

LA TEORIA DE LA COLONIZACION DE LAS ISLAS APLICADA A LAS ESPECIES DE *AUSTROGONIODES* HARRISON (MALLOPHAGA: ISCHNOCERA: PHILOPTERIDAE) EN SU RELACION CON LOS SPHENISCIFORMES

VICENTE PÉREZ D'A.*

ABSTRACT

The host-parasite relationships between penguins and biting-lice (Mallophaga) of the genus *Austrogoniodes* Harrison according to the theory of island colonization by free-living organisms, as postulated by Mac Arthur and Wilson, are explained in this paper. Several other considerations about ecological characters and distribution in relation to this point of view are presented.

Varios ecólogos (JANZEN, 1968, 1973; DRITSCHILLO *et al.*, 1975; PRICE, 1977) han destacado que el proceso mediante el cual individuos parásitos infectan individuos mesoneros parece análogo al procedimiento por medio del cual los organismos de vida libre colonizan las islas, tal como lo han teorizado MACARTHUR y WILSON (1967).

Se acepta que conocido el nombre de una especie parásita, un parasitólogo puede decir con alto grado de certeza el tipo de mesonero en el cual se presenta dicha especie. Utilizamos aquí el término "parásito" en el sentido de SWELLENGREBEL (1940): "Un organismo que depende completamente de otro organismo viviente para su alimentación, refugio y reproducción". Esta condición se da en los malófagos de los pingüinos, ectoparásitos permanentes, los cuales permanecen toda su vida en el apretado plumaje de sus mesoneros, sin ninguna fase de su ciclo evolutivo que pueda considerarse *libre*. Además, son todas especies congenéricas: pertenecen al género *Austrogoniodes* HARRISON, 1915 (Cuadro 1). Por este especial modo de vida, cada especie de *Austrogoniodes* está completamente aislada de las que viven en otra especie de pingüino, aún cuando las dos especies de mesoneros compartan una misma isla. La infección de un nuevo individuo mesonero por un malófago se produce sólo por medio de contacto inmediato de dos individuos mesoneros, como de padres a hijos, o durante la cópula. Por esta razón, la distribución de los malófagos está determinada por sus mesoneros (Cuadro 1).

CUADRO 1 LAS ESPECIES DE *AUSTROGONIODES* HARRISON, 1915

<i>A. antarcticus</i> HARRISON, 1937
<i>A. bicornutus</i> (KELER, 1954)
<i>A. bifasciatus</i> (PIAGET, 1885)
<i>A. brevipes</i> (GIEBEL, 1876)
<i>A. concii</i> (KELER, 1952)
<i>A. cristati</i> KELER, 1952
<i>A. demersus</i> KELER, 1952
<i>A. gressitti</i> CLAY, 1967
<i>A. hamiltoni</i> HARRISON, 1937
<i>A. keleri</i> CLAY, 1967
<i>A. macquariensis</i> HARRISON, 1937
<i>A. mawsoni</i> HARRISON, 1937
<i>A. struthius</i> HARRISON, 1915
<i>A. waterstoni</i> (CUMMINGS, 1914)

Podría pensarse, de acuerdo con estos antecedentes generales, que los malófagos serían parásitos muy específicos, especialistas. Sin embargo, se presentan diversas situaciones (Cuadro 11).

La correspondencia entre las diferentes especies de esfenisciformes y sus malófagos la elaboramos con los antecedentes aportados por CLAY (1967), CLAY y MOREBY (1967) y comunicación personal de Mr. C.H.C. LYAL del British Museum (Natural History) (1981). Escasos antecedentes o menciones sobre malófagos existen en las publicaciones de ornitología. En la magnífica obra de STONEHOUSE (1975) sobre biología de los pingüinos aparece sólo una referencia a un parásito; tal vez el trabajo que registra mayor número de especies ectoparásitas de pingüinos sea el de WATSON (1975), con aproximadamente un 50% de las

*Casilla 709, Punta Arenas, Chile.

