Estudio fotomicrográfico de la genitalia y estructuras accesorias de las formas del género *Pediculus* Linneo 1758 asociadas al hombre y los monos del Nuevo Mundo (Anoplura: Phthiraptera)

Axel P. Retana-Salazar 1,2 & Jesús A. Rodríguez-Arrieta 1,3,4

axel.retana@ucr.ac.cr/apretana@gmail.com

- 1 Centro de Investigación en Estructuras Microscópicas (CIEMIC), Ciudad de la Investigación, Universidad de Costa Rica 2060
- 2 Escuela de Nutrición, Facultad de Medicina, Ciudad de la Investigación, Universidad de Costa Rica 2060
- 3 Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica 2060
- 4 Escuela de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Costa Rica, Heredia.

urn:lsid:zoobank.org:pub:5B24ACE8-B4E2-4F21-9831-4213014D63D0

Resumen. En este trabajo se explora la ultraestructura de las setas genitales accesorias de la hembra y la estructura de la mayor sección esclerotizada de la genitalia del macho de *Pediculus humanus* L. Se utilizaron especímenes recolectados en Costa Rica y México para el estudio de las variaciones de las estructuras genitales de las hembras y los machos. Se tomaron fotografías en Microscopio Electrónico de Barrido de las muestras que lo permitieron. Se presenta una descripción detallada de la setotaxia y estructura de los gonopodios de la hembra como del escudo genital mientras que se analiza por primera vez la estructura del pseudopene del macho. De las estructuras analizadas se puede concluir que las variaciones regionales no son tan evidentes en algunas estructuras de la genitalia del macho y de la hembra. No obstante, los taxónomos han registrado variantes a nivel de otras estructuras abdominales como las placas pleurales del abdomen. Hay variaciones en la estructura genital de los machos como en las placas genitales de la hembra que son de interés en la estructura genital de los machos como en las placas genitales de la hembra que son de interés en la estructura genital be los machos como en las placas genitales de la hembra que son de interés en la estructura genital de los machos como en las placas genitales de la hembra que son de interés en la separación de las especies. Se incluye el análisis de fotomicrografías ópticas de las formas *P. humanus capitis* L. y *P. humanus humanus* L., como de *Pediculus mendezi* Retana-Salazar 2003 y *Pediculus pseudohumanus* Ewing 1938, esta última es una especie que se sinonimizó con *P. humanus*, pero nuevas evidencias parecen indicar que se trata de una especie válida, por lo que aquí se utiliza como una especie aparte.

Palabras clave. pseudopene, placa genital, gonopodios, variabilidad, Anoplura, América.

Microphotographic study of genitalia and accessory structures of the forms of genus *Pediculus* Linnaeus 1758 associated Man and New World monkeys (Anoplura: Phthiraptera)

Abstract. In this study the ultrastructure of the accessory female genital chaetotaxy and structure of most sclerotic section of the male genitalia of *Pediculus humanus* L. is explored. Specimens collected in Costa Rica and Mexico to study the variations of the genital structures of females and males were used. Photographs with scanning electron microscope were taken of allowed. A detailed description of the structure and chaetotaxy of the female gonopods and genital plate as is presented and is included the first analysis of the structure of the male pseudopenis. Of the analyzed structures it can conclude that regional variations are not so evident in some structures of the male and female genitalia. However, taxonomists have been recorded, variants at the level of other abdominal structures as pleural plates. There are variations in the structure of the male genitalia, and the female genital plates that are of interest in the separation of species. Analysis of optical photomicrographs forms *P. humanus capitis* and *P. humanus humanus* L. is inleuded, as *Pediculus mendezi* Retana-Salazar 2003 and Pediculus *pseudohumanus* Ewing 1938 latter it is synonymized with *P. humanus* but new evidence suggests that this is a valid species, therefore it used herein as a separate species.

Key words. pseudopenis, genital plate, gonopods, variability, Anoplura, America.

INTRODUCCIÓN

En diferentes grupos de insectos la genitalia del macho es más variable entre especies y poblaciones que cualquier otro órgano, además su complejidad morfológica es mayor en especies polígamas que en especies monógamas (Reinhardt 2010). En este caso se analiza la genitalia de las formas del género *Pediculus* Linnaeus 1758.

Esta enorme diversidad estructural de la genitalia en comparación con la variabilidad de otras estructuras morfológicas sugiere una rápida evolución (Hosken & Stockley 2004). Esta variabilidad conlleva importantes implicaciones biológicas debido a que esta variación no es debida solo a la simple necesidad de transferir el esperma (Reinhardt 2010), sino que más bien ha sido consecuencia del cortejo genital del macho, es decir los machos que poseían características de cortejo genital más eficaces han tenido un mayor éxito reproductivo, con lo que obtuvieron una ventaja selectiva (Eberhard 1996).

Esta variabilidad fue identificada de forma empírica por los taxónomos de los diferentes grupos, en especial insectos y se convirtió en una de las herramientas fundamentales en la descripción de especies, por lo que hay estudios descriptivos dedicados al análisis de las variaciones estructurales de las diferentes partes de la genitalia del macho con el fin de encontrar caracteres de uso taxonómico (López-Guerrero *et al.* 2009, Zunino 2014). En las últimas décadas se ha estudiado el uso de esta herramienta no solo para la separación de especies sino como fuente de caracteres de valor filogenético en grupos en los que antes no se había utilizado (Retana-Salazar 2010).

En los últimos años se ha dado importancia a las estructuras accesorias de la genitalia que pueden ser de utilidad en la separación de especies y las cuales pueden tener valor evolutivo en el cortejo genital durante la cópula (Eberhard 2001). Este tipo de estructuras han sido analizadas en varios grupos como algunos dípteros (Eberhard 2001) y recientemente mediante estudios de filogenia en algunas especies de thrips (Retana-Salazar 2010).

Esto ha conducido a que sea necesario el estudio detallado de la morfología genital del macho y la hembra para poder establecer las diferencias a nivel de especie. En este sentido, en este trabajo se explora la ultraestructura de las setas genitales accesorias de la hembra y la estructura de la mayor sección esclerotizada de la genitalia del macho de *Pediculus humanus* L 1758. Se incluye un análisis fotomicrográfico de las estructuras genitales de machos y hembras de las formas *P. humanus capitis* De Geer 1767 y *P. humanus humanus* L. 1758 y de la especie *Pediculus mendezi* Retana-Salazar 2003 como de la especie *Pediculus pseudohumanus* Ewing 1938, mantenida por Ferris (1951) y luego considerada sinónimo de *P. humanus* por Kim & Ludwig (1978). Evidencias derivadas de este estudio indican la posibilidad de la validez de esta especie.

