



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

Facultad de Ciencias
Naturales y Museo

Los ácaros Laelapidae (Parasitiformes, Mesostigmata) parásitos de los roedores de la tribu Phyllotini (Cricetidae, Sigmodontinae): sistemática y relaciones filogenéticas

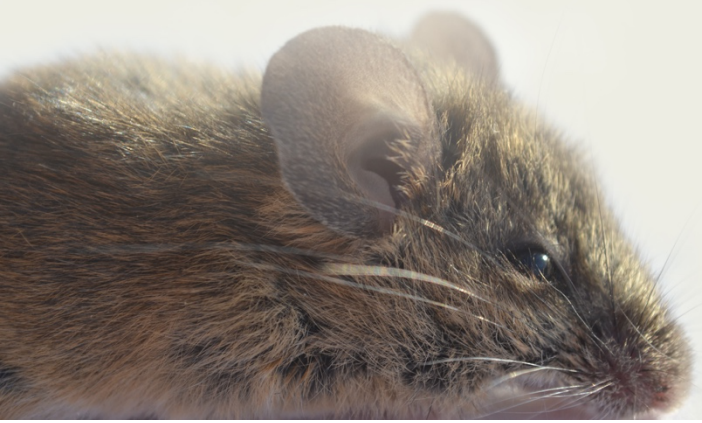
Tesista:

Mario Virgilio Espinoza Carniglia

Directores:

Marcela Lareschi y Ulyses F. J. Pardiñas

Trabajo de tesis para optar al título de
Doctor en Ciencias Naturales



The little things that run the world show us how important every species is to the health of the whole ecosystem. Lose a mite, and you might lose an essential link in the food web.

Dedico esta tesis a mi esposo y familia

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todas las personas que me ayudaron, de alguna u otra manera, en esta etapa académica. El desarrollo de esta tesis no habría sido posible sin todos aquellos con quienes compartí conversaciones (cortas y largas), experiencias y conocimientos. Además, quiero agradecer porque fueron ustedes quienes me ayudaron a centrar mi cabeza y salir a adelante durante la pandemia, un período muy difícil para todas las personas. Durante esta fue muy duro estar en otro país, lejos de mi familia, pero ustedes me dieron ganas de seguir adelante.

En primer lugar, quiero agradecer a mis directores, Marcela Lareschi y Ulyses Pardiñas, por guiarme durante todo el desarrollo de esta tesis. De ambos he aprendido invaluable conocimientos que me permitirán un mejor desarrollo profesional. Les agradezco su disponibilidad, su tiempo y paciencia, por compartir conmigo su experiencia en tareas de campo, laboratorio e investigación en general; por revisar mis escritos (publicaciones, resúmenes a congresos, redacciones previas de esta tesis). A Marcela, por aquella vez, en Chile, donde me habló por primera vez del Doctorado en Ciencias Naturales, por recibirme en el Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE), por darme herramientas para desempeñarme como científico, por facilitarme el contacto con colegas que aportaron material para el desarrollo de esta tesis. A Ulyses, por aquellos consejos para mejorar mi redacción, por su constante disponibilidad, por la información relacionada a los roedores, por guiarme en momentos que perdía el rumbo, por los contactos que me facilitó.

A toda la gente del CEPAVE que me ha brindado su ayuda, cuando la he necesitado. A la actual directora del CEPAVE, Victoria Micieli, y también, a la directora previa, Graciela Navone, quienes facilitaron el avance de esta tesis, otorgando el espacio y la infraestructura necesaria. A Luis Giambelluca, por las fotografías tomadas a los ácaros en estereomicroscopio y microscopio óptico. A Laura Morote por su ayuda en la digitalización de los dibujos de los ácaros. A Walter Ferrari, Darío Balcazar, Marina Ibáñez y Melisa Moncada por sus apoyos, asistencias y conocimientos en el manejo de laboratorio para el desarrollo de las técnicas de extracción de ADN y PCR de los ácaros. Al laboratorio de Hongos Patógenos por autoclavar los elementos para las técnicas moleculares. A Cailo (Carlos Galliari) por sus conocimientos y ayuda en la captura e identificación de roedores y por aquellos cafés compartidos. Al personal de administración, Micaela, Miguel y Gastón, por su buena disposición y ayuda.

A la secretaria de Postgrado de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, Dra. María Leila Pochettino y a todo el personal, por la celeridad en la organización de la defensa de tesis; al jurado, los Dres. María Celina Digiani, Valeria Debarbora y Pablo Teta por leer esta tesis con prontitud para cumplir con los requisitos de la beca postdoctoral.

Un especial agradecimiento a Katja (Ekaterina Savchenko) por su tremendo apoyo en el desarrollo de la tesis, por algunas de las secuencias de ADN de ácaros, las largas conversaciones que me ayudaron a aclarar ideas, por todo su trabajo previo con ácaros Laelapidae, por todas las veces que compartimos café y por la gente que conocí gracias a ella. A mis amigos y colegas del grupo de ectoparásitos: Mauricio Melis, Mara Urdapilleta, Gabriel Gorrín, Evelin Quishpe y Valeria Corvalán, por compartir experiencias, conocimientos y por las amenas conversaciones; por esas incontables tareas de extensión, por las presentaciones en congresos. A Victoria Canova y Andrea Servián por acompañarme en esos momentos de pandemia en que éramos los últimos en irnos del CEPAVE. A Yamila Reshaid, Martín Acosta, Marinela Alegre, por alegrarme en la materia de Parasitología General y durante toda esta experiencia académica.

A numerosos colegas y amigos que colaboraron con mis directores en la colecta del material entre los años 2007 y 2017, y brindaron la logística, entre ellos quiero destacar a Carlos Galliari, María del Rosario Robles, Juliana Notarnicola, Ekaterina Savchenko, Mauricio Melis, Guillermo Panisse, Jorge Barneche, Luis Giambelluca, Elena Senattori, Fernando Glenza; también quiero agradecer a Raúl González Ittig por su colaboración en la identificación molecular de los roedores de algunas localidades. Por el material en préstamo para el desarrollo de esta tesis, agradezco a Santiago Nava por el material de la provincia de Córdoba; a Juliana Sánchez y Daniel Udrizar Sauthier, por el material de la provincia de Chubut; a M. Cecilia Fantozzi y Pablo Beldoménico por el material de Santa Fé y Entre Ríos; a Mauricio Melis por material de la provincia de Buenos Aires; a Darci Moraes Barros Battesti, Valeria C. Onofrio y Fernando de Castro Jacinavicius por el material tipo y fotografías de *Laelaps mazzai* y *L. valdevinoi*; a los Roberto Nannelli y Sauro Simoni, Colección Berlese del Istituto Sperimentale per la Zoologia Agraria di Firenze, Italia, por el material típico de *Androlaelaps fahrenheitzi* (enviadas a M. Lareschi); a Lucila Moreno Salas y Carolina Silva de la Fuente por el material en préstamo de Chile; a Edgardo M. Rengifo Vásquez y a Carla Yauris por el material en préstamo de Perú y por su amable disposición a colaborar con esta tesis y futuras publicaciones.

Quiero agradecer a los respectivos ministerios, secretarías y direcciones provinciales por los permisos de colecta de roedores y ácaros: Ministerio de Agroindustria (Provincia de Buenos Aires), Ministerio de Ecología, Ministerio Recursos Naturales Renovables y Ministerio Turismo (Provincia de Misiones), Ministerio de la Producción y Ministerio de Ambiente (Provincia de Formosa), Dirección de Recursos Naturales (Provincia de Corrientes), Dirección de Fauna (Provincia del Chaco), Ministerio de Ambiente y Producción Sustentable (Provincia de Salta), Dirección General de Recursos Naturales (Provincia de Entre Ríos), Ministerio de Aguas, Servicios Públicos y Medio

Ambiente (Provincia de Santa Fé), Dirección de Gestión Ambiental (Provincia de Jujuy), Secretaría de Ambiente (Provincia de Córdoba), Secretaría de Ambiente y Cambio Climático (Provincia de La Pampa), Dirección Áreas Naturales Protegidas y Fauna Silvestre (Provincia de Río Negro), Dirección de Flora y Fauna Silvestre (Provincia de Chubut), Dirección General de Recursos Naturales (Provincia de Santa Cruz).

A Hugo A. Benítez, Carolina Torres, Andrés Culasso y Néstor J. Cazzaniga por los valiosos cursos que me otorgaron herramientas que fueron indispensables para realizar esta tesis. A Carola Cañón que me inició en los caminos de biología molecular y sigue aportando con conocimientos sobre roedores imprescindibles para esta tesis. A Viviane Jerez que me mostró la diversidad de artrópodos y sus estructuras, y por darme la oportunidad de enseñar a las futuras generaciones. A Lucila Moreno, que me inició en la investigación y el mundo del sistema hospedador-parásito.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por otorgarme la beca de doctorado que me permitió realizar mi formación. A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la UNLP por permitirme realizar el doctorado. A los diferentes organismos que financiaron muestreos y tareas de laboratorio: Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 1564 2015), PUE proyecto institucional (22920160100036CO 2017-2022), Programa de Incentivos a la Investigación de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP (N854), PIP Proyecto de Investigación Plurianual (11220210100628CO 2022-2025), Proyecto I+D Tetra anual (11/N992 2023-2027).

Quiero agradecer también a mi esposo, Mauricio Barbieri, que me ha dado su incondicional apoyo, que estuvo conmigo en los momentos más difíciles de este proceso y por las risas que siempre me ayudan a sobrellevar las situaciones complicadas; a mis papás, Gina y Mario, que siempre me incentivaron a “ir más allá”; a mis hermanas, Angela y Giordana, que me enseñaron a vivir con fuerza y alegría; a mi sobrino Gabriel que me contenta con su sola existencia; a mis amigas Claudia y Pancha que siempre me dan su cariño y apoyo; a mis amigas/os Darío, Romi, Ingrid y Gustavo por las conversaciones y cervezas; a mis amigas/os de Argentina: Vicky, Ceci, Yami, Martín y Lu porque me han iluminado con sus personalidades. A Naty por recibirme en el primer departamento donde viví en Argentina; a Cari, Juli, Clara, Seba y Lau por compartir conmigo en aquel departamento.

Finalmente, quiero dar las gracias a todas las personas que han dedicado su trabajo y vida a la democratización de la ciencia y a todas las personas del colectivo LGBTIQ+ que han luchado para que hoy yo pueda estar presente y entregar esta tesis.

INDICE	
AGRADECIMIENTOS	3
INDICE	6
INDICE DE FIGURAS	8
ÍNDICE DE TABLAS	11
RESUMEN	13
ABSTRACT	15
ABREVIATURAS Y ACRÓNIMOS EMPLEADOS EN ESTA TESIS	17
1. INTRODUCCIÓN	20
1.1. Los ácaros de la subfamilia Laelapinae (Mesostigmata, Laelapidae) en roedores sigmodontinos (Cricetidae) de la Argentina como modelo de estudio	22
1.2. Laelapinae asociados a roedores	23
1.3. Hospedadores la tribu Phyllostini.....	25
1.4. Sistemática y filogenia de los Laelapinae	28
1.5. Características generales de los lelapinos asociados a filotinos	30
1.6. Antecedentes sobre los estudios de lelapinos realizados en roedores filotinos	31
Hipotesis	33
Objetivo General	33
Objetivos Específicos	33
2. MATERIALES Y MÉTODOS	35
2.1. Área de estudio.....	35
2.2. Obtención de las muestras.....	37
2.3. Material complementario	39
2.4. Otras muestras complementarias	40
2.5. Procedimientos genéticos.....	43
2.6. Preparación del material para su estudio al microscopio.....	45
2.7. Cálculo de descriptores parasitológicos y de diversidad	45
2.8. Selección de medidas y análisis de morfometría lineal	46
2.9. Toma de fotografías y selección de landmarks para morfogeometría	50
2.10. Análisis filogenéticos.....	51
3. RESULTADOS	55
3.1. Muestras estudiadas	55

3.2.	Caracterización de los ácaros.....	61
3.3.	Caracterización morfométrica de <i>Laelaps mazzai</i>	66
3.4.	Morfometría lineal de <i>Laelaps mazzai</i>	70
3.5.	Morfometría geométrica de las hembras de <i>Laelaps mazzai</i>	75
3.6.	Análisis filogenéticos de <i>Laelaps mazzai</i>	79
3.7.	Caracterización morfométrica de <i>Androlaelaps fahrenheiti</i>	84
3.8.	Morfometría lineal de <i>Androlaelaps fahrenheiti</i>	87
3.9.	Morfometría geométrica para <i>Androlaelaps fahrenheiti</i>	90
3.10.	Análisis filogenéticos de <i>Androlaelaps fahrenheiti</i>	94
4.	DISCUSIÓN	98
4.1.	Composición de la comunidad de lelapinos entre filotinos	98
4.2.	Previos y nuevos hospedadores filotinos	102
4.3.	<i>Laelaps mazzai</i> y su asociación con roedores de la subtribu Calomyina.....	102
4.4.	Variación en tamaño y forma de <i>Laelaps mazzai</i> asociado a Calomyina.....	104
4.5.	Variaciones genéticas de <i>Laelaps mazzai</i> asociados a Calomyina	106
4.6.	<i>Androlaelaps fahrenheiti</i>	108
4.7.	<i>Androlaelaps fahrenheiti</i> asociados a Calomyina y Phyllotina.....	109
4.8.	Estructura filogenética de <i>Androlaelaps fahrenheiti</i>	110
4.9.	Hipótesis coevolutivas versus host-switching.....	112
	CONCLUSIONES.....	114
	REFERENCIAS.....	117
	ANEXOS	136
	ANEXO 1.....	136
	ANEXO 2.....	137
	ANEXO 3.....	138
	ANEXO 4.....	139
	ANEXO 5.....	143