CUADRO II
LAS ESPECIES DE PINGÜINOS (*SPHENISCIFORMES*) Y SU DISTRIBUCION

<i>Aptenodytes forsteri</i>	Circumpolar antártico
<i>Aptenodytes patagonicus</i>	Circumpolar antártico
<i>Eudyptes chrysolophus</i>	Océano Atlántico subantártico
<i>Eudyptes crestatus</i>	Islas subantárticas templadas
<i>Eudyptes pachyrhynchus</i>	Nueva Zelanda
<i>Eudyptes robustus</i>	Islas Snares, Nueva Zelanda
<i>Eudyptes schlegeli</i>	Isla Macquarie, Nueva Zelanda
<i>Eudyptes sclateri</i>	Area neozelandesa subantártica
<i>Eudyptula albosignata</i>	Península Banks, Nueva Zelanda
<i>Eudyptula minor</i>	Australia
<i>Megadyptes antipodes</i>	Nueva Zelanda
	Auklands
<i>Pygoscelis adeliae</i>	Península Antártica
<i>Pygoscelis antarctica</i>	Sector sudamericano de la Antártica
<i>Pygoscelis papua</i>	Islas subantárticas
<i>Spheniscus demersus</i>	Islas templadas cercanas a Sudáfrica
<i>Spheniscus humboldti</i>	Corriente de Humboldt de Chile y Perú
<i>Spheniscus magellanicus</i>	Costas meridionales de Sudamérica
<i>Spheniscus mendiculus</i>	Islas Galápagos.

especies conocidas de malófagos del género *Austrogoniodes*.

La lista de especies de esfenisciformes y su distribución geográfica general se extrajo de la obra de CLEMENTS (1974).

Con respecto al Cuadro III, debemos destacar que:

La literatura no registra malófago parásito para *Eudyptula albosignata*, *Spheniscus humboldti* ni *Spheniscus mendiculus*.

En el British Museum (Natural History) existen dos especímenes de *Austrogoniodes concii* obtenidos de *Megadyptes antipodes* y que damos a conocer en esta oportunidad, ya que no habrían sido publicados (Comunicación personal de Mr. C.H.C. LYAL).

No figura *Austrogoniodes concii* como parásito de *Eudyptes pachyrhynchus*, tal como había sido citado por CLAY (1967), porque se comprobó posteriormente que dicha población de pingüinos resultó ser de *Eudyptes robustus* (véase STONEHOUSE, 1971) (Comunicación personal de Mr. C.H.C. LYAL).

Eudyptes robustus tiene dos parásitos registrados: *Austrogoniodes concii* y *crustati* (véase HORNING, PALMA Y PILGRIM, 1980, "The lice (Insecta: Phthiraptera) from the Snares Islands", New Zealand, Nat. Mus. N.Z. Misc. Ser. 3: 1-17) (Información de Mr. C.H.C. LYAL).

Del contenido del Cuadro III vamos a dis-

tinguir los siguientes grupos de correspondencia entre pingüino y malófago:

Grupo I: Pingüinos del género *Aptenodytes*. Comprende dos especies de distribución circumpolar: *Aptenodytes forsteri*, pingüino emperador, parasitado por *Austrogoniodes mawsoni*, y *Aptenodytes patagonicus*, pingüino rey, mesonero de *Austrogoniodes brevipes*.

Las áreas de nidificación son distintas: el pingüino emperador lo hace en la costa de la Antártica continental, el pingüino rey nidifica en las islas subantárticas de los océanos Índico y Atlántico y en la isla Macquarie. Hay que destacar que ninguna de las dos especies de *Aptenodytes* nidifica en la Península Antártica, con la excepción de la pequeña colonia del pingüino emperador de los islotes Dion, en Bahía Margarita, en la base de la Península. Además, sus áreas de nidificación están separadas por diez grados de latitud (YOUNG, 1981). Estas dos especies de pingüino presentan las siguientes características ecológicas y de comportamiento: son las de mayor tamaño, se alimentan principalmente de cefalópodos, no construyen nido y el único huevo es incubado bajo el cuerpo entre las patas.

La relación mesonero-parásito de estas dos especies sería una situación ya consolidada. Esto habría ocurrido desde el momento mismo en que se estableció la situación parásita. El