La genitalia en Anoplura. La genitalia del macho ha sido ampliamente utilizada en la descripción de las especies en los grupos de Anoplura, especialmente en

grupos como Polyplacidae, Enderleinellidae, Hoplopleuridae, entre otros (Ferris 1951, Kim y Ludwig 1978). La estructura de la genitalia es de utilidad en la separación de taxa supraespecíficos debido a la existencia de patrones generales de esta, como sucede en géneros como *Haematopinus* Leach 1815 y *Hoplopleura* Enderlein 1904 donde el patrón general de estas genitalias coincide con el de la familia. En otros casos las genitalias pueden ser muy variables dentro de una familia como sucede en Polyplacidae. En familias con pocas especies y con patrones estructurales consistentes entre las especies como sucede con Pediculidae y Pthiridae, se ha considerado que las variaciones genitales son insuficientes para la segregación de especies y por ello no se incluyen en las descripciones (Ferris 1951, Kim *et al.* 1986). En este sentido, algunos especialistas han propuesto que deben hacerse observaciones con mayor detalle en genitalias conservadas para poder hallar las diferencias que pueden ser de valor en taxonomía (Retana-Salazar 2006).

A pesar de que la genitalia en el género *Pediculus* no ha sido de utilidad en la diferenciación de las especies, en los últimos años se han propuesto variaciones pequeñas de los parámeros y la estructura de los mesómeros (según la nomenclatura de Lyal 1986) (=pseudopene Ferris 1951, Kim & Emerson 1968), estas variaciones pueden ser de utilidad en la diagnosis de grupos complejos (Retana-Salazar 2006, Retana-Salazar y Ramírez-Morales 2006).

Pediculus presenta un problema constante en cuanto a la determinación de las formas que presenta como el estatus taxonómico de las mismas. Parte del problema surge de una genitalia muy conservada que no aporta caracteres de interés para las especies según algunos autores. Además, no hay una nomenclatura estandarizada acerca de las estructuras de la genitalia del macho (Ewing 1932, Ferris 1951, Lyal 1986).

Una de las estructuras en la que no hay consenso es el llamado dilator según Ewing (1932), esta estructura fue llamada luego pseudopene (Ferris 1951, Kim & Emerson 1968), luego fue denominado como mesoméros y considerados como estructuras separadas por Lyal (1986) y considerada como una única estructura como un arco mesomérico por Retana-Salazar (2003), mientras que recientes estudios de la morfología de la genitalia del macho en piojos consideran estos como mesómeros (Yoshizawa & Johnson 2006).

Por otra parte, las estructuras genitales de la hembra han sido poco estudiadas y son las estructuras accesorias externas las que se han tomado en cuenta en algunos trabajos, donde el escudo genital tiene importancia taxonómica (Ferris 1951). No obstante, la mejor descripción de estructuras accesorias externas de la genitalia de Anoplura se presenta en Kim y Ludwig (1978). El trabajo comparativo de las estructuras genitales de hembras y machos de Lyal (1986) es el único que compara en diferentes grupos las estructuras externas de la genitalia de las hembras. Sin embargo, en varios trabajos de filogenia se han utilizado estructuras accesorias de la genitalia de las hembras como caracteres de importancia en el proceso evolutivo (Retana-Salazar 2006, Retana-Salazar y Ramírez-Morales 2006).

Estas estructuras externas de la hembra pueden ser de valor en la discriminación de las diferentes formas de piojos asociadas a diferentes especies de monos antropoides (Retana-Salazar 200&). De esta manera en las especies asociadas a monos del Nuevo Mundo, como es el caso de *Pediculus mjobergi* y *Pediculus mendezi*, los gonopodios IX presentan un esclerito medial con varios pares de setas en el esclerito (Ferris 1951, Retana-Salazar 2003), mientras que en otras formas este esclerito está ausente y las setas se distribuyen en hileras longitudinales sobre la línea media del gonopodio. Estas distribuciones también pueden variar según las especies en que se hallen las diferentes formas de piojos (Retana-Salazar 2006).

En este trabajo se presentan microfotografías de microscopía electrónica de la sección distal del pseudopene del macho como de los gonopodios de la hembra de las cuales se hace una descripción detallada que amplía los conocimientos actuales de acerca de la morfología externa de *Pediculus humanus* L.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material estudiado. Cinco especímenes recolectados en el Cantón La Lima, Huehuetan, Chiapas, México (Long. (dec): -92.434444, Lat. (dec): 15.026111), Abril 2012, de los cuales dos eran machos y en ambos se pudo observar la parte distal de la genitalia evertida. Un espécimen recolectado en Guadalupe, San José, Costa Rica, en marzo del 2012, macho con la genitalia evertida. Además, se analizaron cinco especímenes hembras recolectados en la Reserva Indígena Bribri, Alta Talamanca, caserío 9 Soki (Soqi), cerca de los ríos Sixaola y Yorkín (N 383 200 E 590 450; N 380 750 E 580 200 Cerro Namú-Uoki; N 370 750 E 580 200 Río Sukut). Se incluyen imágenes de microscopía de luz de especímenes de la Colección de Phthiraptera, Anoplura del CIEMIC, Universidad de Costa Rica. Las fotografías corresponden a las estructuras genitales accesorias de hembras de Pediculus humanus capitis L, recolectado en un infante de sexo masculino, San José, Costa Rica en el año 1989. Pediculus humanus humanus L, recolectados en Zaire (República Democrática del Congo), 10/1994, recolectados en soldados del ejército francés destacados en África, se analizaron 53 láminas, se fotografiaron las estructuras genitales accesorias de machos y hembras. Pediculus pseudohumanus Ewing, fue determinado para la región Pacífica de Costa Rica en el año 2006 a partir de material recolectado en indígenas de la región de Buenos Aires de Osa, Provincia de Puntarenas, se analizaron cuatro especímenes recolectados en 1998 y seis recolectados entre el año 2010 y 2015, se fotografiaron las estructuras genitales accesorias de machos y hembras. Se revisaron el holotipo ♀ de Pediculus mendezi Retana-Salazar y el paratipo d'recolectados en Pocora, Panamá en 1965, se fotografiaron las estructuras genitales accesorias del macho y la hembra.

