

RESUMEN

Los piojos chupadores del suborden Anoplura (Phthiraptera) comprenden unas 532 especies en 49 géneros y 15 familias registradas. Estos piojos son ectoparásitos permanentes de mamíferos eutherios con amplia distribución geográfica. Históricamente los piojos han jugado un interesante papel en el desarrollo de las ideas sobre coevolución. Algunos piojos ectoparásitos de mamíferos han sido utilizados en estudios de coespeciación. Nosotros en este estudio inferimos la relación filogenética de 15 especies de Anoplura ectoparásitos de 16 especies de roedores en Panamá, a partir de 25 caracteres morfológicos externos del estado adulto de las taxa analizadas, utilizando como grupo externo *Pediculus humanus*. Se generaron 109 árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud de 56, un índice de consistencia (CI) de 0.786, un índice de retención (RI) de 0.831, un índice de consistencia recalada (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.

MÓNICA NUZHAT CONTRERAS OCHOA, Mgter.

Profesora Titular del área de Zoología de Vertebrados de la Universidad de Panamá. Investigadora Adjunta del Centro Latinoamericano de Estudios en



Epistemología Pedagógica CESPE - Panamá; Miembro de la Asociación Mexicana de Metodología de la Ciencia y la Investigación AMMCI, S.A y del Centro de Investigación para el Mejoramiento de la Enseñanza de las Ciencias Naturales y Exactas CIDETE. Coordinadora del Grupo de Investigación Pro Acceso Abierto Sostenible PASS. Autora de múltiples textos científicos dirigidos a la conservación de la fauna silvestre y la educación superior.

**PATRONES COEVOLUTIVOS ENTRE
PIOJOS CHUPADORES Y SUS
ROEDORES HOSPEDEROS**



**MÓNICA NUZHAT
CONTRERAS OCHOA**



SELLO EDITORIAL

nova
educare

TESIS

PATRONES COEVOLUTIVOS ENTRE PIOJOS CHUPADORES Y SUS ROEDORES HOSPEDEROS

**APORTES FORMATIVOS PARA ESTUDIANTES DE LA CARRERA
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA DE LA UNIVERSIDAD DE PANAMÁ**

MÓNICA NUZHAT CONTRERAS OCHOA



Publicado por:

CESPE

CENTRO LATINOAMERICANO
DE ESTUDIOS EN
EPISTEMOLOGÍA PEDAGÓGICA



ISBN



9 789299 009253



**PATRONES COEVOLUTIVOS ENTRE PIOJOS CHUPADORES Y SUS
ROEDORES HOSPEDEROS**

**APORTES FORMATIVOS PARA ESTUDIANTES DE LA CARRERA LICENCIATURA EN
BIOLOGÍA DE LA UNIVERSIDAD DE PANAMÁ**

PATRONES COEVOLUTIVOS ENTRE PIOJOS CHUPADORES Y SUS ROEDORES HOSPEDEROS

**APORTES FORMATIVOS PARA ESTUDIANTES DE LA CARRERA LICENCIATURA EN
BIOLOGÍA DE LA UNIVERSIDAD DE PANAMÁ**

MÓNICA NUZHAT CONTRERAS OCHOA

2023



CC 4.0



Creative Commons

Título Original:

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia) Identificados en Especímenes de Panamá. Aportes formativos para estudiantes de la carrera Licenciatura en Biología de la Universidad de Panamá.

Autores:

Mónica Nuzhat Contreras Ochoa, Mgter. (Panamá)

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



ISBN:

9 789299 009253

Primera Edición: Marzo 2023

Sello Editorial: Nova Educare.

Perteneiente a: Centro Latinoamericano de Estudios en Epistemología Pedagógica (CESPE)

Adherido a: Sistema de publicaciones de CESPE. <https://cespecorporativa.org>

Editor: Carlos Viltre Calderón, PhD.

Imagen de portada y contraportada: Esp. Ramón Rodríguez Guerra

Diseño, maquetación y diagramación: Departamento de publicidad de CESPE

Corrección y estilo: Comité Editorial de Nova Educare

Información

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 (re-mesclar, 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 usted respetada profesora Edelmira de Fanilla quien despertó en mí el interés por aprender y enseñar aspectos relacionados sobre Sistemática y Evolución de los Sistemas Biológicos

AGRADECIMIENTO

Deseo expresar mi eterno agradecimiento tanto a las instituciones como al recurso humano que hizo posible el desarrollo de este Libro que ofrece la oportunidad de estudiar la diversidad de los animales desde una perspectiva innovadora.

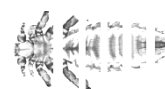
INSTITUCIONES Y ASOCIACIONES

Instituto Conmemorativo Gorgas (Panamá)
Museo de Historia Natural de la Universidad de Florida, EU
Museo de Vertebrados de la Universidad de Panamá
Secretaría Nacional de Ciencia y Tecnología (SENACYT)
Sociedad Mastozoológica de Panamá (SOMASPA)
Grupo de Investigación Carlos Limneo BIOXPA, Universidad de Panamá

PROFESORES E INVESTIGADORES

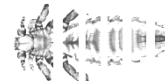
Dr. Francisco Farnum Universidad de Panamá
Dra. Dora Isabel Quirós Universidad de Panamá
Dra. Jessica Light Universidad de Florida, EU
Dr. Daniel Emmen Universidad de Panamá
Dr. Rafael Samudio Sociedad Mastozoológica de Panamá (SOMASPA)
Dra. Oris Sanjur. Directora del Instituto Smithsonian de Panamá.
Magister Jacobo Arauz. Departamento de Zoología, Escuela de Biología. Universidad de Panamá.
Mgter. María Pérez. Técnico del Departamento de Limnología y Ciencias del Mar. Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Universidad de Panamá.
Dr. David Reed, Candace McCaffrey, Ángel Soto y Jorge Pino. Museo de Historia Natural de Florida, Universidad de Florida, Estados Unidos.
Dr. M. Branham. Departamento de Entomología y Nematología de la Universidad de Florida, Estados Unidos.
Dr. Lance Durden. Departamento de Biología, Universidad del Sur de Georgia, Estados Unidos.
Sra. Grace y Giovanna por el hospedaje en la Ciudad de Gainesville, EU.
Magister Sergio Bermúdez. Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá.
Sr. Miguel Morales. Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá. Colección Zoológica *Eustorgio Méndez*.
Magister Mario González. Centro Regional de Colón, Universidad de Panamá.
Dr. Edwin Domínguez. Departamento de Zoología, Universidad de Panamá.

ÍNDICE



PARTES	TÍTULOS	Pp
	PRÓLOGO.....	1
	RESUMEN.....	5
	INTRODUCCIÓN.....	6
Capítulo I	COEVOLUCIÓN, DIVERSIDAD Y TAXONOMÍA DE PIOJOS CHUPADORES Y SUS ROEDORES HOSPEDEROS.....	8
	<i>Aspectos relacionados con el término Coevolución.....</i>	10
	<i>Diversidad de los piojos chupadores (Insecta: Phthiraptera: Anoplura).....</i>	12
	<i>Filogenia de los piojos chupadores (Insecta: Phthiraptera: Anoplura).....</i>	15
	<i>Diversidad de Roedores (Mammalia: Rodentia).....</i>	17
	<i>Filogenia de Roedores (Mammalia: Rodentia).....</i>	19
	<i>Asociaciones históricas entre Anoplura y sus hospederos Mamíferos.....</i>	20
	<i>Asociación de piojos chupadores y sus hospederos Roedores.....</i>	21
	<i>Coevolución entre piojos chupadores y sus roedores hospederos.....</i>	22
Capítulo II	METODOLOGÍA PARA DETERMINAR LA RELACIÓN COEVOLUTIVA ENTRE PIOJOS CHUPADORES Y SUS ROEDORES HOSPEDEROS.....	24
	<i>Especímenes de Anoplura.....</i>	26
	<i>Selección del Grupo Externo.....</i>	27
	<i>Selección y Codificación de Caracteres Morfológicos en Anoplura.....</i>	28
	<i>Análisis Filogenético de Anoplura.....</i>	28
	<i>Comparación del Árbol de Piojos Chupadores y sus Roedores Hospederos....</i>	29
	<i>Interpretación del Análisis de Reconciliación.....</i>	29
Capítulo III	FILOGENIA Y PATRONES COEVOLUTIVOS DE PIOJOS CHUPADORES Y SUS ROEDORES HOSPEDEROS.....	31
	<i>Filogenia de Anoplura.....</i>	33
	<i>Caracteres morfológicos de Anoplura.....</i>	33
	<i>Análisis Filogenético de Anoplura.....</i>	45
	<i>Filogenia de Rodentia.....</i>	50
	<i>Análisis de Reconciliación.....</i>	51
	<i>Patrón de Coespeciación.....</i>	55
	<i>Patrón de "Sorting event".....</i>	58
	<i>Patrón de Cambio de hospedero.....</i>	59

Capítulo IV	APORTE EDUCATIVO DEL ESTUDIO EN LA ENSEÑANZA DE LAS CIENCIAS BIOLÓGICAS A NIVEL SUPERIOR.....	63
	<i>Educación Superior: Universidad de Panamá.....</i>	<i>65</i>
	<i>Enseñanza de las Ciencias Biológicas en la Universidad de Panamá.....</i>	<i>66</i>
	<i>Contribución del Estudio en la Enseñanza de las Ciencias Biológicas.....</i>	<i>69</i>
	CONCLUSIONES.....	71
	RECOMENDACIONES.....	72
	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	73
	ANEXOS.....	82



PRÓLOGO

Beatriz Acuña Calaña. Dr. C. Cuba) ¹

<https://orcid.org/0000-0003-1453-6677>

A usted que lee este libro en este momento, presumo que sea estudioso de la Biología o de alguna manera está vinculado al estudio de la fauna silvestre, le felicito. Indudablemente compartirá la necesidad escrutar todo lo relacionado con la vida y lo orgánico, así como, diferentes asociaciones e historia evolutiva de algunos genes, organismos y áreas geográficas que aquí se estudian y, que tienen a Charles Darwin, L. Harrison y Daniel Brooks, entre sus precursores.

En este estudio, como en cualquier otro de esta naturaleza se caracterizan los organismos, así como su entorno, mediante las relaciones dinámicas que se establecen entre ellos. De manera que, la morfología, fisiología, filogénesis, desarrollo, evolución, distribución e interacciones en los niveles micro y macroscópicos son algunos de los tópicos que se abordan.

El libro está estructurado en: introducción, cuatro capítulos, conclusiones y recomendaciones, así como bibliografía y anexos. A través de su lectura podrá trasladarse imaginariamente hacia esas relaciones interespecíficas que en algún momento pueden resultar beneficiosas o perjudiciales para una o ambas partes y, en este caso, se establecen entre dos especies silvestres en Panamá el Piojo Chupador y Roedores y cada uno de sus taxos y clados.

La posibilidad de escudriñar las diferentes asociaciones simbióticas de dos o más especies, en las que ambos obtienen un beneficio, ya sea en la obtención de alimentos, albergue, sustrato, o transporte han permitido el investigar sobre la coevolución, como un campo progresivo de estudio dentro de la biología. En ese sentido, la obra que aquí se presenta, realiza en un primer momento, un abordaje teórico de los tipos de relaciones que se establecen en poblaciones heterogéneas de organismos y de las especies objeto de estudio.

Estos le brindan al lector argumentos sólidos que permiten la caracterización morfofisiológica, taxonómica y filogenética de los Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y de los Roedores de las clases (Mammalia: Rodentia) que evidencian la profundidad del estudio realizado, así como, de las fuentes bibliográficas consultadas.

Asimismo, la conjugación del conocimiento sobre el tema que se investiga y la reflexión realizada acerca de las sucesivas interacciones entre las especies objeto de estudio, han permitido a la autora del trabajo ratificar

¹ Ingeniera Pecuaria. Máster en Ciencias de la Educación mención Educación Técnica y Profesional. Dr. C. Pedagógicas. Metodóloga de departamento de Grado Científico. Profesora de Zootecnia en la Facultad Ciencias Agropecuarias. Universidad de Granma, Cuba.

la teoría de coevolución desde tiempos geológicos, en los que han subsistido diferentes niveles de infestación, provocando divergencias en cuanto a la radiación adaptativa del parásito respecto a la del hospedero.

La tesis de que algunas veces la radiación adaptativa del parásito ha sido más lenta que la del hospedero; como un proceso evolutivo que corresponde a la diversificación de un grupo de individuos, se respalda con la relación que se ha revelado entre Hoplopleura y Polyplax asociados con Sciuridae, Cricetidae y Muridae constituyen algunos de los ejemplos para este fenómeno. En ellas se describe la especiación de ambas especies en un corto período de tiempo.

En el análisis crítico realizado a esta obra se aprecia plena correspondencia entre el título y el contenido del texto, así como, una redacción adecuada que permite a los entendidos del tema penetrar en él sin ambages ni rodeos. Con argumentos sólidos, evidencias históricas y resultados de investigaciones de prominentes investigadores que se contrastan sistemáticamente con los de la autora, lo cual le otorga rigor científico.

Se reconoce que Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia) Identificados en Especímenes de Panamá, es el título de la obra en la que su autora, realiza aportes al conocimiento científico; específicamente para la interpretación de enfermedades zoonóticas en su país de origen. También constituyen fundamentos epistemológicos para la enseñanza de las Ciencias Biológicas, dada las relaciones que se establecen con ciencias afines a esta área del conocimiento.

Para la consecución de los objetivos planteados la autora emplea una Metodología para determinar la relación coevolutiva entre piojos chupadores y sus roedores hospederos, esta consta de dos etapas consecutivas: la primera contempla el establecimiento de una hipótesis filogenética tanto para los piojos chupadores (Hoplopleuridae, Polyplacidae, Enderleinellidae) como para sus hospederos roedores (Muridae, Cricetidae, Heteromyidae y Sciuridae); mientras que, en la segunda, se contrastan los dos árboles filogenéticos. También se determina el patrón de distribución de los piojos chupadores sobre sus hospederos roedores.

Es particularmente importante para los profesionales de la Biología la evaluación de los resultados obtenidos en Especímenes de Anoplura, Selección del Grupo Externo, Selección y Codificación de caracteres morfológicos en Anoplura, Análisis Filogenético de Anoplura, Comparación del árbol filogenético de piojos chupadores y sus hospederos roedores, así como, Interpretación del Análisis de Reconciliación. Si bien en el texto no se especifica si la autoría de la estructura de la metodología es propia o la tomó de otro autor, a través de ella, se constatan resultados que en su conjunto revelan el cumplimiento de los objetivos propuestos y la validación de criterios coevolutivos entre los parásitos y sus hospederos.

La literatura científica considera que el concepto de metodología se puede entender en un plano general, particular o específico, pero en cualquiera de estos se vincula a la utilización del método. En la que nos ocupa, no está implícitamente declarado un método, pero se realiza un algoritmo de trabajo que incluye procedimientos y técnicas propias de las ciencias biológicas que permiten un mejor conocimiento del objeto de estudio, le confieren un orden a la investigación y contribuye a perfeccionar el modo de actuación de los investigadores.

