

Evidencia parasitológica sobre la filogenia de los homínidos y los cébidos

Axel P. Retana Salazar
Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica,

(Rec. 8-XI-1994. Rev. 31-III-1995. Acep. 16-VI-1995)

Abstract: A systematic revision of the ectoparasites (lice) of the hominoids and ceboids supports the Trogloditian hypothesis, according to which the genus *Homo* is the sister group of *Pan*, and the genus *Gorilla* the sister group of both. The phylogenetic analysis of this matrix derived from the study of primate lice shows an C.I. of 0.71 for the Trogloditian hypothesis including the ceboids in the analysis.

Key words: Systematics, lice, parasites, coevolution, cladism.

¿Están los parásitos específicamente asociados a pocas o muchas especies? ¿Existen patrones coherentes de asociación entre linajes de parásitos y hospederos? Muchas de estas preguntas han sido respondidas por los parásitos obligados de los mamíferos, particularmente en Insecta y Acari (Kim 1985).

Muchas de las asociaciones entre Anoplura y mamíferos parecen haber ocurrido antes de la cladogénesis de los grandes grupos de hospederos. Los Anoplura parecen haber coevolucionado con sus hospederos y han especiado con ellos, sin embargo, factores como las migraciones y las extinciones han alterado la distribución y las asociaciones de los piojos con sus hospederos mamíferos, a pesar de esto la cladogénesis de Anoplura está estrechamente relacionada con la de sus hospederos (Kim 1982, Kim 1985).

Se ha dicho que los Polyplacidae asociados a los prosimios lo han hecho en forma secundaria (Kim 1985), sin embargo debe tomarse en cuenta que no hay criterios claros acerca de la familia Polyplacidae desde el punto de vista taxonómico, y que las inferencias acerca de la asociación secundaria se basa en conjeturas que no han sido probadas aún.

Por otra parte se ha discutido poco acerca de la asociación entre *Pediculus*, *Pthirus* y *Pedicinus* con los primates antropoides, tomándose esta como una asociación primaria (Kim 1985, Kim 1988); lo contrario sucede con los ceboides que divergieron muy temprano en la historia evolutiva de los monos del Viejo Mundo pero muestran parásitos filogenéticamente cercanos a los de los antropoides. Una propuesta para explicar esto ha sido que el hombre infestó a los monos del Nuevo Mundo con sus piojos, los cuales luego especiaron en el nuevo hospedero (Ewing 1926).

El uso de los parásitos como un indicador de la filogenia de los grupos parasitados es una idea antigua (Cameron 1929, Sandosham 1950, Ferris 1951, Inglis 1961, Dunn 1966, Nutting 1968) pero esta idea no había logrado ser explotada ya que el mismo Hennig (1966) proponía el uso de los parásitos como características de peso pero nunca propuso un sistema mediante el cual evaluar a los parásitos como caracteres. No fue sino hasta 1981, cuando Brooks propuso un método para inferir la filogenia de los hospederos a partir de la filogenia de los parásitos, con lo cual puede determinarse que si los árboles correspondientes coinciden,

es decir son congruentes, puede especularse con algún fundamento acerca de una posible coevolución y especiación o viceversa.

Se ha especulado mucho acerca del uso de los parásitos como indicadores de la filogenia, así por más de 50 años se ha sugerido que algunos géneros de nemátodos podrían ser utilizados como indicadores de la filogenia de los primates (Cameron 1929, Sandosham 1950, Inglis 1961), pero no es sino hasta 1982 y 1986 que Glen y Brooks propusieron las primeras filogenias para los primates con fundamento en parásitos. Este mismo fenómeno se espera que suceda con los Anoplura de los primates y Kuhn (1967) supone que las asociaciones de los piojos y los monos apoyarían la hipótesis troglodita, pero esto era difícil de probar en ausencia de una hipótesis filogenética que permitiera utilizar los datos de los piojos con respecto a los primates.

Recientemente se ha publicado una filogenia de los piojos de los primates del Viejo Mundo que incluye datos de parasitismo y especiación en monos del Nuevo Mundo (Retana 1994), lo cual permite el desarrollo de una filogenia comparada de primates y piojos.

MATERIAL Y METODOS

Se utilizó el programa McClade 2.0 para analizar la correspondencia de los árboles filogenéticos, el Philip (Dollop) y el Hennig 86 para la construcción de los árboles a partir de las matrices de datos construidas para los hospederos utilizando a los parásitos.

Hipótesis acerca de la filogenia de los primates: Desde muchos puntos de vista se ha tratado el problema de crear una filogenia de los primates, incluyendo estudios anatómicos hasta moleculares, con este acúmulo de datos es presumible que se tenga una única filogenia como la más probable. Así existe cierto acuerdo en que *Homo*, *Pan* y *Gorilla* comparten un ancestro común, constituyendo un grupo monofilético.