Nomenclatura morfológica. Se utiliza la nomenclatura de la setotaxia propuesta por Kim & Ludwig (1978) como la numeración de los segmentos abdo-

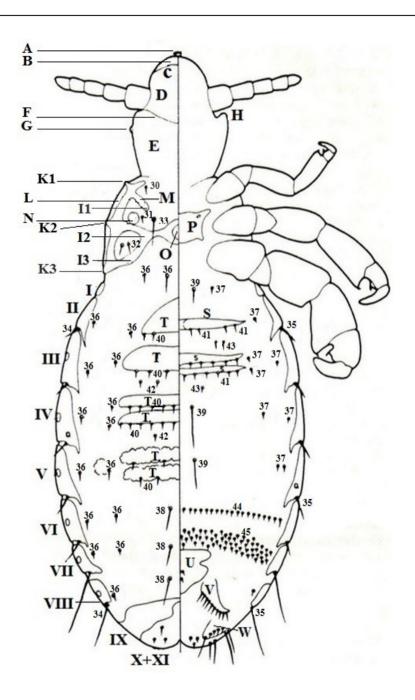


Figura 1. Anatomía y setotaxia estandarizada de Anoplura. Q. Términos anatómicos. A. Haustelo. B. Labro. C. Clípeo. D. Sección anterior de la cabeza. E. Sección posterior de la cabeza. F. Sutura clípeo-frontal. G. Lente ocular. H. Punta ocular. I₁. Apófisis pleural protorácica. I₂. Apófisis pleural mesotorácica. I₃. Apófisis pleural metatorácica. K₁. Proceso coxal protorácico. K₂. Proceso coxal mesotorácico. K₃. Proceso coxal metatorácico. L. Barra pleural longitudinal. M. Hoyo apofisial pleural. N. Espiráculo mesotorácico. O. Hoyo del noto. P. Placa torácica esternal con hoyo apofisial. Q. Paratergito. R. Espiráculos. S. Esternito. T. Tergito. U. Escudo subgenital. V. Gonopodio VIII. W. Gonopodio IX. Cx 1, 2, 3. Coxa 1, 2, 3. X+XI. Número de segmentos abdominales. Setotaxia. 30. DPtS. Setas protorácicas dorsales. 31. DMsS Setas mesotorácicas dorsales. 32. DMtS. Setas metatorácicas dorsales. 33. DPTS. Setas dorsales principales torácicas. 34. DMAS. Setas abdominales marginales dorsales (=setas dorsales paratergales DPrS). 35. VMAS. Setas marginales ventrales abdominales (=setas ventrales paratergales VPrS). 36. DLAS. Setas dorsales laterales abdominales. 37. VLAS. Setas ventrales laterales abdominales, 38. DCAS. Setas dorsocentrales abdominales, 39. VCAS. Setas ventrocentrales abdominales. 40. TeAS. Setas tergales abdominales. 41. StAS. Setas esternales abdominales, 42. InTeAS. Setas intertergales abdominales, 43. InStAS. Setas interesternales abdominales. 44. Hilera transversal de setas. 45. Sección de setas transversales (tomado de Kim & Ludwig 1978, se ha traducido la leyenda con la nomenclatura y se mantienen las siglas en inglés originales de la publicación)

minales, propuesta por estos autores (Fig. 1). Se discute la pertinencia de algunos términos utilizados en la literatura acerca de las estructuras genitales de *Pediculus humanus* L (Ewing 1932, Ferris 1951, Kim & Emerson 1968, Kim & Ludwig 1978, Lyal 1986, Retana-Salazar 2006).

Procesamiento de la muestra. El material fue procesado con el método descrito por Retana-Salazar *et al.* (2013) para el tratamiento de microartrópodos, los especímenes fueron cubiertos con una capa de Platino-Paladio (Pt-Pa) de 40 nm en un cobertor iónico Giko IB3 y las observaciones se realizaron en microscopio electrónico de barrido Hitachi S-3700N. Algunas muestras no tuvieron tratamiento y se procesaron en el modo ambiental. El estudio se desarrolló en el Centro de Investigaciones en Estructuras Microscópicas (CIEMIC) de la Universidad de Costa Rica.

Equipo. Se utilizó microscopio electrónico Hitachi S-3700N para el estudio de las muestras tanto con cobertura metálica como en observación ambiental. Para la observación en microscopía de luz se utilizó el microscopio Olympus IX51 digitalizado con el programa CP-controler para obtención y manejo de imágenes.

RESULTADOS.

Análisis ultraestructural de la genitalia del macho y estructuras accesorias de la hembra de *Pediculus humanus* L.

Mesómeros del macho (pseudopene). Se evidencia claramente que se trata de una fusión de los mesómeros, lo que denominó Retana-Salazar (2006) como un arco mesomérico. Es importante señalar que esta estructura se evierte desde la parte apical dorsal del abdomen (Fig. 2). Se observa una escisión longitudinal a largo de la estructura la cual muestra una torsión hacia el ápice haciendo la sección apical final del lado derecho quede debajo de la sección apical final del lado izquierdo (Fig. 2).

La estructura totalmente distendida mide 172 μm , las estructuras pares que la forman se hallan coalescentes. La sección distal que corresponde aproximadamente a un 14% del total de la longitud muestra una curvatura hacia el lado derecho (Fig. 2). La punta es truncada y no se observa ningún orificio de salida. En la base se observa una serie se setas bien desarrolladas y desordenadas que corresponden al segmento IX del abdomen. Se observa que las setas son de diferentes longitudes y se pueden dividir en tres categorías por su largo en setas pequeñas cuya longitud oscila entre 15-16 μm , setas medianas con longitudes entre 45-47 μm y setas largas cuyo ámbito de variación es entre 73-82 μm .

Gonopodios VIII-IX de las hembras. En su vista dorsal (Fig. 3A-B) la estructura general del gonopodio es de aspecto membranoso sin escleritos evidentes, se observan pequeñas hendiduras que dan la apariencia de descamaciones en la superficie. La superficie luce similar a la del segmento VII del abdomen.

A. P. Retana-Salazar & J. A. Rodríguez-Arrieta. Estudio fotomicrográfico de la genitalia y estructuras accesorias de las formas del género *Pediculus* Linneo 1758 asociadas al hombre y los monos del Nuevo Mundo (Anoplura: Phthiraptera)

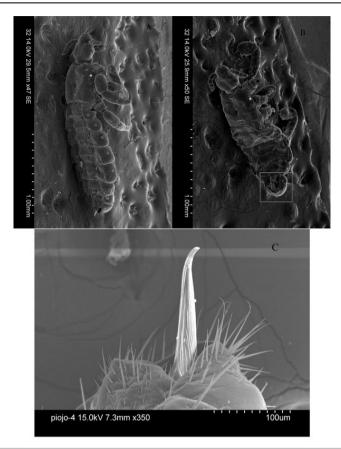


Figura 2. *Pediculus humanus capitis (Pediculus capitis)*. A. Vista general del espécimen macho con el pseudopene evertido. B. Señalización de la genitalia evertida en la parte dorsal del espécimen. C. Detalle de la ultraestructura de la sección distal del arco mesomérico (pseudopene).

