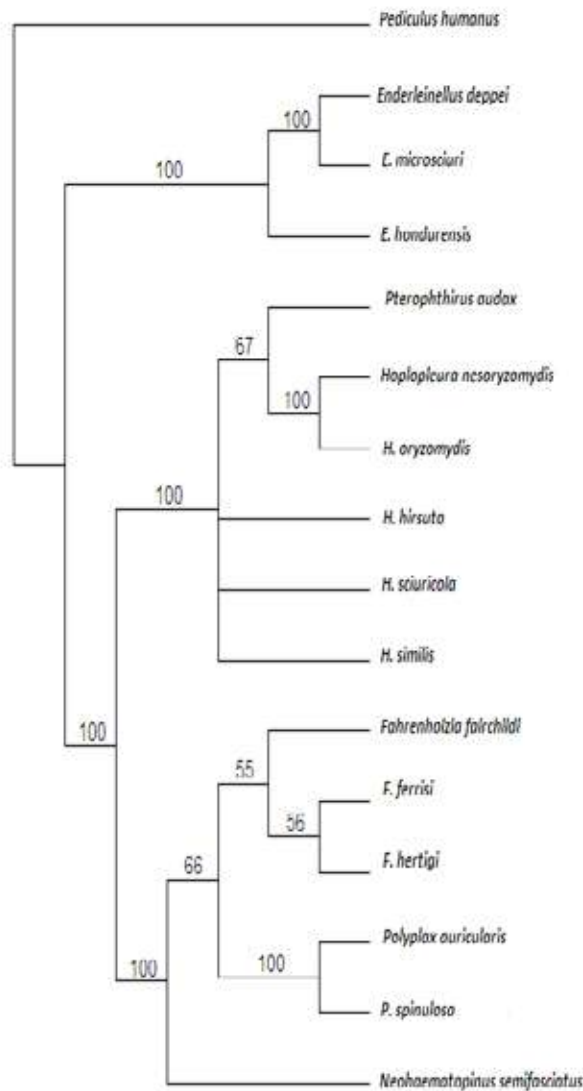


Figura 16. Relación filogenética entre 15 especies de piojos chupadores ectoparásitos de roedores basados en 25 caracteres morfológicos. Filograma de Máxima Parsimonia (MR) con Majority Rule soporta valores más altos que el 50%, Longitud=56, CI=0.786, RI= 0.831, RC= 653. Las flechas indican lo tres clados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

Posiblemente estas apomorfias 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.

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

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. alfari*), *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 sinapomorfias: 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. nesorysomys*, *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.

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

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; Steppan *et al.*, 2004; Weksler, 2006, 2003; Villalobos y Cervantes-Reza, 2007.

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

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_adpersus,H_desmarestianus)), (Proechimys,Hoplomys)),((Sc_granatensis,M_alfari),Sc_variegatoides))

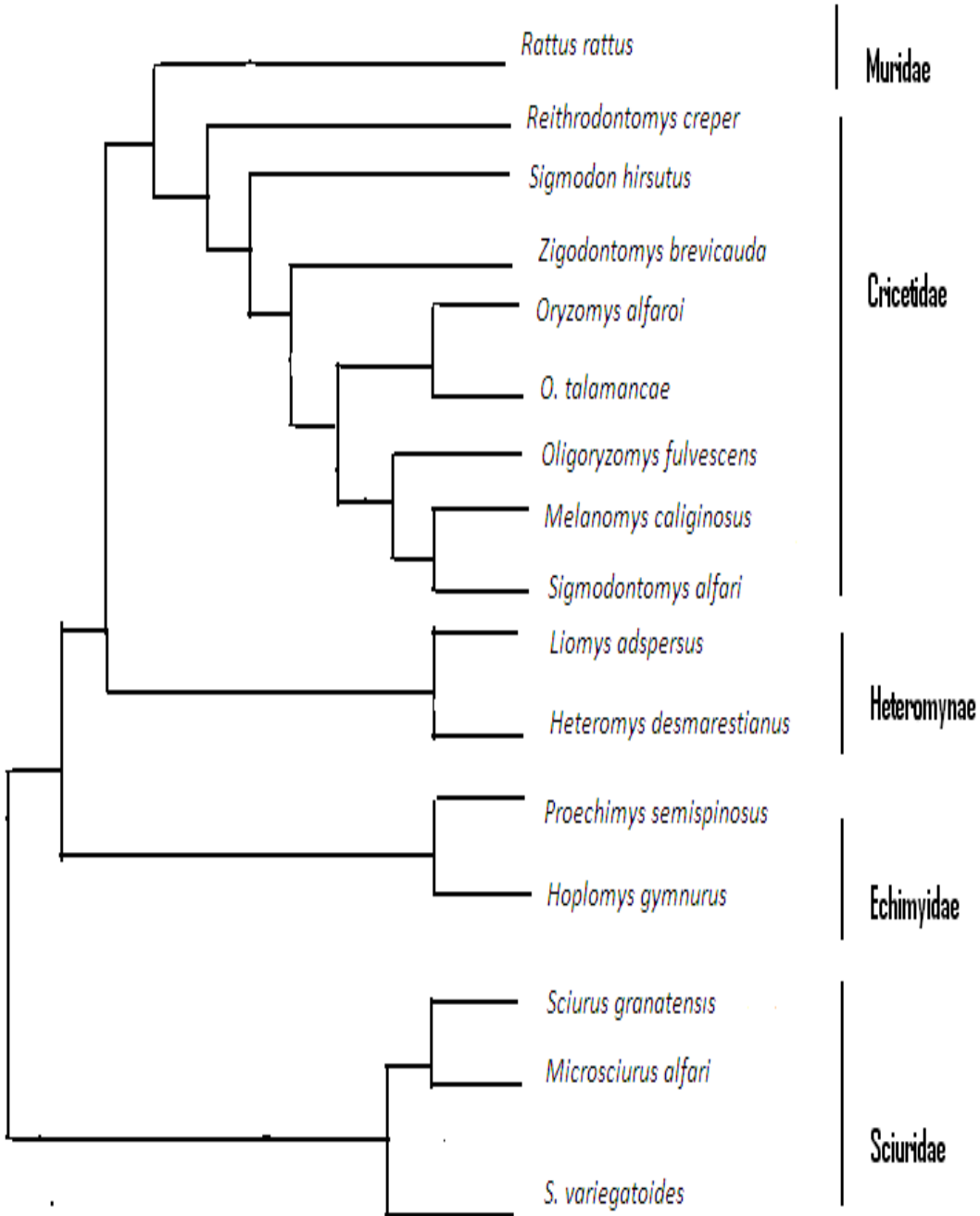


Figura 17. Árbol filogenético de 16 especies de roedores hospederos de piojos chupadores reportados para Panamá. Light, J (2008).

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_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_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_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_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),(O_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

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,OI_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,OI_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 detectó 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).

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

Cuadro 6. Tabla de Reconstrucción. TreeMap 2.0b.

Comparación	Co especiación	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 - 6 C), 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 variegatoides* y *Enderleinellus hondurensis*; *Sciurus granatensis* y *Enderleinellus deppei*; *Microsciurus alfari* 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).

Microsciurus alfari y *S. granatensis* son territoriales y habitan principalmente bosques húmedos, sin embargo, *M. alfari* es comumente 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*).

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

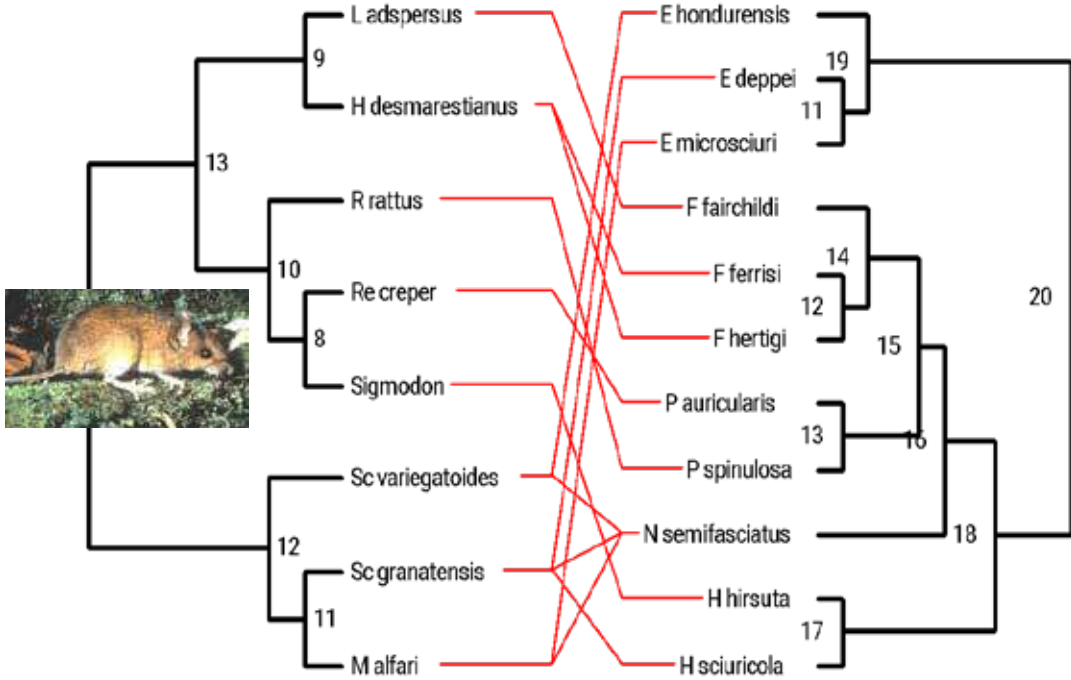


Figura 18. Resultado de Analisis de Reconciliación. TreeMap 2.0b.Tanglegram (4) de roedores y sus piojos chupadores ectoparasitos. Las líneas entre las taxa indican la asociacion parásito-hospedero.