Se realiza una evaluación filogenética de especies de piojos chupadores ectoparásitos de roedores, basados en caracteres morfológicos apoyada de referencias bibliográficas. Una basta colección de tablas, gráficos y fotos apoyan la idea que, en esos escenarios, una rápida especiación permite que los roedores compartan un conjunto de atributos biológicos propios (nocturnos, dietas alimenticias semejantes y su distribución geográfica), con lo que se revela la historia de una asociación particular. Por otra parte, es posible una transferencia horizontal del clado Hoplopleura hacia sus roedores hospederos.

Se advierte al lector la inclusión de un capítulo dedicado a la caracterización de forma general de la Educación Superior en Panamá, que diluye un tanto la línea trazada para el desarrollo del libro, luego es retomada al particularizar su propuesta a las carreras de Licenciatura en Biología con sus siete orientaciones y la Licenciatura en Docencia Biológica las que, definitivamente son las beneficiarias de este constructo.

Se singulariza la contribución de estos resultados, así como los conceptos sistematizados, dentro del currículo para la Enseñanza de las Ciencias Biológicas para explicar aspectos de Diversidad Animal, Taxonomía Animal, Biología Evolutiva, Enfermedades Trasmitidas por los Animales y Preparación/Conservación de Material Biológico.

La declaración de conclusiones generales correspondientes a las relaciones filogenéticas entre especies de Anoplura ectoparásitos de roedores en Panamá, basadas en caracteres morfológicos, están de acuerdo a los 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), que constituyen los objetivos de esta investigación, aunque son sensibles a sintetizar.

En este libro que ahora ponemos a su consideración se hacen recomendaciones acertadas en su contenido, pero carecen de orientaciones hacia la o las entidades que deben asumirlas limitando la posibilidad de perfeccionar y expandir este trabajo, sobre todo en el clado Hoplopluridae. También se realiza una amplia revisión bibliográfica, en la que se referencia un número importante de autores especializados en el tema que se investiga, así como de anexos que apoyan los argumentos sostenidos.

Indudablemente este texto constituye un material de consultas y medio de enseñanza útil, tanto para docentes como estudiantes de esta área del conocimiento, en relación a aspectos esenciales como Diversidad Animal, Taxonomía Animal, Biología Evolutiva, Enfermedades Transmitidas por los Animales y Preparación/Conservación de Material Biológico.

La autora Magíster Mónica Nuzhat Contreras Ochoa, posee amplia experiencia en el área de Zoología de Vertebrados, es profesora de la Universidad de Panamá y se destaca en la investigación, así como, en la publicación de numerosos textos relacionados con la conservación de la fauna silvestre y la Educación Superior. También es miembro de redes académicas y grupos de investigación tanto en su país de origen como en otros del área. La obra se acompaña de artículos publicados en revistas y su presentación en diversos espacios de socialización de los resultados científicos. Se escribe como parte de su culminación de estudios de Magíster en la mencionada Universidad.

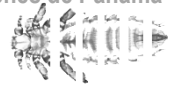
El libro que se presenta es el resultado de los esfuerzos de investigación y actualización educativa del grupo de trabajo del Centro Latinoamericano de Estudios en Epistemología Pedagógica (CESPE), bajo el sello editorial Nova Educare en la colección Tesis. Este es un trabajo valioso por el abordaje de aspectos especializados en el área de las Ciencias Biológicas y por la contribución que hace a la enseñanza de esta área del conocimiento en la Educación Superior.

Aceptar la idea y posterior ejecución de este prólogo, en un inicio lo consideré presuntuoso, luego un reto y, por último, la posibilidad de explorar mi capacidad de reinventarme y al mismo tiempo adentrarme en el fascinante mundo de los sistemas biológicos, aquellos que condujeron a Ludwig Van Bertalanffy a postular su Teoría General de los Sistemas, que aquí se manifiesta en las asociaciones entre los piojos chupadores y sus hospederos roedores.

Agradezco la posibilidad de conocer e interactuar con esta investigación a CESPE, específicamente en la persona de su director general PhD Carlos Vitre Calderón, por la confianza en mi depositada y algo que se está tomando habitual, su deseo y acción en aras de estimular el crecimiento profesional de todos los miembros de esta prestigiosa Red Académica. Sería de gran satisfacción para todos los que de una forma u otra hemos tenido relación con este libro, que su contenido les sea útil y grata su lectura.

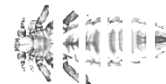
Muchas gracias.

RESUMEN



Los piojos chupadores del suborden Anoplura (Phthiraptera) comprenden unas 532 especies en 49 géneros y 15 familias registradas. Estos piojos son ectoparásitos permanentes de mamíferos eutherios con amplia distribución geográfica. Históricamente los piojos han jugado un interesante papel en el desarrollo de las ideas sobre coevolución. Algunos piojos ectoparásitos de mamíferos han sido utilizados en estudios de coespeciación. Nosotros en este estudio inferimos la relación filogenética de 15 especies de Anoplura ectoparásitos de 16 especies de roedores en Panamá, a partir de 25 caracteres morfológicos externos del estado adulto de las taxa analizadas, utilizando como grupo externo *Pediculus humanus*. Se generaron 109 árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud de 56, un índice de consistencia (CI) de 0.786, un índice de retención (RI) de 0.831, un índice de consistencia recalada (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.

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).

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

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

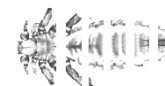
- Inferir las relaciones filogenéticas entre especies de Anoplura ectoparásitos de roedores en Panamá, basadas en caracteres morfológicos.
- Determinar patrones de coevolución entre miembros representativos de tres familias del Suborden Anoplura (Enderleinellidae, Hoplopleuridae y Polyplacidae) y sus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



CAPÍTULO I

COEVOLUCIÓN, DIVERSIDAD Y TAXONOMÍA DE PIOJOS CHUPADORES Y SUS ROEDORES HOSPEDEROS





Aspectos relacionados con el término Coevolución

Las asociaciones evolutivas entre genes, organismos y áreas geográficas han sido estudiadas tradicionalmente por biólogos de diferentes disciplinas con pequeñas interacciones entre las mismas desde inicios del siglo XX (Page y Charleston, 1998).

Estos estudios fueron influenciados directamente por las ideas de Darwin (1859), así como por los planteamientos de Von Ihering (1891) y Kellogg (1913). Darwin (1859), observó que las flores de las orquídeas y los abejorros tenían una relación estrecha para la polinización mediante estructuras morfológicas bien adaptadas; mientras que Von Ihering (1891) y Kellogg (1913) reconocieron las asociaciones parásito-hospedero como piezas de información en estudios biogeográficos.

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

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

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

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

Para Odum (1995), coevolución es un proceso de selección recíproca entre dos o más especies estrechamente relacionadas, pero sin intercambio genético; mientras que para Smith (2001), es la evolución conjunta de dos o más especies que no se cruzan entre sí pero que poseen una estrecha relación ecológica a

través de presiones de selección recíproca. La evolución de una de las especies que forma esta relación es parcialmente dependiente de la evolución de la otra.

Para Fontúrbel y Molina (2005), es un proceso de evolución paralela, armónica y coordinada entre dos o más poblaciones de organismos.

Por otra parte, Brooks (1979), en el marco de las asociaciones parasito-hospedero, define coevolución como una combinación de dos procesos evolutivos: Coacomodación (asociación ecológica) y Coespeciación (asociación histórica), envolviendo procesos tanto microevolutivos como macroevolutivos.

Coacomodación (llamada posteriormente coadaptación), es la evolución de adaptaciones recíprocas a través del tiempo, durante el cual no hay cladogénesis (especiación), e incluye parámetros tales como 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 como parásitos y hospederos se asocian a través del tiempo (Banks *et al*, 2006; Ligth 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 Jonhson 2003, Nieberding y Olivieri, 2007; Light y Hafner, 2007b).

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

Estos patrones coevolutivos refutan la idea de que la evolución de los parásitos se haya caracterizado por la pérdida continua de rasgos morfológicos o bien que la homoplasia sea un fenómeno común en este grupo

de organismos, ideas que habían llevado a pensar que la evolución del parásito no es independiente de la de su hospedero (Brooks *et al.*, 2001).

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

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

Diversidad de los Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura)

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

Los piojos chupadores son insectos ápteros, que tienen adaptaciones morfológicas que les permiten maximizar su modo de vida sobre la superficie de los hospederos mamíferos.

Estas adaptaciones incluyen un cuerpo dorso ventralmente aplanado, cabeza con probóscide evertible y tres estiletes bucales en el saco trófico para cortar la piel y succionar sangre directamente de los vasos sanguíneos del hospedero. En algunas especies de Anoplura el labrum y el haustellum se restringen a la región ventral de la cabeza (Stojanovich, 1945; Kim y Ludwig 1978a). Poseen además, antenas cortas, filiformes y generalmente con cinco segmentos antenales, segmentos torácicos fusionados, un par de espiráculos en el mesotórax, uña tarsal única sobre cada pata y 6 pares o menos de espiráculos abdominales (Light y Hafner, 2007; Kim *et al.*, 1986).

La diversidad de Anoplura, hasta ahora reportada, es el resultado de profundos análisis y revisiones por taxónomos especialistas que datan desde el siglo XVIII. Estos estudios comenzaron con Linnaeus (1758), quien describió el género *Pediculus* (6 especies) dentro del grupo de insectos ápteros.

Los piojos chupadores se han ubicado a lo largo de la historia en tres órdenes: 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 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 han 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, 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, paratergitos 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).

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 han nutrido tanto de datos morfológicos (Kim y Ludwig 1978a; Lyal 1985;), como de aportes moleculares (Barker *et al* 2003, Light y Hafner 2007a; Reed *et al* 2007).

Al considerar la biología, diversidad y amplia distribución de los piojos chupadores, Kim (1985, 2006), ha señalado que los anopluros se originaron de un piojo chupador ancestral (Protanoplura) del período Cretácico tardío, quien posiblemente era parásito facultativo de mamíferos ancestrales. Este Protanoplura sufrió dos importantes cambios evolutivos a medida que sus hospederos continuaban su radiación: (1) la invasión de un

nuevo hábitat sobre la superficie del cuerpo del mamífero (piel y pelo), probablemente entre el Jurásico y Cretácico, y (2) la explotación de un nuevo nicho ecológico (hematófagos) durante el cretácico tardío y el paleoceno temprano.

Kim y Ludwig (1978a), analizaron la relación filogenética entre las 15 familias de Anoplura conocidas, a partir de la selección de 22 caracteres morfológicos; señalando que los taxos de anopluros existentes en la actualidad posiblemente se originaron entre el eoceno tardío y el oligoceno, a partir de dos líneas filogenéticas: Linognathoides y Haematopinoides. La línea Linognathoides incluía: Linognathidae, Polyplacidae, Hoplopleuridae, Pedicinidae y Enderleinellidae; considerando que estos taxos 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, Microthoraciidae, Echinophthiriidae, Pecaroecidae y Pediculidae (Kim y Ludwig, 1978a; Kim, 1985). Estos taxos son altamente especializados, sin embargo retienen caracteres plesiomórficos.

La relación filogenética de Hybophthiriidae, Hamophthiridae, Pthiridae, Ratemiidae, Neolinognathidae, no estaba aún esclarecida, sugiriéndose que dichas taxos 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: Microthoraciidae, Echinophthiriidae y Ratemiidae; y la línea Pediculoides por: Pediculidae, Pthiridae, Pedicinidae, Pecaroecidae, Haematopinidae e Hybophthiriidae.

El análisis filogenético realizado por Barker *et al* (2003), apoyan la relación monofilética de 8 taxos de piojos chupadores, sugiriendo que los piojos estudiados se agrupan en dos grandes clados: (((((Haematopinus, (Neohaematopinus, Linognathus)), Hoplopleura), Lepidophthirus), Pedicinus), (Pediculus, Pthirus)) señalando como taxos hermanas al género *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.

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, cofilogenéticos entre otros (Huchon et al., 1999).

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

Cabe señalar que la taxonomía a nivel de suborden en los roedores, ha estado sujeta a revisión desde hace más de un siglo atrás. Brandt (1855) consideró el patrón de inserción del músculo masetero para subdividir el orden Rodentia en Myomorpha, Sciuromorpha e Hystricomorpha. Sin embargo, el carácter morfológico utilizado ha demostrado ser un carácter homoplásico (Hartenberger, 1985). Tullberg (1899) utilizó la morfología del plano de inserción del incisivo ubicado en el maxilar inferior para subdividir el orden Rodentia en Sciurogathi e Histricognathi.

Sin embargo, estudios filogenéticos solo reconocen como grupo monofilético a los Histricognathi, 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 259, las cuales representan el 4.8% de las especies registradas para el mundo; Estas especies están organizadas en 13 órdenes, 41 familias y 150 géneros. El orden Rodentia está conformada por aproximadamente 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). Ver anexo 5.

Cuadro 1

Estado Actual de la Diversidad de Roedores vivos.

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

Fuente: Elaboración propia

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 Histicognathi 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 monofilética de los roedores (Luckett 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: (Anomaluomorpha, (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).

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 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).

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 (Durden y Musser, 1994; Kim, 2006), las cuales incluyen las especies de ratas y ratones. Según Wilson y Reeder (2005), la familia Muridae incluye 150 géneros y 730 especies, y la Cricetidae posee 130 géneros y 681 especies 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).

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 hospedero conduce a la divergencia del parásito.

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

Según Kim (1985), en este patrón de coevolución (cambio de hospedero), ciertos hospederos han sido invadidos y colonizados por una especie específica de parásito con el cual han habitado durante y después de la cladogénesis del hospedero.

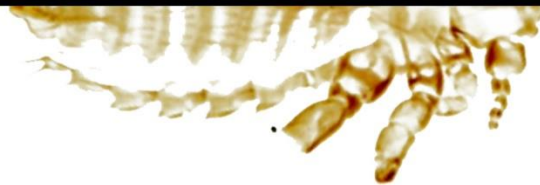
En otros casos la cladogénesis del parásito podría ser más rápida que la del hospedero (Kim, 1985), consecuentemente muchas especies emparentadas de parásitos son encontradas sobre la misma especie de hospedero dentro del mismo hábitat (Sprent, 1969).

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

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

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

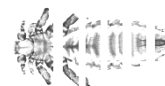
1. Incapacidad del parásito para colonizar un nuevo hospedero.
2. El parásito se extinguió durante la evolución del hospedero.
3. El parásito existe, pero no ha sido reconocido (Page y Charleston, 1998; Hugot, 2006; Light y Hafner, 2007b).



CAPÍTULO II

**METODOLOGÍA PARA DETERMINAR LA RELACIÓN COEVOLUTIVA
ENTRE PIOJOS CHUPADORES Y SUS ROEDORES HOSPEDEROS**





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

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

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

Especímenes de Anoplura

Las 15 especies de Anoplura que forman parte de este estudio representan el 50% de la biodiversidad de Anoplura reportada para Panamá (Durden y Musser, 1994) ver anexo 1a y 1b. Estas especies fueron solicitadas en calidad de préstamo al Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá; así como, al Museo de Historia Natural de la Universidad de Florida, división de Mastozoología (Cuadro 2), entre los meses de julio de 2007 y marzo de 2008.