En el margen posterior de este segmento hay una hilera de tres pares de setas bien desarrolladas y subiguales en estructura que corresponden a dos pares de setas dorsales laterales del abdomen y la seta dorsocentral abdominal, esta última en muchos grupos es más desarrollada que las laterales, pero no en este caso (dorso lateral externa izquierda=79 μ m, dorso lateral externa derecha=97 μ m, dorso lateral media izquierda=79 μ m, dorso lateral media derecha=74 μ m, dorsocentral izquierda=87 μ m, dorsocentral derecha=79 μ m). Hay una serie de setas reducidas y desordenadas alrededor

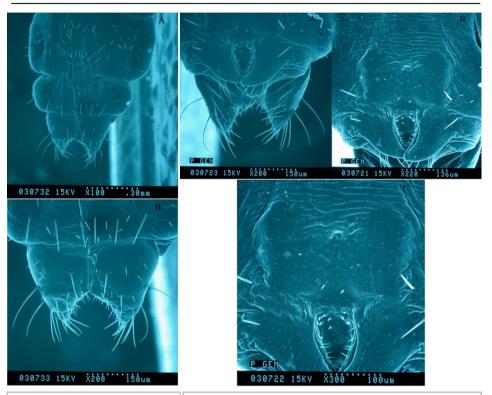


Figura 3. Pediculus humanus capitis (Pediculus capitis). Vista general de los gonopodios. A. Gonopodios VIII-IX. B. Detalle del gonopodio IX.

Figura 4. *Pediculus humanus capitis* (*Pediculus capitis*). Placa genital de la hembra. A. Detalle de los gonopodios y la *valvula fimbriae*. B. Detalle del gonopodio VIII y la placa genital de la hembra. C. Detalle de la sección distal del abdomen.

de las setas dorsolaterales y dorsocentrales, los tamaños oscilan entre 13-26 μm de longitud. Estas setas son de punta roma en vez de agudas.

Se observa en la parte dorsal de la estructura una setotaxia regular y simétrica, el gonopodio IX en su vista dorsal muestra una seta medio marginal interior bien desarrollada (66 μ m), hay una seta reducida en posición medial del esclerito (29 μ m), tres setas marginales exteriores ubicadas cerca del margen externo del gonopodio en disposición vertical todas subiguales la primera en sentido anteroposterior es la más reducida (18-26 μ m), separada de la segunda por una distancia de 2-2,14 veces la longitud de la seta, la segunda seta es similar en estructura (18-26 μ m), separada de la tercera por una distancia variable que en lado izquierdo es de 1,5 veces la longitud de la seta segunda y del lado derecho es de 2,2 veces la longitud de la seta, la tercera seta es

similar a la segunda en estructura (18 μm lado derecho, 31 μm del lado izquierdo). Hay una seta marginal en el borde externo que se ubica más afuera de la hilera de setas anteriores, naciendo entre las setas segunda y tercera que se describieron antes, es la seta más desarrollada de esta sección en la parte dorsal (145-158 μm). En la parte medio apical hay una seta bien desarrollada (52-66 μm). Una seta interna más pequeña (18-26 μm). Un par de setas mediales cercanas al margen interior del esclerito muy reducidas (8, 11, 11, 13 μm). Exhibe un grupo de setas heterogéneas en longitud entre 7-8 setas en cada gonopodio, de las cuales las más externas son más desarrolladas y sus longitudes varían entre 13 μm hasta 115 μm (13, 26, 52, 115 μm) siendo las mayores las más externas y las más internas las más reducidas. En la parte ventral de este segmento se puede observar en este caso una serie de setas acomodadas de forma longitudinal en el segmento las cuales han sido utilizadas en la taxonomía del grupo (Retana-Salazar 2006).

En el gonopodio VIII se puede observar que estas estructuras se hallan reducidas y en posición ventral (Fig. 4) según la nomenclatura propuesta por Kim & Ludwig (1978). En muchos casos los extremos distales se tocan entre sí formando un arco entre ellos que ha sido interpretado por Retana-Salazar (2006) como la *valvula fimbrae* según la nomenclatura de Kim & Ludwig (1978). En esta sección se pueden observar una serie de setas pequeñas de una longitud de 17 μm, las setas internas situadas en el arco de la estructura presentan una longitud de 17 μm. En esta estructura no se notan gran cantidad de setas internas, pero si accesorias. Hay dos pares de setas bien desarrolladas laterales a los gonopodios con una longitud de 55 μm, inmediatamente encima de los gonopodios está el escudo genital que aparece como una zona esclerotizada en la que no se notan setas y es más lisa que el resto del tegumento, solo se evidencian un par de setas reducidas en la parte posterior del escudo genital (10-12 μm).

La forma del escudo genital es la típica que se observa en la literatura para la forma de la especie *Pediculus humanus* L. (Fig. 4) que se asocia a la cabeza de los humanos y a las formas asociadas a los Monos del Nuevo Mundo. La estructura del escudo genital que se observa en estas muestras mantiene la forma que Ferris (1951) describe mediante dibujos para la especie *Pediculus humanus capitis*. Esta estructura cuando se observa mediante microscopia de luz aparece como una región fuertemente esclerotizada de color oscuro y su función es desconocida. En las fotomicrografías de este trabajo se puede diferenciar los bordes del escudo genital gracias a que la sección del correspondiente al escudo genital se muestra como una región lisa sin pliegues como los que se presentan en el resto del abdomen tanto en la sección dorsal como ventral. La forma de esta sección que presenta unas pocas setas internas es similar a la que describe Ferris (1951) (Fig. 5).



Figura 5. Pediculus humanus capitis (Pediculus capitis). Detalle de la placa genital y la valvula fimbriae.

Análisis microfotográfico óptico de la genitalia del macho y estructuras accesorias de la hembra de las formas del género *Pediculus*.

Pediculus humanus capitis L. En esta forma la genitalia del macho presenta la típica estructura del arco mesomérico (pseudopene) esclerotizado y parámeros reducidos y simétricos entre sí a ambos lados de la base de los mesómeros con una forma triangular y acomodados sobre las depresiones de la base de los mesómeros, los brazos del apodema basal se insertan sobre los parámeros en forma recta, no se registra ninguna modificación de los brazos del apodema al insertarse en los parámeros, estos son muy triangulares y rectos con la punta muy fina. (Fig. 6A-D).