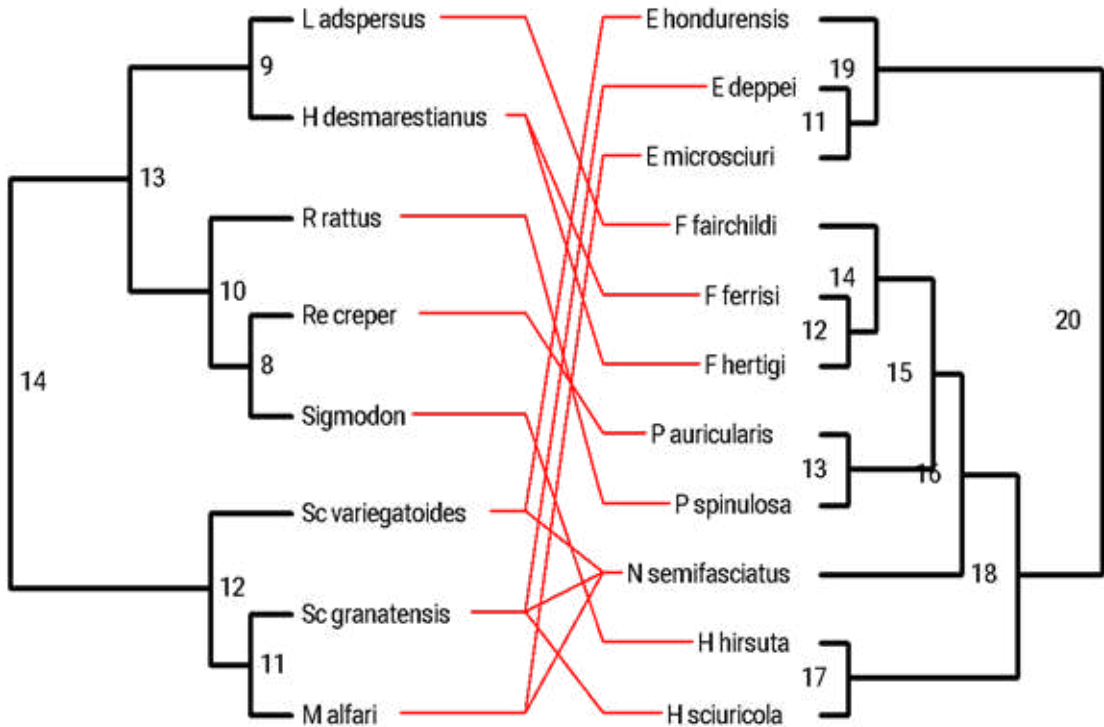


Figura 18. Resultado de Analisis de Reconciliación. TreeMap 2.0b.Tanglegram (4) de roedores y sus piojos chupadores ectoparasitos. Las líneas entre las taxa indican la asociacion parásito-hospedero.

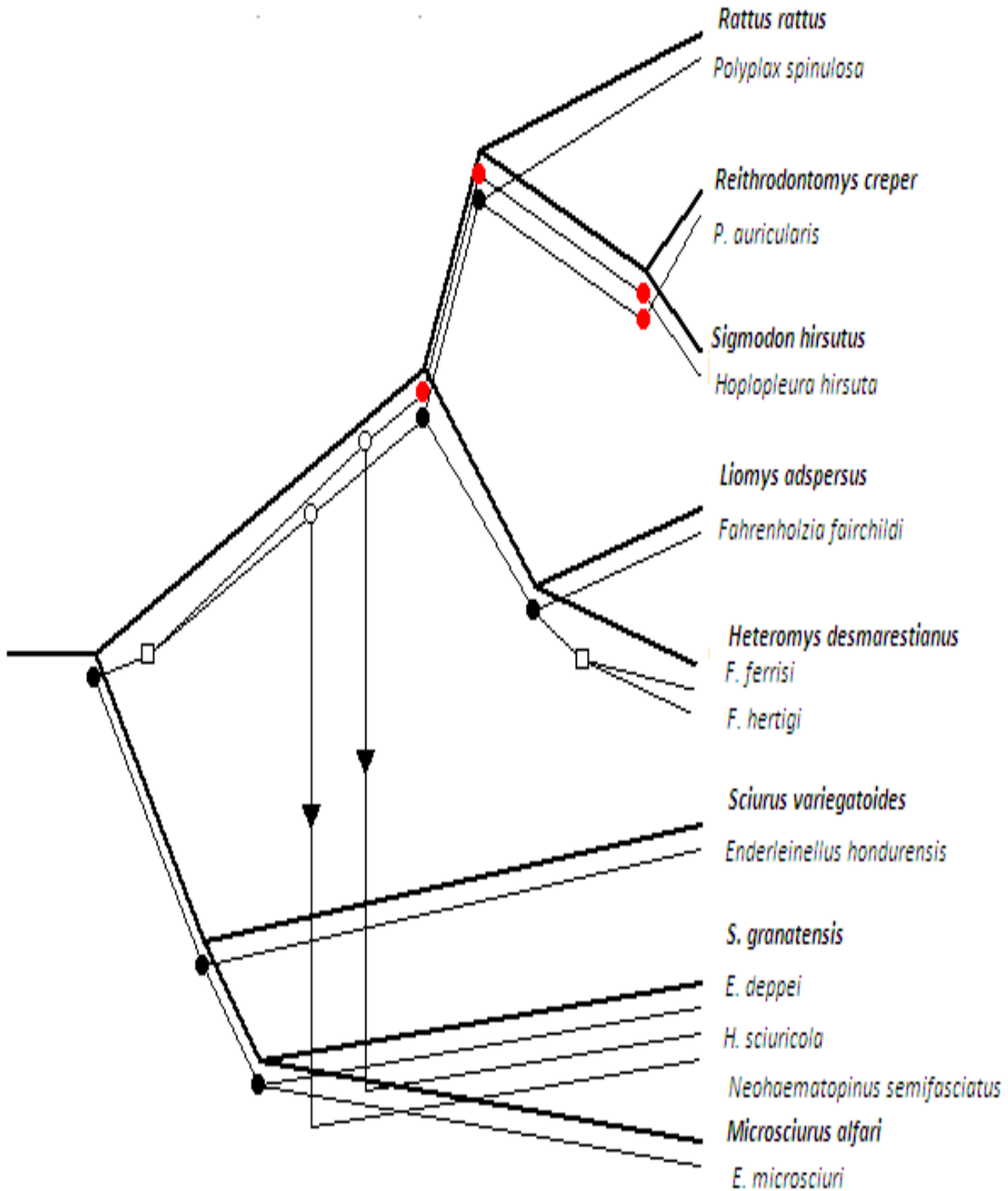


Figura 19. Resultado de Analisis de Reconsiliación. TreeMap 2.0b. Arbol de Reconstrucción 4. La línea gruesa representa la filogenia del hospedero, mientras que la línea delgada representa la filogenia del parásito. Los círculos negros representan eventos de coespeciación, los recuadros representan eventos 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: *Fahrenholzia 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 *Fahrenholzia* 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 Polyplacidae.