CUADRO III
LISTAS DE MESONEROS ESFENISCIFORMES Y SUS PARASITOS MALOFAGOS

Especies de Sphenisciformes	Especies de <i>Austrogoniodes</i>													
	<i>A. antarcticus</i>	<i>A. bicar nutus</i>	<i>A. bifasciatus</i>	<i>A. brevipes</i>	<i>A. cancii</i>	<i>A. cristati</i>	<i>A. demersus</i>	<i>A. gressitti</i>	<i>A. hamiltani</i>	<i>A. keleri</i>	<i>A. macquariensis</i>	<i>A. mawsoni</i>	<i>A. sfrutheus</i>	<i>A. waterstoni</i>
<i>Aptenodytes forsteri</i>														+
<i>Aptenodytes patagonicus</i>				+										
<i>Eudyptes chrysolophus</i>		+				+	+	+	+	+	+	+		
<i>Eudyptes crestatus</i>						+	+	+		+	+	+		
<i>Eudyptes pachyrhynchus</i>									+		+			
<i>Eudyptes robustus</i>						+	+							
<i>Eudyptes schlegeli</i>							+		+					+
<i>Eudyptes sclateri</i>						+	+		+					+
<i>Eudyptula albosignata</i>														
<i>Eudyptula minar</i>														+
<i>Megadyptes antipades</i>						+								
<i>Pygoscelis adeliae</i>	+	+												
<i>Pygoscelis antarctica</i>								+			+			
<i>Pygoscelis popua</i>								+		+	+			
<i>Spheniscus demersus</i>								+						
<i>Spheniscus humboldti</i>														
<i>Spheniscus magellanicus</i>			+				+							
<i>Spheniscus mendiculus</i>														

Probablemente debido a dispersión natural temporal o a contaminación.

principio "primero en llegar, mejor servido" siguió teniendo plena vigencia. El aislamiento del hábitat general (mesonero) y el de las áreas de reproducción de los mesoneros (islas) completaron la consolidación e impidieron la llegada de nuevos colonizadores. Una vez que las respectivas especies de mesoneros fueron colonizadas, las especies de parásitos se mantuvieron por reproducción en dichas "islas" mesoneras.

Se habría producido aquí una *co-especiación*, porque habría concomitancia entre la especiación del mesonero y la del parásito.

Aquí se cumplirían algunas de las reglas referentes a la evolución mesonero-parásito (BROOKS, 1979):

a) La filogenia del parásito refleja la filogenia del mesonero (Regla de Farenholz), porque cada especie de *Aptenodytes* es parasitada por una especie diferente de *Austrogoniodes*. De esta manera, *Austrogoniodes mawsoni* y *A. brevipes* son parásitos especialistas.

b) Los parásitos evolucionan más lentamente que sus mesoneros (Regla de Manter). Aunque los mesoneros son inconfundibles, es algo difícil diferenciar a sus parásitos. Por ejemplo, son muy similares las formas de las cabezas en las dos especies de parásitos. En la clave de CLAY, los machos se separan en la misma proposición (1967: 151) y las hembras en dos proposiciones opuestas, seguidas, pero correspondientes a la forma de la cabeza (1967: 152).

Desde el punto de vista de la teoría de la colonización de las islas (MACARTHUR y WILSON, 1967) las dos especies de *Austrogoniodes* representan comunidades "cerradas", que no pueden ser invadidas por otra especie. Están defendidas por el aislamiento geográfico en que viven sus mesoneras. Su grado de "invadibilidad", o sea, la facilidad con la cual una comunidad puede ser invadida por una especie inmigrante, es cero.

Grupo 2: Pingüinos del género *Pygoscelis*. Las áreas de nidificación de las tres especies de *Pygoscelis* (*P. adeliae*, *P. antarctica* y *P. papua*) se superponen ampliamente en la región de la Península Antártica-Arco de Escocia (MÜLLER-SCHWARZE y MÜLLER-SCHWARZE, 1975).

Pygoscelis adeliae es el único mesonero de dos especies no compartidas de *Austrogoniodes*: *A. antarcticus* y *A. bifasciatus*. Ello se explicaría

porque de las tres especies de *Pygoscelis* es la que podría decirse tiene una distribución que tiende a ser circumpolar, que la aísla de las otras dos: en el sur en el territorio continental antártico y por el norte llegando hasta las islas Sandwich del Sur en el Arco de Escocia.

Pygoscelis antarctica y *P. papua* comparten dos especies de *Austrogoniodes* (*A. gressitti* y *A. macquariensis*). Además, *P. papua* es mesonero de *A. keleri*.

El hecho que una especie de mesonero presente más de una especie de parásito indica que su "invadibilidad" no es tan baja, y que, *producto de una "inmigración"* (proceso de llegada de un propágulo a una isla no ocupada por la especie) un "propágulo" (mínimo número de individuos de una especie capaz de colonizar una isla habitable: una sola hembra fecundada, una hembra y un macho adultos, siempre que constituyan la mínima unidad requerida) *ha llevado a cabo una "colonización"* (persistencia relativamente prolongada de una especie inmigrante en una isla, especialmente donde se efectúan la reproducción y el aumento de población).