Se fotografiaron las estructuras accesorias de la genitalia de la hembra de *P. h. capitis* en las que se observa la placa genital de la hembra y los gonopodios. La placa genital se presenta con una menor esclerotización que las de otros especímenes asociados a otros morfotipos (Fig. 6E). La placa genital ilustrada por Ferris (1951) para la *Pediculus humanus* no incluye la referencia a si la ilustración es tomada a partir de *P. h. humanus* o de *P. h. capitis*. Solo aparece una ilustración de *P. h. capitis* la cual no permite observar con claridad diferencias entre las placas genitales de ambas formas. Sin embargo, parece que la placa genital de *P. h. capitis* es más angosta que la de *P. h.*

humanus (Fig. 8) como se observa en los resultados de este estudio. Los gonopodios no se ven con toda claridad en las fotografías, pero si se evidencias las líneas de setas y la ausencia de escleritos (Fig. 6F).

Pediculus humanus humanus L. En esta forma la genitalia del macho presenta la típica estructura del arco mesomérico (pseudopene) esclerotizado y parámeros reducidos y simétricos entre sí a ambos lados de la base de los mesómeros con una forma triangular y acomodados sobre las depresiones de la base de los mesómeros, los brazos del apodema basal se insertan sobre los parámeros en forma recta con un engrosamiento esclerotizado con la puntas romas y ligeramente dirigidas hacia el lado externo (Fig. 7A, B).

Las estructuras genitales accesorias de la hembra muestran un escudo genital amplio y muy esclerotizado con una proyección medioanterior bien desarrollada y con una muesca ancha y redondeada en el borde medioposterior que da origen a dos alas laterales en los extremos del borde posterior. Los gonopodios muestran una serie de setas poco esclerotizadas y distribuidas sobre la región medial formando un grupo de hileras alineadas pero poco ordenadas en el gonopodio IX, en el gonopodio VIII hay una hilera marginal de setas bien desarrolladas. El borde interno de los gonopodios VIII (valvula fimbriae) se presenta una hilera de setas reducidas, poco esclerotizadas y delicadas. En el gonopodio IX no se presentan escleritos en el margen posterior ventral (Fig. 8A, B).

Pediculus pseudohumanus Ewing 1938. Esta especie ha sido prácticamente ignorada desde el momento en fue descrita por Ewing (1938). Para este autor esta especie se ubica dentro del subgénero *Parapediculus*, pero estas categorías han sido desestimadas en la literatura moderna. Retana-Salazar (2006) ha propuesto con base en resultados de la filogenia morfológica del grupo que estos subgéneros sean considerados como géneros y que se establezca un nuevo género para la especie de la cabeza del hombre.

Ferris (1951) sinonimiza la mayor parte de las especies y formas de *Pediculus* existentes en la época. No obstante, mantiene cuatro especies *Pediculus humanus*, *Pediculus schaeffi*, *Pediculus mjobergi* y *Pediculus pseudohumanus*. La revisión de Kim & Ludwig (1978) para las familias del suborden Anoplura incluye solo a las especies *Pediculus humanus* y *P. schaeffi* en la familia Pediculidae, pero no hace ninguna referencia a las otras formas y especies, ni aclara su estatus. Es decir, estos autores son omisos con respecto a la especie *P. mjobergi* de los monos del Nuevo Mundo (que puede ser un complejo de especies) y la especie *P. pseudohumanus* asociada a los hombres de las Islas Marquesas.

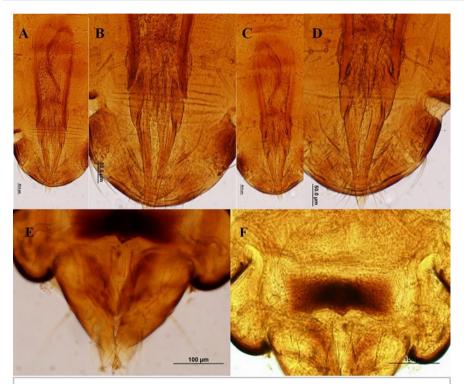


Figura 6. *Pediculus humanus capitis (Pediculus capitis)*. Macho. A-D. A. Vista dorsal general de la genitalia del macho. B. Detalle dorsal de la genitalia del macho. C. Vista ventral general de la genitalia del macho. D. Detalle ventral de la genitalia del macho. Hembra. E-F. E. Gonopodios de la hembra. F. Placa genital de la hembra.

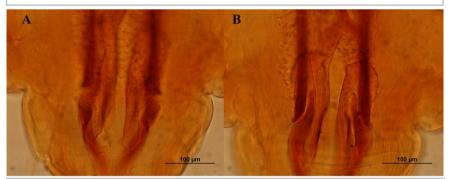


Figura 7. *Pediculus humanus humanus (Pediculus humanus)*. Macho. A. Parámeros. B. Inserción del apodema basal con el arco mesomérico (pseudopene).

Méndez (1990) en su trabajo de los Anopluros de Panamá considera de nuevo la especie *Pediculus mjobergi* como endémica de los monos del Nuevo Mundo. Sin embargo, no hace referencia a la especie *P. pseudohumanus*. Retana-Salazar (2006) identifica a partir de material recolectado en las etnias aborígenes del Pacífico de Costa Rica y de Talamanca esta especie. La estructura de los lóbulos paratergales que fueron considerados por Ewing (1938) y por Ferris (1951) como características fundamentales para la determinación de la especie, fueron descritos e ilustrados por ambos autores, lo expuesto por estos autores coincide con los resultados de Retana-Salazar (2006), por lo que se determina la presencia de esta especie en estas etnias. Esta especie presenta particularidades en las estructuras accesorias de la genitalia de la hembra que la distinguen, como variaciones en la estructura de ciertas secciones de la genitalia del macho

En el macho de esta especie se registra en la genitalia una estructura diferente de los brazos del apodema basal en su unión con los parámeros. Se evidencia una clara asimetría entre ambos brazos mientras que el extremo distal del brazo se muestra de punta roma y la punta forma un ángulo hacia el lado externo del apodema basal. Se muestran detalles de las diferentes secciones de la genitalia del macho debido a las pocas ilustraciones fotográficas de esta especie (Figs. 9A-D).