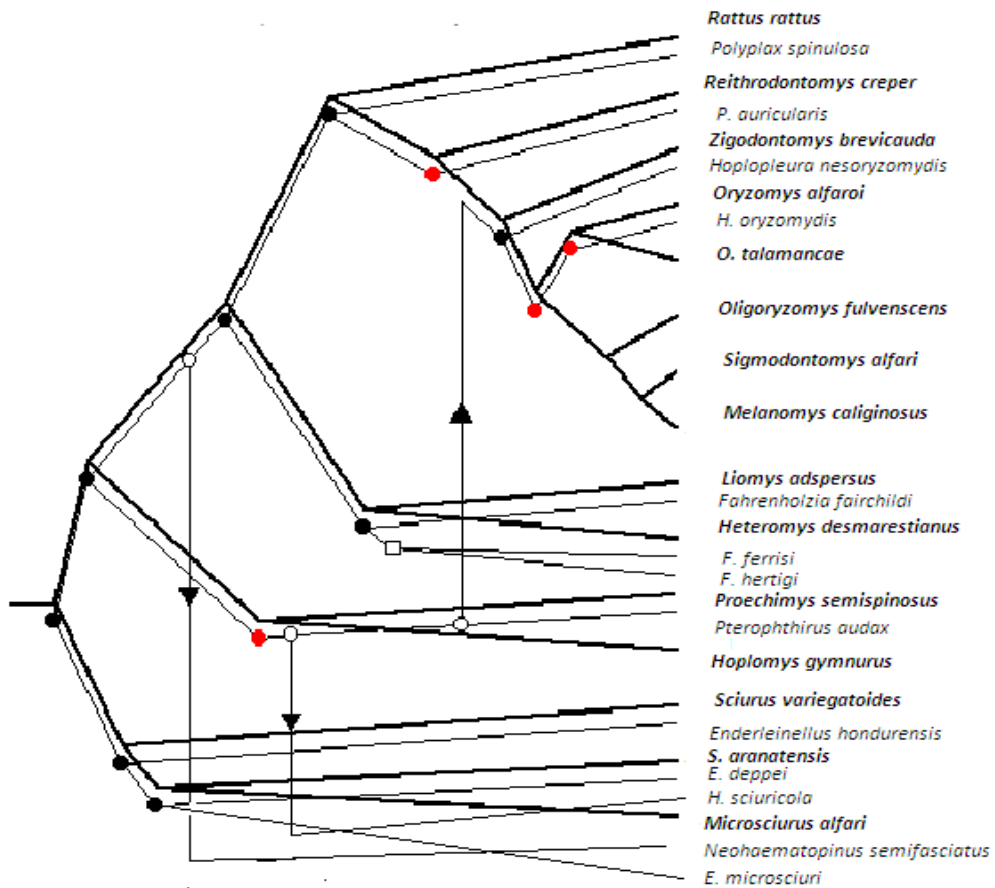


Figura 20. Resultado de Analisis de Reconsiliación. TreeMap 2.0b. Arbol de Reconstrucción 6. La línea gruesa representa la filogenia del hospedero, mientras que la línea delgada representa la filogenia del parásito. Los círculos negros representan eventos de coespeciación, los recuadros representan eventos 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.

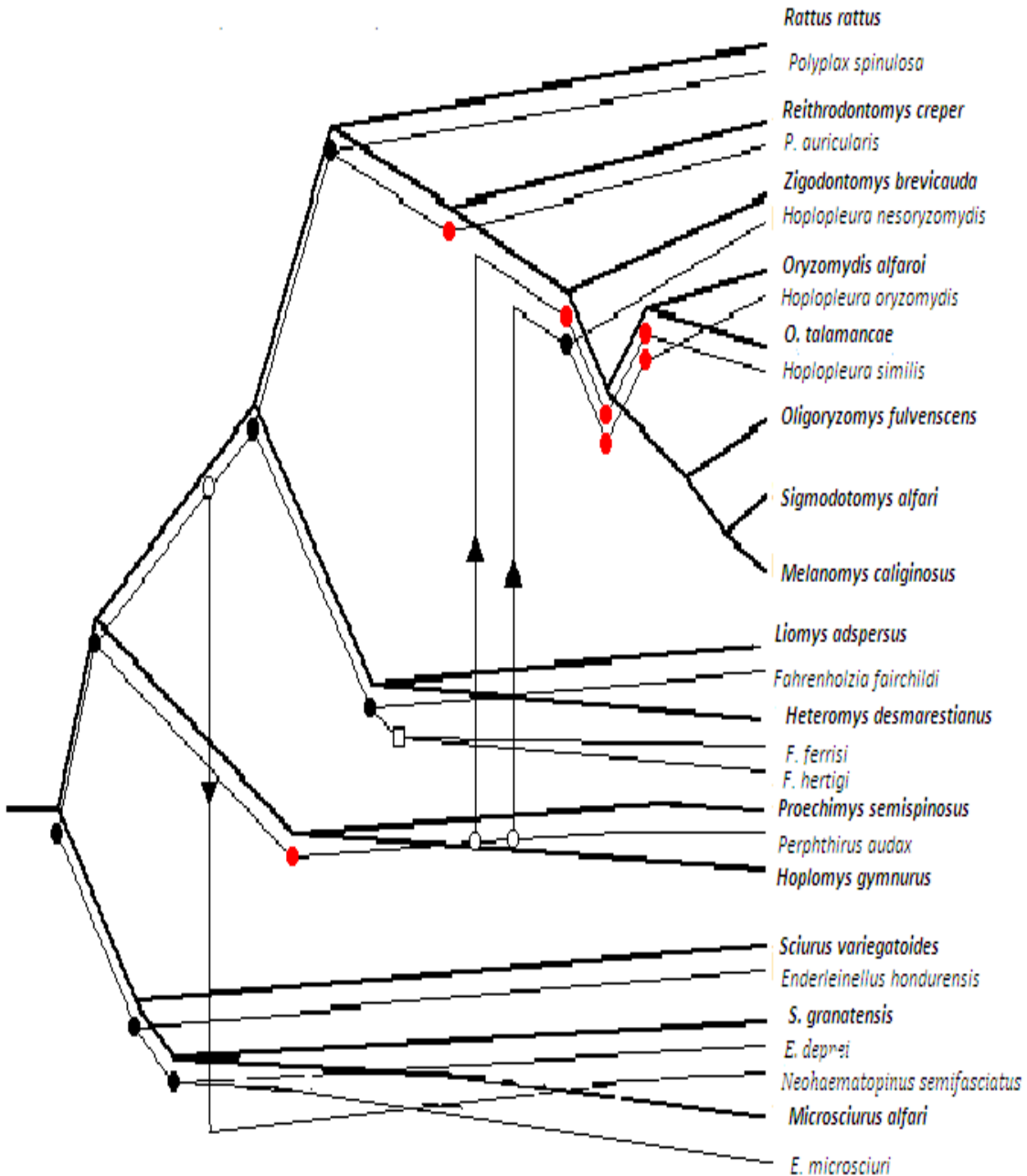


Figura 21. Resultado de Analisis de Reconsiliación. TreeMap 2.0b. Arbol de Reconstrucción 2. La línea gruesa representa la filogenia del hospedero, mientras que la línea delgada representa la filogenia del parásito. Los círculos negros representan eventos de coespeciación, los recuadros representan eventos 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. semifasciatus*) 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. semifasciatus* 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).

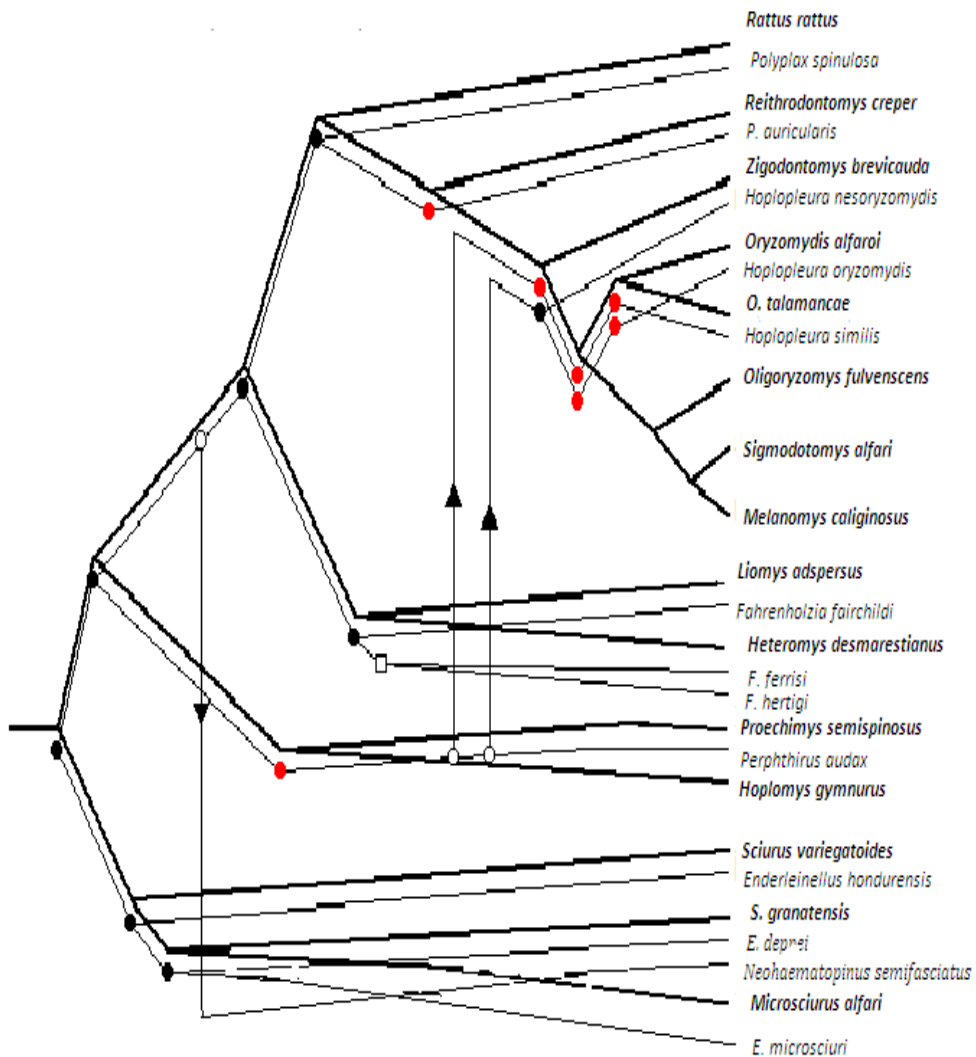


Figura 22. Resultado de Analisis de Reconciliación. TreeMap 2.0b. Arbol de Reconstrucción 3.