Cuadro 2

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

ESPECIES DE ANOPLURA	ESPECIES HOSPEDEROS	COLECCIÓN DE REFERENCIA
<i>Enderleinellus 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 alfaroi</i> <i>Oryzomys talamancae</i> <i>Melanomys caliginosus</i>	Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá
<i>Hoplopleura sciuricola</i>	<i>Sciurus granatensis</i>	Instituto Conmemorativo Gorgas, Panamá
<i>Hoplopleura similis</i>	<i>Oligoryzomys fulvescens</i> <i>Oryzomys talamancae</i>	Museo de Historia Natural, Florida
<i>Fahrenholzia fairchildi</i>	<i>Liomys 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

Fuente: Creación Propia

Selección del Grupo Externo

Los caracteres morfológicos seleccionados se polarizaron tomando como referencia a *Pediculus humanus* como grupo externo, pues este axótn 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).

Selección y Codificación de caracteres morfológicos en Anoplura

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

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

Se revisaron, inicialmente 100 individuos representantes de las tres familias de Anoplura que forman parte de este estudio; seleccionándose posteriormente tres especímenes por cada taxa estudiada que mostraran claramente los caracteres morfológicos de las tres regiones del cuerpo y la genitalia.

Los 25 caracteres escogidos para este análisis son el resultado de observaciones sobre: la longitud total del cuerpo, largo de la cabeza, largo de los tres pares de patas, posición del haustellum, morfología del margen postero antenal de la cabeza, de la placa torácica ventral, paraterguitos y genitalia. Todas las observaciones se hicieron mediante el uso de un microscopio compuesto marca 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.

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.

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, seleccionandose 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), llamandose 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.

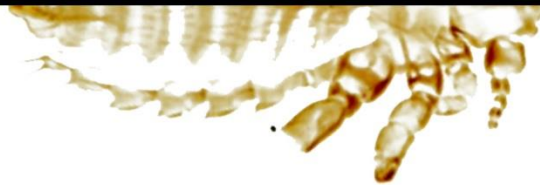
Interpretación del Análisis de Reconciliación

La reconstrucción histórica de la asociación parásito-hospedero se visualizó en TreeMap 2.0b a través de cuatro ventanas: Tanglegram, Tabla de reconstrucción, Reconstrucción y "Log". La primera ventana, llamada Tanglegram se utilizó para representar la relación parásito-hospedero a través de dos cladogramas colocados uno frente al otro y entrecruzados con líneas que representan las relaciones entre las taxa del parásito y su respectivo hospedero.

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

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

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

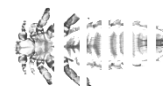


CAPÍTULO III

**FILOGENIA Y PATRONES COEVOLUTIVOS DE PIOJOS CHUPADORES Y
SUS ROEDORES HOSPEDEROS**



Filogenia de Anoplura



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 del hospedero

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia) Identificados en Especímenes de Panamá (Borror *et al*, 2005). Stojanovich (1945) indicó que en la mayoría de las especies de piojos chupadores el haustellum sobresale más allá del límite esclerotizado del labrum. En las especies donde no se observa este estado, se encuentra en la cara ventral de la cabeza.

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

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

Figura 1

Vista ventral de la cabeza de piojos chupadores

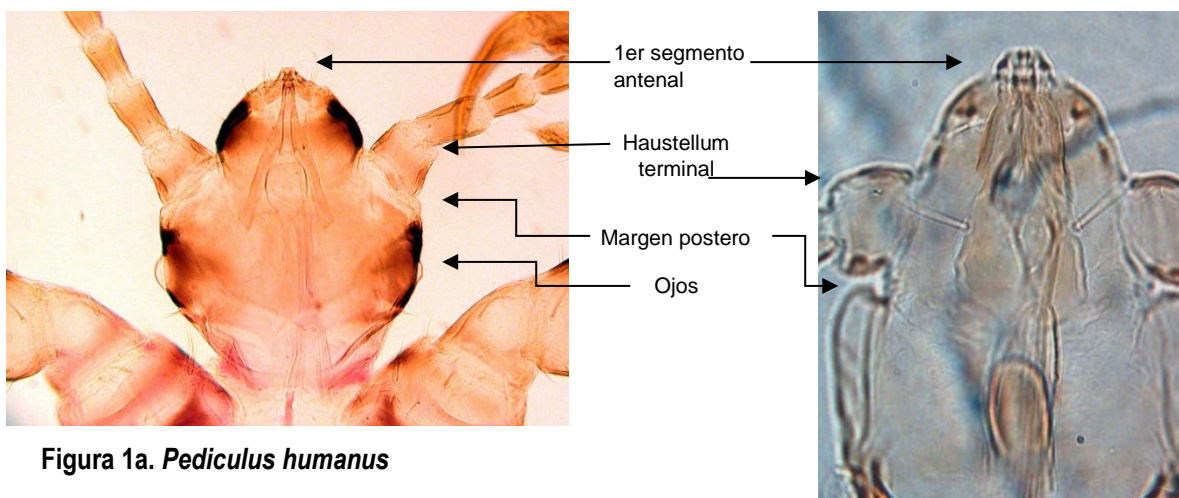


Figura 1a. *Pediculus humanus*

Figura 1b. *Hoplopleura sciuricola*

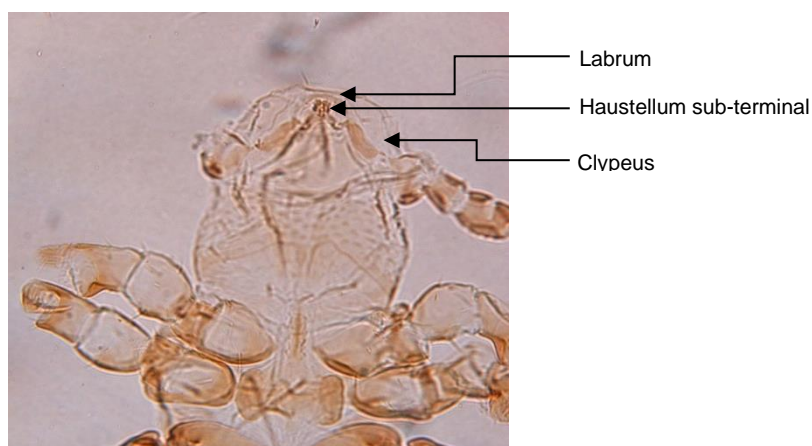
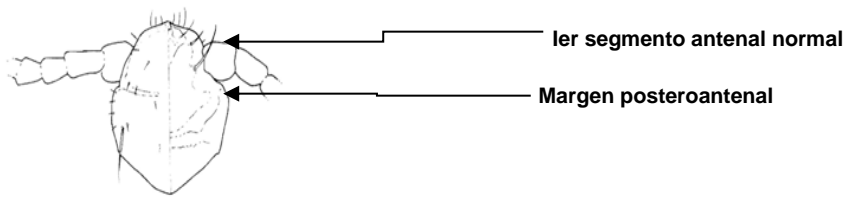


Figura 1c. *Enderleinellus hondurensis*

Figura 2

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



C- Tórax (Carácter 6-12; fig. 3-4)

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

6-Placa Torácica 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*

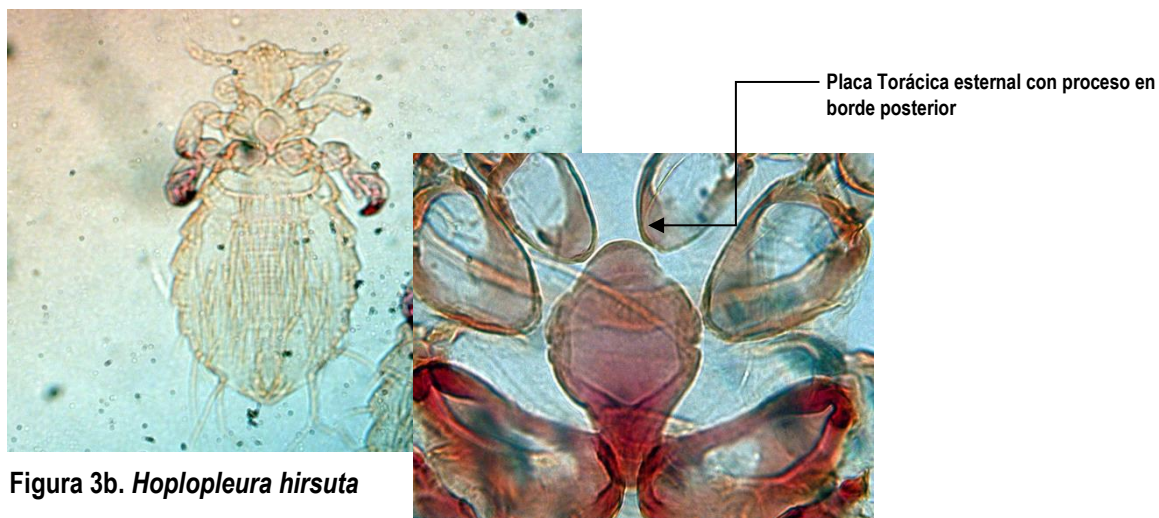


Figura 3b. *Hoplopleura hirsuta*

Figura 4

Región torácica de los piojos chupadores

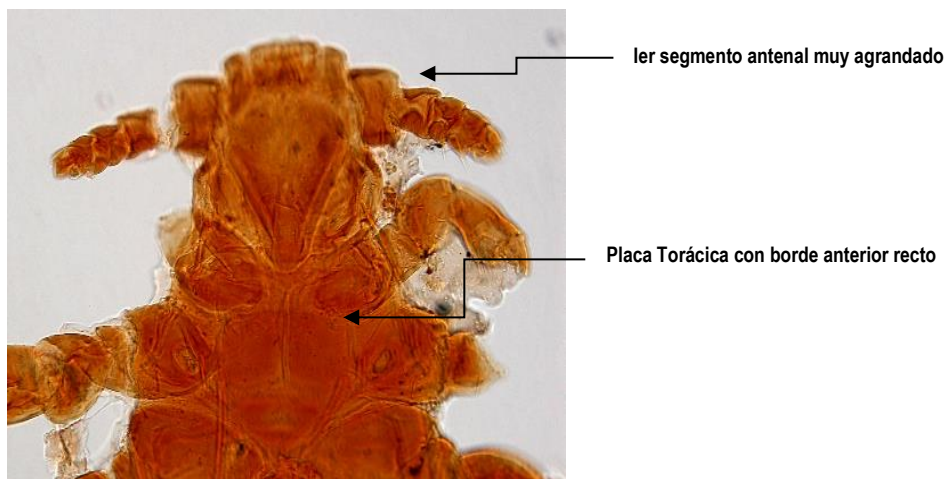
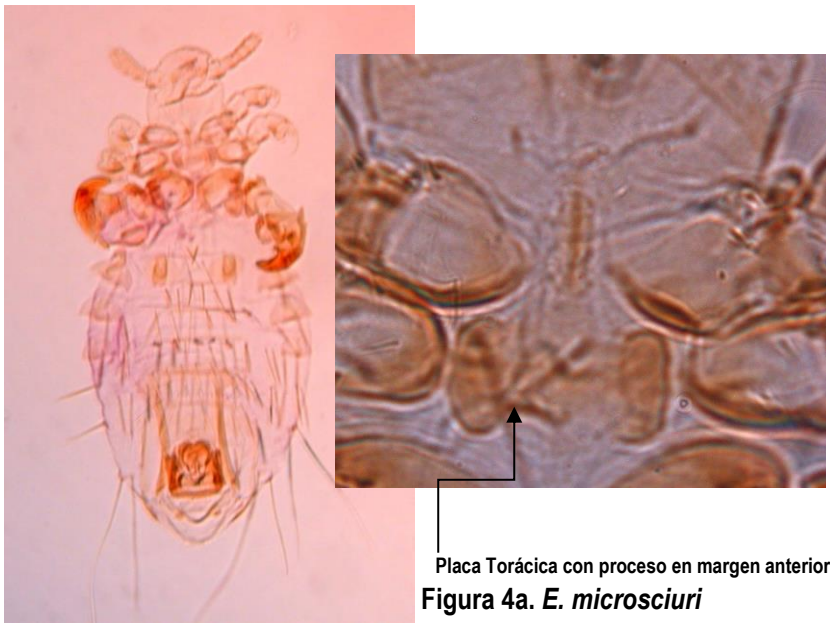


Figura 4b. *Polyplax spinulosa*

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 Externa 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

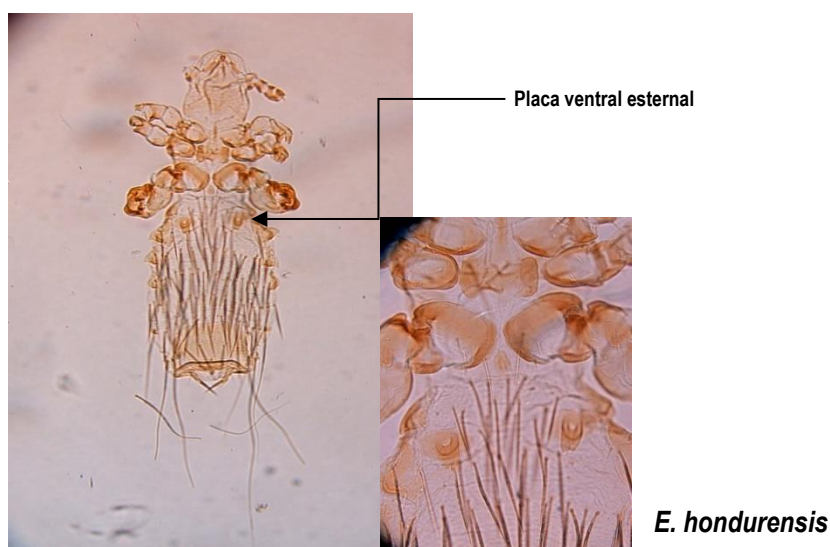
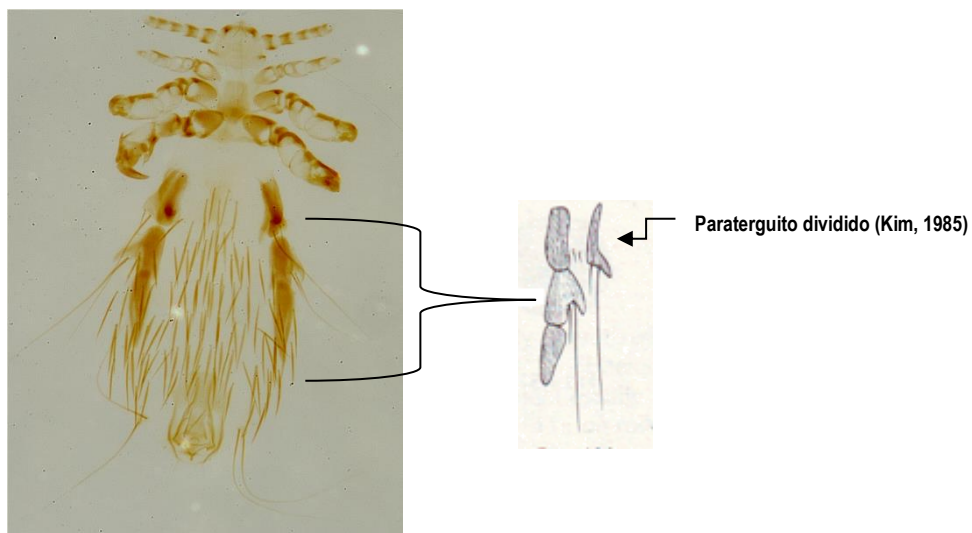