Las estructuras accesorias de la genitalia de la hembra se asemejan a las de *Pediculus humanus* L. pero la densidad de setas de la *valvula fimbrae* y del gonopodio IX se muestran diferentes. Por su parte la estructura de la placa genital se muestra más irregular y asimétrica en el margen anterior con respecto a la de *P. humanus* y los márgenes laterales son totalmente rectos mientras que los de *P. humanus* son inclinados, mientras que la proyección anteromedial del escudo es más ancha y roma que la de *P. humanus* (Figs 10A-B).

En este caso se presentan las fotografías de los pleurotergitos debido a que solo hay referencias desde los dibujos de Ewing (1938) y Ferris (1951). Estas estructuras han sido consideradas históricamente de valor taxonómico en los diferentes grupos de Anoplura como se puede observar en los diferentes trabajos de revisión del grupo (Ferris 1951, Kim & Ludwig 1978). Una de las diferencias importantes entre *P. h. humanus* y *P. h. capitis* es la estructura poco esclerotizada e incompleta con respecto a la cobertura del borde del margen del segmento abdominal, en *P. h. humanus*, mientras que en *P. h. capitis* son completas en el margen de los segmentos abdominales y fuertemente esclerotizadas. Estas diferencias entre otras muchas son parte de la controversia acerca de si *P. h. humanus* y *P. h. capitis* deben considerarse como especies aparte. Esto ha sido fundamentado desde la filogenia por Retana-Salazar (2006), pero ha sido poco reconocido en la literatura reciente, por lo que se ha mantenido la clasificación más convencional. En *P. pseudohumanus* los pleurotergitos III-V presentan unas proyecciones laterales no tan desarrolladas como en las especies

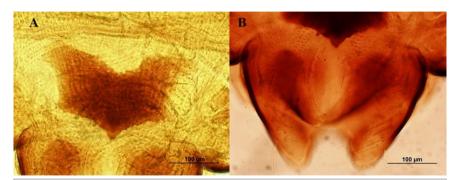


Figura 8. *Pediculus humanus humanus (Pediculus humanus)*. Hembra. A. Placa genital de la hembra. B. Gonopodios de la hembra.

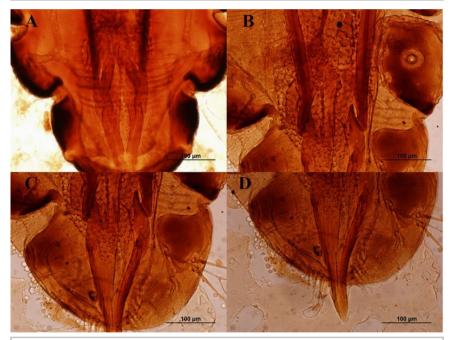


Figura 9. *Pediculus pseudohumanus*. Macho. A. Parámeros e inserción del apodema basal con el arco mesomérico (pseudopene). B. Detalle de la inserción del apodema basal. C. Detalle de los parámeros. D. Detalle del extremo distal del arco mesomérico (pseudopene).

asociadas a los monos del Nuevo Mundo, pero mucho más desarrolladas que las que se exhiben en *P. h. capitis* y *P. h. humanus*, lo que fue considerado por Ewing (1938) y Ferris (1951) como caracteres de peso en la determinación de las especies (Figs. 11A-C).

Pediculus mendezi Retana-Salazar 2003. Descrita en el año 2003 a partir de material recolectado en monos del género *Ateles* en Panamá en los años 60, considerados como ejemplares de otra especie. En apariencia es una especie pequeña muy delicada con complejo tibio-tarsal muy delicado y uña pequeña y con agarre para pelo de poco diámetro.

La genitalia de esta especie en el macho es muy similar a la registrada en *P. mjobergi* en la estructura del arco mesomérico (pseudopene). Sin embargo, la inserción del apodema basal en la sección basal de los parámeros muestra una clara desviación hacia los lados externos que semejan una zapatilla, lo que no se registra de esta forma en ninguna otra especie del género (Fig. 12 A-B). Por otra parte, los parámeros son cortos, anchos, de punta roma y poco esclerotizados lo que dificulta muchas veces su observación detallada (Fig. 12 B), mientras que en otras especies son alargados, fuertes, más delgados y esclerotizados.

Las estructuras accesorias de la genitalia de la hembra muestran un escudo genital fuertemente esclerotizado, de forma rectangular de lados paralelos pero irregulares, con dos brazos paralelos proyectados en el sentido anterior en los extremos del margen anterior, los gonopodios VIII también se hallan fuertemente esclerotizados y la *valvula fimbriae* esá claramente delimitada con setas espiniformes pequeñas (Fig. 13 A-B). Los gonopodios IX se hallan poco esclerotizados y presentan un pequeño esclerito marginal bien esclerotizado, pero poco oscurecido, este presenta setas internas del esclerito las cuales son irregulares en ambos lados en el esclerito del gonopodio izquierdo se observan tres setas discales mientras que en el esclerito del lado derecho se observan cinco setas discales (Fig. 13 B).

DISCUSIÓN

Los caracteres morfológicos del abdomen han sido de importancia en la separación de las especies en Anoplura. En la mayoría de las especies se registra una alta variabilidad en caracteres como la setotaxia, las placas paratergales, las estructuras accesorias de la genitalia del macho y la hembra, como la estructuras de la genitalia propiamente dicha en los machos. Estos caracteres han sido reevaluados recientemente y han sido utilizados en claves de identificación recientes (Retana-Salazar 2006). Estos caracteres han sido desestimados en los trabajos más recientes que solo utilizan datos moleculares.

Las placas paratergales de *Pediculus* han sido utilizadas en la separación de especies, subgéneros (Ewing 1926) y géneros (Retana-Salazar 2006). No obstante, la revisión de material de los diversos segregados morfológicos hallados en las diferentes

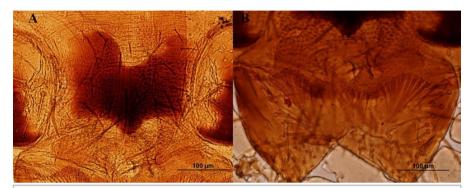


Figura 10. Pediculus pseudohumanus. Hembra. A. Placa genital. B. Gonopodios.



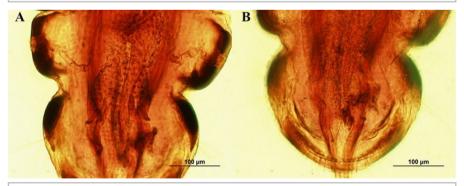


Figura 12. *Pediculus mendezi*. Macho. A. Detalle de la inserción del apodema basal con el arco mesomérico (pseudopene). B. Detalle de los parámeros.

especies de hospederos y del evidente aislamiento geográfico de estas formas, además de los resultados de la filogenia morfológica, los taxónomos no han incorporado las propuestas de clasificación que se han propuesto.