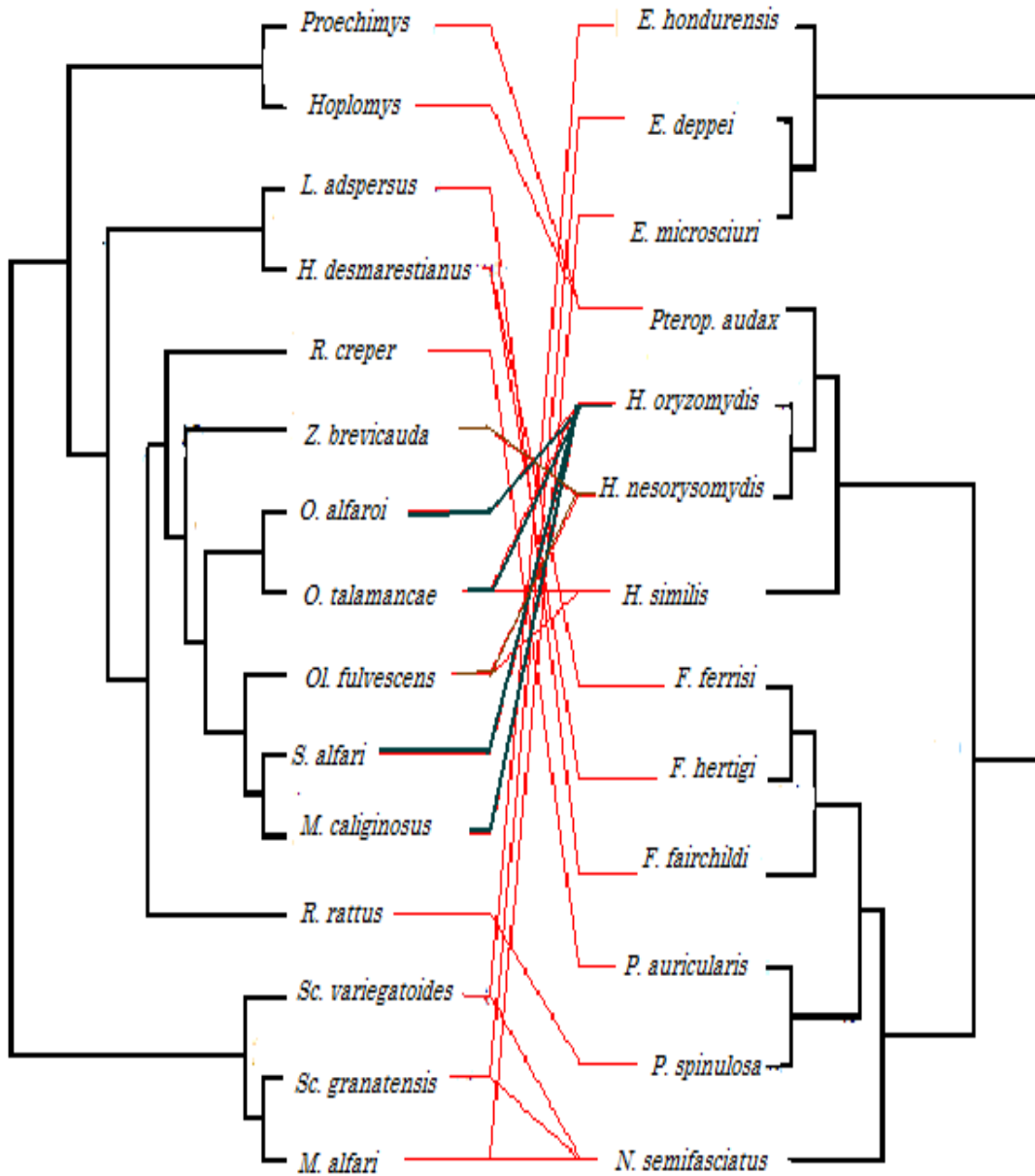


Figura 23. Resultado de Analisis de Reconciliación. TreeMap 2.0b.Tanglegram (3) de Roedores y sus piojos chupadores ectoparasitos. Las líneas entre las taxa indican la asociacion parásito-hospedero

Nuestros resultados sugieren que *Hoplopleura similis*, posiblemente ha expandido su rango de hospedero (*O. talamancae*) para colonizar *Oligoryzomys fulvescens*. Además, apunta a que *Hoplopleura nesorysomydis* 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 cricetidos de la tribu Sigmodontini: *O. alfaroi*, *O. talamancae*, *Ol. fulvescens* y *M. caliginosus*.

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

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; Steppan *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.



Aporte educativo del estudio en la enseñanza de las Ciencias Biológicas a nivel superior

4.1 Educación Superior: Universidad de Panamá

La Ley 47 Orgánica de Educación de 1946 y las adiciones y modificaciones introducidas por la Ley 34 del 6 de julio de 1995, define al Sistema Educativo panameño como “el conjunto de instituciones, entidades y dependencias que desarrollan programas y ofrecen servicios educativos integrados y articulados coherentemente, dándole unidad y continuidad al proceso de enseñanza aprendizaje.

El sistema educativo panameño, está estructurado en dos subsistemas, el Regular y el No Regular. El Subsistema Regular está conformado por tres niveles de enseñanza, Básica General (de jardín de infancia a noveno grado), Media Académica o Profesional (décimo a duodécimo grado) y Educación Superior, enseñanza vinculada a la formación de profesionales especializados en la investigación, difusión y profundización de la Cultura Nacional y Universal.

El Subsistema No Regular está encaminado a la formación, mejoramiento y superación de Jóvenes (mayores de 15 años) y adultos que no han tenido la oportunidad de acceder al Subsistema Regular; además, se incluye la Educación Especial. La educación superior en el país está sustentada en una serie de normas contenidas en la Constitución Política de Panamá, en leyes especiales, estatutos, decretos, reglamentos y resoluciones.

La educación superior en el país está sustentada en una serie de normas contenidas en la Constitución Política de Panamá, en leyes especiales, estatutos, decretos, reglamentos y resoluciones (CONEAUPA, 2022).

La Constitución Política de la República de Panamá (1972), Artículo 103 al 108, otorga autonomía a las Universidades de la República para organizar sus estudios, seleccionar sus estudiantes, designar y separar su personal administrativo y docente, de conformidad con lo que prevé la Ley.

La Ley No. 52 de 26 de junio de 2015 (30 de junio de 2015) por el cual se crea el Sistema Nacional de Evaluación y Acreditación para el Mejoramiento de la Calidad de la Educación Superior Universitaria de Panamá, promueve el mejoramiento continuo del desempeño y calidad de las instituciones universitarias, de sus programas y carreras. De acuerdo con este organismo, Panamá cuenta con 23 universidades acreditadas, 5 oficiales y 18 particulares. Las universidades están llamadas a ofrecer igual calidad educativa tanto en los centros regionales del interior, como en la capital del país.

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

La Universidad de Panamá (UP) es una de las 5 universidades oficiales acreditada del país, comprometida con la formación de profesionales y ciudadanos cimentados en los más altos estándares de calidad, innovadores, con conciencia crítica e identidad nacional; oferta más de 311 carreras a nivel de pregrado, grado y postgrado; alcanzando una población estudiantil del 46.3% (76 4399) del total del país; atendidos por 4830 profesores; distribuidos en todo el territorio nacional a través de sus unidades académicas: Dos Campus Centrales, 10 Centros Regionales Universitarios, Tres Extensiones Universitarias y 27 Programas Anexos (Ley 24 Orgánica de la Universidad de Panamá, 2005 y Universidad de Panamá, Estatuto Universitario, 2008)

La UP se guía por un Modelo Educativo Constructivista sustentado en la Historia, Valores, Visión, Misión, Filosofía, Objetivos y Finalidades de la institución (Tunnermann, 2008), se centra en tres paradigmas: paradigma de aprendizaje permanente, el paradigma del nuevo rol del docente como mediador de los aprendizajes y paradigma del nuevo rol del estudiante como constructor de su aprendizaje. El Modelo Educativo de la UP concibe al docente como motor que impulsa las capacidades de sus estudiantes, planificando y diseñando experiencias de aprendizaje más que la simple transmisión de conocimientos.

El Diseño Curricular por Competencia que asume la UP, permite a la Institución cumplir con el compromiso adquirido en el Modelo Educativo (UP, 2009), dado que es la etapa o momento de planeación de la formación de nuevos profesionales. Las competencias son entendidas como la capacidad observable en un estudiante, profesor o administrativo, en la que se integra múltiples componentes incluyendo conocimiento, habilidades, valores y actitudes deseables en la vida real, para asumir un rol, resolver problemas o aplicar conocimientos (Kluwer, 2019, Ortiz, 2019), después de completar un proceso corto o largo de aprendizaje, sea este, un plan de estudio, programa de asignatura, un programa o proyecto de investigación, otros.

Las Competencias deseables en el recurso humano, profesor, administrativo y estudiante de la UP, se sustentan en el Proyecto Tunng para América Latina (Bravo, 2007), competencias genéricas: Competencias en comunicación, Competencias relacionadas con el ambiente social, biológico y físico, Competencias relacionadas con la ética y la religión, Competencias de juego y uso del ocio (Meza, 2012) y las Competencias específicas de cada carrera, área de conocimiento o profesión.