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de la porción austral de América del Sur con ubicación de las localidades de procedencia de los ácaros lelápino estudiados en esta tesis. Para el nombre de cada localidad, véase la Tabla 1.....	36
Figura 2. Medidas tomadas en un ácaro lelápino hembra en vista dorsal (a) y ventral (b).	48
Figura 3. Medidas tomadas en un ácaro lelápino macho en vista dorsal (a) y ventral (b).....	49
Figura 4. Landmarks (1, 20–26) y semilandmarks (2–19) posicionados en las placas esternal y genitoventral de las hembras de ácaros laelápinos estudiados en esta tesis.....	50
Figura 5. Índices parasitológicos de lelápinos asociados a roedores Phyllotini. Se indican las prevalencias, abundancias medias, intensidades medias y las especies centrales y satélites para las subtribus Calomyina (a y c) y Phyllotina (b y d). Estos índices fueron calculados agrupando a todas las especies de roedores, independiente del estado reproductivo y sexo.....	58
Figura 6. Vista dorsal de <i>Laelaps mazzai</i> hembra (a) y detalle ventral de las coxas I, II (b), III y IV (c) y la placa anal (d). Las escalas indican micrómetros (μm). Referencias: seta distal de la coxa I (<i>dscI</i>), seta proximal de la coxa I (<i>pscI</i>), seta posterior de la coxa II (<i>pscII</i>), seta posterior de la coxa III (<i>pscIII</i>), seta paranal (<i>pa</i>), seta postanal (<i>po</i>).	62
Figura 7. Vista dorsal de <i>Laelaps mazzai</i> macho (a) y detalle ventral de las coxas I, II (b), III y IV (c) y la placa anal (d). Las escalas indican micrómetros (μm). Referencias: seta distal de la coxa I (<i>dscI</i>), seta proximal de la coxa I (<i>pscI</i>), seta posterior de la coxa II (<i>pscII</i>), seta posterior de la coxa III (<i>pscIII</i>), seta paranal (<i>pa</i>), seta postanal (<i>po</i>).	63
Figura 8. Vista dorsal de una deutoninfa de <i>Laelaps mazzai</i> (a) y detalle ventral de las coxas I, II (b), III y IV (c) y la placa anal (d). Las escalas indican micrómetros (μm). Referencias: seta distal de la coxa I (<i>dscI</i>), seta proximal de la coxa I (<i>pscI</i>), seta posterior de la coxa II (<i>pscII</i>), seta posterior de la coxa III (<i>pscIII</i>), seta paranal (<i>pa</i>), seta postanal (<i>po</i>).	64
Figura 9. Vista dorsal de una hembra de <i>Androlaelaps fahrenheitzi</i> (a) y detalle de la región posterior de la placa dorsal (b); vista ventral de la placa genitoventral (c) y quelíceros (d). Las escalas indican micrómetros (μm). Referencias: setas dorsales (<i>J2</i>) y (<i>J4</i>), seta genital (<i>gen</i>), pilus dentilis (<i>pd</i>), dígito fijo (<i>fd</i>), dígito móvil (<i>md</i>).....	65
Figura 10. Dispersión de las hembras de <i>Laelaps mazzai</i> en roedores del género <i>Calomys</i> en los componentes principales 1 y 2.	71
Figura 11. Dispersión de las hembras de <i>Laelaps mazzai</i> en roedores del género <i>Calomys</i> en las variables canónicas 1 y 2. Las elipses muestran la región que contiene la media del grupo con un 95% de confianza.	72

Figura 12. Dispersión de los machos de <i>Laelaps mazzai</i> en roedores del género <i>Calomys</i> en los componentes principales 1 y 2.	73
Figura 13. Dispersión de los machos de <i>Laelaps mazzai</i> en roedores del género <i>Calomys</i> en las variables canónicas 1 y 2. Las elipses muestran la región que contiene la media del grupo con un 95% de confianza.	74
Figura 14. Análisis de componentes principales de la forma de las placas esternales y genitoventrales de las hembras de <i>Laelaps mazzai</i> entre roedores del género <i>Calomys</i> para los componentes principales 1 y 2.	75
Figura 15. Análisis de variables canónicas de la forma de las placas esternales y genitoventrales de las hembras de <i>Laelaps mazzai</i> entre roedores del género <i>Calomys</i> para las variables canónicas 1 y 2. Las elipses muestran la región que contiene la media del grupo con un 95% de confianza.	76
Figura 16. Vista ventral de las placas esternal y genitoventral de <i>L. mazzai</i> obtenidos de <i>Calomys laucha</i> (a) y <i>Calomys musculinus</i> (b). Se indica con trazo gris la configuración de landmarks promedio, con trazo azul para <i>C. laucha</i> (c) y con trazo verde para <i>C. musculinus</i> (d).	77
Figura 17. Árbol filogenético para la región 18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S de <i>Laelaps mazzai</i> asociados a roedores Murinae (A) y Sigmodontinae (B): escansoriales (C), semiacuáticos (D) y terrestres (E). Los números de los nodos muestran el porcentaje de probabilidad bayesiana. En cada terminal se indica la especie de ácaro, seguida de la del hospedador, el país de colecta de la muestra y los códigos de acceso a GenBank entre paréntesis.	82
Figura 18. Árbol filogenético para el gen <i>COI</i> de <i>Laelaps mazzai</i> asociados a roedores Murinae (A) y Sigmodontinae (B): escansoriales (C) y terrestres (E). Los números de los nodos muestran el porcentaje de probabilidad bayesiana. En cada terminal se indica la especie de ácaro, seguida de la del hospedador, el país de colecta de la muestra y los códigos de acceso a GenBank entre paréntesis.	83
Figura 19. Dispersión de las hembras de <i>Androlaelaps fahrenheitzi</i> para los componentes principales (PC1 y PC2) entre roedores de las subtribus Calomyina y Phyllotina de muestras de Argentina y Chile.	88
Figura 20. Dispersión de las hembras de <i>Androlaelaps fahrenheitzi</i> para las variables canónicas (CV1 y CV2) entre roedores de las subtribus Calomyina y Phyllotina de muestras de Argentina y Chile. Las elipses muestran la región que contiene la media del grupo con un 95% de confianza.	89
Figura 21. Análisis de componentes principales de la forma de las placas esternales y genitoventrales de las hembras de <i>Androlaelaps fahrenheitzi</i> entre roedores de los géneros	

<i>Calomys, Eligmodontia, Graomys, Loxodontomys y Phyllotis</i> para muestras de Argentina y Chile.....	90
Figura 22. Análisis de variables canónicas de la forma de las placas esternales y genitoventrales de las hembras de <i>Androlaelaps fahrenheiti</i> entre roedores de los géneros <i>Calomys, Eligmodontia, Graomys, Loxodontomys y Phyllotis</i> para muestras de Argentina y Chile.	91
Figura 23. Vista ventral de <i>Androlaelaps fahrenheiti</i> obtenidos de <i>C. laucha</i> de Argentina (a, b), <i>Phyllotis darwini</i> de Chile (c, d), <i>Loxodontomys micropus</i> de Chile (e, f), <i>L. micropus</i> de Argentina (g, h). Se muestra con trazo gris la configuración promedio de los landmarks para morfometría geométrica, en naranja para los ácaros de roedores de la subtribu Calomyina y en verde para la subtribu Phyllotina.	93
Figura 24. Árbol filogenético para la región <i>18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S</i> de <i>Androlaelaps fahrenheiti</i> asociados a roedores Phyllotini. En el mapa y árbol se indican en colores las regiones Andina (clado A, celeste), Neotropical (clado B, verde) y zona de Transición Sudamericana (amarillo). Los números de los nodos muestran el porcentaje de probabilidad bayesiana. En cada terminal se indica la especie de ácaro, seguida de la del hospedador, el número de la localidad (ver tablas 2 y 3), el país de colecta de la muestra y los códigos de acceso a Genbank entre paréntesis.....	96
Figura 25. <i>Laelaps mazzai</i> (deutoniña) – a. Vista dorsal del idiosoma; b. Vista ventral del idiosoma. <i>dscI</i> = seta distal de la coxa I, <i>mp.sh</i> = placas metapodales, <i>pan.</i> = seta paranal, <i>per.</i> = peritrema, <i>pon.</i> = seta anal posterior, <i>pscI</i> = seta proximal de la coxa I, <i>pscII</i> = seta posterior de la coxa II, <i>pscIII</i> = seta posterior de la coxa III, <i>scIV</i> = seta de la coxa IV, <i>st.1</i> = seta esternal 1, <i>st.2</i> = seta esternal 2, <i>st.3</i> =seta esternal 3, <i>st.4</i> = seta esternal 4, <i>stig.</i> = estigma.	140
Figura 26. <i>Laelaps mazzai</i> (deutoniña) – a. Gnatosoma (quelíceros excluidos); b. Quelíceros. <i>arp.</i> = proceso artrodial, <i>corn.</i> = corniculi, <i>f.d.</i> = dígito fijo, <i>hyg.dent.</i> = denticulos hipognatales, <i>hyg.gr</i> = surco hipognatal groove, <i>hyp.1</i> = seta hipostomal anterior, <i>hyp.2</i> = seta hipostomal posterior externa, <i>hyp.3</i> = seta hipostomal posterior interna, <i>int.mal.</i> = mala interna, <i>lab.</i> = labro, <i>m.d.</i> = dígito móvil, <i>pcx.s.</i> = seta palpcoxal, <i>p.d.</i> = pilus dentilis, <i>tr.</i> = tritosterno.	141
Figura 27. <i>Laelaps mazzai</i> (deutoniña) – Leg I. <i>ad</i> = anterodorsal, <i>al</i> = anterolateral, <i>av</i> = anteroventral, <i>FI</i> = fémur I, <i>GI</i> = genua I, <i>pd</i> = posterodorsal, <i>pl</i> = posterolateral, <i>pv</i> = posteroventral.....	142

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Localidades de procedencia de los hospedadores portadores de ácaros lelápinos estudiados en esta tesis doctoral. Para la ubicación en un mapa de las mismas, véase la Figura 1.....	37
Tabla 2. Localidades de procedencia del material complementario de lelápinos estudiado en esta tesis. La ubicación en un mapa de las mismas se brinda en la Figura 1.	41
Tabla 3. Detalle por localidad del número de lelápinos sobre los cuales se basaron los estudios morfológicos y genéticos llevados a cabo en esta tesis.	44
Tabla 4. Descriptores métricos de los ácaros lelápinos estudiados en esta tesis. Para su posición en el idiosoma, véanse las Figuras 2 y 3.....	47
Tabla 5. Secuencias de ADN obtenidas de Genbank, incluidas en los análisis filogenéticos de las regiones nucleares <i>18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S</i> y del gen Citocromo Oxidasa I (<i>COI</i>). Se indican los códigos de acceso a Genbank.	52
Tabla 6. Composición de ácaros lelápinos por localidad y hospedador, discriminados por especie, sexo y estados inmaduros. Referencias: hembras (H), machos (M) y deutoninfas (Dn).....	55
Tabla 7. Índices parasitológicos por localidad y hospedador: se indican abundancias medias (AM), intensidades medias (IM), prevalencias (P), índice de Diversidad de Shannon-Weaver (H') y de Dominancia (D) para la Argentina, estos fueron calculados sobre la cantidad total de ácaros, sin considerar sexo ni estado de desarrollo de los ácaros. Únicamente fueron consideradas las localidades con 10 o más roedores. Referencias: N: región Neotropical, TS: zona de Transición Sudamericana, A: región Andina.	60
Tabla 8. Medidas diagnósticas expresadas en μm tomadas de las hembras de <i>Laelaps mazzai</i> entre especies de <i>Calomys</i> . Los valores son medias y rangos (mínimo y máximo) entre corchetes. Las medidas de <i>L. mazzai</i> de <i>Calomys hummelincki</i> fueron obtenidas de Furman (1972a). Sin datos (s/d).....	67
Tabla 9. Medidas diagnósticas expresadas en μm tomadas de los machos de <i>Laelaps mazzai</i> entre especies de <i>Calomys</i> . Los valores son medias y rangos (mínimos y máximos) entre corchetes.	69
Tabla 10. Autovectores para los componentes principales 1 y 2 del PCA para las hembras y machos de <i>Laelaps mazzai</i> obtenidos de las especies de <i>Calomys</i> . Sin datos (s/d).	70
Tabla 11. Distancias de procrustes para las placas esternales y genitoventrales de las hembras de <i>Laelaps mazzai</i> entre especies de hospedadores del género <i>Calomys</i> . Los valores de p se dan sobre la diagonal, mientras que los resultados significativos se resaltan con negritas. Referencia: s/d, sin datos.	78
Tabla 12. Secuencias de ADN obtenidas en esta tesis de ácaros <i>Laelaps mazzai</i> . Se indican los hospedadores y localidades de procedencia de cada secuencia.	79
Tabla 13. Distancias genéticas expresadas porcentualmente entre especies de <i>Laelaps</i> de diferentes hospedadores. Las distancias genéticas para las regiones <i>18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S</i> se brindan sobre la diagonal y aquellas para el gen <i>COI</i> , bajo la diagonal. Referencia: s/d, sin datos.	80