Ferris (1951) sinonimiza la mayor parte de las especies de este género con la especie *Pediculus humanus*. Este autor reconoce solo cuatro especies en este género. Una en los monos del Nuevo Mundo, otra en el chimpancé y dos en el hombre, donde la especie *P. humanus* presenta dos formas desde Linneo (1758) y la especie *P. pseudohumanus* asociada a las poblaciones de la Polinesia. Retana-Salazar (2006) determina que ejemplares de las etnias indígenas de América Central coinciden morfológicamente con la descripción de *P. pseudohumanus* e informa esta especie para Costa Rica. Aunque no hay fotografías completas los huevecillos y las placas paratergales iniciales del abdomen aparecidas en el trabajo de Arriaza y colaboradores (2012) parecen indicar que se trata del mismo morfotipo hallado en Costa Rica.

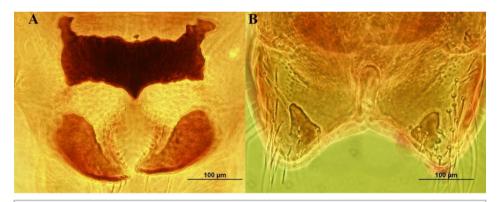


Figura 13. *Pediculus mendezi*. Hembra. A. Placa genital y gonopodios VIII. B. Detalle de los gonopodios IX.

Entre los especímenes analizados en este trabajo se incluyen algunos pertenecientes a este morfotipo, que son los recolectados en Alta Talamanca. Retana-Salazar (2006) indica que la genitalia del macho presenta una asimetría de los parámeros y una sutil pero perceptible forma de los parámeros, estas estructuras no fueron analizadas en este caso, y la estructura del arco mesomérico (=pseudopene) es similar a la exhibida en los demás morfotipos ubicados dentro de *Pediculus*.

La genitalia de los machos de la familia de los pedicúlidos ha sido motivo de múltiples análisis. Es uno de los modelos más utilizados en el estudio de la estructura de la genitalia de Anoplura. No obstante, es importante señalar que se trata de uno de los modelos más complejos a pesar de tratarse de uno de los más simples, esto ha llevado a

que las variaciones en su estructura hayan sido despreciadas en la separación de especies, lo que posiblemente ha complicado la taxonomía de este grupo en el último siglo.

Ewing (1932) hizo una revisión extensa de la estructura de la genitalia de los machos en Anoplura destacando el análisis de las estructuras de la genitalia del macho de *Pediculus humanus*. Ferris (1951) utiliza una terminología para las estructuras de la genitalia del macho de *Pediculus* que sigue siendo usada en la actualidad. Sin embargo, los estudios que revisan de nuevo estas evidencias y aportan nuevas interpretaciones indican que es posible que la terminología utilizada sea incorrecta. De esta forma este autor llama a la estructura que resulta de la fusión de los mesómeros como pseudopene, lo que es incorrecto desde el punto de vista morfológico y es en realidad un arco mesomérico como lo demuestra Lyal (1986).

En este trabajo se presentan los resultados de estudios de microscopía electrónica que nos permiten empezar a complementar algunas observaciones anteriores sobre estas estructuras y sobre todo sobre la importancia de los caracteres de la genitalia del macho como de las estructuras accesorias del macho y de la hembra en la taxonomía del grupo. Estas estructuras accesorias de las hembras casi no han sido utilizadas antes de los trabajos más recientes de descripción de especies (Retana-Salazar 2003).

Las estructuras de la genitalia del macho y la hembra pueden ser de utilidad en la segregación de especies. No obstante, acerca de la parte distal de la genitalia del macho de *P. humanus* ha habido una serie de desacuerdos a lo largo de la historia del grupo. Sobre esto hay discusión acerca de la manera de llamar estas estructuras, debido a que su origen puede no ser similar con lo que queda poco clara la condición de homóloga. Las demás estructuras de la genitalia del macho no son observables en este caso, no obstante, esta estructura permite una mejor discusión acerca del posible origen de las mismas. Esta estructura fue denominada por Ewing (1932) como el dilator, mientras que Kim & Emerson (1968) aceptan la propuesta de Ferris (1951) y denomina esta estructura como pseudopene.

Es una estructura esclerotizada ya que muestra la misma disposición que se ha observado en setas de otros grupos como en las sensilas de algunos dípteros (Fig. 6 a-d), lo que indica que son estructuras sólidas y esclerotizadas, pero con alta flexibilidad.

El escudo genital de las hembras es variable entre diferentes formas de piojos de la familia Pediculidae, que fueron consideradas como especies aparte en algún momento, y luego fueron sinonimizadas sin seguir criterios bien fundamentados para ello. Los caracteres en los que se han fundamentado las sinonimias han sido todos atribuidos a variabilidad de las especies, desconociendo los criterios propuesto por los taxónomos que separaron estas formas inicialmente. Incluso posteriores trabajos han postulado que algunas formas consideradas como sinonimias deben considerarse en realidad como válidas (Zumpt 1966), cuando analiza la validez de *Pediculus humanus maculatus* Fahrenholz 1915, pero estos trabajos son poco conocidos. Es decir, las sinonimias se han efectuado en ausencia de una revisión taxonómica comprensiva hasta

que se publica la revisión de Retana-Salazar (2006) trabajo que llevó 22 años de esfuerzo, en esta se cuestiona el estatus taxonómico de varias especies. Por otra parte, los gonopodios de las hembras muestran variaciones asociadas a grupos que fueron considerados especies en otros momentos históricos como lo ha informado en sus trabajos de filogenia Retana-Salazar (2006). Estas variantes morfológicas se registran especialmente en los gonopodios VIII.

Es evidente a partir de las evidencias que la genitalia de los pedicúlidos debe ser considerada como una herramienta en la determinación de las especies, que el haberla ignorado no ha sido beneficioso para el estatus taxonómico del grupo y sus variaciones por pequeñas que parezcan pueden ser de utilidad, aún más significativas son las diferencias que se registran en la estructura de los gonopodios de las hembras y el escudo genital.

De las estructuras analizadas se puede concluir que las variaciones regionales no son tan evidentes en algunas estructuras de la genitalia del macho y de la hembra. No obstante, los taxónomos han registrado variantes a nivel de otras estructuras abdominales como las placas pleurales del abdomen (Ewing 1926, Ferris 1951). Puede ser que a nivel de las estructuras genitales las presiones selectivas no hayan sido importantes entre estas poblaciones, pero si las mismas presiones sobre otras estructuras.