Figura 6

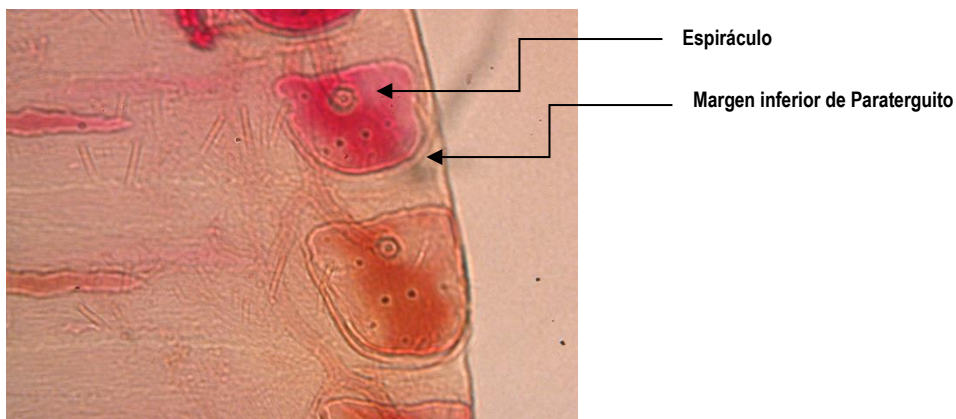
Paraterguito del segundo segmento abdominal dividido



F. ferrisi

Figura 7

Margen inferior de paraterguito fusionado al cuerpo



P. humanus

Figura 8

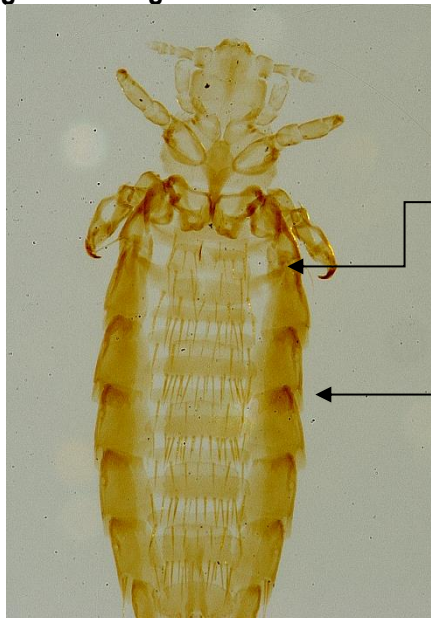
Margen inferior del paraterguito libre *Polyplax auricularis*



Margen inferior del paraterguito recto

Polyplax auricularis

Figura 9. Margen inferior del Paraterguito libre



Esternito del segundo segmento abdominal en contacto con paraterguitos

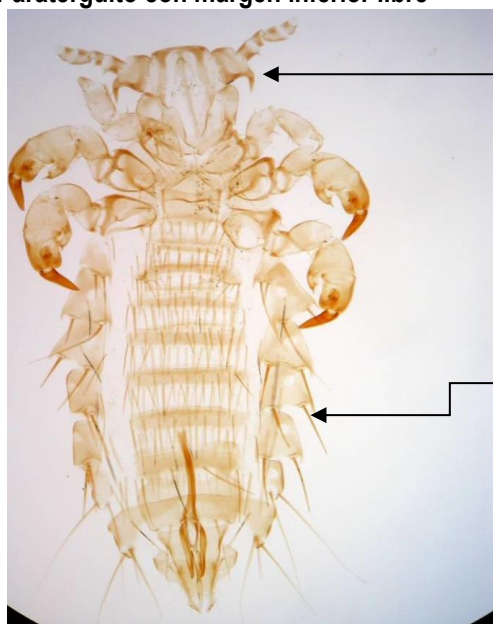


Margen inferior del paraterguito aserrado (Johnson, 1972b)

H. similis

Figura 10

Paraterguito con margen inferior libre



1er segmento antenal alargado posteroapicalmente

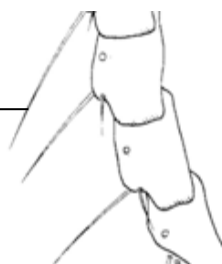


Paraterguito Proceso Apical a ambos lados (Johnson, 1972b)

N. semifasciatus

Figura 11

Paraterguito con margen inferior libre

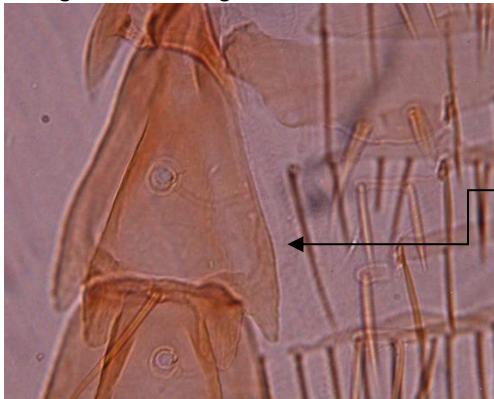


paraterguito con proceso apical de un lado (Johnson, 1972b)

Pterophthirus audax

Figura 12

Paraterguito con margen inferior libre



Paraterguito con borde inferior bilobulado (Jonson, 1972b)

H. oryzomydis

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 por que en 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):

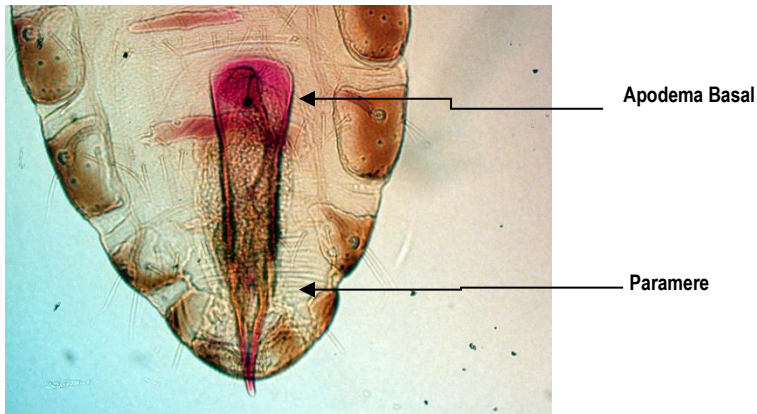
0, De igual tamaño que la seta del gonopodio (IX); (1) Más larga que la seta del gonopodio (IX); (2) Más corta que la los seta del gonopodio (IX); (3) ausente en gonopodio (IX).

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

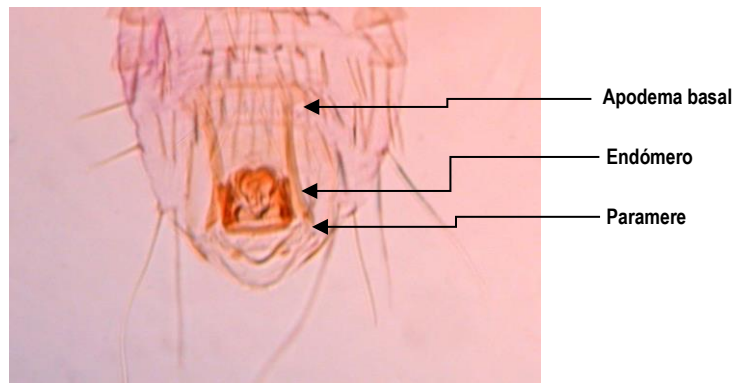
(0) No fusionada con el séptimo segmento abdominal; (1) Fusionada con el séptimo segmento abdominal.

Figura 13

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



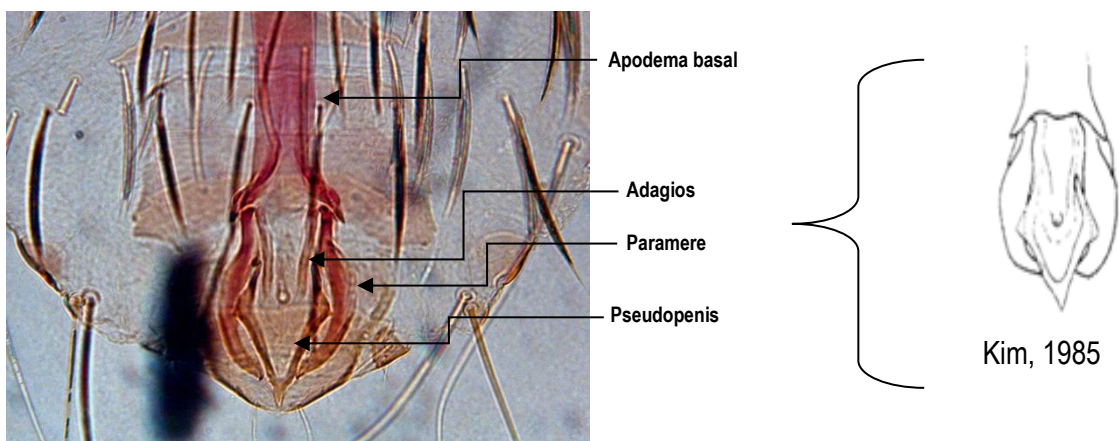
13a. *P. humanus*



13b. *E. microsciuri*

Figura 14

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



14a. *H. hirsuta*

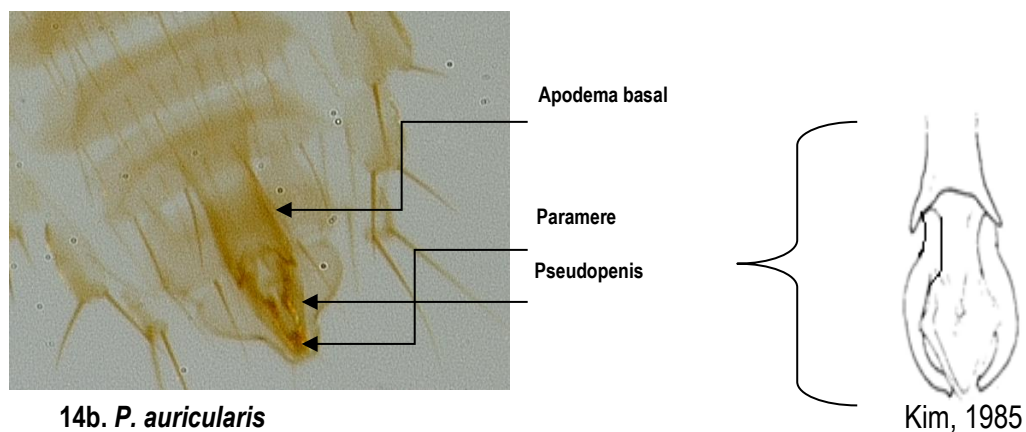
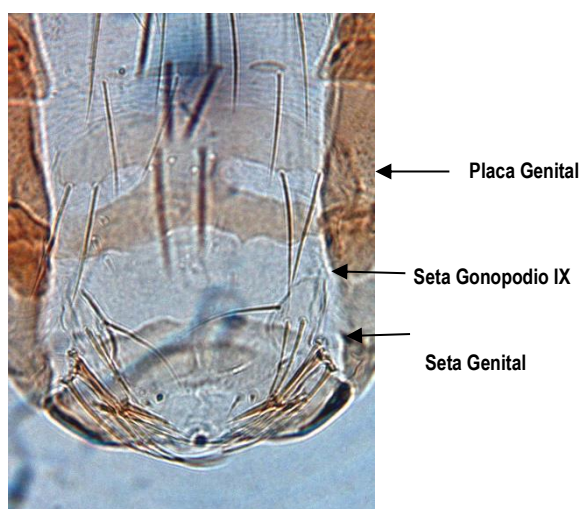
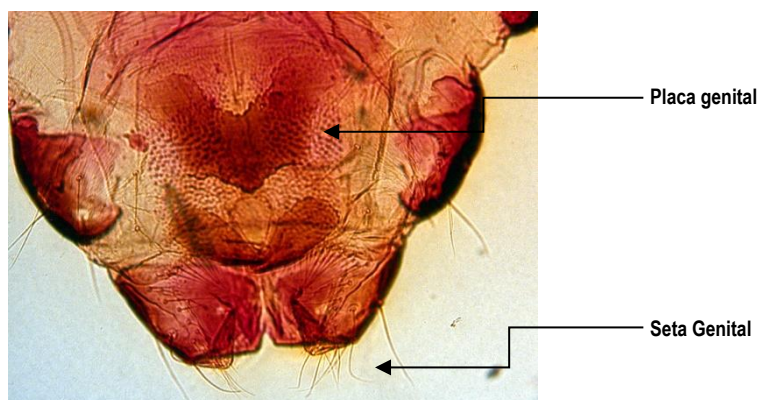
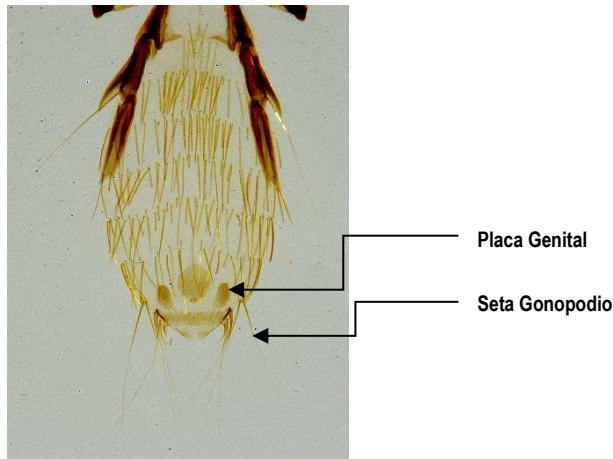