Tabla 14. Medidas diagnósticas expresadas en μm , tomadas de las hembras de <i>Androlaelaps fahrenheiti</i> entre especies de <i>Calomys</i> . Los valores son medias y rangos entre corchetes. Las medidas de los paratipos de <i>A. fahrenheiti</i> fueron obtenidas de Till (1963).....	85
Tabla 15. Medidas diagnósticas expresadas en μm , tomadas de las hembras de <i>Androlaelaps fahrenheiti</i> entre especies de <i>Eligmodontia</i> , <i>Graomys</i> , <i>Loxodontomys</i> y <i>Phyllotis</i> . Los valores son medias y rangos entre corchetes. Se indica el país de procedencia de las muestras obtenidas (Argentina y Chile).	86
Tabla 16. Autovectores para cada medida en los componentes principales 1 y 2 (PC1 y PC2) del análisis de componentes principales para las hembras de <i>Androlaelaps fahrenheiti</i> , obtenidos de las especies de <i>Calomys</i> , <i>Eligmodontia</i> , <i>Graomys</i> , <i>Loxodontomys</i> y <i>Phyllotis</i>	87
Tabla 17. Distancias de procrustes para las placas dorsales, esternales y genitoventrales de las hembras de <i>Androlaelaps fahrenheiti</i> entre especies de hospedadores de los géneros <i>Calomys</i> , <i>Eligmodontia</i> , <i>Graomys</i> , <i>Loxodontomys</i> y <i>Phyllotis</i> . Para estos últimos dos géneros se diferencia entre los ácaros provenientes de Argentina y Chile. Valores de p se dan sobre la diagonal, mientras que los resultados significativos se destacan en negritas.	92
Tabla 18. Secuencias obtenidas de <i>Androlaelaps fahrenheiti</i> . Se indican los respectivos hospedadores y localidades.	94
Tabla 19. Distancias genéticas de la región 18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S en porcentaje (%) entre ácaros <i>Androlaelaps fahrenheiti</i> entre géneros de roedores de Argentina y Chile. Distancias genéticas para las regiones. Las distancias se muestran bajo la diagonal y el error estándar sobre la diagonal.	95
Tabla 20. Valores p de significancia para las prevalencias, abundancias medias e intensidades medias entre roedores hembras y machos para <i>Laelaps mazzai</i> . Fueron incluidos solamente los roedores de los que se tenían 10 o más individuos.	136
Tabla 21. Valores p de significancia para las prevalencias, abundancias medias e intensidades medias entre roedores hembras y machos para <i>Androlaelaps fahrenheiti</i> . Fueron incluidos solamente los roedores de los que se tenían 10 o más individuos.	137
Tabla 22. Valores p de significancia para las prevalencias, abundancias medias e intensidades medias entre roedores juveniles y adultos para <i>Laelaps mazzai</i> y <i>Androlaelaps fahrenheiti</i> . Fueron incluidos solamente los roedores de los que se tenían 10 o más individuos.	138
Tabla 23. Registros previos en literatura de ácaros lelápinos asociados a filotinos (subtribus Calomyina: <i>Calomys</i> ; y Phyllotina: <i>Eligmodontia</i> , <i>Graomys</i> , <i>Phyllotis</i>) en Sudamérica. AR: Argentina, BR: Brasil, BO: Bolivia, CL: Chile, VE: Venezuela, PY: Paraguay.....	143

RESUMEN

La historia evolutiva de los hospedadores influye en sus comunidades de parásitos. Cuando los hospedadores son similares o cercanos filogenéticamente, debido a la coevolución y coespeciación, las comunidades parasitarias asociadas tenderán a ser compartidas. Aunque esto puede atenuarse, debido a procesos de extinción, “missing the boat”, “host-switching” o cuando los parásitos son extremadamente generalistas. Los lelápinos constituyen un ejemplo de asociación a roedores cricétidos sigmodontinos. En muchos de sus casos, las asociaciones son muy estrechas con sus hospedadores. En Argentina, tanto los lelápinos como sus hospedadores sigmodontinos tienen una gran representación, destacando a la tribu Phyllotini, por ser una de las más diversas. Phyllotini se divide en dos subtribus: Calomyina y Phyllotina. Su diversidad, amplitud territorial e importancia zoonótica la convierten en un modelo ideal para evaluar su comunidad de lelápinos. Además, en Argentina se presentan tres regiones biogeográficas, con condiciones climáticas contrastantes, lo que permitirá evaluar si estas comunidades también responden a un componente geográfico. El objetivo principal de esta tesis fue estudiar la comunidad de ácaros Laelapinae (Mesostigmata: Laelapidae) parásitos de roedores de la tribu Phyllotini (Cricetidae: Sigmodontinae) con el fin de explorar su taxonomía y poner a prueba si estos reflejan la estructura filogenética de sus hospedadores. Para esto se estudiaron ácaros lelápinos obtenidos de filotinos de 44 localidades de Argentina, representados por los géneros *Calomys* (6 spp.), *Eligmodontia* (2 spp.), *Graomys* (2 spp.), *Loxodontomys* (1 spp.), *Phyllotis* (3 spp.) y *Tapecomys* (1 spp.). Este material se complementó con otro conseguido en préstamo de otras localidades de Argentina, Chile y Perú, representados por los géneros *Calomys* (4 spp.), *Graomys* (1 spp.), *Loxodontomys* (2 spp.) y *Phyllotis* (3 spp.). Este material complementario fue utilizado únicamente para comparaciones morfométricas y genéticas. A una submuestra de ácaros se les realizó extracción de ADN, mediante un método no destructivo, posteriormente se realizó una PCR para las regiones nucleares del espaciador transcrita interno 1 y 2 (*18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S*) y del citocromo oxidasa 1 (*COI*). Después de la extracción de ADN, se recuperó la cutícula del ácaro, la cual fue aclarada y montada para su observación mediante microscopio óptico. En este proceso, los ácaros fueron identificados, medidos y fotografiados. Se realizaron distintos análisis para morfometría lineal y geométrica, para evaluar la variabilidad de las medidas y las formas de los ácaros entre las distintas especies de hospedadores. Luego se compararon las secuencias de ADN obtenidas con secuencias de lelápinos previamente disponibles en Genbank. De los 398 filotinos analizados se obtuvieron 1584 lelápinos, el 85% correspondió *Laelaps mazzai* (Fonseca, 1939) y el 15% restante a *Androlaelaps fahrenheitzi* (Berlese, 1911). Se observó que *L. mazzai* es una especie central en Calomyina, mientras que *A. fahrenheitzi* es una especie secundaria. Por otro lado, Phyllotina estuvo exclusivamente parasitado con *A. fahrenheitzi*. Hubo mayor diversidad de ácaros en la región

Neotropical, con respecto a la región Andina. Los análisis morfométricos indican que *L. mazzai* y *A. fahrenheitzi* son ácaros polimórficos y que tienden a mostrar diferencias con respecto a sus hospedadores. Los análisis moleculares de *L. mazzai* muestran que existe alto flujo génico entre poblaciones de este ácaro, sin embargo, en *A. fahrenheitzi* la estructura filogenética muestra dos clados, cada uno asociado a las regiones biogeográficas Neotropical y Andina, mientras que en la zona Transicional Sudamericana se superponen las secuencias. Se describió por primera vez la deutoninfa de *L. mazzai*, reconocida, entre otras características, por la marcada hipertriquia en el idiosoma. Los resultados de esta tesis son congruentes con una historia coevolutiva estrecha entre *L. mazzai* y Calomyina. Por su parte, *Laelaps* mostró una historia de coevolución con los roedores Murinae y Sigmodontinae. *Androlaelaps fahrenheitzi* mostró una filogenia más asociada al ambiente abiótico; sin embargo, podría tener alguna diferenciación específica en roedores del género *Loxodontomys*. Las investigaciones de esta tesis revelan que la comunidad de ácaros lelápinos en roedores filotinos está compuesta por *A. fahrenheitzi* y *L. mazzai*. Mientras que la primera es altamente generalista, *L. mazzai* tiene un nivel de especificidad con *Calomys*. La composición de la comunidad es característica de cada subtribu de filotinos (Calomyina y Phyllotina) y se mantiene a lo largo de su distribución geográfica, con escasas excepciones. Tanto la presencia de *L. mazzai* en Calomyina, como su ausencia en Phyllotina, pueden deberse a procesos coevolutivos. *Laelaps mazzai* muestra una alta preferencia por *Calomys*, probablemente debido a una adaptación a climas áridos. Se identificaron nuevas especies hospedadoras y zonas geográficas para *L. mazzai* y *A. fahrenheitzi*, ampliando sus registros hacia el sur de Sudamérica y en Perú (en el caso de *L. mazzai*). Las variaciones morfológicas y genéticas de los lelápinos asociados a filotinos no son suficientes para proponer nuevas especies, concluyendo que *A. fahrenheitzi* y *L. mazzai* son especies polimórficas. Futuros estudios con nuevos marcadores moleculares y más muestreos resultan necesarios para completar la historia filogenética de estos ácaros en Sudamérica. Las especies de *Laelaps* muestran una divergencia profunda entre Murinae y Sigmodontinae, aspecto que sugiere implicaciones taxonómicas y nomenclatoriales relevantes.

ABSTRACT

The evolutionary history of hosts influences their parasite communities. When hosts are similar or closely related phylogenetically, due to coevolution and cospeciation, their associated parasite communities will tend to be shared. However, this can be mitigated by processes of extinction, missing the boat, host-switching, or when parasites are extremely generalist. The laelapines represent an example of association with sigmodontine cricetid rodents. In many cases, these associations are very close with their hosts. In Argentina, both laelapines and their sigmodontine hosts are well-represented, with the Phyllotini tribe being particularly diverse. Phyllotini is divided into two subtribes: Calomyina and Phyllotina. Their diversity, territorial range, and zoonotic importance make them an ideal model for evaluating their laelapine community. Additionally, Argentina has three biogeographic regions with contrasting climatic conditions, allowing for the assessment of whether these communities also respond to a geographic component. The main objective of this thesis was to study the community of Laelapinae mites (Mesostigmata: Laelapidae) parasitizing rodents of the Phyllotini tribe (Cricetidae: Sigmodontinae) in order to explore their taxonomy and test whether they reflect the phylogenetic structure of their hosts. For this purpose, laelapine mites obtained from phyllotine rodents from 44 localities in Argentina were studied, represented by the genera *Calomys* (6 spp.), *Eligmodontia* (2 spp.), *Graomys* (2 spp.), *Loxodontomys* (1 spp.), *Phyllotis* (3 spp.), and *Tapecomys* (1 spp.). This material was supplemented with additional specimens borrowed from other localities in Argentina, Chile, and Peru, represented by the genera *Calomys* (4 spp.), *Graomys* (1 spp.), *Loxodontomys* (2 spp.), and *Phyllotis* (3 spp.). This supplementary material was used only for morphometric and genetic comparisons. A subsample of mites underwent DNA extraction using a non-destructive method, followed by PCR for the nuclear regions of the internal transcribed spacer 1 and 2 (*18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S*) and cytochrome oxidase 1 (*COI*). After DNA extraction, the mite cuticle was recovered, cleared, and mounted for observation using an optical microscope. During this process, the mites were identified, measured, and photographed. Various analyses were conducted for linear and geometric morphometry to evaluate the variability in measurements and shapes of the mites among different host species. The obtained DNA sequences were compared with previously available laelapine sequences in Genbank. From the 398 analyzed phyllotines, 1584 laelapines were obtained, with 85% corresponding to *Laelaps mazzai* (Fonseca, 1939) and the remaining 15% to *Androlaelaps fahrenheitzi* (Berlese, 1911). It was observed that *L. mazzai* is a central species in Calomyina, while *A. fahrenheitzi* is a secondary species. On the other hand, Phyllotina was exclusively parasitized by *A. fahrenheitzi*. There was greater diversity of mites in the Neotropical region compared to the Andean region. Morphometric analyses indicate that *L. mazzai* and *A. fahrenheitzi* are polymorphic mites and tend to show differences concerning their

hosts. Molecular analyses of *L. mazzai* show high gene flow among populations of this mite; however, in *A. fahrenheitzi*, the phylogenetic structure shows two clades, each associated with the Neotropical and Andean biogeographic regions, while in the South American Transitional zone, the sequences overlap. The deutonymph of *L. mazzai* was described for the first time, characterized, among other features, by marked hypertrichosis on the idiosoma. The results of this thesis are consistent with a close coevolutionary history between *L. mazzai* and Calomyina. On the other hand, *Laelaps* showed a history of coevolution with Murinae and Sigmodontinae rodents. *Androlaelaps fahrenheitzi* showed a phylogeny more associated with the abiotic environment; however, it might have some specific differentiation in rodents of the genus *Loxodontomys*. The investigations of this thesis reveal that the laelapine mite community in phyllotine rodents is composed of *A. fahrenheitzi* and *L. mazzai*. While the former is highly generalist, *L. mazzai* has a level of specificity with *Calomys*. The community composition is characteristic of each subtribe of phyllotines (Calomyina and Phyllotina) and is maintained throughout their geographical distribution, with few exceptions. The presence of *L. mazzai* in Calomyina and its absence in Phyllotina may be due to coevolutionary processes. *Laelaps mazzai* shows a high preference for *Calomys*, probably due to adaptation to arid climates. New host species and geographic areas for *L. mazzai* and *A. fahrenheitzi* were identified, expanding their records towards southern South America and in Peru (in the case of *L. mazzai*). The morphological and genetic variations of the laelapines associated with phyllotines are not sufficient to propose new species, concluding that *A. fahrenheitzi* and *L. mazzai* are polymorphic species. Future studies with new molecular markers and more sampling are necessary to complete the phylogenetic history of these mites in South America. *Laelaps* species show deep divergence between Murinae and Sigmodontinae, suggesting relevant taxonomic and nomenclatural implications.