Todas las ofertas académicas de pregrado, grado y postgrado de la UP se diseñan, organizan y planifican en atención a: 1. los Fundamentos Teóricos del Diseño Curricular de Planes de Estudio y Programas de Asignatura: Fundamento Pedagógico, Fundamento Epistemológico, Fundamento Filosófico, Fundamento Psicológico, Fundamento Sociológico, Fundamento Legal y Tecnológico. 2. Los roles y funciones que tiene la Universidad para con la sociedad: Docencia, Investigación, extensión, producción y servicio.

4.2 Enseñanza de las Ciencias Biológicas en la Universidad de Panamá

La UP oferta dos carreras a nivel de Grado, comprometidas con el proceso de enseñanza aprendizaje del Conocimiento Biológico, la investigación y divulgación del Pensamiento Bilógico: carrera de licenciatura en Biología con siete orientaciones: Biología Ambiental, Biología Marina y Limnología, Botánica, Fisiología y Comportamiento Animal, Genética y Biología Molecular, Microbiología y Parasitología, Zoología (Anexo 18) y la carrera de Licenciatura en Docencia de Biología (Anexo 19).

Las carreras de Licenciatura en Biología tienen entre sus objetivos:

- Formar biólogos capacitados para desenvolverse científicamente en la solución de problemas ambientales y diversos otros campos de trabajo donde se requiera la aplicación del conocimiento biológico.
- Transmitir los conocimientos y métodos de las ciencias biológicas.
- Desarrollar en el estudiante las habilidades y destrezas para investigación y divulgación del conocimiento biológico que contribuya con el desarrollo del país.

La UP oferta la carrera de licenciatura en Biología en cinco Unidades Académicas: Facultad de Ciencias Naturales Exactas y Tecnología, Campus Central (Ciudad de Panamá), Centro Regional Universitario de Coclé (Provincia de Coclé), Centro Regional Universitario de Colón (Provincia de Colón), Centro Regional Universitario de Azuero (Provincia de Herrera), Centro Regional Universitario de Veraguas (Provincia de Veraguas). Mientras que la Licenciatura en Docencia en Biología se oferta en Campus Central y el Centro Regional Universitario de Bocas del Toro (Provincia de Bocas del Toro), Tabla 6.

El Plan de Estudio, vigente (2016 a la fecha) de la licenciatura en Biología está tiene una ponderación de 164 créditos, con una duración de 8 semestre y está conformado por dos áreas de formación: Tronco Común y Formación profesional. El área de Tronco Común se extiende hasta el VI semestre, está conformado por asignaturas fundamentales (Bio), instrumentales, y optativas (2); en tanto que el área de Formación Profesional, VII y VIII semestre, está conformado por asignaturas fundamentales propias del área de orientación y dos asignaturas electivas. La carrera de Docencia en Biología tiene una ponderación de 144 créditos, el diseño del Plan de estudio es Lineal a diferencia de la licenciatura en Biología que es Flexible, dos áreas de formación: Enseñanza de la Biología y Conocimiento Biológico. Figura

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

Tabla 6. Diseño del Currículo de la Licenciatura en Biología, Universidad de Panamá

Fines de la Educación Panameña	Fines de la Educación en la Universidad de Panamá	Modelo Educativo de la Universidad de Panamá	Diseño Curricular de la Licenciatura en Biología	Fundamentos del Currículo de la Licenciatura en Biología, Universidad de Panamá
Contribuir al desarrollo integral del individuo con énfasis en la capacidad crítica, reflexiva y creadora, para tomar decisiones con una clara concepción filosófica y científica del mundo de la sociedad, con elevado sentido de solidaridad humana.	Difundir los aspectos culturales y promover la creación de una nueva cultura. Fomentar el respeto de los derechos humanos, el progreso social, el ambiente y el desarrollo sostenible.	El Modelo Educativo Constructivista: En este modelo se da una interacción alumno profesor. El error es necesario, aprender no es mas que arriesgarse a equivocarse a medida que se construye el conocimiento	Diseño Curricular por competencias Las competencias deben estar inmersas en los componentes de los contenidos y en los resultados que se espera desarrollen los estudiantes Se espera el desarrollo de competencias para el aprendizaje permanente, para el manejo de la información, para el manejo de situaciones, para la convivencia y para la vida en sociedad.	<u>Fundamentación Epistemológica</u> Contemporánea: Investigación, Difusión y construcción de Conocimiento <u>Fundamentación Pedagógica</u> centrada en el Estudiante <u>Fundamentación Psicológica</u> : Teoría de Aprendizaje constructivista <u>Fundamentación Filosófica</u> : Principios, Fines y Objetivos de la Universidad de Panamá <u>Fundamentación Antropológica</u> : Misión y Visión de la Universidad de Panamá <i>Misión</i> <i>“profesionales emprendedores, íntegros, con conciencia social y pensamiento crítico; generadora de conocimiento innovador”</i> <u>Fundamentación Legal</u> : Ley 24 Orgánica de Educación de UP del 2005: Estatuto Universitario 200
Fomentar el desarrollo, conocimiento, habilidades actitudes y hábitos para la investigación y la innovación científica y tecnológica, como base para el progreso de la sociedad y el mejoramiento de la calidad de vida. Fomentar los conocimientos en materia ambiental con una clara conciencia y actitudes conservacionistas del ambiente y los recursos naturales de la Nación y del mundo.	Fomentar el pensamiento crítico y el espíritu emprendedor. Formar recursos humanos dotados de conciencia social para el desarrollo del país Fomentar la generación del conocimiento y su transferencia de manera crítica a la Sociedad.	El profesor deja de ser el centro del proceso, se transforma en un guía, en un tutor capaz de generar en su aula un ambiente de creatividad y construcción de aprendizajes. El estudiante es responsable de su aprendizaje, es sensible a los problemas sociales del entorno, su aporte es esencial para la solución de estos problemas.		

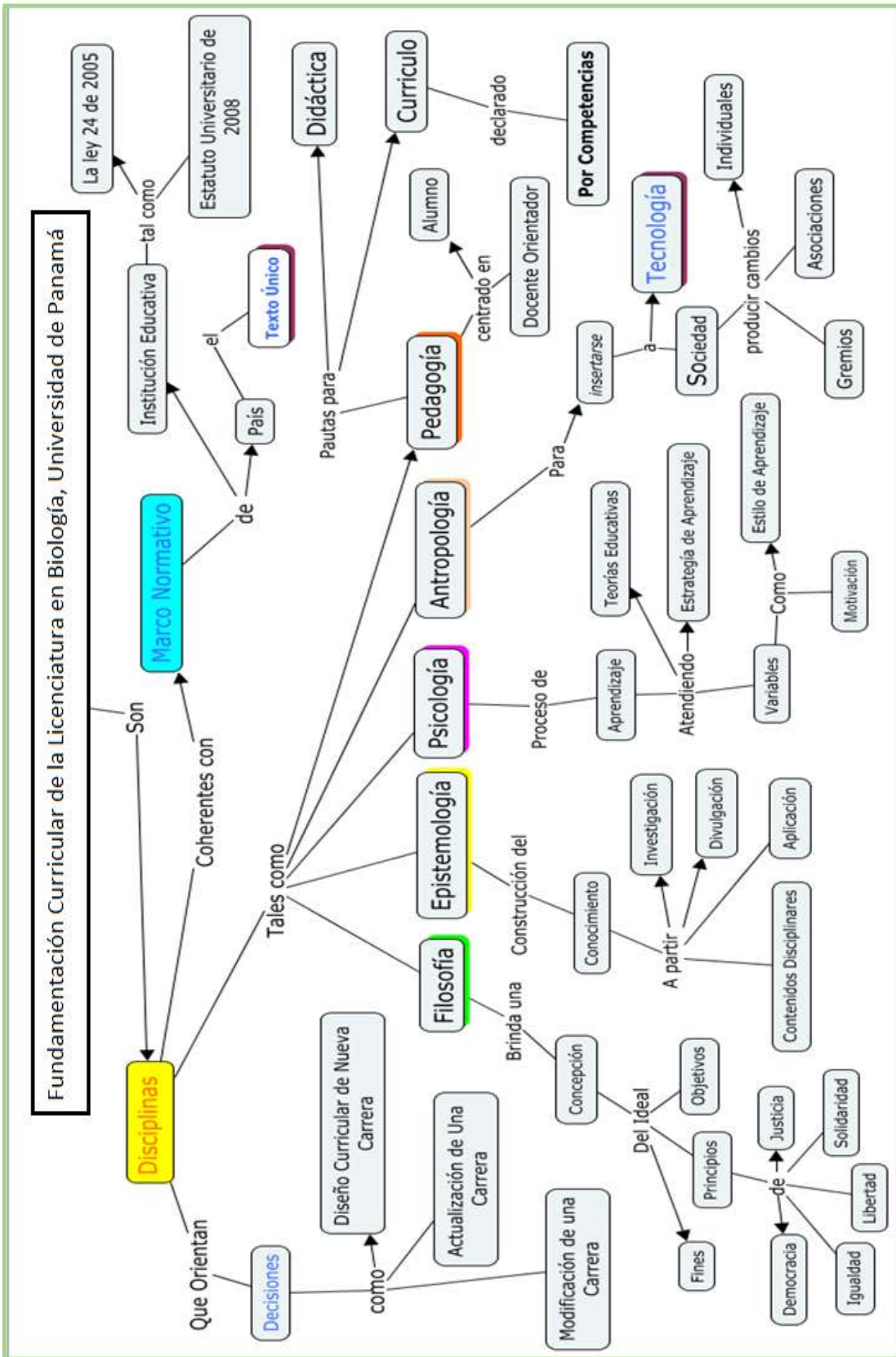


Figura 24 Fundamentos del Currículo de la Licenciatura en Docencia en Biología

4.3. Aporte Educativo del Estudio en la Enseñanza de las Ciencias Biológicas

Los hallazgos de este estudio podrán ser utilizado en el Aula de Clases de Ciencias Biológicas (Tabla 8), tanto de la licenciatura en Biología, como de la Licenciatura en Docencia de la Biología, para explicar aspectos de Diversidad Animal, Taxonomía Animal, Biología Evolutiva, Enfermedades Trasmítidas por los Animales y Preparación/Conservación de Material Biológico.