Falta mucho para comprender con claridad la biología y patrones de especiación de los grupos de parásitos, en este caso de los piojos de los humanos, para comprender sus diferentes patrones de distribución, las variaciones en sus genotipos y la distribución de los mismos. Las muestras que se han utilizado en los estudios moleculares son escasas en particular en regiones como los países de América Latina, para lo cual basta con revisar los trabajos de algunos especialistas en la genética molecular del grupo (Ligth *et al.* 2008). Esta baja muestra limita el obtener resultados claros. Por otra parte, se han dejado de lado los factores culturales que pueden afectar a estas poblaciones de parásitos.

Alguna literatura reciente incluso propone que la forma de los piojos del cuerpo surge múltiples veces a partir de diferentes poblaciones de piojos de la cabeza (Li *et al.* 2010), lo que resta por explicar es como en todos los casos los piojos del cuerpo mantienen los mismos caracteres etológicos, morfológicos, de vectorialidad y de ovoposición entre otros, con surgimientos aleatorios en diferentes poblaciones de piojos en diferentes latitudes. Esto sirve de incentivo para continuar las diferentes líneas de investigación en este grupo de insectos.

AGRADECIMIENTOS

Al proyecto "Estudio comparativo de la variación molecular y morfológica ultraestructural de las formas de los piojos humanos hallados en distintas poblaciones del neotrópico" registrado en la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica bajo el numeral 810-B2-A29. A la Dra. Elba Lidia Castañeda González, de la Fundación Sánchez Collin en Coatepec Harinas, México por facilitar muestras de piojos de esta región. Al Prof. Alcides Sánchez-Monge por su colaboración en la toma de fotografías de microscopía electrónica de barrido de las estructuras estudiadas.

REFERENCIAS

Arriaza, B., Orellana, N. C., Barbosa, H. S., Menna-Barreto, R. F. S., Araújo, A. & Standen, V. 2012. Severe Head Lice Infestation in an Andean Mummy of Arica, Chile. *Journal of Parasitology* 98(2):433-436.

Eberhard, W. G. 1996. Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice (Princeton Univ Press, Princeton).

Eberhard, W. G. 2001. Species-specific genitalic copulatory courtship in sepsid flies (Diptera, Sepsidae, *Microsepsis*) and theories of genitalic evolution. *Evolution* 55(1):93-102.

Ewing, H. E. 1926. A revision of the American Lice of the Genus *Pediculus*, together with a consideration of the significance of their geographical and host distribution. *Proceedings U.S. National Museum* 68:1-33.

Ewing, H. E. 1932. The male genitalia armature in the order Anoplura, or Sucking Lice. *Annals of the Entomological Society of America* 25(4):657-669.

Ewing, H. E. 1938. The Sucking Lice of American Monkeys. *The Journal of Parasitology* 24(1):13-33.

Ferris, G. W. 1951. The Sucking Lice. Pacific Coast Entomological Society. Memoirs 1:320pp. Hosken, D. J. & Stockley, P. 2004. Sexual selection and genital evolution. Trends in Ecology and Evolution 19:87-93.

Li, W., Ortiz, G., Fournier, P. E., Gimenez, G., Reed, D. L., Pittendrigh, B. & Raoult, D. 2010. Genotyping of Human Lice Suggests Multiple Emergences of Body Lice from Local Head Louse Populations. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 4(3): e641. doi:10.1371/journal.pntd.0000641

Light, J. E., Toups, M. A. & Reed, D. L. 2008. What's in a name: The taxonomic status of human head and body lice. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47:1203-1216.

Linnæus, C. 1758. Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classses, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima reformata, Holmiæ, Impensis direct. Laurentii Salvii (Salvius publ.).

López Guerrero, I., Zunino, M. & Halffter, G. 2009. Taxonomic use of genitalic characters in Mexican *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): the case of *Copris klugi sierrensis* Matthews and the *C. armatus* group. *The Coleopterists Bulletin* 63:203-212.

Lyal, C. H. C. 1986. External Genitalia of Psocodea, with Particular Reference to Lice (Phthiraptera). *Zoologische Jahrbücher* 114:277-292.

Kim, K. C. & Emerson, K. C. 1968. Description of two species of Pediculidae (Anoplura) from Great Apes (Primates, Pongidae). *The Journal of Parasitology* 54(4):690-695.

Kim, K. C. & Ludwig, H. W. 1978. The family classification of the Anoplura. *Systematic Entomology* 3:249-284.

Kim, K. C., Pratt, H. D. & Stojanovich, C. J. 1986. The sucking lice of North America. An Illustrated manual for identificaction. Pennsylvania State University Press 241pp.

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

Reinhardt, K. 2010. Natural selection and genital variation: a role for the environment, parasites and sperm ageing? *Genetica* 138:119-127.

Retana-Salazar, A. P. 2003. Una nueva especie de piojo (Phthiraptera: Pediculidae) asociada a *Ateles* (Primates: Atelidae). *Brenesia* 59-60:65-68.

Retana-Salazar, A. P. 2006. Filogenia y Revisión Taxonómica de la Superfamilia Pediculoidea n. stat. (Anoplura: Insecta). *Brenesia* 66:15-24.

Retana-Salazar, A. P. 2010. El grupo genérico *Frankliniella*: el significado filogenético de sus principales caracteres morfológicos (Thysanoptera: Thripidae, Thripini). *Métodos en Ecología y Sistemática* 5(3):1-22.

Retana-Salazar, A. P. & Ramírez-Morales, R. 2006. Establecimiento de un nuevo género de piojos (Phthiraptera: Pediculidae) asociado al hombre (Primates: Hominidae). *Brenesia* 65:61-70.

Retana-Salazar, A. P., Sánchez-Monge, A. & Rodríguez-Arrieta, J. A. 2013. Notas sobre la morfología externa de las hembras partenogenéticas ápteras de *Sipha flava* (Forbes 1884) (Sternorrhyncha: Aphididae: Chaitophorinae) bajo microscopio electrónico de barrido. *Revista gaditana de Entomología* 4(1):73-82.

Yoshizawa, K. & Johnson, K. P. 2006. Morphology of male genitalia in lice and their relatives and phylogenetic implications. *Systematic Entomology* 31:350-361.

Zumpt, F. 1966. The identity of the Bushman louse. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 27:240-241. **Zunino, M. 2014**. About Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) Genitalia: Some Remarks to a Recent Paper. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 30(2):439-443.

Recibido: 13 julio 2016 Aceptado: 13 septiembre

Aceptado: 13 septiembre 2016 Publicado en línea: 16 septiembre 2016