ABREVIATURAS Y ACRÓNIMOS EMPLEADOS EN ESTA TESIS

A: región Andina	<i>J5-J5</i> : distancia entre la inserción de las setas <i>J5</i>
ADN: Ácido desoxirribonucleico	<i>J5</i>
AM: abundancia media	<i>j5-z5</i> : distancia entre la inserción de las setas <i>j5</i> y <i>z5</i>
CEPAVE: Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores	<i>j6-j6</i> : distancia entre la inserción de las setas <i>j6</i>
<i>COI</i> : Citocromo oxidasa I	<i>J5L</i> : longitud de la seta <i>J5</i>
CVA: análisis de variables canónicas	<i>Jv2-Jv2</i> : distancia entre las setas <i>Jv2</i>
D: Índice de dominancia de Berger Parker	km: kilómetros
DA: análisis discriminante	<i>LAS</i> : máxima longitud de la placa anal
E: este	<i>LDS</i> : longitud de la placa dorsal
FCAYF: Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales	<i>LdscI</i> : longitud de la seta distal de la coxa I
<i>gen</i> : longitud de la seta genital	<i>LGsGen</i> : distancia desde el punto medio entre las setas genitales hasta el margen posterior de la placa genitoventral
<i>gen-gen</i> : distancia entre las setas genitales	<i>Lhyp3</i> : longitud de la seta hipostomal interna 3
H: ácaros hembra	<i>lj1</i> : longitud de la setae <i>jl</i>
H': Índice de diversidad de Shannon-Weaver	<i>lj6</i> : longitud de la seta <i>j6</i>
IM: intensidad media	<i>LJv2</i> : longitud de la seta <i>Jv2</i>
<i>J1-J1</i> : distancia entre la inserción de las setas <i>J1</i>	<i>Lpan</i> : longitud de la seta paranal
<i>J2-J2</i> : distancia entre la inserción de las setas <i>J2</i>	<i>Lpon</i> : longitud de la seta postanal
<i>J3-J3</i> : distancia entre la inserción de las setas <i>J3</i>	<i>LpscI</i> : longitud de la seta proximal de la coxa I
<i>j3-j3</i> : distancia entre la inserción de las setas <i>j3</i>	<i>LpscII</i> : longitud de la seta posterior de la coxa II
<i>J4-J4</i> : distancia entre la inserción de las setas <i>J4</i>	<i>LpscIII</i> : longitud de la seta posterior de la coxa III

LS4: longitud de la seta metaesternal 4

lz5: longitud de la seta *z5*

M: ácaros macho

min: minutos

Ma: Millones de años

N: región Neotropical

n: número de individuos

NE: noreste

NW: noroeste

P: prevalencia

PCA: análisis de componentes principales

PCR: Reacción en cadena de la Polimerasa.

s: segundos

st1-st1: distancia entre las inserciones de las setas esternales 1

st2-st2: distancia entre las inserciones de las setas esternales 2

st3-st3: distancia entre las inserciones de las setas esternales 3

st4-st4: distancia entre las inserciones de las setas metaesternales 4

SW: suroeste

s/d: sin datos

TS: zona de Transición Sudamericana

UNLP: Universidad Nacional de La Plata

WAS: máximo ancho de la placa anal

WDS: ancho máximo de la placa dorsal

WSS: ancho de la placa esternal al nivel de la seta esternal 2

Z5-Z5: distancia entre la inserción de las setas *Z5*

z5-z5: distancia entre la inserción de las setas *z5*

Z5L: longitud de la seta *Z5*

18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S: porción del ADN de la subunidad ribosomal *18S*, espaciador transcritto interno 1, subunidad ribosomal *5,8S*, espaciador transcritto interno 2 y subunidad ribosomal *28S*

°C: grados Celsius

#: referencia a los números de las localidades

µl: microlitros

1. Introducción

1. INTRODUCCIÓN

El sistema parásito-hospedador es extremadamente común en la naturaleza. De hecho, la mayoría de los hospedadores silvestres cuentan con, al menos, una especie de parásito asociada y, en gran parte de los casos, más de una (Poulin, 2007). La diversidad de parásitos aún se encuentra subestimada, debido a que en muchos casos los estudios son escasos, no se conocen bien los límites de las especies parásitas o no se han realizado identificaciones apropiadas (Morand et al., 2006; Poulin, 2007). En este sentido, el estudio de las especies que componen a las comunidades de parásitos es relevante para conocer la diversidad en el ecosistema y sus interacciones.

Las especies de parásitos pueden interactuar entre ellas por competencia de espacio y alimento, debido a que el hospedador ofrece recursos limitados (e.g. aspectos fisiológicos, características morfológicas de los hospedadores; Poulin, 2007). Estos recursos pueden ser variables, dependiendo de la historia evolutiva y características biológicas propias de los hospedadores y, al mismo tiempo, la capacidad de adaptación de los parásitos a estos distintos recursos (Morand & Krasnov, 2010). Es así como en distintas categorías taxonómicas de hospedadores (e.g. especies, géneros, tribus, familias), la comunidad de parásitos puede ser diferente. En este sentido, Bush et al. (2001) asignaron diferentes nombres a los términos jerárquicos de categorización de las comunidades de parásitos: cuando se asocia a un individuo hospedador (infracomunidad) o a una comunidad de hospedadores (comunidad componente). También mencionaron que los estudios, por lo general, se realizan en algún tipo de subset de la comunidad componente (e.g. un grupo de especies hospedadoras que comparten características o gremio; Bush et al., 2001). La composición de cualquiera de estas comunidades parasitarias se establece en función del número y la identidad específica de las poblaciones que la componen (i.e., cuántas y cuáles especies de parásitos están presentes; Bush et al., 1997; Patterson & Gray, 1997; Pedersen & Fenton, 2006; Poulin, 2007).

La composición de la comunidad parasitaria puede estar determinada por tres factores: dispersión, selección ecológica y deriva. Estos factores pueden ocurrir simultáneamente o de manera aislada, proceso conocido como dinámica del ecosistema. La dispersión es el proceso por el que los parásitos colonizan un potencial hospedador (Poulin, 2007). La capacidad de dispersión de cada parásito es distinta entre los diferentes grupos taxonómicos y depende de su estado de desarrollo, sexo, entre otros factores. Por lo tanto, no todos tendrán la misma capacidad para colonizar nuevos hospedadores (Poulin, 2007). El segundo factor, la selección ecológica, ocurre después de la dispersión a nuevos hospedadores y/o ambientes. En este proceso de selección las condiciones abióticas y bióticas filtran qué parásitos pueden establecerse en un nuevo hospedador y/o ambiente (Moss et al., 2020). Esto dependerá de los requerimientos de cada especie de parásito y las

características de cada especie de hospedador (Poulin, 2007). En tercer lugar, la deriva puede provocar cambios en la composición de la comunidad de parásitos, debido a procesos estocásticos (e.g. geológicos, climáticos). En el proceso de deriva, ciertas especies de la comunidad pueden ser eliminadas de manera azarosa, lo que provocará que algunas especies estén menos representadas en las siguientes generaciones y, llegado el caso, puedan extinguirse localmente (Chase & Myers, 2011). Este último factor influye de mayor manera en comunidades pequeñas (Poulin, 2007).

La ocurrencia de la dispersión, selección y deriva se traduce en que en una determinada población hospedadora algunas especies parásitas estarán mayormente representadas con altas cargas parasitarias y prevalencias (i.e., especies centrales), mientras que otras tendrán menor intensidad media y prevalencia (i.e., especies satélites; Bush et al., 2001). Considerando que las especies no siempre pueden ser tipificadas como centrales o satélites, existe otra categoría denominada especies secundarias, que se aplica cuando las intensidades medias son bajas y las prevalencias no son particularmente altas (Bush & Holmes, 1986).

La historia filogenética de los hospedadores es relevante para la selección ecológica de los parásitos (Poulin, 2007). Se ha planteado que la composición de la comunidad de parásitos generalmente es similar cuando los hospedadores son filogenéticamente cercanos, como consecuencia de la herencia compartida (Patterson & Gray, 1997). Esto sucede como resultado del proceso coevolutivo y potencial coespeciación entre parásitos y hospedadores (Hugot, 2007). Usualmente, entre hospedadores y parásitos con altos niveles de especificidad, pueden ocurrir eventos de coespeciación. Es decir, que cuando sucede la especiación en los hospedadores, sucederá en sus respectivos parásitos (Page, 1994). De este modo, se generan filogenias congruentes y faunas parasitarias que comparten ancestros en común; por lo tanto, pueden ser más similares entre sí, que con otras filogenéticamente más lejanas (Hugot, 2007). Sin embargo, no siempre ocurren estas congruencias. Por ejemplo, algunos parásitos pueden estar ausentes en algunos hospedadores, debido a eventos de extinción o host-switching (Morand & Krasnov, 2010; Page, 1994). El primer caso, ocurre cuando los parásitos no logran adaptarse a las nuevas características del hospedador, después de que estos han especiados; como resultado, los parásitos no logran establecerse. En el segundo caso, el host-switching ocurre cuando un parásito coloniza a otro hospedador filogenéticamente distante de los que sus especies cercanas parasitan (Page, 1994). Esto puede ocurrir si los hospedadores comparten hábitats y características biológicas con otros hospedadores no relacionados (e.g. por evolución convergente; Morand & Krasnov, 2010; Poulin, 2007). Otro tipo de incongruencia en la filogenia entre hospedador y parásito puede ocurrir cuando los parásitos tienen comportamientos extremadamente generalistas. De este modo, una misma especie de parásito puede ser compartida

entre varios hospedadores (Morand & Krasnov, 2010; Patterson & Gray, 1997). Esto sucede si los hospedadores tienen suficiente cercanía filogenética y sus comportamientos permiten el flujo génico entre parásitos. Pero, además, es necesario que el parásito tenga alta capacidad de adaptación (Morand & Krasnov, 2010).

1.1. Los ácaros de la subfamilia Laelapinae (Mesostigmata, Laelapidae) en roedores sigmodontinos (Cricetidae) de la Argentina como modelo de estudio

Un importante orden, que incluye especies parásitas y comunidades relativamente poco estudiadas, es Mesostigmata. Esta es una de las categorías más amplias de ácaros dentro del superorden Parasitiformes, con más de 11400 especies (Beaulieu et al., 2011). Dentro de los Mesostigmata, la superfamilia Dermanyssoidea destaca por su diversidad, tanto morfológica como ecológica, que abarca desde especies de vida libre a otras parásitas, pudiendo estar asociadas tanto a invertebrados como a vertebrados (Krantz & Walter, 2009). El modo de vida parásito ha sido altamente exitoso en esta superfamilia; tanto es así, que 16 de las 17 familias de Dermanyssoidea que existen a nivel mundial incluyen ácaros parásitos (Radovsky, 1969, 1985; Walter & Proctor, 2013; Lareschi, 2023). Una de las familias más representativas de los Dermanyssoidea es Laelapidae, que sobresale por su diversidad morfológica, de comportamientos y por su distribución mundial (Lindquist et al., 2009). Laelapidae (ácaros conocidos comúnmente como lelápidos) se compone de más de 1300 especies, distribuidas en 90 géneros (Beaulieu et al., 2011). Existen cinco subfamilias representativas de Laelapidae. En Argentina se ha registrado solamente Acanthochelinae y Laelapinae (de aquí en más, lelápinos).

La diversidad de Acanthochelinae en Argentina está restringida a dos especies: *Acanthochela chilensis* Ewing, 1933 y *Lukoschus maresi* (Radovsky & Gettinger, 1999). En franco contraste, los lelápinos ascienden al menos a 30, en su mayoría asociadas a los roedores de la subfamilia Sigmodontinae (Cricetidae) (de aquí en más, sigmodontinos; Lareschi, 2023). Los sigmodontinos están principalmente asociados a Sudamérica, aunque algunas especies pueden encontrarse también en Centroamérica y Norteamérica (Pardiñas et al., 2017). En Argentina se cuenta con una importante diversidad de estos roedores (Teta & Jayat, 2021; Teta et al., 2018). En 1.3 se brindará a estos roedores más detalle.

Lo expuesto sugiere que los lelápinos asociados a sigmodontinos son un buen modelo de estudio. Aunque sus comunidades asociadas a orizominos (Oryzomyini) y a akodontinos (Akodontini) son relativamente bien conocidas (Lareschi, 2011, 2020; Lareschi & Galliari, 2014;

Savchenko et al., 2021; Savchenko & Lareschi, 2019, 2022). Para otras tribus, como Phylloini (de aquí en más, filotinos), los conocimientos se limitan a unas pocas citas, siendo este un campo de estudio abierto. En este sentido, el conocimiento de las comunidades de lelápinos asociadas a los filotinos es relevante, considerando la gran representatividad de estos roedores en la Argentina (ver en ítem 1.3). Por otro lado, Argentina también es considerada un área de estudio significativo para explorar las composiciones de las comunidades parásitas en una escala geográfica. El país presenta una biota particular, característica de la conjunción de tres grandes regiones biogeográficas: Neotropical (N), Andina (A) y la Zona de Transición Sudamericana (TS) (Arana, 2021; Morrone, 2004, 2006; Morrone et al., 2022). Además, hacia el occidente, Argentina cuenta con la Cordillera de los Andes, un accidente geográfico que puede ser relevante al momento de estudiar la composición de comunidades. Estas características geoclimáticas pueden significar una limitante para la distribución de los organismos, interesante de explorar en su potencial impacto sobre los lelápinos.

1.2. Laelapinae asociados a roedores

El estudio de lelápinos en roedores de Sudamérica fue iniciado hace casi 90 años por Fonseca (1936a, 1936b, 1936c, 1958). Aunque se han realizado importantes avances, muchos aspectos persisten inexplorados. Por ejemplo, en un inicio los estudios no incorporaban una identificación taxonómica precisa de los roedores, aspecto que trajo consigo ulteriores dificultades para estudiar la especificidad hospedatoria de estos ácaros. En la Argentina, los estudios se iniciaron con listados de especies y hospedadores a nivel local o provincial (Mauri, 1965a, 1965b, 1966, 1967). Estos trabajos fueron clave para tener un conocimiento relativo sobre la diversidad de lelápinos en Sudamérica y la asociación con sus hospedadores. Sin embargo, muchas de las especies de lelápinos registradas como generalistas en esas contribuciones, posteriormente fueron propuestas como complejos de especies crípticas, que, en algunos casos, fueron descritas como nuevas especies específicas de sus hospedadores (e.g. Gettinger, 1992a; Lareschi & Galliari, 2014; Martins-Hatano et al., 2012). Esto produjo cambios importantes en el conocimiento de la diversidad y la asociación parásito-hospedador de los lelápinos. Por ejemplo, del complejo de especies *Androlaelaps rotundus* (Fonseca, 1935) se distinguieron, gracias a la incorporación de nuevas metodologías que permitieron identificar características diagnósticas novedosas, siete especies asociadas a roedores sigmodontinos de Argentina y Perú (e.g. Gettinger & Lareschi, 2009; Lareschi, 2010, 2011, 2020; Lareschi & Galliari, 2014). En el caso de *Laelaps manguinhos* Fonseca, 1936, originalmente se había considerado como un ácaro generalista con variaciones morfométricas (Furman, 1972; Gettinger et al., 2011). Sin

embargo, después de análisis integrativos, se describieron tres nuevas especies para la Argentina (Savchenko & Lareschi, 2022).