¿Qué es lo que hace buen colonizador a un colonizador de islas? De acuerdo con SIMBERLOFF (1981), podrían distinguirse dos posibilidades no excluyentes: tener características biológicas intrínsecas que le permitan alcanzar las islas y ser capaz de adaptarse al ambiente físico que existe allí. En el caso de los pingüinos, el ambiente físico parece ser bastante similar en las diferentes especies, con excepción, tal vez, de las del género *Aptenodytes*, ya que éstos deben enfrentar condiciones de clima muy rigurosas, principalmente *A. forsteri*, el pingüino emperador: clima polar muy severo durante su ciclo de reproducción, perdiendo las hembras 17-30% de su peso en 45 días y los machos el 40% de su peso corporal en 115 días, con temperaturas ambientales bajo 0°C (a menudo -20°C) y vientos de alta velocidad (LE MAHO *et al.*, 1977).

De manera general, puede decirse que una especie puede ser "buena colonizadora" de una isla si es capaz de alcanzar la isla, y "muy buena colonizadora" si luego puede persistir en la isla. Una buena persistencia, a su vez, puede derivar en la habilidad para tolerar ya sea el ambiente físico de la isla y/o a las especies presentes.

Una especie que coloniza exitosamente una isla se ha integrado a un nuevo ambiente. Como consecuencia, la especie colonizadora probablemente experimentará una u otra de las dos clases de cambio ecológico inmediato: cambiará su preferencia o experimentará alguna forma de expansión o contracción de su nicho ecológico. Como regla, se contrae al encontrar más competidores y se expande al haber menos de ellos. Inicialmente, estos cambios pueden ser exclusivamente fenotípicos, reflejando el comportamiento o plasticidad morfológicos de la especie; posteriormente, dichos cambios, por selección natural, se traducirán en diferencias genéticas. Debido al hecho que no se han efectuado colectas masivas de malófagos ni tampoco hay antecedentes registrados y controlados en el tiempo de contagios de parásitos en los pingüinos de los zoológicos, no podemos analizar estos principios teóricos.

Grupo 3: Pingüinos del género *Eudyptes*. Este género concentra el mayor número de especies de pingüinos con especies comunes de malófagos parásitos. Así, por ejemplo, *Eudyptes chrysolophus* y *E. crestatus* comparten seis especies de *Austrogoniodes*: *A. concii*, *A. cristati*, *A. demersus*, *A. hamiltoni*, *A. keleri* y *A. macquariensis*. Dos de ellas, *A. concii* y *A. demersus* están citadas como productos de dispersión temporal o contaminación. VENEGAS (1978) comprobó la existencia de dos colonias mixtas de nidificación del pingüino de penacho amarillo (*Eudyptes crestatus*) y del pingüino macaroni (*Eudyptes chrysolophus*) en Cabo Pilar, Isla Desolación, en el sector sur de la entrada occidental del Estrecho de Magallanes. Este antecedente daría base para pensar que aun los casos de contaminación por parásitos podrían ser situaciones de propágulos de colonización.

La Regla de Manter, en su tercer inciso, expresa que una especie mesonera alberga el mayor número de especies de parásitos en el área donde ha residido más tiempo y que si dos o más especies de mesoneros exhiben una distribución diferente y poseen faunas similares de parásitos, las áreas en las cuales los mesoneros se encuentran debieron haber sido contiguas en el pasado. Esto puede haber ocurrido con las especies de *Eudyptes*. Se habría

efectuado la colonización tipo isla a que nos referimos anteriormente.

Las especies de *Eudyptes* y sus parásitos habrían superado exitosamente su etapa de acomodación y los *Austrogoniodes* ser ya claramente parásitos "generalistas".

Sería interesante comprobar si *A. cornutus*, que es parásito solamente de *Eudyptes chrysolophus*, es capaz de colonizar a *E. crestatus*.

Es evidente que queda mucho por investigar para dilucidar las diversas interrogantes que plantea la relación malófago-esfenisciforme: realizar colectas masivas de los parásitos, tratar de comprobar la existencia de microhabitats (regiones del plumaje) en el mismo mesonero, analizar estadísticamente las poblaciones de las diversas especies de malófagos en un mismo mesonero, etc.