Figura 15

Genitalia de Hembra de Anoplura





15c. *F. fairchildi*

3.1.3 Análisis Filogenético de Anoplura

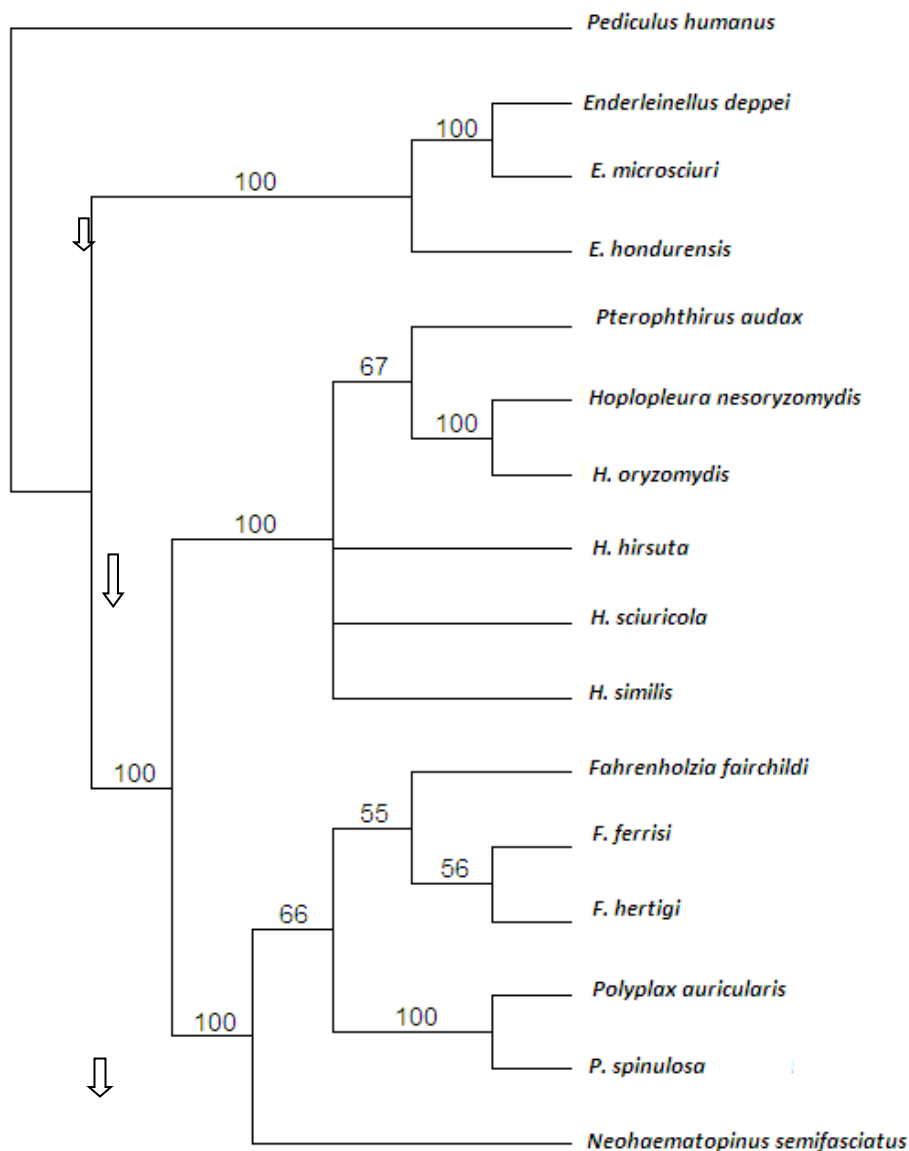
En el presente estudio identificamos 25 caracteres morfológicos (12 binarios y 13 multiestado), en la anatomía de los piojos chupadores adultos con información potencial para inferir la relación monofilética entre las 15 especies de Anoplura estudiada.

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

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

Figura 16

Relación filogenética entre 15 especies de piojos chupadores ectoparásitos de roedores basados en 25 caracteres morfológicos.



Nota: Filograma de Máxima Parsimonia (MR) con Majority Rule soporta valores más altos que el 50%, Longitud=56, CI=0.786, RI= 0.831, RC= 653. Las flechas indican los tres clados discutidos en el texto.

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

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

Piojos chupadores pequeños (0.5mm – 0.89mm)

Clado Enderleinellidae:

E. deppei*, *E. microsciuri* y *E. hondurensis

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

La relación monofilética de este clado es apoyada posiblemente por seis apomorfias: tamaño pequeño (menor de 0.9mm), haustellum en posición subterminal, presencia de placa torácica esternal sobre segundo el segmento abdominal, reducción en el número de paraterguitos (menos de 5 pares), reducción en el número de espiráculos (menos de 5 pares) y endómere en la genitalia del macho.

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

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

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

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

Además, la relación monofilética de este clado cuyos taxa solo parasitan roedores de la subfamilia Sciurinae, tribu Sciurini, concuerda ampliamente con la filogenia del hospedero (*S. granatensis*, *M. 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 nesoryzomydis*, *H. oryzomydis*, *H. hirsuta*, *H. sciuricola*, *H. similis*; MR, 100; Fig.15); cuyos piojos parasitan roedores tanto de la subfamilia Sciurinae como Eumysopinae y Sigmodontinae, apoyada ampliamente la relación de taxa hermanas entre *Hoplopleura nesoryzomydis* y *H. oryzomydis* (MR, 100). Al mismo tiempo que apoya moderadamente la relación de *Pterophthirus audax* como taxa hermana entre *Hoplopleura nesoryzomydis* y *H. oryzomydis* (MR,67).

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

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

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

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

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

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

Clado Polyplacidae:

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

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

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

Nuestros análisis sugieren que la monofilia de este clado posiblemente este respaldada por la apomorfía representada por los paraterguitos divididos en margen dorsal y ventral del segundo segmento abdominal. La relación de taxa hermana entre *Fahrenholzia hertigi* y *F. ferrisi* quienes parasitan el mismo tipo de hospedero, *Heteromys desmarestianus*, queda inconclusa a pesar de que ambas especies son morfológicamente distintas.

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

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

Polyplax auricularis* y *P. spinulosa

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

Neohaematopinus semifasciatus

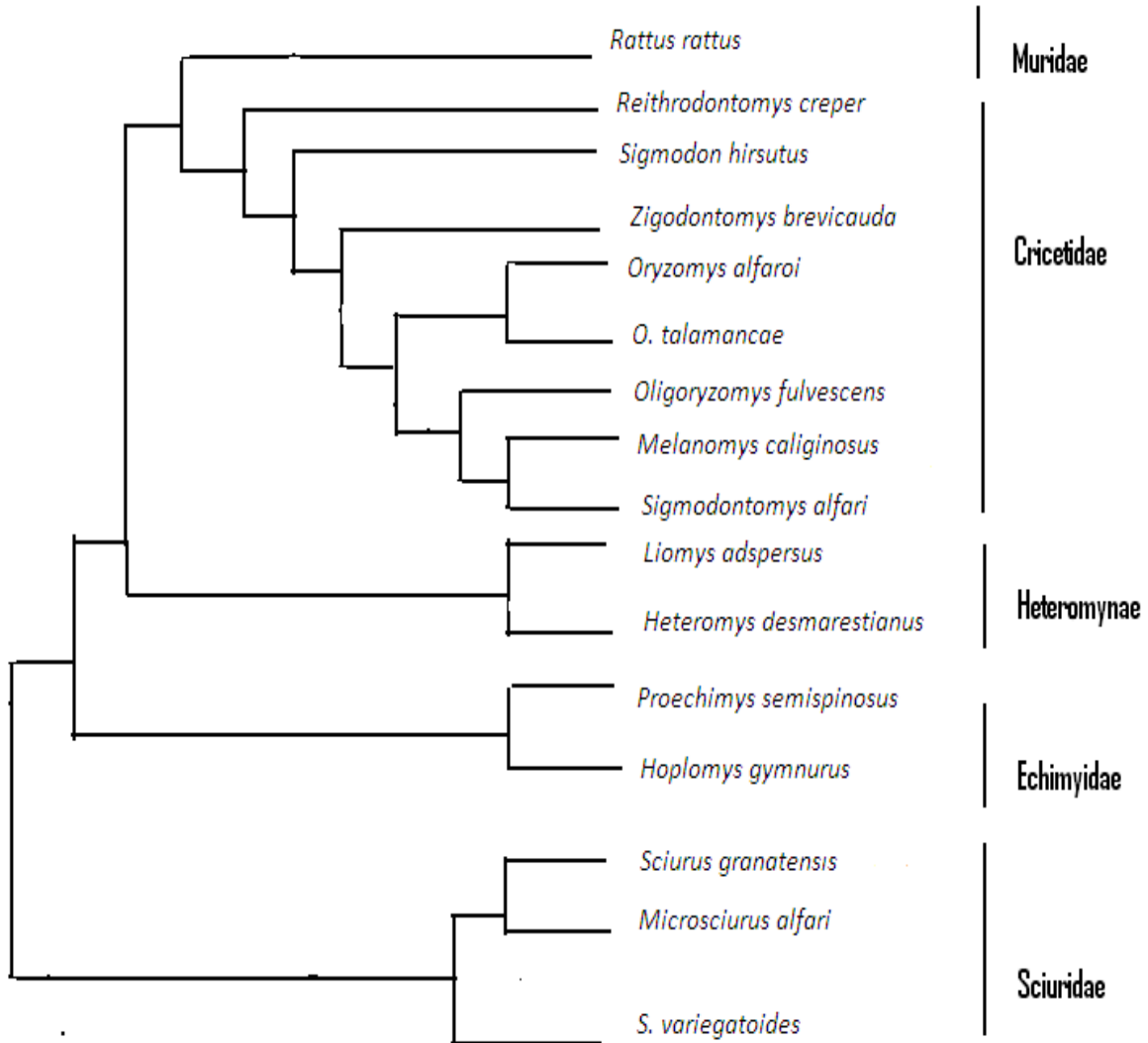
De acuerdo con nuestros resultados podemos considerar a *N. semifasciatus* como el taxón basal del clado Polyplacidae. Estos piojos chupadores parasitan ardillas del género *Sciurus* quienes a la vez se han reportado como taxón basal en la relación monofilética de roedores (Steppan *et al.*, 2004; Weksler, 2006, 2003; Villalobos y Cervantes-Reza, 2007), posición que apoya indirectamente nuestros resultados.

3.2 Filogenia de Rodentia

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

Dichas especies posiblemente están relacionadas de la siguiente manera: (((((R_rattus, (Re_creper, (Sigmodon, (Z_brevicauda, (O_alfaroi, O_talamancae))), (Ol_fulvescens, (S_alfari, M_caliginosus)))))), (L_adspersus, 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.



Fuente: 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.

<p><u>Comparación 1</u></p> <p>Árbol del hospedero</p> <p>((((R_rattus, (Re_creper, (Sigmodon, (Z_brevicauda, ((O_alfaroi, O_talamancae), (Ol_fulvescens, (S_alfari, M_caliginosus)))))), (L_adspersus, H_desmarestianus)), (Proechimys, Hoplomys)), ((Sc_granatensis, M_alfari), Sc_variegatoides));</p> <p>Árbol del Parásito</p> <p>((((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));</p>
<p><u>Comparación 2</u></p> <p>Árbol del hospedero</p> <p>((((R_rattus, (Re_creper, (Z_brevicauda, ((O_alfaroi, O_talamancae), (Ol_fulvescens, (S_alfari, M_caliginosus)))))), (L_adspersus, H_desmarestianus)), (Proechimys, Hoplomys)), ((Sc_granatensis, M_alfari), Sc_variegatoides));</p> <p>Árbol del Parásito</p> <p>((((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));</p>
<p><u>Comparación 3</u></p> <p>Árbol del hospedero</p> <p>((((R_rattus, (Re_creper, (Z_brevicauda, ((O_alfaroi, O_talamancae), (Ol_fulvescens, (S_alfari, M_caliginosus)))))), (L_adspersus, H_desmarestianus)), (Proechimys, Hoplomys)), ((Sc_granatensis, M_alfari), Sc_variegatoides));</p> <p>Árbol del Parásito</p> <p>((((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));</p>
<p><u>Comparación 4</u></p> <p>Árbol del hospedero</p> <p>((((R_rattus, (Re_creper, Sigmodon)), (L_adspersus, H_desmarestianus)), ((Sc_granatensis, M_alfari), Sc_variegatoides));</p>

<p>Árbol del Parásito</p> <p>((E_deppei, E_microsciuri), E_hondurensis), ((H_hirsuta, H_sciuricola), (((F_ferrisi, F_hertigi), F_fairchildi), (P_auricularis, P_spinulosa)), N_semifasciatus));</p>
<p>Comparación 5</p> <p>Árbol del hospedero</p> <p>((R_rattus, (Re_creper, (Sigmodon, (O_talamancae, Ol_fulvescens))), (L_adspersus, H_desmarestianus)), (Sc_granatensis, M_alfari), Sc_variegatoides));</p> <p>Árbol del Parásito</p> <p>((E_deppei, E_microsciuri), E_hondurensis), ((H_hirsuta, H_similis), (((F_ferrisi, F_hertigi), F_fairchildi), (P_auricularis, P_spinulosa)), N_semifasciatus));</p>
<p>Comparación 6</p> <p>Árbol del hospedero</p> <p>((R_rattus, (Re_creper, (O_talamancae, Ol_fulvescens))), (L_adspersus, H_desmarestianus)), (Sc_granatensis, M_alfari), Sc_variegatoides));</p> <p>Árbol del hospedero</p> <p>((E_deppei, E_microsciuri), E_hondurensis), ((H_sciuricola, H_similis), (((F_ferrisi, F_hertigi), F_fairchildi), (P_auricularis, P_spinulosa)), N_semifasciatus));</p>

Fuente: Elaboración Propia.

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

Cuadro 6

Tabla de Reconstrucción.

Comparación	Coespeciación	Duplicación	Sorting eventos	Cambio de hospedero	Costo	Significancia
Solución1-A	16	8	4	3	15	$P < 0.01$
Solución1-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*

Fuente: TreeMap 2.0b.

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 adpersus* y *Fahrenholzia fairchildi*; *Rattus rattus* y *Polyplax spinulosa* (Fig18-19).

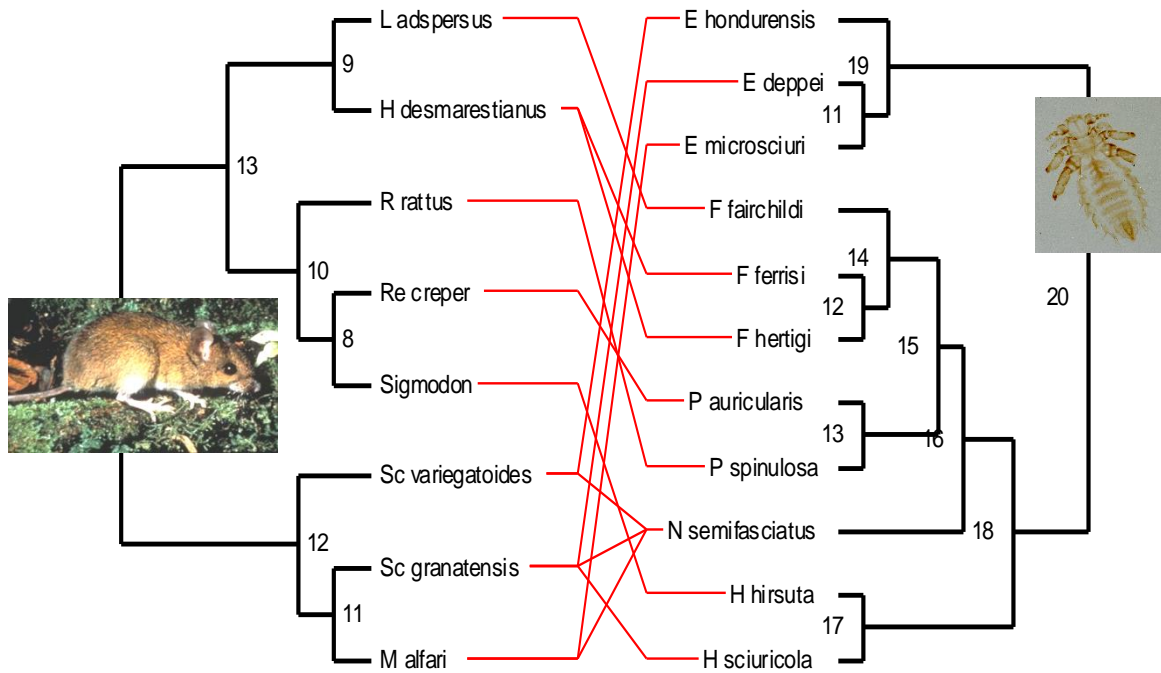
La congruencia observada entre piojos chupadores del género *Enderleinellus* y sus roedores hospederos posiblemente estén relacionados con los siguientes factores ecológicos observados entre los sciuridos: sus patrones altitudinales, hábitat y etología. Así, por ejemplo, *Sciurus variegatoides* está 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*).