Por otro lado, no siempre existe evidencia suficiente para deconstruir estos grupos en nuevas especies. Tal es el caso de *Androlaelaps fahrenheitzi* (Berlese, 1911) que ha sido citado como un complejo de ácaros cosmopolita, asociado a una amplia diversidad de hospedadores (Furman, 1972; Strandtmann & Wharton, 1958; Till, 1963). Para este lelápino, aunque se han observado variaciones morfológicas, estas no han sido de una magnitud tal como para proponer nuevas especies debido a sus solapamientos y falta de características diagnósticas. En este contexto se ha optado por seguir refiriéndose a *A. fahrenheitzi* como un complejo (e.g. Silva-de la Fuente et al., 2020; Till, 1963).

La biología de *A. fahrenheitzi* resulta relevante desde el punto de vista evolutivo, debido a que es considerada como un estado intermedio entre el parasitismo y la vida libre (Radovsky, 1985). Evidentemente, es un ácaro que tiene un alto nivel de adaptación a los roedores y sus nidos; sin embargo, el grado de dependencia del hospedador no es absoluto. Se ha llegado a esta conclusión debido a que los hábitos alimenticios de *A. fahrenheitzi* incluyen: penetrar activamente la piel de los hospedadores y alimentarse de la linfa o sangre, alimentarse de heridas preexistentes en los roedores, depredar activamente otros pequeños artrópodos, e incluso alimentarse de heces de artrópodos o roedores (Radovsky, 1985). Esto provee a *A. fahrenheitzi* la capacidad de desarrollarse independientemente de los roedores, alimentándose de otros microartrópodos y utilizando a los roedores solamente cuando estos están disponibles. Para esta especie y para otros lelápinos, los hábitos generalistas con comportamientos no exclusivamente parásitos podrían favorecer el flujo génico, limitando la especiación (Morand et al., 2006).

En Sudamérica los estudios realizados en lelápinos de sigmodontinos se han concentrado principalmente en Argentina y Brasil. Estos trabajos han abordado diversos aspectos asociados a la sistemática, filogenia y ecología (e.g. Gettinger & Lareschi, 2009; Lareschi, 2020, 2023; Lareschi & Galliari, 2014; Lareschi & Gettinger, 2009; Lareschi et al., 2003, 2007; Martins-Hatano et al., 2002; Savchenko & Lareschi, 2022; Savchenko et al., 2021; Sponchiado et al. 2015). Estas investigaciones se han enfocado en las hembras de estos ácaros, debido a que son más frecuentes en el tegumento de los hospedadores. Los machos y estado inmaduros, menos abundantes, probablemente se encuentran en el ambiente (e.g. nidos o madrigueras), al menos para algunas especies (Radovsky, 1969, 1985, 1994). Consecuentemente, gran parte de las descripciones sistemáticas de lelápinos han sido realizadas sobre hembras, con escasas descripciones de los machos y, en mucha menor medida, de las larvas, protoninfas y/o deutoninfas (e.g. Espinoza-Carniglia & Lareschi, 2023; Furman, 1972; Gettinger, 1992b; Till, 1963). Por ejemplo, para 34 especies de *Laelaps* Koch, 1836 reportadas en

roedores de Sudamérica, únicamente 10 incluyen descripciones de machos y solo en 4, descripciones de deutoninfas y/o protoninfas (ver en: Fonseca, 1939, 1958, 1959; Furman, 1972a, 1972b; Furman & Tipton, 1961; Gettinger, 1992a; Hirst, 1913; Lareschi et al., 2019; Montasser, 2006; Savchenko & Lareschi, 2019, 2022; Wenzel & Tipton, 1966). Se ha avanzado sustancialmente en el conocimiento de los lelápinos, aunque aún subsisten muchos temas que necesitan estudio, entre otros aspectos, ciclos de vida, nivel de especificidad, composición de sus comunidades, variaciones morfológicas y/o genéticas, etc. (Dowling, 2006; Dowling & Oconnor, 2010; Radovsky, 1969, 1985; Strandtmann & Wharton, 1958).

1.3. Hospedadores la tribu Phyllotini

En Argentina, los roedores Muroidea están representados por dos familias: Cricetidae y Muridae. Mientras que esta última fue introducida por acción antrópica, Cricetidae es nativa. Dentro de Cricetidae, existe una alta diversidad de especies con distintas preferencias de hábitats. Aunque para gran parte de las especies de Cricetidae se les conoce por ser escansoriales (capaces de trepar superficies o con adaptaciones para ello), algunas especies son directamente especies terrestres, debido a que utilizan mayormente la superficie del suelo para sus desplazamientos (e.g. *Akodon* Meyen, 1833 y *Calomys* Waterhouse, 1837). Por otro lado, también pueden existir especies semiacuáticas, debido a que se encuentran asociados a cuerpos de agua y son particularmente buenos nadadores (e.g. *Holochilus* Brandt, 1835, *Nectomys* Peters, 1861, *Scapteromys* Waterhouse, 1837). De las cinco subfamilias vivientes reconocidas para Cricetidae a nivel mundial, solo Sigmodontinae está presente en Argentina como nativa (Patton et al., 2015, Teta et al., 2021). Oryzomyini, es la tribu más diversa de sigmodontinos, con 32 géneros y 141 spp., le sigue Akodontini, con 15 géneros y 81 spp. y, en tercer lugar, Phyllotini, 11 géneros y 56 spp. (Mammal Diversity Database, 2024). Las dos primeras tribus han tenido una estrecha asociación con ácaros lelápinos (e.g. Lareschi & Mauri, 1998; Lareschi et al., 2019; Lareschi, 2020; Savchenko & Lareschi, 2022). En el caso de los Phyllotini, el conocimiento disponible se limita a algunas citas. Esta tribu presenta una historia taxonómica y filogenia particulares, aspectos que permitirán evaluar si existe congruencia con la composición de la comunidad de ácaros lelápinos asociados a los diferentes taxones.

Los filotinos han estado sometidos a constantes cambios en su contenido, cuya relativa estabilidad se alcanzó con la incorporación de marcadores genéticos (Pardiñas et al., 2017; Salazar-Bravo et al., 2013, 2015a; Steppan & Schenk, 2017). Se ha propuesto que la tribu se puede dividir en

dos subtribus (Steppan, 1995¹). Por un lado la subtribu Calomyina, que está integrada por *Calomys* Waterhouse, 1837 (con 19 spp.) y, por otro lado, la subtribu Phyllotina, compuesta por 46 especies distribuidas entre los géneros, a saber: *Andalgalomys* Williams & Mares, 1978 (2 spp.), *Auliscomys* Osgood, 1915 (3 spp.), *Eligmodontia* Cuvier, 1837 (7 spp.), *Galenomys* Thomas, 1916 (1 spp.), *Graomys* Thomas, 1916 (4 spp.), *Loxodontomys* Osgood, 1947 (2 spp.), *Phyllotis* Waterhouse, 1837 (24 spp.), *Salinomys* Braun & Mares, 1995 (1 spp.) y *Tapecomys* Anderson & Yates, 2000 (2 spp.) (Mammal Diversity Database, 2024; Salazar-Bravo, 2015b; Pardiñas et al., 2017). *Calassomys apicalis* Pardiñas et al., 2014, única especie conocida para el género, sería especie hermana de todos los filotinos (Pardiñas et al., 2014) o, en reconstrucciones más recientes e integrales, parte de Calomyina (C. Cañon, datos no publicados). Esta especie se conoce únicamente para sitios rocosos en mesetas y cimas de montañas del Parque Nacional Sempre Vivas, Minas Gerais, Brasil (Pardiñas et al., 2014). En forma recurrente, *Delomys* es recuperado como hermano de todos los filotinos (e.g. Pardiñas et al., 2021, 2022; Schenk & Steppan, 2018). Este último género tiene tres especies distribuidas principalmente en el Sur y Sureste del Bosque Atlántico en Brasil, aunque puede llegar a algunos sitios montañosos del Noreste argentino (Pardiñas et al., 2017). Esta tesis se enfocará en los lelápinos de filotinos que tienen mayor distribución en Argentina, tomando como modelo a *Calomys*, *Eligmodontia*, *Graomys*, *Loxodontomys* y *Phyllotis*. Sin embargo, a continuación se detallan algunas características de filotinos, cuyas distribuciones ocupan en mayor o menor grado el territorio argentino.

Calomys es un género emblemático de la tribu Phyllotini, tanto por su diversidad (es el segundo género con más especies de Phyllotini), como por su amplia distribución en Sudamérica, que alcanza desde islas caribeñas en Venezuela hasta el extremo patagónico en Argentina (Pardiñas et al., 2017; Salazar-Bravo, 2015a). De las 19 especies reconocidas, ocho están presentes en el territorio argentino: *Calomys callidus* (Thomas, 1916), *Calomys callosus* (Rengger, 1830), *Calomys fecundus* (Thomas, 1926), *Calomys laucha* (Fischer, 1814), *Calomys lepidus* (Thomas, 1884), *Calomys musculus* (Thomas, 1913), *Calomys tener* (Winge, 1887) y *Calomys venustus* (Thomas, 1894) (Mammal Diversity Database, 2024). Estas especies se distribuyen principalmente asociadas a vegetación abierta y biomas secos y templados en un amplio rango geográfico de Sudamérica (Pardiñas et al., 2017). Para *Calomys* se han distinguido dos clados, que muestran correspondencia con la distribución altitudinal y el número de cromosomas. Un clado incluye especies típicamente de altura (*C. musculus*, *C. lepidus* y *C. sorella*) y otro, especies de tierras bajas (*C. callidus*, *C. callosus*,

¹ En rigor de verdad, Steppan (1995) también propuso una tercera subtribu para Phyllotini, que es Reithodontina. Estudios posteriores han demostrado que los géneros integrantes de la misma, corresponden a otras tribus de Sigmodontinae.

C. expulsus, *C. fecundus*, *C. laucha*, *C. tener* y *C. venustus*). Se ha postulado que estos clados habrían experimentado aislamiento y diferenciación en el número de cromosomas durante los eventos de transgresiones y regresiones marinas. Por un lado, el clado de altura habría quedado aislado en las zonas altas de la Cordillera de los Andes, experimentando reducción en el número de cromosomas (36–64). El otro grupo de tierras bajas habría invadido los biomas desprovistos de bosques y las franjas de bosques del Este de Sudamérica. Este último grupo sufrió una diferenciación más extrema, resultando en especies con alto número de cromosomas (66–77), amplias distribuciones y tamaños corporales que varían desde pequeños (10 a 25 gramos; *C. hummelincki*, *C. laucha*, *C. tener*) a medianos (30 a 50 gramos; *C. callidus*, *C. callosus*, *C. expulsus*, *C. fecundus* y *C. venustus*) (Bonvicino et al., 2010; González-Ittig et al., 2002, 2022; González-Ittig & Gardenal, 2004; Haag et al., 2007; Pardiñas et al., 2017).

El género *Andalgalomys* William & Mares, 1978 está compuesto por 2 especies, *A. pearsoni* (Myers, 1977) y *A. olrogi* Williams & Mares, 1978. En Argentina su distribución abarca sitios áridos o semiáridos, con matorrales espinosos. El género *Auliscomys* Osgood, 1915, incluye 3 especies mayormente distribuidas en Bolivia y Perú, sin embargo, *A. sublimis* Thomas, 1900, puede alcanzar zonas del altiplano del noroeste argentino, utilizando hábitat con abundante vegetación y bofedales. El género *Eligmodontia* Cuvier, 1837 está representado en Argentina con 5 especies, de las cuales *E. morgani* (Allen, 1901) y *E. typus* (Cuvier, 1837) son las de mayores geonemias. Este género muestra especializaciones anatómicas, fisiológicas y de comportamiento que les permiten explotar con éxito los ambientes xéricos (Lanzzone et al., 2015; Mares, 1977). *Graomys* Thomas, 1916, está compuesto por 4 especies, con *G. chacoensis* (Allen, 1901) y *G. griseoflavus* (Waterhouse, 1837) ampliamente distribuidas en Argentina. Este género habita zonas áridas, semiáridas y, ocasionalmente, bosques transicionales. Externamente, las especies de *Graomys* son muy similares entre sí, con orejas grandes y pelaje laxo y denso (Braun & Patton, 2015). *Loxodontomys* Osgood, 1947 está compuesto por 2 especies, de las cuales *L. micropus* Waterhouse, 1947 presenta una amplia distribución en la parte austral de Argentina y Chile, mientras que *L. pikumche* Sportono et al. 1998 está restringida a sectores andinos de la región central de Chile y, marginalmente, Argentina. *L. micropus* habita en una amplia variedad de hábitats, aunque con preferencia por los arbustales asociados a bosques andino-patagónicos (Teta et al., 2015). El género *Phyllotis* Waterhouse, 1837, es el de mayor diversidad para la tribu (24 spp.), con 11 de ellas presentes en Argentina: *P. alisosiensis* Ferro et al., 2010, *P. anitae* Jayat, 2007, *P. bonariensis* Crespo, 1964, *P. camiari* Teta et al., 2022, *P. caprinus* Pearson, 1958, *P. nogalaris* Thomas, 1921, *P. pehuenche* Jayat et al., 2022, *P. rupestris* (Gervais, 1841), *P. tucumanus* Thomas, 1912, *P. vaccarum* Thomas, 1912 y *P. xanthopygus* Waterhouse, 1837. Las especies de *Phyllotis* muestran preferencia por la habitación de exposiciones rocosas en ambientes mayormente

áridos y semiáridos. La única especie del género *Salinomys* Braun & Mares, 1995 es *S. delicatus* Braun & Mares, 1995. Esta se encuentra distribuida en el Centro Oeste de Argentina, ocupando hábitats xéricos, en parches asociados a salares del desierto del Monte. El género *Tapecomys* Anderson & Yates, 2000, incluye a *T. wolffsohni* Thomas, 1902 y *T. primus* Anderson & Yates, 2000. De estas dos, la última especie tiene distribución en la provincia de Jujuy en zona Noroeste de Argentina, utilizando bosques bajos de Yungas (Jayat et al., 2022; Mammal Diversity Database, 2024; Ojeda et al., 2020; Pardiñas et al. 2017; Steppan & Ramírez, 2015; Teta et al., 2021).