Hipótesis Troglodita: Según esta *Homo+Gorilla+Pan* conforman un grupo monofilético en el cual *Homo* es el adelfotaxa del grupo conformado por los géneros *Gorilla* y *Pan*. Dentro de esta concepción los monos del Asia y los Cercopithecidae son considerados relativamente más primitivos.

Sin embargo, autores como Ax (1987) sugieren que el problema de esta hipótesis radica en el orden de estos taxa. Así propone que hay tres alternativas posibles de ordenamiento filogenético que son:

- a) ((*Pan+Homo*)+*Gorilla*)
- b) ((*Pan+Gorilla*)+*Homo*)
- c) ((*Gorilla+Homo*)+*Pan*)

Glen y Brooks (1986) apoyaron el arreglo que aquí aparece como caso b) fundamentados en evidencia parasitológica obtenida a partir de las relaciones parasitarias de los géneros *Oesophagostomum* y *Enterobium* con relación a los primates.

Por otra parte, Saitou *et al.* (1994) recopilando la evidencia molecular referente a primates con que se cuenta, apoyan el caso a) de esta hipótesis.

Así en este trabajo se trata enfatizar sobre la veracidad de esta hipótesis ya que no es posible evaluar las otras hipótesis existentes en la literatura debido a la ausencia total de piojos en el género *Pongo*, lo cual dificulta el análisis.

Lista de presencia/ausencia de parásitos:

Se han publicado pocas listas de presencia de piojos en primates (Ewing 1926, Ferris 1951, Kim 1978, Kim 1985, Kim 1986, Kim 1988), aquí se exponen los resultados de todas estas listas ya que no es pertinente presentar cada una, sobre todo si se tiene en cuenta que el trabajo monográfico de Ferris (1951) abarca listas de especies en todos los órdenes de mamíferos mientras que Kim (1986) presenta la misma lista pero solo para América del Norte.

CUADRO 1

Lista de presencia y ausencia de piojos en hospederos primates

Parásitos	Cercopithecidae	Hylomorphs	<i>Pongo</i>	<i>Homo</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Pan</i> <i>Ateles</i>
<i>Pedicinus</i>	x	-	-	-	-	-
<i>Pediculus</i>	-	x	-	x	-	-
<i>Parape-diculus</i>	-	-	-	-	-	x
<i>Paenipediculus</i>	-	-	-	-	x	-
<i>Pthirus pubis</i>	-	-	x	-	x	-
<i>Pthirus gorillae</i>	-	-	-	x	-	-

Para hacer un análisis filogenético con los datos de presencia/ausencia de los parásitos se presentan tres tipos de protocolo que se pueden resumir de la forma siguiente: 1) se toma la presencia de los parásitos como apomórfico, 2) se toma la ausencia de los parásitos como apomórfico y 3) se compara si los parásitos existen en el grupo de afuera y de esta forma se define si son apomorfías o plesiomorfías (Glen *et al.* 1986).

En este caso particular no es posible utilizar el protocolo 3) ya que tan solo sirve para definir que la presencia de piojos es un carácter no derivado ya que éstos están también en los Cercopithecidae. De esta forma debe usarse el protocolo 1) o 2) con los cuales se obtiene una filogenia ambigua de los primates ya que se separan Cercopithecidae y Cebidae primeramente; luego se agrupan *Hylobates+Homo*. Luego se hallan formando un nuevo grupo *Homo+Gorilla+Pan*, separándose de ellos los demás taxa en estudio, de estos se hallan más cercanos *Pan+Homo* lo cual es congruente con el caso a) de la hipótesis troglodita. Pero esto está en discrepancia con la hipótesis que se postuló por vez primera que corresponde a lo expuesto en el caso b).

Sin embargo, este resultado coincide con el postulado básico de esta, según el cual *Gorilla+Homo+Pan* forman un grupo monofilético.

Análisis filogenético: Con la matriz de datos parasitológicos obtenida de los piojos del orden Anoplura, el arreglo filogenético con mayor probabilidad entre los primates es el presentado por la hipótesis Troglodita caso a) (Ax 1987, Saitou *et al.* 1994) con un índice de consistencia de un 71% y una longitud de 14, según la cual el grupo monofilético *Homo+Pan+Gorilla* se mantiene pero el adelfotaxa más probable del género *Pan* es *Homo* y no *Gorilla*, con lo cual queda este último como el grupo hermano de los géneros *Homo* y *Pan*. Esto parece congruente no solo con los estudios moleculares sino también con lo aportado por las investigaciones del comportamiento de los chimpancés, donde la especie *Pan paniscus* presenta un comportamiento de apareamiento en gran medida similar al del hombre en lo referente al cortejo y la cópula. Esto podría ser tomado en el futuro por los primatólogos como comportamientos apomórficos que unen a estos dos géneros.

El género *Pedicinus* que se muestra como el más plesiomórfico se halla solamente en los

Cercopithecidae, lo cual es congruente con la hipótesis coevolutiva, y ninguna de las 16 especies de este género se ha encontrado infestando a ningún otro primate. Por el contrario el género *Pthirus* que se muestra como el más derivado se halla solamente en *Gorilla*, *Pan* y *Homo*, presentando *Homo* y *Pan* la misma especie, mientras que el género *Gorilla* se halla parasitado por la especie *Pthirus gorillae* (la cual no se halla en otros hospederos); esto coincide con la predicción coevolutiva.