- 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 Hoplopleuridae, 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: Sciuridae) 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*, *O. fulvescens* y *M. caliginosus*.
- El patrón de coevolución entre *N. semifasciatus* (Anoplura: Polyplacidae) y sus hospederos roedores (Rodentia: Sciuridae) 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* sea 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.



**REFERENCIAS
BIBLIOGRÁFICAS**

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.GG
- 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. Beiträge Zur Nahern Kenntniss Der Säugethiere Russlands. **Mem. Acad. Imp. St. Peterbuors Ser.** 69: 1-69
- Bravo Salinas, N. (2007). Competencias proyecto Tuning- Europa, Tuning- América Latina.
http://www.cca.org.mx/profesores/cursos/hmfbcp_ut/pdfs/m1/competencias_proyectotuning.pdf
- 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

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

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 1alfa Identifies Major Groups of Lice (Insecta: Phthiraptera). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 19: 202-215.
- Darwin, C. R. 1859. On the Origen of Species by Means of Natural Selection: Or The Preservation of Fvoured 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

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

- 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 Coespitation 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 Resources. 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

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

- 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.
- 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.
- Kluwer, W. (2019). Competency-based undergraduate curriculum: a critical view. *Indian Journal of Community Medicine*, 44(2), 77-80.

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

- Kumar, S and S.B Hedges. 1998. A Molecular Timescale for Vertebrate Evolution. **Nature** 392: 917-920
- Light, J. y M.S. Hafner. 2007a. Phylogenetics and Host Associations of *Fahrenholzia* Sucking Lice (Phthiraptera: Anoplura). **Systematic Entomology** 32 (2):359-370.
- 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.
- Meza Morales, J. (2012). Diseño y Desarrollo Curricular. Red Tercer Milenio.
- 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.
- Ortiz Ortiz, W. (2019). Modelos Curriculares: Teorías y Propuestas. Instituto Cognitivo Conductual, Tijuana.
- 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-

- Price, P. W. 1980. Evolutionary 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

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

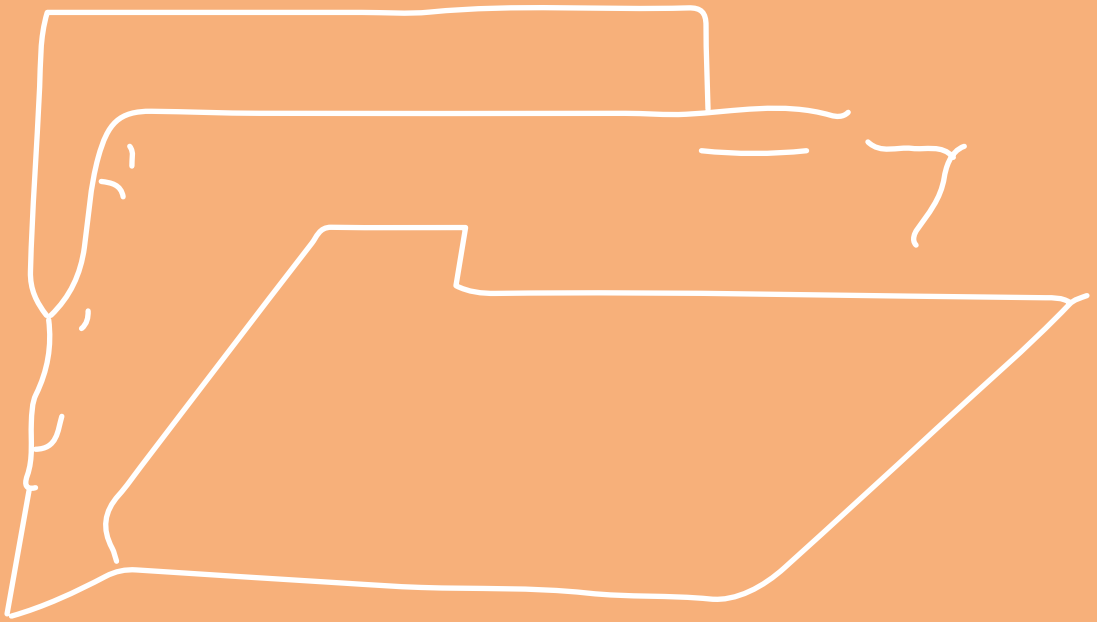
Cretaceous- Tertiary Boundary. **PNAS**. 100: 1056-1061

- Stepan, 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/ Peterborough/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
- Tunnermann Bernheim, C. (2008). Modelos Educativos y Académicos. Nicaragua. Editorial HISPAMER
- Universidad de Panamá. (2020). Acuerdo de Consejo Académico N°5-20 del 27 de mayo de 2020. Secretaria General. Sección Parlamentaria
- Universidad de Panamá. (2020). Acuerdo de Consejo Académico N°3-20 del 11 de marzo de 2020. Secretaria General. Sección Parlamentaria.
- Universidad de Panamá. (2009). Modelo Educativo y Académico. Dirección General de Planificación y Evaluación Universitaria.
- Universidad de Panamá. Estatuto Universitario 2008 y sus modificaciones 2009, 2012 y 2015, Aprobado en Consejo General Universitario N° 22-08
- Vidal Ledo, M. y Pernos Gómez, M. (2007). Diseño Curricular. Educación Médica Superior, 21 (2), 1-10
- Villalobos, F y F. Cervantes-Reza. 2007. Phylogenetic Relationships of Mesoamerican Species of the Genus Sciurus (Rodentia: Sciuridae). **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.

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

Pp. 273-279.

- Weksler, M. 2006. Phylogenetic Relationships of Oryzomyine 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 Johnson. 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



A N E X O

➤ **Anexo. Diversidad de Anoplura**

Categoría Taxonómica	Mundial	Norte América	Panamá
Familia	15	9	7
Género	49	19	10
Especie	539	76	30

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

➤ **Anexo. Anoplura reportados en Roedores**

Familia	Genero y especies A nivel mundial		Género	Especies Norte América	Especies en Panamá
Enderleinellidae	5	49	<i>Enderleinellus</i>	9	3
			<i>*Microphthirus</i>	1	-----
Hoplopleuridae	6	172	<i>Hoplopleura</i>	15	10
			<i>*Haematopinoidea</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

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

Anexo Listado de la Colección de Referencia de Piojos Chupadores del Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá

Taxa	Hospedero	*Cantidad	Fecha	Localidad
<i>Enderleinellus deppei</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>Fahrenheitia fairchildi</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 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		*Dinomyidae		
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 Diversidad de Roedores en Panamá

Familia	Número de Género	Género	Número de Especie Mundial	Especie en Panamá	
Sciuridae		<i>Microsciurus</i>	4	<i>Microsciurus alfari</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>	
		<i>Liomys</i>		<i>Liomys adpersus</i>	
Cricetidae	13	<i>Oecomys</i>	35	<i>Oecomys bicolor</i> <i>Oecomys trinitatis</i> <i>Oryzomys albigularis</i> <i>O. alfaro</i> <i>O. bolivaris</i> <i>O. couesi</i> <i>O. devius</i> <i>O. talamancae</i> <i>Oligoryzomys fulvescens</i> <i>Ol. vegetus</i> <i>Melanomys caliginosus</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. fulviventor</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 teweedia</i>
		<i>Zygodontomys</i>			<i>Zygodontomys brevicauda</i>
		<i>Scotinomys</i>			<i>Scotinomys teguina</i> <i>Scotinomys xerampelinus</i>

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

		<i>Sigmodon</i>		<i>Sigmodon hirsutus</i> <i>Sigmodontomys alfari</i> <i>Sigmodontomys aphantus</i>
		<i>Sigmodontomys</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 laenatus</i>
		<i>Sphiggurus</i>		
Hydrochaeridae	1	<i>Hydrochaeridae</i>	1	<i>Hydrochaeridae isthmus</i>
Cuniculidae	2	<i>Cuniculus</i>		<i>Cuniculus paca</i>
		<i>Dasyprocta</i>		<i>Dasyprocta punctata</i> <i>Dasyprocta coibae</i>