1.4. Sistemática y filogenia de los Laelapinae

La sistemática y filogenia de lelápinos asociados a roedores representa un campo de estudio crucial en la comprensión de la ecología, evolución y distribución de estos artrópodos. Para estudiar los patrones ecológicos y evolutivos es necesario tener bien identificadas a las especies y entender sus relaciones de parentesco (Morand et al., 2006; Morand & Krasnov, 2010). Los lelápinos han sido objeto de atención debido a su distribución mundial, elevada diversidad de especies y compleja historia evolutiva (Dowling, 2006). Sin duda, la elucidación de las relaciones filogenéticas de lelápinos no solo proporciona conocimiento sobre la historia evolutiva de estos parásitos, sino que también puede arrojar luz sobre la coevolución entre los ácaros y sus roedores hospedadores y las relaciones ecológicas entre estos últimos.

La historia filogenética de los lelápinos aún requiere revisión. Esta subfamilia ha sido sugerida como polifilética, en la cual, el parasitismo ha evolucionado de manera independiente en al menos tres ocasiones (Dowling & Oconnor, 2010). Por un lado, géneros como *Andreacarus* Radford, 1953 y *Liponysella* Hirst, 1925 han quedado restringidos a roedores nesómidos (Rodentia: Nesomyidae), tenrecs (Afrotheria: Tenrecidae) y lemuroideos (Primates: Lemuroidea), exclusivamente en el continente africano y con una posición irresuelta en la subfamilia Laelapinae (Dowling & Oconnor, 2010). En cambio, otros géneros como *Hymenolaelaps* Furman, 1972 (Laelapinae) y *Neolaelaps* Hirst, 1926 (Laelapinae), han evolucionado de manera independiente, como parásitos de marsupiales cenolestidos (Paucituberculata: Caenolaestidae) en Venezuela y murciélagos pteropódidos (Chiroptera: Pteropodidae) en Australia, respectivamente (Furman, 1972a; Radovsky, 1967; Strandtmann & Garrett, 1967). Por otro lado, el resto de los lelápinos forman un clado que incluye a los géneros *Androlaelaps* (Berlese, 1903) y *Laelaps* Koch, 1836, subdivididos entre los continentes africano y sudamericano; y *Gigantolaelaps* Fonseca, 1939 y *Mysolaelaps* Fonseca, 1935, exclusivamente en Sudamérica (Dowling & OConnor, 2010). Esta gran subdivisión

de los géneros *Androlaelaps* y *Laelaps* aún necesita revisión. Para ambos se ha planteado que habrían tenido su origen en el Viejo Mundo (en continentes como África, Asia y Europa) asociados a roedores murinos (Murinae) y, posteriormente habrían colonizado el Nuevo Mundo (América) y sus respectivos hospedadores sigmodontinos. Sin embargo, la reconstrucción filogenética (con genes *I8S*, *28S*) presenta varias politomías y carece de información específica sobre los hospedadores y ácaros (Dowling & OConnor, 2010). Savchenko y Lareschi (2019, 2022) analizan información morfológica y molecular de *Laelaps* en roedores Oryzomyini (Cricetidae: Sigmodontinae), con genes nucleares (*I8S-ITS1-5.8S-ITS2-28S*) y mitocondriales (*COI*). En estos estudios se corroboró la dicotomía de *Laelaps* del Viejo y Nuevo Mundo, originalmente propuesta por Dowling y Oconnor (2010) y, además, se observó una influencia del hábitat asociado a los roedores en la filogenia de los lelápinos. Es decir, hospedadores que compartían hábitats similares compartían ácaros más cercanos filogenéticamente (Dowling & Oconnor, 2010; Savchenko & Lareschi, 2019, 2022). Sin embargo, aún se desconoce si la subdivisión de lelápinos de Murinae (Viejo Mundo) y Sigmodontinae (Nuevo Mundo) se debe a la asociación con sus hospedadores o a la influencia geográfica.

Más recientemente, Yang et al. (2023) estimaron el lugar y tiempo de divergencia de ácaros lelápidos (incluyendo a lelápinos) con el gen *COI* en África, Asia, Europa, Norteamérica y Oceanía, sin incluir a los de Sudamérica. En ese trabajo se propuso que Laelapidae se habría originado en Asia durante el Jurásico medio (hace aproximadamente 156 Ma) y habría diversificado y dispersado durante el período cálido del Cretácico tardío hasta el Neógeno tardío (0,01 – 98,9 Ma). Además, se propuso que *Laelaps* también se habría originado en Asia hace 52 Ma y se habría diversificado en Europa hace aproximadamente 37 Ma. Posteriormente, en el Mioceno temprano (16,4 – 23,8 Ma), después de la colisión entre Arabia y Eurasia que cerró las rutas marítimas que conectaban el océano Atlántico con el Índico, *Laelaps* habría radiado en Asia. Aunque la reconstrucción filogenética realizada por Yang et al. (2023), proporciona conocimientos relevantes para el estudio de los lelápinos en Oriente, no se propone un tiempo estimado de su dispersión hacia el occidente y su colonización de los roedores sigmodontinos.

En Sudamérica, los estudios de lelápinos asociados a filotinos se han centrado mayormente en Argentina y Brasil, con algunos registros en Bolivia, Chile, Venezuela y Paraguay (Fonseca, 1959; Furman, 1972a; Whitaker & Abrell, 1987). Dentro de los filotinos se han reportado ácaros de los géneros *Androlaelaps*, *Gigantolaelaps*, *Laelaps* y *Mysolaelaps*. Los registros de *Androlaelaps* y *Laelaps* han sido más frecuentes que los de los otros dos géneros, y han sido solo en filotinos de la provincia de Buenos Aires (Castro et al., 1987; Mauri 1965b, 1967). Estos casos podrían tratarse de

asociaciones accidentales, dado que estos lelápinos se asocian preferentemente a roedores Oryzomyini (Savchenko et al., 2021).

1.5. Características generales de los lelápinos asociados a filotinos

Androlaelaps fue descrito inicialmente como un subgénero de *Laelaps*, basado en la especie *Laelaps (Iphis) hermaphrodita* Berlese, 1887 (Berlese, 1910). Sin embargo, posteriormente se consideró que sus características morfológicas eran suficientes para ser considerado un género (Evans & Till, 1966, 1979; Furman, 1972a; Till, 1963). *Androlaelaps* se caracteriza por tener una forma ovoide-elíptica, con una región anterior con hombros pronunciados, las patas largas y delgadas, sin espinas gruesas en las coxas y los fémures I y II sin setas dorsales largas (a diferencia de *Laelaps*); las hembras tienen solo un par de setas en la placa genitoventral (Strandtmann, 1949; Till, 1963).

Gigantolaelaps se asocia preferentemente con roedores Oryzomyini (Furman 1972a), aunque también existen registros en roedores Phyllotini (en *Calomys laucha* y *C. musculinus*) de la provincia de Buenos Aires (Castro et al., 1987; Mauri, 1965b, 1967). Este género se compone de especies grandes con un idiosoma mayor a 1000 μm , la placa esternal tiene una proyección anteromedial, la placa genitoventral tiene un sólo par de setas y las setas de la coxa II son más largas que las setas de las coxas I, III y IV (Fonseca, 1939; Furman, 1972a).

Laelaps fue descrito con especie tipo *Laelaps hilaris* Koch, 1836 colectada de un arvicolino, *Myodes glareolus* (Schreber, 1780). Este género ha sufrido importantes cambios en su contenido, a lo largo de sucesivas revisiones (Bregetova, 1956; Evans & Till 1966; Lindquist et al., 2009; Zachvatkin, 1948; Zumpt, 1950; Zumpt & Patterson, 1951). *Laelaps* contiene a ácaros altamente específicos de sus hospedadores. Se caracteriza por ser ovoide y con al menos un par de setas espiniformes en las coxas, la placa dorsal con 39 setas y en algunos casos puede presentar setas accesorias (pares o impares), o presentar hipertriquia, como es el caso de *Laelaps mazzai* Fonseca, 1939, *Laelaps navasi* Fonseca, 1939, *Laelaps surcomata* Furman, 1972 y *Laelaps valdevinoi* Gettinger, 1992. En *Laelaps* el pilus dentilis es largo y levemente inflado en la base, la placa esternal tiene 3 pares de setas y 2 pares de poros, la placa genitoventral tiene 4 pares de setas, se expande posteriormente a las coxas IV y no se fusiona con la placa anal y presenta diez setas en la genua IV (Tipton, 1960).

Mysolaelaps es un género con tres especies. Son ácaros relativamente grandes (más de 1000 μm), la placa dorsal cubre casi todo el dorso, las setas de la placa esternal pueden ser muy pequeñas (como

en *M. microspinosus* Fonseca, 1936), la placa genitoventral es grande, con una gran expansión posterior a las coxas IV, con un margen posterior semirecto a levemente cóncavo y con cuatro pares de setas (Fonseca, 1958).

1.6. Antecedentes sobre los estudios de lelápinos realizados en roedores filotinos

La incorporación de los estudios integrativos, que consideran caracteres morfológicos y marcadores moleculares, ha aportado sustancialmente al conocimiento de los ácaros lelápinos en roedores sigmodontinos. Para varias especies de lelápinos de los géneros *Androlaelaps*, *Gigantolaelaps* y *Laelaps* se ha podido observar una amplia variación morfológica (Till, 1963; Evans & Till, 1966; Furman, 1972a) y, mediante el uso de herramientas morfométricas y de microscopia electrónica, se ha podido reconocer su politipia (Gettinger, 1992a, 1992b; Lareschi & Galliari, 2014). Algunas características morfológicas, como la distancia entre setas, largos de setas y tamaños de placas, tanto del gnatosoma, como del idiosoma, han sido relevantes para distinguir especies (e.g. Lareschi, 2020; Lareschi & Galliari, 2014; Savchenko & Lareschi, 2022).

Existe un número limitado de contribuciones sobre los ácaros de filotinos. De hecho, la mayor parte de estos trabajos constituyen las descripciones originales o listados de especies. Sin embargo, algunos han explorado la variación que pueden presentar los lelápinos entre especies de filotinos. Por ejemplo, en Chile, se ha estudiado la variación morfométrica de *A. fahrenheitzi*, contribuyendo a evidenciar su plasticidad entre hospedadores de distintos géneros, especies y entre distintas localidades de norte y centro-sur de dicho país. En dicha contribución, *A. fahrenheitzi* presentaba el mayor largo de la placa dorsal en *Akodon albiventer* Thomas, 1897 (Akodontini), en comparación con *Phyllotis darwini* (Waterhouse, 1837) y *P. xanthopygus* (Phyllotini) (Silva-de la Fuente et al., 2020). Estas diferencias fueron asociadas a la identidad de la especie hospedadora (entre tribus Akodontini y Phyllotini). Sin embargo, estas variaciones también se observaron entre zonas geográficas en una misma especie de filotino. Los resultados de ese trabajo indicaron que en zonas ubicadas más al norte de Chile, con clima más árido, el tamaño de la placa dorsal de *A. fahrenheitzi* es más pequeño, contra lo que sucede en zonas más al centro-sur, que tienen un clima más templado. Esto puede deberse a un acelerado desarrollo de los ácaros en altas temperaturas o con sitios de mayor aridez (Kaspari, 2005). Estas variaciones han demostrado que en *A. fahrenheitzi* puede haber una influencia simultánea de la identidad de la especie hospedadora y la posición geográfica (Silva-de la Fuente et al., 2020). Otros factores que pueden ser importantes son el tamaño, superficie o masa del hospedador, que a su vez puede estar relacionado a la identidad de la especie hospedadora. Por

ejemplo, para *Mysolaelaps microspinosus* Fonseca, 1936, en un hospedador orizomino, las variaciones en tamaño han demostrado una relación directa entre el tamaño de la placa dorsal y la masa del hospedador (González-Aguayo et al., 2023). Esta asociación podría deberse a la mayor cantidad de recursos que ofrece un hospedador más grande (Morand, 2006; Poulin, 1998). Más allá de que este sea un estudio en orizominos, es interesante destacar que estos patrones pueden observarse en lelápinos.