Figura 18

Resultado de Analisis de Reconciliación.

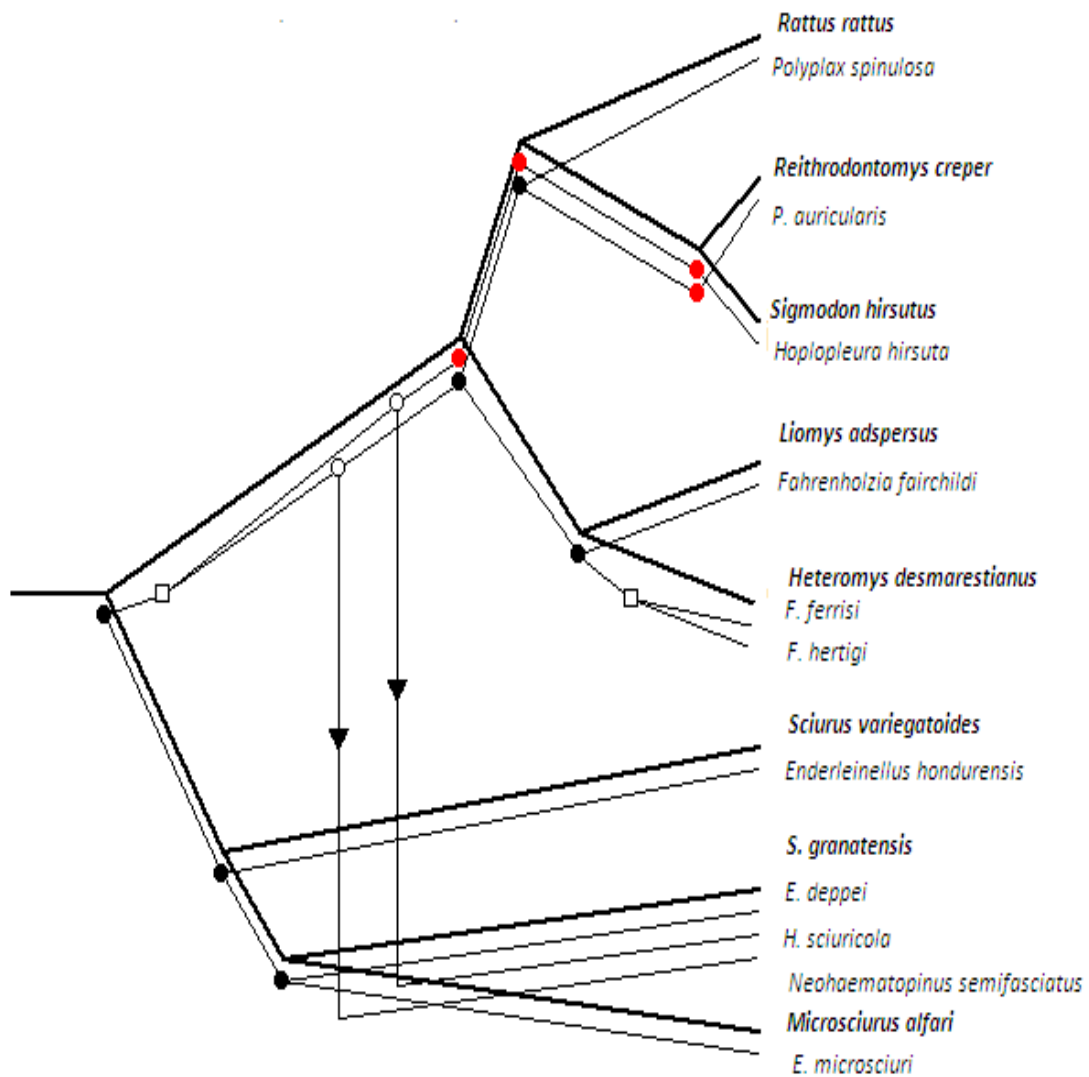


Fuente: TreeMap 2.0b.

Nota: Tanglegram (4) de roedores y sus piojos chupadores ectoparasitos. Las líneas entre las taxa indican la asociación parásito-hospedero.

Figura 19

Resultado de Analisis de Reconsiliación.



Fuente: TreeMap 2.0b.

Nota: Árbol 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

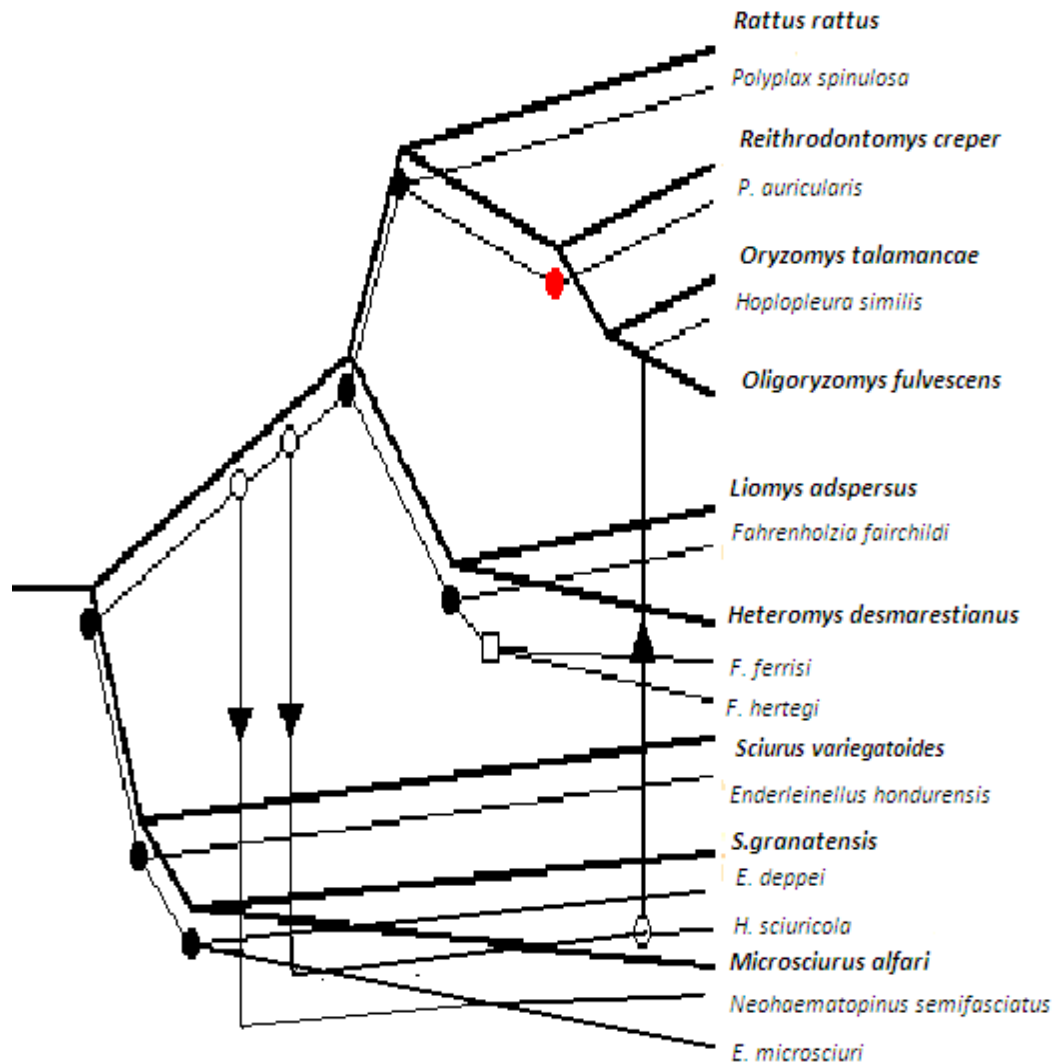
TreeMap 2.0b, detectó en todos los análisis de reconciliación eventos significativos de duplicación ($p < 0.01$); sugiriendo en todas las reconstrucciones un evento reciente de duplicación que dio origen posiblemente a las taxa hermanas: *Fahrenholzia ferrisi* y *F. hertigi* (Figura 18, 19, 20).

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) Centro Latinoamericano de Estudios en Epistemología Pedagógica.

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 Análisis de Reconciliación



Fuente: TreeMap 2.0b.

Nota: Árbol 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.

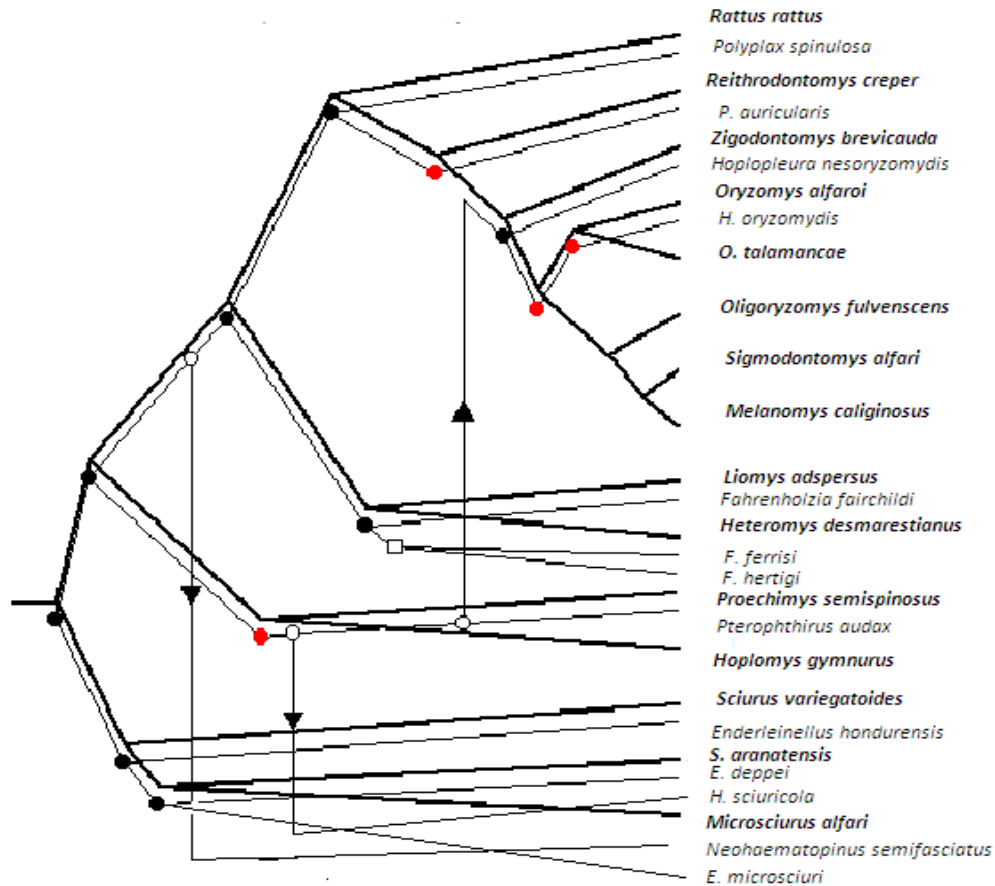
3.3.3. Patrón de “Sorting event”.

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 Análisis de Reconciliación



Fuente: TreeMap 2.0b.

Nota: Árbol 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

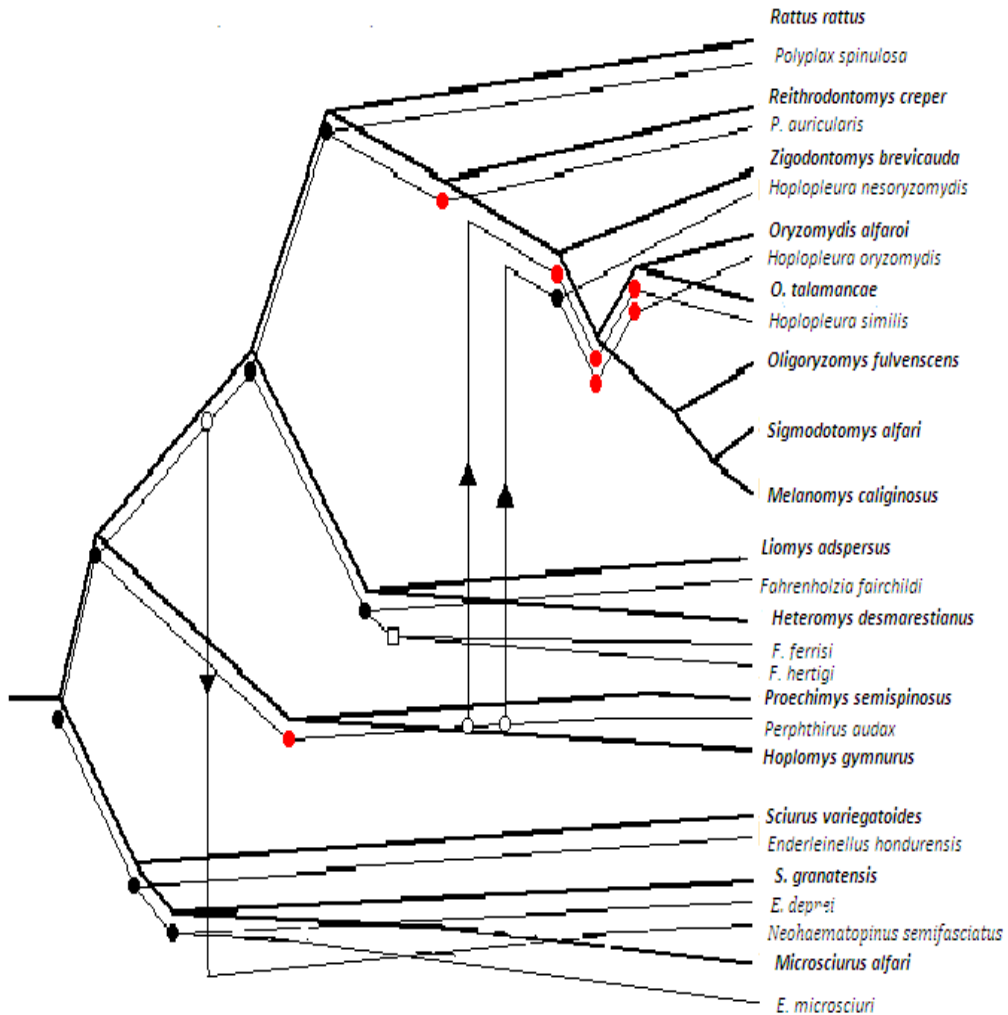
TreeMap 2.0b, propone tres escenarios para explicar la relación entre piojos chupadores y sus mamíferos hospederos. En un primer escenario propone que los piojos chupadores (Anoplura: *N. semifasciatus*) cambiaron de hospedero del ancestro de los muroideos (ratas y ratones del viejo/nuevo mundo) hacia 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 Análisis de Reconciliación.