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

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

➤ Anexo Distribución Geográfica de Roedores Sigmodontinae

<p><i>Sigmodon hirsutus</i></p> 	<p>Amplia distribución en el continente americano. De tamaño grande (100g), nocturna. Reservorio de Hanta virus</p>
<p><i>Zigodontomys brevicauda</i></p> 	<p>Del Desde el Sur de Costa Rica hasta el Norte de Brasil. De tierras bajas hasta los 900msnm. Areas abiertas, perturbadas. De mediano tamaño, nocturna, terrestre. Se alimenta de semilla, frutas y material organico de las plantas.</p>
<p><i>Oryzomys alfaroi</i></p> 	<p>Desde Mejico Belice, Guatemala, Nicaragua, Costa Rica, Panamá hasta Ecuador. Bosques secos y húmedos, rango altitudinal de 2000 a 4000m, terrestres.</p>
<p><i>Oryzomys talamancae</i></p> 	<p>Desde el Sur de Costa Rica hasta el Ecuador y Norte de Venezuela. Desde tierras bajas hasta los 1000msnm. Bosques secos y húmedos. Nocturna, solitaria y terrestre. Se alimenta de semilla, frutas e insectos.</p>
<p><i>Oligoryzomys fulvescens</i></p> 	<p>Desde Mexico hasta Ecuador, Brasil y Guayanas. De tierras bajas hasta 2000m, Bosque seco, húmedo, borde de bosque, hábitats alterados. Nocturnos, semiarborícolas, polinizadores de flores.</p>
<p><i>Melanomys caliginosus</i></p> 	<p>Desde Honduras hasta Colombia, Norte de Venezuela y Sureste de Ecuador. De tierras bajas, áreas húmedas. Mediano tamaño, terrestres y generalmente diurnas,</p>
<p><i>Sigmodontomys alfari</i></p>	<p>Desde Honduras hasta el Ecuador. De tierras bajas y medias. Tamaño grande, nocturnos y solitarias.</p>

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

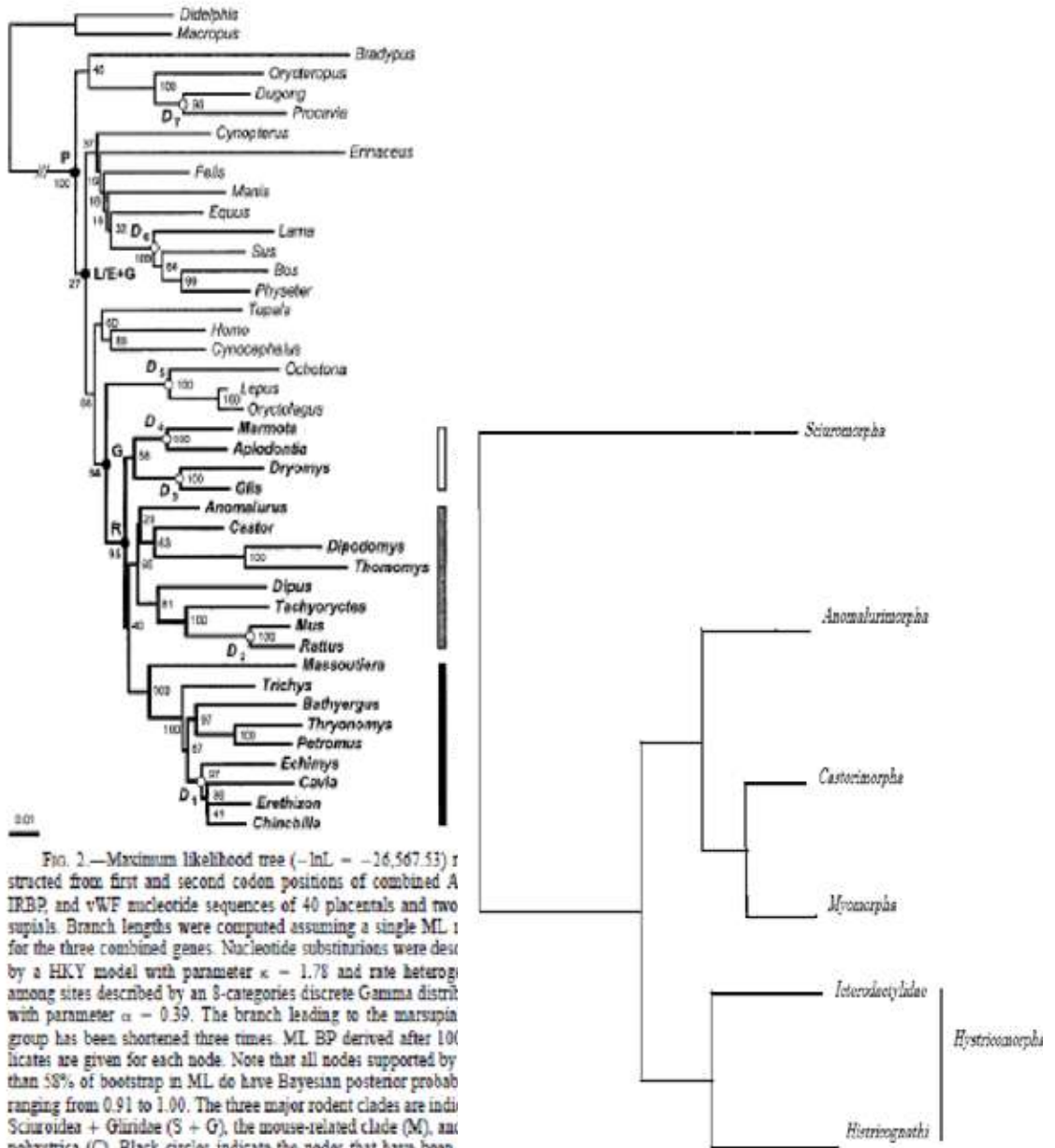


FIG. 2.—Maximum likelihood tree (–lnL = –26,567.53) constructed from first and second codon positions of combined A IRBP and vWF nucleotide sequences of 40 placentals and two marsupials. Branch lengths were computed assuming a single ML model for the three combined genes. Nucleotide substitutions were described by a HKY model with parameter $\kappa = 1.78$ and rate heterogeneity among sites described by a 3-categories discrete Gamma distribution with parameter $\alpha = 0.39$. The branch leading to the marsupial group has been shortened three times. ML BP derived after 100 iterations are given for each node. Note that all nodes supported by than 58% of bootstrap in ML do have Bayesian posterior probability ranging from 0.91 to 1.00. The three major rodent clades are: Sciuromorpha + Gliridae (S + G), the mouse-related clade (M), and nonhystric (C). Black circles indicate the nodes that have been using the Quartet dating method (abbreviations: E, Euarchonta; G, G... res; L, Laurasiatheria; P, Placentalia; R, Rodentia; cf. fig. 4), whereas the white circles indicate the calibration points that have been used (i.e., the time-calibrated pairs D_1 – D_2 ; cf. table 1).

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

Anexo Plan de Estudio Vigente de la Licenciatura en Biología (Orientación Biología Ambiental), Universidad de Panamá

Facultad: 04 Escuela: 01 Carrera: 15 Código del Plan: 0002 Plan de estudios 2016 a la fecha

➤ **I Semestre (PRIMER AÑO)**

Asignatura	Denominación	Código Asignatura	Créditos
Biología Celular	BIO 111	27231	4
Química General	QM 112	27232	3
Física General	FIS 113	27233	3
Calculo Diferencial	MAT 114	27234	3
Lenguaje y Com. en Español	NCES 0001	22472	2
Geografía de Panamá	NCGE 0003	22474	2
Soc., Medio Amb. y Desarrollo	NCSM 0006	22477	2
Total			19

➤ **II Semestre (PRIMER AÑO)**

Asignatura	Denominación	Código Asignatura	Créditos
Biología Molecular	BIO 120	27235	4
Estructura y Función Vegetal	BIO 121	27236	4
Estructura y Función Animal	BIO 122	27237	4
Química Analítica	QM 123	27238	3
Calculo Integral	MAT 124	27239	3
Leng. y Comun. en Inglés	NCIN 0004	22475	2
Relaciones de Pma con los EU I	HIST 165	27405	3
Total			23

III Semestre (SEGUNDO AÑO)

Asignatura	Denominación	Código Asignatura	Créditos
Historia de Panamá	NCHI 0002	22473	2
Diversidad Vegetal	BIO 212	27240	4
Diversidad Animal	BIO 213	27241	4
Anat. y Estructura Microbiana	BIO 214	27242	4
Química Orgánica	QM 215	27243	3
Relaciones de Pma con los EU II	HIST 166	27407	3
OPTATIVA I			2
Total			22

➤ **IV Semestre (SEGUNDO AÑO)**

Asignatura	Denominación	Código Asignatura	Créditos
Función y Aplicación Microbiana	BIO 216	27244	4
Bioquímica	QM 217	27245	4
Biología Cuantitativa	BIO 218	27246	4
Ecología General	BIO 219	27247	4
Manejo y Conserv. de Recursos Natur. Renovables	BIO 220	27248	3
OPTATIVA II			2
Total			21

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

➤ **V Semestre (TERCER AÑO)**

Asignatura	Denominación	Código Asignatura	Créditos
Genética General	BIO 300	27249	4
Parasitología General	BIO 301	27250	3
Introducción a la Biología Marina	BIO 302	27251	4
Taxonomía Animal	BIO 303	27252	4
Preparación y Conservación de Material Biológico	BIO 304	27253	2
Fisiología General	BIO 305	27254	4
Total			21