Por otro lado, a nivel ecológico se realizó un trabajo que evaluó la abundancia media y prevalencia de lelápinos en *Akodon dolores* Thomas, 1916 (Akodontini), *Calomys venustus* (Phyllotini) y *Graomys chacoensis* (Phyllotini) en la Provincia de Córdoba, Argentina. En esta contribución se observó que los lelápinos presentaban distintos niveles de especificidad y cambio en la composición de la comunidad entre distintos hospedadores. Por un lado, en *C. venustus*, *L. mazzai* mostraba ser un ácaro altamente específico, con alta prevalencia y abundancia media (22% y 1,2 ácaros por individuo, respectivamente). En cambio, en *G. chacoensis*, *A. fahrenheitzi* fue el ácaro más prevalente y abundante (11% y 0,3 ácaros). Por otro lado, *A. dolores* se asoció principalmente a otra especie de *Androlaelaps* del complejo de especies *A. rotundus* (prevalencia: 17,5%; abundancia media: 1,7 ácaros), mientras que *A. fahrenheitzi* y *L. mazzai* fueron menos prevalentes y abundantes (prevalencia: 1,3–7% y abundancia media: 0,01–0,2) (Nava & Lareschi, 2012). Evidentemente, esto refleja algún grado de especificidad de los lelápinos en filotinos que merece estudio. En este sentido, aún falta explorar las comunidades de lelápinos en otros filotinos presentes en el territorio argentino.

Debido a que es posible encontrar a los lelápinos asociados a varias especies de filotinos, que las comunidades de lelápinos han sido poco estudiadas en estos roedores y que los lelápinos podrían variar entre las distintas categorías taxonómicas de los roedores y/o zonas geográficas, se han planteado las siguientes hipótesis de trabajo:

HIPOTESIS

1. La composición de la comunidad de lelápinos es característica de cada especie hospedadora y se mantiene a lo largo de su distribución geográfica.
2. Las comunidades parásitas de las especies de un mismo género hospedador son similares entre sí.
3. La composición de lelápinos de las especies de *Eligmodontia* es más similar a las de *Graomys* (ya que ambos pertenecen a la subtribu Phyllotina) que a las de *Calomys* (subtribu Calomyina).

OBJETIVO GENERAL

Estudiar la comunidad de ácaros Laelapinae (Mesostigmata: Laelapidae) parásitos de roedores de la tribu Phyllotini (Cricetidae: Sigmodontinae) con el fin de explorar su taxonomía y poner a prueba si estos reflejan la estructura filogenética de sus hospedadores.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Ampliar el conocimiento taxonómico de los ácaros registrados en roedores de la tribu Phyllotini con énfasis en poblaciones del extremo austral de América del Sur (en particular, de Argentina).
2. Caracterizar la diversidad, riqueza específica y composición taxonómica de la comunidad parásita de cada especie hospedadora, en las diferentes localidades y regiones biogeográficas.
3. Analizar posibles procesos de colonización hospedatoria por parte de las distintas especies de ácaros (coevolutivos vs host-switching).
4. Plantear hipótesis coevolutivas o ecológicas parásito-hospedadoras.

2. Materiales y métodos

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio

La mayor parte del material estudiado en esta tesis fue coleccionado en Argentina. En este país se distinguen tres amplias regiones biogeográficas: la Neotropical (N), la Andina (A) y la Zona de Transición Sudamericana (TS) (Figura 1). Estas se delimitan según la flora y fauna presentes (principalmente de artrópodos), en conjunto con las características ambientales (Arana, 2021; Morrone, 2004, 2006; Morrone et al., 2022).

N, abarca la mayor parte de Sudamérica, Centroamérica, el sur de México, las Antillas y el sur de la península de Florida. Esta región se caracteriza por sus elevados niveles de biodiversidad, como en el caso de plantas vasculares, insectos, arácnidos y vertebrados (Arana, 2021), favorecidos por cambios geológicos como el levantamiento de la Cordillera de los Andes, el cierre del Istmo de Panamá y las intrusiones marinas (Arana, 2021; Morrone, 2006).

A, se extiende aproximadamente desde el sur del paralelo 22° en Chile y desde el sur del paralelo 34° en Argentina, hasta las regiones más australes del continente. Esta región se divide en dos áreas bien definidas por la Cordillera de los Andes. Por un lado, el área occidental, que incluye la Cordillera de los Andes hasta la costa del Océano Pacífico, está caracterizada por un clima húmedo con precipitaciones anuales que varían de 800 a 3500 mm, distribuidas equitativamente a lo largo del año en el sur y se van concentrando en invierno hacia el norte. Por otro lado, la porción oriental, desde la Cordillera de los Andes hasta la costa del Océano Atlántico, con un clima desértico frío, además de escasas precipitaciones y suelos con poca materia orgánica (Arana, 2021).

TS, es un área de engranaje entre N y A, caracterizada por gradientes y una segregación parcial de biotas de ambas regiones. Esta zona ha sido moldeada por la historia geológica de la Cordillera de los Andes y las glaciaciones del Pleistoceno, lo que ha resultado en una marcada aridificación desde el Mioceno. Como consecuencia, se ha convertido en una barrera geoclimática que ha limitado la dispersión entre las biotas Neotropical y Andina, especialmente en el caso de licófitas, helechos y algunos insectos. Sin embargo, ha permitido una interacción significativa, particularmente en lo que respecta a la flora xerófila y la fauna de artrópodos asociada a ella (Arana, 2021).

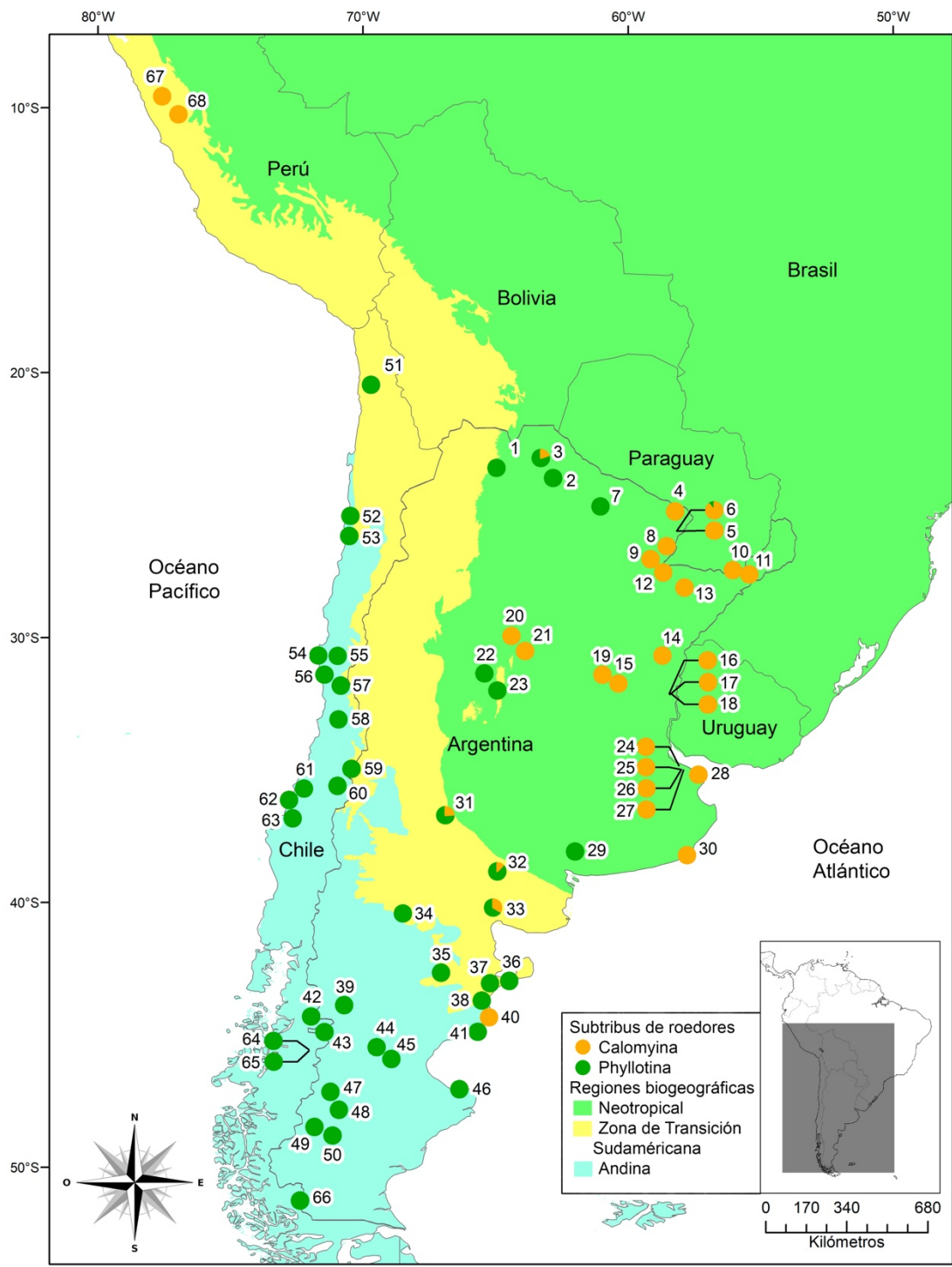


Figura 1. Mapa de la porción austral de América del Sur con ubicación de las localidades de procedencia de los ácaros lelápinos estudiados en esta tesis. Para el nombre de cada localidad, véase la Tabla 1.

2.2. Obtención de las muestras

El estudio se llevó a cabo sobre muestras de 44 localidades de la Argentina (Figura 1, Tabla 1), en su mayor parte colectadas entre los años 2007 y 2017 y conservadas en el Laboratorio de Ectoparásitos de Animales Silvestres, Domésticos y Humanos del CEPAVE (CONICET-UNLP). Se complementó con muestreos específicos para esta investigación doctoral, en las provincias de Buenos Aires, Chaco, Jujuy y Salta, realizados durante 2019 y 2022. Para esto se capturaron roedores sigmodontinos con trampas tipo Sherman, cebadas con avena mezclada con grasa y vainilla. En cada punto de muestreo se utilizaron 80 trampas, dispuestas en transectas irregulares, tratando de maximizar la captura. Los roedores obtenidos fueron anestesiados por inhalación de éter sulfúrico y se mantuvieron en bolsas de individuales para evitar la pérdida y mezcla de sus ectoparásitos. Todos los procedimientos se llevaron a cabo siguiendo los procedimientos establecidos por la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (Giannoni et al., 2003) y Sikes y The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists (2016).

Tabla 1. Localidades de procedencia de los hospedadores portadores de ácaros lelapinos estudiados en esta tesis doctoral. Para la ubicación en un mapa de las mismas, véase la Figura 1.

Provincia	#	Localidad	Latitud	Longitud	Especies de roedores	Cantidad de roedores examinados
Jujuy	1	Peña Alta, RP 83, San Francisco	-23,595308	-64,965242	<i>Tapecomys primus</i>	2
Salta	2	Reserva Natural Privada Palma Chueca, La Unión	-24,009006	-63,308908	<i>Graomys chacoensis</i>	4
	3	32 km SW La Unión	-24,045419	-63,470017	<i>Calomys fecundus</i>	4
Formosa	4	INTA IPAF-NEA, Laguna Nainneck	-25,202753	-58,120475	<i>Calomys callosus</i>	1
	5	Estación de Animales Silvestres Guaycolec	-25,980425	-58,163675	<i>Calomys callosus</i>	4
	6	Reserva El Bagual	-25,981000	-58,167753	<i>Calomys callosus</i>	16
					<i>Graomys chacoensis</i>	2
Chaco	7	13 km SSW La Fidelidad, Parque Nacional El Impenetrable	-25,050566	-61,042725	<i>Graomys chacoensis</i>	1
	8	5 km NW Puerto Las Palmas	-27,079167	-58,668417	<i>Calomys callosus</i>	2
	9	7 km S Puerto Las Palmas	-27,161253	-58,674247	<i>Calomys callosus</i>	1
Misiones	10	RN 12 y Arroyo Itaembé Mini	-27,454722	-56,050333	<i>Calomys tener</i>	2
	11	Estancia Santa Inés	-27,533056	-55,872861	<i>Calomys tener</i>	10
Corrientes	12	Parque Provincial San Cayetano	-27,545522	-58,676036	<i>Calomys callidus</i>	1
	13	Estancia Cimarrón	-28,114867	-57,874517	<i>Calomys callidus</i>	2
Entre Ríos	14	Arroyo Carpinchori	-30,680611	-58,705639	<i>Calomys callidus</i>	8
	16	Arroyo Ana	-32,121192	-58,449997	<i>Calomys callidus</i>	8
	17	2,5 km NW Villa Elisa	-32,147958	-58,419697	<i>Calomys callidus</i>	1
	18	Ruta Nacional 130, km 9, Villa Elisa	-32,154092	-58,336222	<i>Calomys callidus</i>	1
Córdoba	22	Ruta Provincial 28, Parque Provincial Chancaní	-31,354583	-65,421800	<i>Graomys chacoensis</i>	22