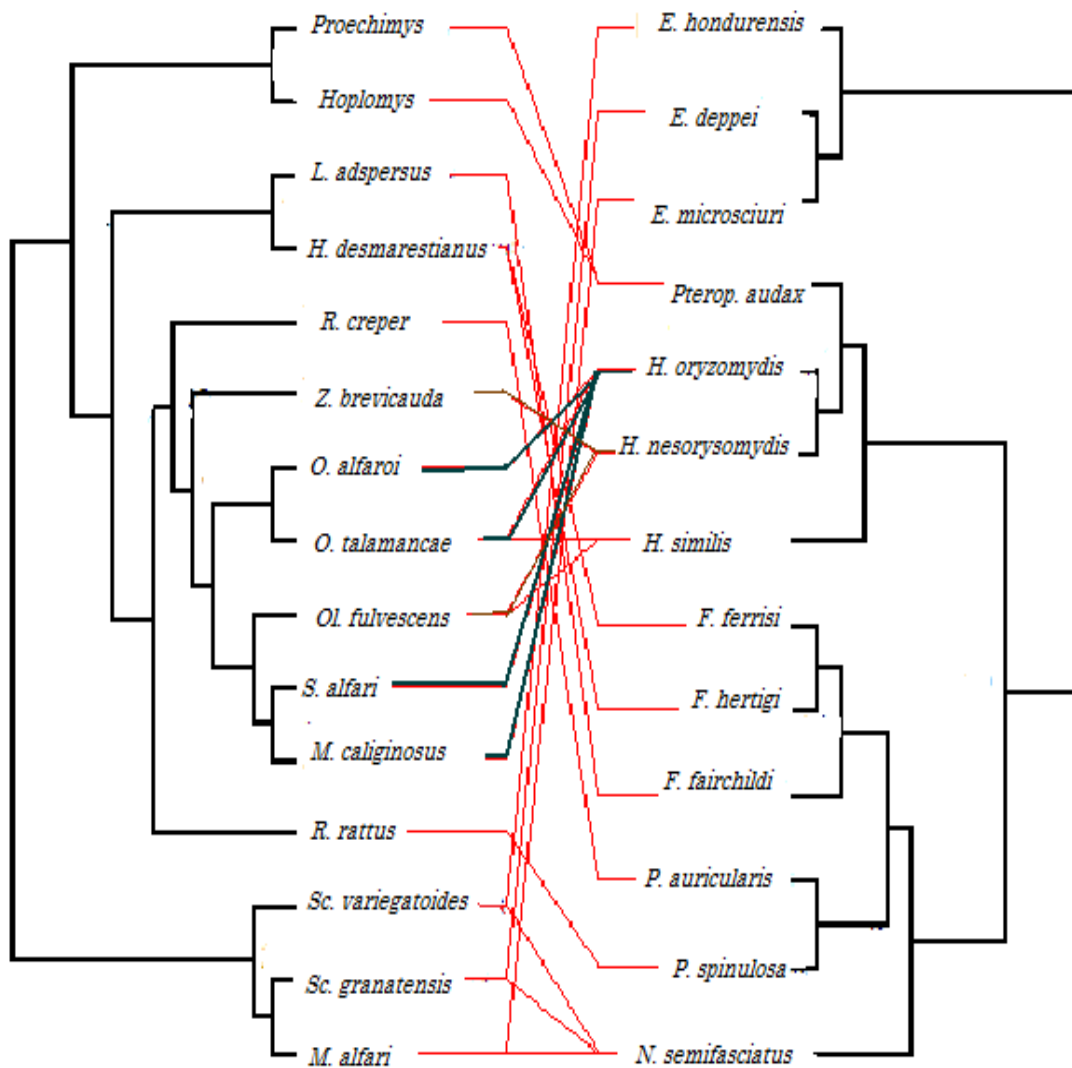


Fuente: TreeMap 2.0b.

Nota: Árbol de Reconstrucción 3.

Figura 23

Resultado de Análisis de Reconciliación.



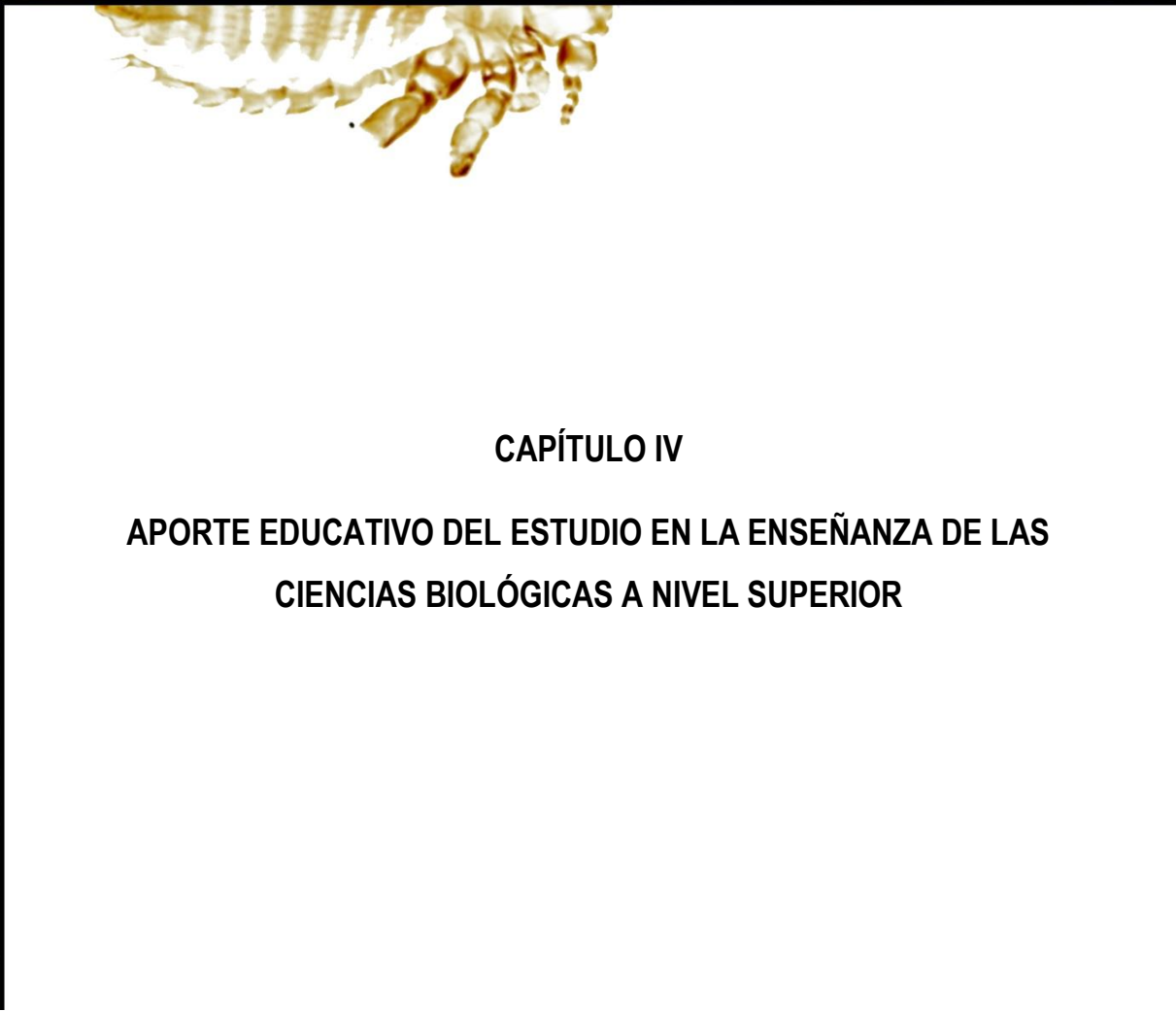
Fuente: TreeMap 2.0b.

Nota: Tanglegram (3) de Roedores y sus piojos chupadores ectoparasitos. Las líneas entre las taxa indican la asociación parásito-hospedero

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

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

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



CAPÍTULO IV

**APOORTE EDUCATIVO DEL ESTUDIO EN LA ENSEÑANZA DE LAS
CIENCIAS BIOLÓGICAS A NIVEL SUPERIOR**



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.

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 Tunig 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.

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 y la carrera de Licenciatura en Docencia de Biología.

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 24.

Tabla 7

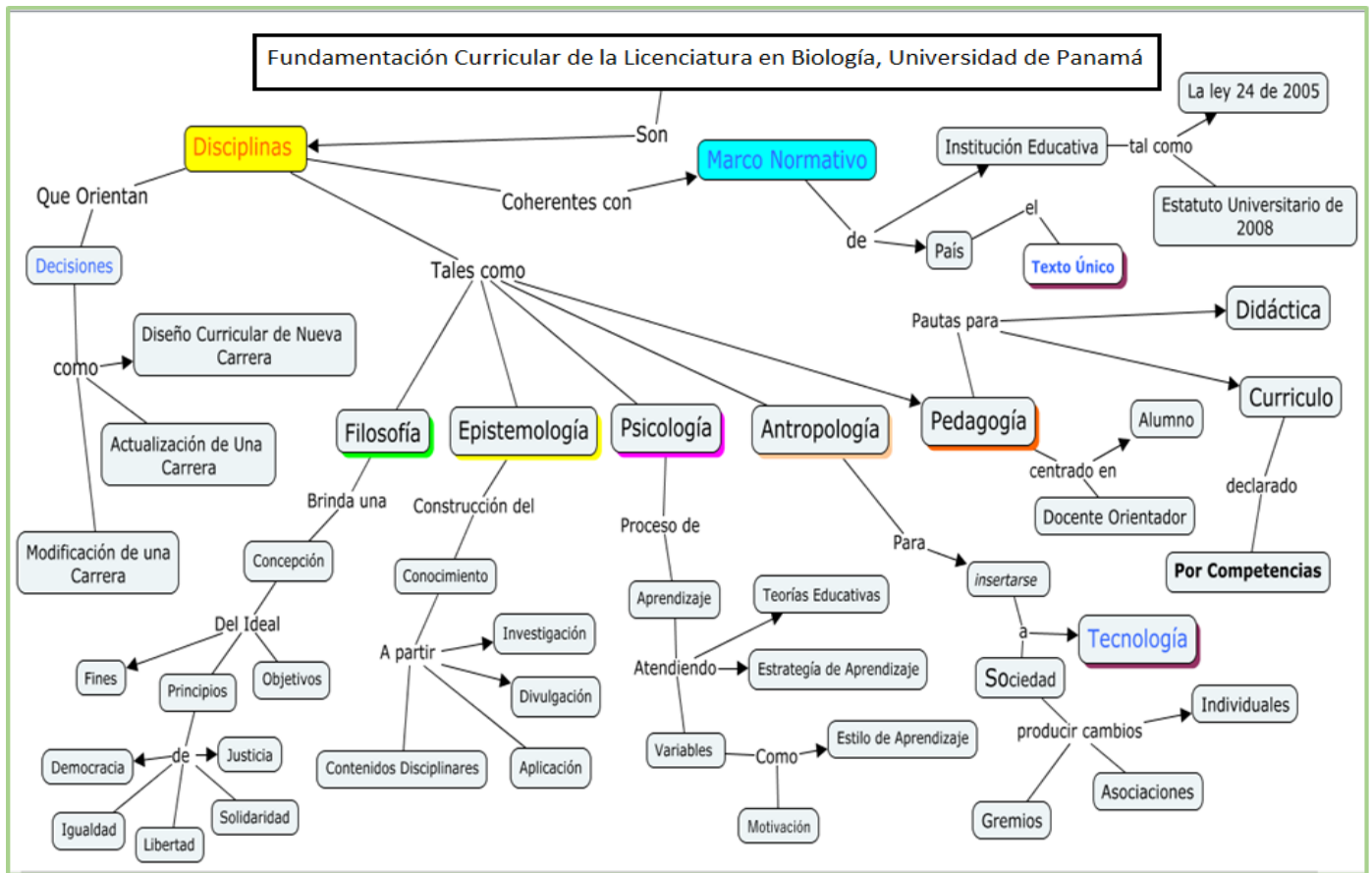
Diseño del Currículo de la Licenciatura en Biología, Universidad de Panamá

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
<p>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.</p> <p>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.</p> <p>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.</p>	<p>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.</p> <p>Fomentar el pensamiento crítico y el espíritu emprendedor. Formar recursos humanos dotados de conciencia social para el desarrollo del país</p> <p>Fomentar la generación del conocimiento y su transferencia de manera crítica a la Sociedad.</p>	<p>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</p> <p>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.</p> <p>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.</p>	<p>Diseño Curricular por competencias</p> <p>Las competencias deben estar inmersas en los componentes de los contenidos y en los resultados que se espera desarrollen los estudiantes</p> <p>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.</p>	<p><u>Fundamentación Epistemológica</u> Contemporánea: Investigación, Difusión y construcción de Conocimiento</p> <p><u>Fundamentación Pedagógica</u> centrada en el Estudiante</p> <p><u>Fundamentación Psicológica</u>: Teoría de Aprendizaje constructivista</p> <p><u>Fundamentación Filosófica</u>: Principios, Fines y Objetivos de la Universidad de Panamá</p> <p><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></p> <p><u>Fundamentación Legal</u>: Ley 24 Orgánica de Educación de UP del 2005: Estatuto Universitario 200</p>

Fuente: Elaboración Propia

Figura 24

Fundamentos del Currículo de la Licenciatura en Docencia en Biología



Fuente: Elaboración Propia

Contribución 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 Transmitidas 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.

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

- *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*, *Ol. fulvescens* y *M. caliginosus*.
- El patrón de coevolución entre *N. semifasciatus* (Anoplura: Polyplucidae) y sus hospederos roedores (Rodentia: Sciuride) 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.