➤
➤ **VI Semestre (TERCER AÑO)**

Asignatura	Denominación	Código Asignatura	Créditos
Taxonomía Vegetal	BIO 306	27255	4
Introducción a la Limnología	BIO 307	27256	4
Biología de Desarrollo	BIO 308	27257	4
Biología Evolutiva	BIO 309	27258	3
Biología de Campo	BIO 310	27259	3
Micología General	BIO 311	27260	3
Total			21

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

➤ **VII Semestre (CUARTO AÑO)**

Asignatura	Denominación	Código Asignatura	Créditos
Gestión Ambiental Estratégica	AMB 400	28140	4
Manejo y Ord. Territorial	AMB 401	28142	3
Ecología de Poblaciones	AMB 402	28143	3
Seminario	BIO 400	28141	2
ELECTIVA I			3
Trabajo de Graduación	BIO 401	28222	3
Total			18



➤ **VIII Semestre (CUARTO AÑO)**

Asignatura	Denominación	Código Asignatura	Créditos
Gestión Amb. en Mec. Des. Limpio	AMB 403	28149	4
Ecología de la Restauración	AMB 404	28150	3
Biología de la Conservación	AMB 405	28151	3
Contaminación Ambiental	AMB 406	28152	3
ELECTIVA II			3
Trabajo de Graduación	BIO 402	28206	3
Total			19
Total, Créditos de la Carrera			164

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

LISTA DE ASIGNATURAS OPTATIVAS (Orientación Biología Ambiental)

Abreviatura y Número	Código de Asignatura	Denominación	Horas Semanales				Créditos	Pre Requisitos
			Teóricas	Prácticas	Lab.	Total		
OPT 01		Natación y supervivencia	1	2		3	2	Ninguno
OPT 02		Buceo básico	1	2		3	2	Natación y supervivencia (Opt. 1)
OPT 03		Anatomía y fisiología humana	1	2		3	2	Biología celular
OPT 04		Inteligencia emocional	1	2		3	2	Ninguno
OPT 05		Nutrición y salud	1	2		3	2	Ninguno
OPT 06		Diseño básico de Página Web	1	2		3	2	Ninguno
OPT 07		Dibujo científico	1	2		3	2	Ninguno
OPT 08		Idiomas: Francés, Portugués, Alemán, Mandarín	1	2		3	2	Ninguno
OPT 09		Emprendedurismo	1	2		3	2	Ninguno
OPT 10		Introducción a la Biotecnología	1	2		3	2	Ninguno
OPT 11		Enfermedades transmitidas por animales	1	2		3	2	Ninguno

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

ASIGNATURAS ELECTIVAS (Biología Ambiental)

Abreviatura y Número	Código de Asignatura	Denominación	Horas Semanales				Créditos	Pre-requisitos
			T	P	L	Total		
AMB 407		Agroecología				5	3	Química General (Qm.112), Ecología Gral (Bio. 219)
AMB 408		Ecología de Ecosistemas				5	3	Bio. 219: Ecología Gral, Bio 220 Manejo Conservación Rec. Naturales
AMB 409		Ecología y Salud	2		3	5	3	Bio. 219 ecología Gral, Bio 220 Manejo Conservación. Rec. Naturales
AMB 410		Ecología Microbiana				5	3	Bio. 219 ecología Gral, Bio 216 Función y Aplicación Microbiana, Bio 301 Parasitología General.
AMB 411		Física Ambiental	2		3	5	3	FIS 113, Física General, Bio 219 Ecología General
AMB 412		Problemas ambientales de Panamá				5	3	Bio. 219. Ecología Gral, Bio 220 Manejo y conservación Recursos Naturales
AMB 413		Sinecología	2		3	5	3	Bio. 219. Ecología Gral, Bio 220 Manejo y conservación Recursos Naturales
AMB 414		Química Ambiental				5	3	QM 112 Química General, Bio 219 Ecología General
AMB 415		Ecología del Paisaje				5	3	Bio. 219. Ecología Gral, Bio 220 Man. Cons. Rec. Nat.
AMB 416		Tópico selecto				5	3	Todas las asignaturas del tronco común con abreviatura Bio.

Anexo 19 Plan de Estudio Licenciatura en Docencia de Biología

LICENCIATURA EN DOCENCIA DE BIOLOGÍA

PLAN DE ESTUDIO MODIFICADO

I AÑO

I SEMESTRE

ABREV.	No.	NOMBRE DE LA ASIGNATURA	HT	HP	HL	CR	TH
BIO	149	BIOLOGÍA GENERAL	3		3	4	6
MAT	171	MATEMÁTICA I	3	2		4	5
QM	170	QUÍMICA GENERAL	2	2	3	4	7
FIS	170	FUNDAMENTOS DE FÍSICA	3		3	4	6
ESP	120	ESPAÑOL	2	2		3	4
DES. EDU	131	PEDAGOGÍA GENERAL	3			3	3
TOTAL			16	6	9	22	31

II SEMESTRE

ABREV.	No.	NOMBRE DE LA ASIGNATURA	HT	HP	HL	CR	TH
MAT	172	MATEMÁTICA II	3	2		4	5
BIO	150	BIOLOGÍA ANIMAL	2		3	3	5
BIO	153	BIOLOGÍA VEGETAL	2		3	3	5
ING	120A	INGLÉS	2	2		3	4
PSIPED	132	CRECIMIENTO Y DESARROLLO	4			4	4
DES. EDU	142	FUNDAMENTOS DE LA EDUCACIÓN ME. Y PRE.	3			3	3
TOTAL			16	4	6	20	26

II AÑO

III SEMESTRE

ABREV.	No.	NOMBRE DE LA ASIGNATURA	HT	HP	HL	CR	TH
QM	223	QUÍMICA ORGÁNICA	2		3	3	5
BIO	236	BIOLOGÍA MOLECULAR	3		3	4	6
BIO	232	INTRODUCCIÓN A LA ECOLOGÍA	2		3	3	5
INF	253	INFORMÁTICA	1		3	2	4
PSIPED	211	APRENDIZAJE	3			3	3
DID. TEC.	241	COMUNICACIÓN Y TEC. EDUC.	2	2		3	4
TOTAL			13	2	12	18	27

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia)

Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología

Guía Académica 2010

DID. TEC.	461	ESTRATEGIA DE ENSEÑANZA Y APRENDIZAJE	2	2		3	4
BIO	500	PRÁCTICA PROFESIONAL – TRABAJO DE GRADUAC.				3	
TOTAL			10	4	12	19	26

VIII SEMESTRE

ABREV.	No.	NOMBRE DE LA ASIGNATURA	HT	HP	HL	CR	TH
DID. TEC.	551	PRÁCTICA DOCENTE		6		3	6
BIO	500 B	PRÁCTICA PROFESIONAL – TRABAJO DE GRADUAC.				3	
TOTAL				6		6	6

CRÉDITOS = 144 T. HORAS = 203

IV SEMESTRE

ABREV.	No.	NOMBRE DE LA ASIGNATURA	HT	HP	HL	CR	TH
BIO	222	GENÉTICA GENERAL	3		3	4	6
	233	MICROBIOLOGÍA Y PARASITOLOGÍA	2		3	3	5
BIO	234	FISIOLOGÍA DE SISTEMAS BIOLÓGICOS.	3		3	4	6
BIO	235	MORFOLOGÍA ANIMAL	2		6	4	8
DES. EDU.	222	PEDAGOGÍA DE LOS VALORES	3			3	3
DIS. TEC.	232	DIDÁCTICA APLICADA	2	2		3	4
TOTAL			15	2	15	21	32

**III AÑO
V SEMESTRE**

ABREV.	No.	NOMBRE DE LA ASIGNATURA	HT	HP	HL	CR	TH
BIO	339	MORFOLOGÍA VEGETAL	2		6	4	8
BIO	342	INTRODUCCIÓN A LA EDUCACIÓN AMBIENTAL	2	3		3	5
BIO	334	TÓPICOS SELECTOS DE BIOLOGÍA	2			2	2
BIO	341	BIOQUÍMICA Y NUTRICIÓN	3		3	4	6
CURRI	301	PLANEAMIENTO CURRICULAR	2	2		3	4
ADM. SUP.	341	ORGANIZACIÓN Y AD. ESC.	2	2		3	4
TOTAL			13	7	9	19	29

VI SEMESTRE

ABREV.	No.	NOMBRE DE LA ASIGNATURA	HT	HP	HL	CR	TH
BIO	343	ANATOMÍA Y FIS. HUMANA	3		6	5	9
BIO	344	TAXONOMÍA ANIMAL	2		3	3	5
	303	CIENCIAS DEL ESP. Y TIERRA	3			3	3
BIO	345	BIOLOGÍA EVOLUTIVA	2			2	2
PSIPED	322	HIGIENE MENTAL PARA EDUC.	3			3	3
EV. IN.	332	EVALUACIÓN PARA LOS APREN.	2	2		3	4
TOTAL			15	2	9	19	26

**IV AÑO
VII SEMESTRE**

ABREV.	No.	NOMBRE DE LA ASIGNATURA	HT	HP	HL	CR	TH
BIO	410	DIDÁCTICA DE LA BIOLOGÍA	2	2		3	4
BIO	421	EMBRIOLOGÍA	2		6	4	8
BIO	420	TAXONOMÍA VEGETAL	2		3	3	5
BIO	411	PREP. MAT. BIOL. AN. Y VEG.	2		3	3	5