En ningún otro grupo de insectos parásitos (excepto los Anoplura, los cuales a menudo son clasificados junto a los Mallophaga, en el mismo Orden Phthiraptera), esta característica de parásitos sin ninguna fase de vida libre ha alcanzado tan alto grado. Por ello, su distribución no sería simpátrica ni alopátrica, sino "sinhospitálica" y "alohospitálica" tal como lo propone EICHLER (1966): "sinhospitálica" es la que corresponde a dos o más especies parásitas emparentadas que se encuentran juntas en la misma especie mesonera, aun en el mismo individuo mesonero, aunque su microhábitat (por ejemplo, región del plumaje) sea diferente. Esta situación la encontramos en los grupos que hemos designado como 2 y 3; "alohospitálica" es la que corresponde a dos o más especies parásitas emparentadas que no se presentan en la misma especie mesonera, sino que viven en especies mesoneras diferentes (aunque en la mayoría de los casos, estrechamente emparentadas), aun cuando estas especies mesoneras puedan vivir en las mismas localidades. En este caso estarían las especies de *Austrogoniodes* de nuestro Grupo 1.

Expresamos nuestros agradecimiento a Mr. C.H.C. LYAL, del British Museum (Natural History), por atender nuestras consultas; al Prof. CLAUDIO VENEGAS, del Instituto de la Patagonia, Punta Arenas, y al Dr. ROBERTO SCHLATTER, del Instituto de Zoología de la Universidad Austral de Chile, por facilitarnos bibliografía sobre pingüinos.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- BROOKS, D.R. 1979. Testing the context and extent of host-parasite coevolution. *Syst. Zool.* 28(3): 299-307.
- CLAY, T. 1967. Mallophaga (biting lice) and Anoplura (sucking lice). Part I: *Austrogoniodes* (Mallophaga) parasitic on penguins (Sphenisciformes). In GRESSIT, J.L. (Editor). *Entomology of Antarctica*, Antarctic Res. Ser. 10: 149-155.
- CLAY, T. y CH. MOREBY. 1967. Mallophaga (biting lice) and Anoplura (sucking lice). Part II: Keys and locality lists of Mallophaga and Anoplura. In GRESSIT, J.L. (Editor). *Entomology of Antarctica*, Antarctic Res. Ser. 10: 157-196.
- CLEMENTS, J.F. 1974. *Birds of the World: A Check List. The Two Continents Publishing Group Ltd.*, New York.
- DRITSCHILO, W. *et al.* 1975. Insular biogeography: of mice and mites. *Science* 190(4213): 467-469.
- EICHLER, W. 1966. Two new evolutionary terms for speciation in parasitic animals. *Syst. Zool.* 15(3): 216-218.
- JANZEN, D.H. 1968. Host plants as islands in evolutionary and contemporary time. *Amer. Nat.* 102: 592-595.
- , 1973. Host plants as islands. II. Competition in evolutionary and contemporary time. *Amer. Nat.* 107: 786-790.
- LE MAHO, Y., PH. DELCLITTE y R. GROSCOLAS. 1977. Body temperature regulation of the Emperor Penguin (*Ap-tenodytes forsteri* G.) during physiological fasting. In LLANO, G.A., *Adaptations within Antarctic Ecosystems: Proceeding of the Third SCAR Symposium on Antarctic Biology*, pp. 501-509.
- MACARTHUR, R.H. y E.O. WILSON. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MÜLLER-SCHWARZE, C. y D. MÜLLER-SCHWARZE. 1975. A survey of twenty-four rookeries of pygoscelid penguins in the Antarctic Peninsula region. In STONEHOUSE, B., *The Biology of Penguins*, pp. 309-320. The Macmillan Press Ltd.
- PRICE, P.W., 1977. General concepts on the evolutionary biology of parasites. *Evolution* 31: 405-420.
- SIMBERLOFF, D. 1981. What makes a good island colonist? In DENO, R.F. y H. DINGLE, *Insect life history patterns. Habitat and geographic variation*. Springer-Verlag, New York, pp. 195-205.
- STONEHOUSE, B. (Ed.) 1971. *The Snares Islands penguin Eudyptes robustus*. *Ibis* 113(1): 1-7.
- , 1975. *The Biology of Penguins*. The Macmillan Press Ltd.
- SWELLENGREBEL, N.H. 1940. The efficient parasite. *Proc. 3rd Intern. Congr. Microbiol.*
- VENEGAS, C. 1978. Pingüino de barbijo (*Pygoscelis antarctica*) y macaroni (*Eudyptes chrysolophus*) en Magallanes. *Ans. Inst. Pat.* 9: 179-183.
- YOUNG, E.C. 1981. The ornithology of the Ross Sea. *Jour. Roy. Soc. N.Z.* 11(4): 287-315.