La hipótesis Troglodita caso c) tiene la misma probabilidad y longitud que el caso a), siendo esta la hipótesis respaldada por Ax (1987). Fundamentándose en la estructura cromosómica propone una mayor cercanía entre *Homo* y *Gorilla* que entre *Homo* y *Pan* o que *Pan* y *Gorilla*. Con los datos parasitológicos con que se cuenta, no es posible dilucidar cual de las dos es la más cercana a una hipótesis real de la filogenia de los primates. Sin embargo si se eliminan los otros grupos de la matriz de datos y se trabaja únicamente con estos tres taxa es inevitable que *Pan* y *Homo* aparezcan como adelfotaxa, tanto por la evidencia filogenética de los parásitos como por los parásitos compartidos entre estas especies.

Por último, hay que destacar que si bien el C.I. no es muy alto es muy posible que esto se deba a que la familia Pediculidae (género *Pediculus*) parece exhibir una co-acomodación en vez de una co-especiación, lo cual le resta congruencia al análisis comparativo de las hipótesis filogenéticas de los piojos *versus* los primates.

RESUMEN

Una revisión sistemática de los ectoparásitos piojos de los hominoideos y los ceboideos apoya a la hipótesis filogenética "Troglodita" de los primates, según la cual *Homo* es el grupo hermano de *Pan* y *Gorilla* el grupo hermano de ambos. El análisis filogenético de la matriz obtenida con los piojos de los primates muestra un C.I. = 0.71, para la hipótesis troglodita, incluyendo en el análisis a los ceboideos.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Daniel Brooks por la revisión del manuscrito original.

REFERENCIAS

- Ax, P. 1987. The phylogenetic system. John Wiley & Sons. Nueva York.
- Brooks, D.R. 1981. Hennig's parasitological method a proposed solution. *Syst. Zool.* 30: 229-249.
- Glen, D.R. & D.R. Brooks. 1986. Parasitological evidence pertaining to the phylogeny of the hominoid primates. *Biol. Jour. Linn. Soc.* 27: 331-354.
- Cameron, T.W.N. 1929. The species of *Enterobius* in primates. *Jour. of Helmint.* 7: 161-182.
- Dunn, F.L. 1966. Patterns of parasitism in primates: Phylogenetic and ecological interpretations, with particular reference to the Hominoidea. *Fol. Primatologia.* 4: 329-345.
- Ewing, H.E. 1926. A revision of the american lice of the genus *Pediculus*, together with a consideration of the significance of their geographical and host distribution. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 68: 1-30.
- Ferris, G.F. 1951. The sucking lice. *Memoirs of the Pacific Coast Entomol. Soc.* 1: 1-320.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetics Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Inglis, W.G. 1961. The oxyurid parasites (Nematodes) of primates. *Proc. of the Zool. Soc. of London.* 136: 103-122
- Kim, K.C. 1982. Host specificity and phylogeny of Anoplura, Deuxième Symposium sur la Spécificité Parasitaire des Parasites de Vertébrés, 13-17 avril 1981, Paris Editions du Muséum 123: 123-127
- Kim, K.C. 1988. Evolutionary parallelism in Anoplura and eutherian mammals, *Biosyst. of Haematoph. Insects* 37: 91-114.
- Kim, K.C. 1985. Parasitism and coevolution. A contribution from the Frost Entomological Museum, Department of Entomology, the Pennsylvania State University. p 661-681
- Kim, K.C. & H.W. Ludwig. 1978. The family classification of the Anoplura, *Syst. Entom.* 3: 249-284.
- Kim, K.C.; Pratt, H.D. & Stojanovich, C.J. 1986. The sucking lice of North America. An Illustrated Manual for Identification. The Pennsylvania State University, University Park and London. 241 p.
- Kim, K.C., R. Traub, F.J. Radousky, A. Fain & K.E. Hyland. 1985. List of parasitic arthropods associated with mammals, in *Coevolution of parasitic arthropods and mammals*. John Wiley, Nueva York.
- Kuhn, H.J. 1967. Parasites and the phylogeny of the catarrhine primates. *In* B. Chiarelli (ed.). *Taxonomy and Phylogeny of the Old World Primates with references to the origin of man*. Rosemberg and Sellier. p 187-195.
- Nutting, W.B. 1968. Host specificity in parasitic acarines. *Acarologia* 10: 165-180.
- Saitou, N. & S. Ueda. 1994. Evolutionary rates of insertion and deletion in noncoding nucleotide sequences of primates. *Mol. Biol. Evol.* 11: 504-512.
- Sandosham, A.A. 1950. On *Enterobius vermicularis* (Linnaeus 1758) and some related species from primates and rodents. *J. of Helmint.* 24: 171-204.
- Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics*. J. Wiley, Nueva York.