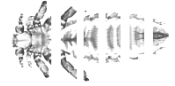
Tabla 8

Contribución del estudio a la Enseñanza de las Ciencias Biológicas en la Universidad de Panamá

Nivel Semestre	Asignatura	Contenido Curricular	Ejes temáticos					
			Principios y Conceptos Coevolución	Diversidad Piojos Chupadores	Diversidad Roedores Hospedero	Metodología determinar la Filogenia	Metodología determinar Patrones Coevolutivos	Patrones Coevolutivos
II	Estructura y Función Animal	Módulo II. Continuidad y evolución de los animales	√					
III	Diversidad Animal	Módulo I: Introducción a la clasificación animal.		√	√			
IV	Ecología General	Módulo I Conceptos básicos de Ecología	√					
	Enfermedades Transmitidas por animales	Módulo II Zoonosis Viral Hantavirus en Panamá		√	√			√
V	Taxonomía Animal	Módulo I Principios y Conceptos de Taxonomía Animal Módulo II -Origen de los vertebrados y sus relaciones filogenéticas. -Interpretación de árboles evolutivos		√	√	√		
	Parasitología	Módulo III Ectoparásitos: Orden Anoplura		√				
VI	Biología Evolutiva	Módulo VII Adaptación y Coevolución	√				√	√
	Biología de Campo	Módulo II Técnicas de observación, muestreo, mediciones				√	√	

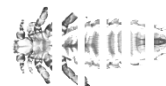
Fuente: Elaboración Propia

CONCLUSIONES

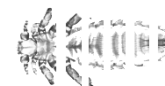


- Culminada esta investigación, nuestros resultados agregan las siguientes nuevas conclusiones para la ciencia:
- La relación monofilética de los tres clados de anoplura estudiados es la siguiente: ((Hoplopleuridae, Polyplacidae), Enderleinellidae).
- El clado Enderleinellidae representado por tres especies: ((*E. deppei*, *E. microsciuri*) *E. hondurensis*) es el más evolucionado de los tres clados analizados.
- El clado Enderleinellidae es la taxa hermana de Hoplopleuridae y Polyplacidae.
- La relación monofilética del clado 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. alfaroj*, *O. talamancae*, *Ol. 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.

RECOMENDACIONES



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



REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adkins, R.M; E. Gelke; D. Rowe and R. Honeycutt. 2001. Molecular Phylogeny and Divergence Time Estimates For Major Rodent Groups: Evidence from Multiple Genes. **Molecular Biology and Evolution** 18(5): 777-791.
- Adkins, R.M; A. H. Walton and R. L. Honeycutt. 2003. Higher-level Systematics of Rodents and divergence time estimates on two Congruent Nuclear Genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 26:409-420.
- ANAM. 2006. Taller de Validación de la Lista de Especies de Vertebrados de Panamá.
- Balbuena, J. A. and J.A. Raga. 1994. Intestinal Helminths as Indicators of Segregation and Social Structure of Pods of Long-Finned Pilot Whales (*Globicephala melas*) off the Faeroe Islands. **Canadian Journal of Zoology** 72:443- 448.
- Banks, J. C; R. L. Palma y A. M. Paterson. 2006. Cophylogenetic Relationships between Penguins and their Chewing Lice. **Journal of Evolutionary Biology**. 19:156-166.
- Barker, S. C; M. F. Whiting; K. P. Johnson y A. Murrell. 2003. Phylogeny of the Lice (Insecta: Phthiraptera) inferred from Small Subunit rRNA. **Zoological Scripta** 32: 407-414.
- Benton, M.J; R. Hitchin y M. A. Wills. 1999. Assessing congruence between cladistic and stratigraphic data. **Systematic Biology**, 48: 581-596.
- Benton, M. J y G. W. Storrs, 1994. Testing the quality of the fossil record: paleontological knowledge is improving. **Geology**, 22: 111-114.
- Borror, D; Ch. Triplehorn y N. Johnson. 2005. Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects. 7ed. Thomson Brooks/Cole. Australia.
- Brandt, J. 1855. 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/hmfbc_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 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.
- Cruikshank, 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
- Fontúrbel, F y C. Molina. 2005. Mecanismos Genéticos del Proceso de Coevolución. **Elementos** 57 (12): 21
- Greg, J.K.1992 Coevolution: A History of the Macroevolutionary Approach to Studying Host-Parasite Associations. **The Journal of Parasitology**. 78(4):573-587.
- Hafner, M.S; P.D. Sudman; F.X. Villablanca; T.A. Spradling; J.W. Demastes y S.A. Nadler.1994. Disparate Rates of Molecular Evolution in Coespetiation Host and Parasites. **Science**.265:1087-1090.
- Harrison, L. 1928. Host and Parasite. **Proceeding of the Linnean Society of New South Wales**. 53 ix-xxxi.
- Hartenberger, J. 1985. The order Rodentia: Mayor Question On Their Evolutionary Origin, Relationships and Suprafamilial Systematics. Pp 1-33. En Luckett, W. and J. Hartenberger (eds). **Evolutionary Relationships among Rodents: A Multidisciplinary Analysis**. Plenum Press, New York.
- Hennig, W. 1996. Phylogenetic Systematics. University of Illinois, Urbana, Illinois
- Hopkins, G. 1949. The host-associations of the lice of mammals. **Proceedings of the Zoological Society of London** 119: 387-604.
- Hoberg, E.P. 1996. Phylogeny and Historical Reconstruction: Host-Parasite System as Key-stones in Biogeography and Ecology. En: Reaka- Kudla, M; D.E. Wilson y E.O. Wilson. (eds). Biodiversity II. Understanding and protecting our Biological 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

Patrones Coevolutivos entre Piojos Chupadores (Phthiraptera: Anoplura) y sus Roedores Hospederos (Mammalia: Rodentia) Identificados en Especímenes de Panamá
Coadaptation. En: Morand, S; B. R. Krasnov y R. Poulin (eds). **Micromammals and Macroparasites from Evolutionary Ecology to Management**. Springer-Verlag, Tokyo.

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

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

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

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

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

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

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

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

- 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.
- 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** 17:209-214
- Price, P. W. 1980. Evolutionry Biology of Parasites. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 237pp
- Reed, D. L; V. S. Smith; S. L. Hammond; A. R. Rogers y D. H. Clayton. 2004. Genetic Analysis of Lice Supports Direct Contact Between Modern and Archaic Humans. **PLOS Biology**, 2, e340.
- Reed, D. L; J. Light; J. Allen y J. Kirchman. 2007. Pair of Lice Lost or Parasites Regained: The Evolutionary History of Anthropoid Primate Lice. **Bio Med Central Biology** 5:7.
- Reyes, A; G. Pesole and C. Scoone. 1998. Complete Mitochondrial DNA Sequence of The Fat Dormouse, *Glis glis*: Further Evidence of Rodent Paraphyly. **Molecular Biology and Evolution** 5: 499- 505
- Ronquist, F. 2003. Parsimony Analysis of Coevolving Species Association. Pp.22-64. En: Page, R.D.M.(ed) Tangled Trees: Phylogeny, Coespeciation and Coevolution. University Chicago Press, Chicago.
- Ronquist, F. 1997. Phylogenetic Approaches in Coevolution and Biogeography. **Zoological Scripta** 26: 313-322.
- Ronquist, F y S. Nylin. 1990. Process and Pattern in the Evolution of Species Associations. **Systematic Zoology** 39:323-344
- Rosen, 1978. Vicariant Patterns and Historical Explanation in Biogeography. **Systematic Zoology** 27: 159-188

- Reed, D; J. Light; J. Allen and J Kirchman. 2007. Pair of Lice Lost or Parasites regained: The evolutionary of Anthropoid Primate Lice. **BMC Biology**. 5:7
- Reed, D; V.S Smith; S.L Hammond; A.R. Rogers y D.H. Clayton. 2004. Genetic Analysis of Lice Supports Direct Contact between Modern and Archaic Humans. **PLOS Biology**. 2. e340.
- Samudio, R. 2002. Actualización de la Lista de Especies de Flora y Fauna de Panamá.
- Siddall, M. E y S. L. Perkins. 2003. Brooks Parsimony Analysis: A Valiant Failure. **Cladistics** 19: 554-564.
- Smith, V. S. 2001. Avian Louse Phylogeny (Phthiraptera: Ischnocera): a Cladistic Study based on Morphology. **Zoological Journal of the Linnean Society**. 132: 81- 144.
- Sprent, J. F. 1969. Evolutionary Aspects of Immunity in Zooparasitic Infections. Pp3-62. En Jackson, G; R. Herman y I. Singers (eds). **Immunity to Parasitic Animals Vol. 1 Appleton-Century Crofts. New York.**
- Springer, M; W. Murphy; E. Eizirik y S. J. O'Brien. 2003. Placental Mammal diversification and the Cretaceous-Tertiary Boundary. **PNAS**. 100: 1056-1061
- Steppan, S. J; R. M. Adkins y J. Anderson. 2004. Phylogeny and Divergence Dates Estimates of Rapid Radiations in Muroid Rodents Based on Multiple Nuclear Genes. **Systematic Biology**. 53: 533-553.
- Stojanovich, CH. 1945. The Head and Mouthparts of the Sucking Lice (Insecta: Anoplura). **Microentology**. 10: 1-49
- Sullivan, J and D. Swofford. 1997. Are Guinea Pigs Rodents? The importance of Adequate Models in Molecular Phylogenetics. **Journal Mammal Evolution** 4:77-86
- Swofford, D. L. 2003. PAUP*: Phylogenetics Analysis Using Parsimony (*and Other Methods), Version 4.0b10. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Traub, R. 1980. The zoogeography and evolution of some fleas, lice and mammals. En: Traub, R y H. Starck (eds). Fleas. Proc. Int. Conf. Fleas, Ashton Wold/ 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. Secretaría General. Sección Parlamentaria

Universidad de Panamá. (2020). Acuerdo de Consejo Académico N°3-20 del 11 de marzo de 2020. Secretaría 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. Pp. 273-279.

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

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

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

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

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

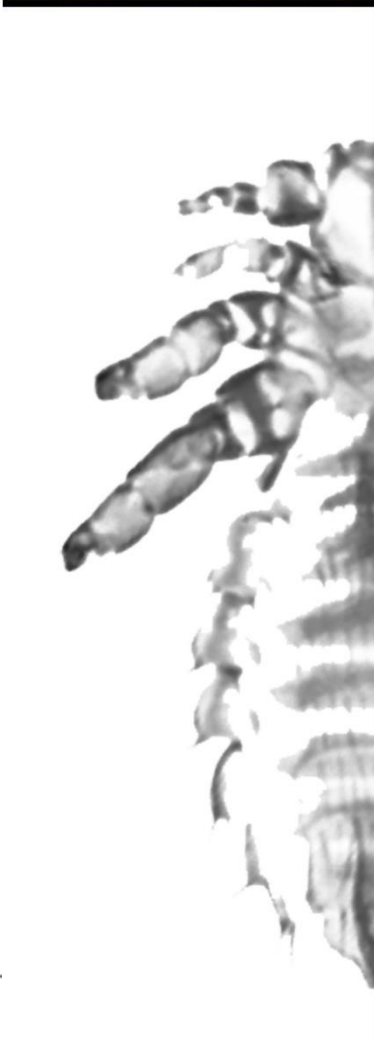
Werneck, F.L. 1948. Notas sobre o genero *Enderleinellus* Anoplura. Mem. Inst. Osw. Cruz (Rio de Janeiro) 45: 281-305

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

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

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

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



ANEXOS

BIOTROPICAL REVISTA LATINOAMERICANA DE BIOLOGIA



Anexo 1^a

DIVERSIDAD DE ANOPLURA

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

Fuente: Durden y Musser ,1994; Kim *et al.*, 1986

Anexo 1b

DIVERSIDAD DE ANOPLURA QUE INFESTAN ROEDORES

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

*Origen en América

Fuente: Durden y Musser ,1994; Kim *et al.*, 1986

Anexo 2

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>Fahrenholzia fairchildi</i>	<i>Liomys adspersus</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 3

Estado actual de la taxonomía de los roedores hospederos de piojos chupadores (Wilson y Reeder, 2005).

FAMILIA	SUBFAMILIA	TRIBU	ESPECIE
SCIURIDAE	SCIURINAE	SCIURINI	<i>Microsciurus alfari</i> <i>Sciurus granatensis</i> <i>Sciurus variegatoides</i>
HETEROMYIDAE	HETEROMYNAE		<i>Heteromys desmarestianus</i> <i>Liomys adpersus</i>
ECHIMYIDAE	EUMYSOPINAE		<i>Proechimys semispinosus</i> <i>Hoplomys gymnurus</i>
CRICETIDAE	Sigmodontinae	SIGMODONTINI	<i>Oryzomys alfaro</i> * <i>Oryzomys talamancae</i> <i>Melanomys caliginosus</i> * <i>Oligoryzomys fulvescens</i> * <i>Sigmodon hirsutus</i> <i>Sigmodontomys alfari</i> <i>Zigodontomys brevicauda</i>
	Neotominae	RETHRODONTOMYINI	<i>Reithrodontomys creper</i>
MURIDAE	MURINAE		<i>Rattus rattus</i>

* *Oryzomys talamancae* *Oryzomys capito*

**Oligoryzomys fulvescens* *Oryzomys fulvescens*

* *Sigmodon hirsutus* *Sigmodon hispidus*

Anexo 4

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

Fuente: Wilson y Reeder (2005)

- * Exclusivos de Sur América
- Exclusivo de América

Anexo 5

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</i>		<i>Oryzomys albigularis</i> <i>O. alfari</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</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 teweediai</i>
		<i>Zygodontomys</i>			<i>Zygodontomys brevicauda</i>
		<i>Scotinomys</i>			<i>Scotinomys teguina</i> <i>Scotinomys xerampelinus</i>
		<i>Sigmodon</i>			<i>Sigmodon hirsutus</i> <i>Sigmodontomys alfari</i> <i>Sigmodontomys aphrastus</i>
		<i>Sigmodontomys</i>			

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

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

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

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>



PRODUCCIÓN ACADÉMICA

OPORTUNA, PERTINENTE Y DE CALIDAD!



Sistema de Publicaciones liderado por el Sello Editorial NOVA EDUCARE genera una producción académica basada en altos estándares de calidad, sustentado en derecho de autor Creative Commons 4.0, revisión por Pares a Ciegas y aplicación de software antiplagio. Sus volúmenes se amparan en la Ciencia Abierta, criterios éticos del COPE y el Acceso Abierto.

Publication System led by the NOVA EDUCARE Editorial Seal generates academic production based on high quality standards, supported by Creative Commons 4.0 copyright, Blind Peer Review and anti-plagiarism software application. Its volumes are supported by Open Science, COPE ethical criteria and Open Access.

Sistema de Publicação liderado pelo Selo Editorial NOVA EDUCARE gera produção acadêmica baseada em altos padrões de qualidade, apoiada por direitos autorais Creative Commons 4.0, Blind Peer Review e software anti-plágio. Seus volumes são apoiados por Open Science, critérios éticos COPE e Open Access.

Le système de publication dirigé par le sceau éditorial NOVA EDUCARE génère une production académique basée sur des normes de qualité élevées, soutenue par le droit d'auteur Creative Commons 4.0, Blind Peer Review et une application logicielle anti-plagiat. Ses volumes sont soutenus par l'Open Science, les critères éthiques COPE et l'Open Access.



Publicado en:



Indexado en:



SELLO EDITORIAL

nova
educare

Centro Latinoamericano de Estudios en Epistemología Pedagógica (CESPE)
<https://cespecorporativa.org>

novaeducare@cespecorporativa.org
novaeducare.cespecorporativa@gmail.com

(+53) 5467 3749 (Cuba)
(+57) 300 4425 676 (Colombia)
(+593) 98 4333259 (Ecuador)