					<i>Phyllotis camiari</i>	1
	23	1,2 km S Cerro Los Linderos	-32,004950	-64,933753	<i>Phyllotis camiari</i>	5
Buenos Aires	25	Estación Experimental de Agronomía Julio Hirschhorn, FCAyF UNLP	-34,986164	-57,998881	<i>Calomys laucha</i>	13
	26	Olmos	-34,986164	-57,998881	<i>Calomys laucha</i>	3
	27	Calle 143 y Diagonal 630, Arana	-35,007022	-57,909322	<i>Calomys laucha</i>	2
	28	Estancia El Doce	-35,176750	-57,347333	<i>Calomys laucha</i>	1
					<i>Calomys musculinus</i>	7
	29	Parque Provincial Ernesto Tornquist	-38,079042	-62,005289	<i>Phyllotis bonariensis</i>	17
	30	Arroyo de las Brusquitas y Ruta Provincial 11	-38,217778	-57,778889	<i>Calomys musculinus</i>	1
La Pampa	31	Paso de Los Algarrobos	-36,709385	-66,895454	<i>Calomys musculinus</i>	5
					<i>Eligmodontia typus</i>	13
					<i>Graomys griseoflavus</i>	3
	32	Estación de Afros N° 44, Pichi Mahuida	-38,829046	-64,935893	<i>Calomys musculinus</i>	3
					<i>Eligmodontia typus</i>	14
					<i>Graomys griseoflavus</i>	8
Río Negro	33	Estancia El Dólar, Laguna del Barro	-40,193258	-65,096992	<i>Calomys musculinus</i>	2
					<i>Eligmodontia typus</i>	4
	34	Puesto Pillahuinco, Estancia La Esperanza	-40,416667	-68,500000	<i>Eligmodontia morgani</i>	10
Chubut	39	Cañadón de la Madera, Sierra de Tepuel	-43,875287	-70,712248	<i>Loxodontomys micropus</i>	7
					<i>Phyllotis xanthopygus</i>	1
	42	Lago Fontana, 1 km E Cabaña Municipal	-44,892002	-71,456430	<i>Loxodontomys micropus</i>	10
	43	Lago Fontana, Cabaña Municipal	-44,907465	-71,428428	<i>Loxodontomys micropus</i>	6
	44	1 km N Almacén y Hotel Los Manantiales	-45,465556	-69,488333	<i>Phyllotis xanthopygus</i>	61
	45	Margen SW Lago Musters	-45,572222	-69,289167	<i>Eligmodontia morgani</i>	22
					<i>Phyllotis xanthopygus</i>	4
Santa Cruz	46	Estancia La Madrugada, Cañadón del Duraznillo	-47,050000	-66,366667	<i>Eligmodontia morgani</i>	24
			-47,050000	-66,366667	<i>Graomys griseoflavus</i>	15
	47	13 km S Volcán Grande, Meseta del lago Buenos Aires	-47,150233	-71,234055	<i>Phyllotis xanthopygus</i>	3
	48	Estancia El Sauco, río Blanco	-47,366667	-71,266667	<i>Eligmodontia morgani</i>	2
	49	Estancia Tucu Tucu	-48,473945	-71,833333	<i>Loxodontomys micropus</i>	5
	50	Estancia Las Tunas	-48,796130	-71,151336	<i>Eligmodontia morgani</i>	4
					<i>Phyllotis xanthopygus</i>	20

Una vez muerto el roedor, se procedió inmediatamente a una prospección parasitológica exhaustiva, que consistió en el cepillado del pelaje sobre una hoja de papel blanco, con la finalidad de visualizar los parásitos. Estos fueron recogidos con un pincel humedecido en alcohol 96% y transferidos a un vial con alcohol 96%. Todo el cuerpo de los roedores fue examinado con una aguja limpia, moviéndola en contra de la dirección de crecimiento del pelo. Posteriormente, se examinó la bolsa mortuoria para obtener todos los potenciales parásitos remanentes. Entre cada animal revisado, el cepillo fue limpiado para evitar la contaminación.

Posteriormente, los roedores fueron determinados taxonómicamente, medidos, sexados y procesados a los fines de su preservación como material de colección (Ramírez-Pulido et al., 1989) y a cada uno de los roedores capturados se le asignó un número de campo. Estas tareas fueron realizadas por Ulyses Pardiñas y Carlos Galliari (CEPAVE) y contaron con el apoyo y respaldo del Grupo de Estudio de Mamíferos Australes (GEMA, Instituto de Diversidad y Evolución Austral-CONICET, Puerto Madryn, Chubut, Argentina). Para la taxonomía de los roedores se siguió a Iriarte (2007) y Salazar-Bravo (2015b). Los hospedadores de localidades de Argentina, en su gran mayoría, fueron ingresados a la Colección de Mamíferos del Centro Nacional Patagónico (CNP; Puerto Madryn, Chubut, Argentina).

Cada tubo de ácaros lelápinos obtenido de cada roedor fue considerado como una muestra y recibió el mismo número de campo que el asignado al hospedador, para asegurar una correcta asociación entre los parásitos y su respectivo hospedador. En el laboratorio las muestras fueron conservadas en freezer -20°C para asegurar una adecuada preservación. Una vez finalizados los estudios, los ácaros serán depositados en la Colección de Invertebrados del Museo de la Plata, Argentina.

2.3. Material complementario

El estudio fue complementado con material de roedores filotinos de 16 localidades de Chile (Tabla 2), obtenido en préstamo desde el Laboratorio de Ecología Parasitaria (Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Chile). Los roedores portadores de estas muestras fueron capturados entre 2012 y 2019, con procedimientos estándar. Sin embargo, en este caso los roedores no fueron sacrificados, sino que fueron anestesiados con una solución de ketamina:xilacina (1:1) y, luego de la obtención de los ácaros, liberados in situ (ver en Moreno et al., 2020). En estos casos las determinaciones taxonómicas de los hospedadores no están respaldadas por vouchers. Los ácaros fueron conservados en alcohol 96% en tubos individuales para cada roedor.

2.4. Otras muestras complementarias

Con la finalidad de comparar el material obtenido para esta tesis se incluyó material complementario para 11 localidades de Argentina (préstamo del Laboratorio de Ecología de Enfermedades del Instituto de Ciencias Veterinarias del Litoral, ICIVET LITORAL, Universidad Nacional del Litoral y el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Estación Experimental Agropecuaria, Córdoba, Argentina) y para 2 localidades de Perú (Centro de Investigación Biodiversidad Sostenible BioS y Prociencia, Perú) (Tabla 2). Además, se complementó con el estudio del lectotipo de *L. mazzai* (IBSP604c, hembra), el alotipo (IBSP604[1/3], macho) y un paratipo (IBSP604[2/3], macho) (Coleção Acarológica do Instituto Butantan, Brasil), todos ellos colectados de un roedor indeterminado de la Provincia de Salta, Argentina. Se revisaron también las medidas de *L. mazzai* obtenidas de Furman (1972a) provenientes de *Calomys hummelincki* colectados en Venezuela. Además, se inspeccionaron fotografías del paratipo de *A. fahrenheitzi* (N906, hembra) (Colección de Berlese, Istituto Sperimentale per la Zoologia Agraria di Firenze, Italia).

Los hospedadores de Chubut y Córdoba fueron depositados en la Colección de Mamíferos del Centro Nacional Patagónico (CNP; Puerto Madryn, Chubut, Argentina); los de la Provincia de Santa Fé y Entre Ríos, en la colección del Laboratorio de Ecología de Enfermedades (LecEn-ICIVET; Esperanza, Santa Fé, Argentina); y los de Perú, en el Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MHN-UNMSM; Lima, Perú).

Tabla 2. Localidades de procedencia del material complementario de lelapinos estudiado en esta tesis. La ubicación en un mapa de las mismas se brinda en la Figura 1.

País/Provincia o región	#	Localidad	Latitud	Longitud	Especies de roedores (número de roedores examinados)	Ácaros Laelapinae
Argentina						
Entre Ríos	15	7 km NE Colonia Avellaneda	-31,735000	-60,364722	<i>Calomys callidus</i> (3)	22
Santa Fé	19	6 km NW Esperanza	-31,405556	-60,971111	<i>Calomys venustus</i> (3)	26
Córdoba	20	Establecimiento La Esperanza, Quilino	-30,366667	-64,366667	<i>Calomys venustus</i> (4)	29
	21	Establecimiento La Luisiana, Dean Funes	-30,400000	-64,400000	<i>Calomys venustus</i> (8)	16
Buenos Aires	24	Pereyra	-34,837178	-58,089833	<i>Calomys laucha</i> (1)	1
Chubut	35	Estancia Los Nogales	-42,651389	-67,060278	<i>Graomys griseoflavus</i> (2)	0
	36	Bahía Cracker	-42,961817	-64,488166	<i>Graomys griseoflavus</i> (1)	0
	37	Bajo de los Huesos	-43,174008	-64,817855	<i>Graomys griseoflavus</i> (1)	0
	38	Isla Escondida	-43,704634	-65,381196	<i>Graomys griseoflavus</i> (1)	0
	40	Cabo Raso	-44,338391	-65,248410	<i>Calomys musculinus</i> (3)	9
	41	Puerto Piojo	-44,882851	-65,671457	<i>Graomys griseoflavus</i> (1)	0
Chile						
Región de Tarapacá	51	Reserva Nacional Pampa del Tamarugal	-20,461788	-69,700285	<i>Phyllotis limatus</i> (2)	0
Región de Antofagasta	52	Taltal	-25,407484	-70,480041	<i>Phyllotis darwini</i> (1)	0
Región de Atacama	53	Parque Nacional Pan de Azúcar	-26,166907	-70,519352	<i>Phyllotis darwini</i> (2)	0
Región de Coquimbo	54	Parque Nacional Fray Jorge	-30,680017	-71,689939	<i>Phyllotis darwini</i> (123)	34
	55	Monte Patria	-30,692698	-70,958854	<i>Phyllotis darwini</i> (6)	0
	56	Canela Baja	-31,400958	-71,455600	<i>Phyllotis darwini</i> (8)	3
	57	Reserva Nacional Las Chinchillas	-31,513992	-71,108547	<i>Phyllotis darwini</i> (119)	17
Región Metropolitana	58	Tiltil	-33,088905	-70,927256	<i>Phyllotis darwini</i> (1)	0
Región del Libertador Bernardo O'Higgins	59	Termas del Flaco	-34,958822	-70,436132	<i>Phyllotis darwini</i> (11)	1
Región del Maule	60	Reserva Nacional Altos de Lircay	-35,599666	-70,963592	<i>Loxodontomys pikumche</i> (82)	402
	61	Reserva Nacional Los Queules	-35,951054	-72,618306	<i>Phyllotis darwini</i> (3)	0
Región del Biobío	62	Cobquecura	-36,133459	-72,790747	<i>Phyllotis darwini</i> (1)	0
	63	Florida	-36,824889	-72,657647	<i>Phyllotis darwini</i> (1)	3
Región de Aysén	64	Reserva Nacional Coyhaique	-45,548216	-72,054167	<i>Loxodontomys micropus</i> (1)	0
	65	Vallecito	-45,605785	-72,044789	<i>Phyllotis xanthopygus</i> (5)	0
Región de Magallanes	66	Torres del Paine	-51,254774	-72,377843	<i>Loxodontomys micropus</i> (23)	274

Perú						
Huaraz	67	Comunidad 24 de Junio	-9,569426	-77,584099	<i>Calomys sorella</i> (1)	23
Huari	68	Tambillo	-9,672670	-77,212444	<i>Calomys sorella</i> (1)	6

2.5. Procedimientos genéticos

Para cumplir con los objetivos específicos 1, 2, 3 y 4, fue necesaria una identificación morfológica (ver ítem 2.6) y molecular de los ácaros lelapinos, para evaluar si estas se correspondían con las especies de hospedadores. El procedimiento genético se efectuó previo a la identificación morfológica. Para esto se realizó una extracción de ADN de una submuestra de 2 a 5 ácaros de cada roedor por cada localidad (Tabla 3). El ADN fue extraído de cada ácaro individualmente usando Chelex®100 siguiendo un protocolo no destructivo para ácaros, modificado y puesto a prueba en el Laboratorio de Ectoparásitos de Animales Silvestres, Domésticos y Humanos del CEPAVE. Este protocolo consistió en punzar cada ácaro con una aguja entomológica estéril en la región posterior del idiosoma, para evitar el potencial daño sobre estructuras diagnósticas. Esta punción se realizó en 3 µl de solución Chelex®100. Posteriormente, el exoesqueleto y el fluido interno obtenidos fueron transferidos directamente a la solución final de 40 µl Chelex®100 (Miura et al., 2017; Savchenko & Lareschi, 2019). Después de la extracción de ADN, el exoesqueleto de cada ácaro fue recuperado y preparado para su estudio utilizando microscopio óptico (ver ítem 2.6). Se realizó una PCR convencional para amplificar la región nuclear del Espaciador Transcripto Interno 1 y 2 (*18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S*) y el gen mitocondrial Citocromo Oxidasa I (*COI*). Los primers utilizados para llevar a cabo las PCRs fueron:

1) Para la región *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S*:

RhITS-F 5'-AGAGGAAGTAAAAGTCGTAACAAG-3' y

RhITS-R 5'-ATATGCTTAAATTCAGGGGG-3'

2) Para el gen *COI*:

LCO1490 5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3' y

HCO2198 5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3'.

El protocolo de PCR para la región *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S* consistió en una desnaturalización inicial de 10 min a 95°C, 35 ciclos de: desnaturalización por 20 s a 95°C, anclaje por 30 s a 51°C, extensión por 90 s a 72°C, y una extensión final de 10 min a 72°C. El protocolo fue similar para *COI*, pero la temperatura de anclaje fue 50°C (Folmer et al., 1994; Navajas et al., 1999; Roy et al., 2009). Los productos finales de la PCR fueron enviados a secuenciar a Macrogen (Corea del Sur).

Tabla 3. Detalle por localidad del número de lelápinos sobre los cuales se basaron los estudios morfológicos y genéticos llevados a cabo en esta tesis.

País	Provincia o región	#	Localidad	Especies de roedores	Molecular	Morfometría
Argentina	Salta	2	Reserva Natural Privada Palma Chueca, La Unión	<i>Graomys chacoensis</i>	1	1
		3	32 km SW La Unión	<i>Calomys fecundus</i>	6	40
	Formosa	5	Estación de Animales Silvestres Guaycolec	<i>Calomys callosus</i>	1	7
		6	Reserva El Bagual	<i>Calomys callosus</i> <i>Graomys chacoensis</i>	8 1	27 1
	Chaco	8	5 km NW Puerto Las Palmas	<i>Calomys callosus</i>	1	4
		9	7 km S Puerto Las Palmas	<i>Calomys callosus</i>	1	5
	Misiones	11	Estancia Santa Inés	<i>Calomys tener</i>	2	2
	Corrientes	13	Estancia Cimarrón	<i>Calomys callidus</i>	4	14
	Entre Ríos	16	Arroyo Ana	<i>Calomys callidus</i>	3	11
	Santa Fé	19	6 km NW Esperanza	<i>Calomys venustus</i>	5	7
	Córdoba	20	Establecimiento La Esperanza, Quilino	<i>Calomys venustus</i>	4	7
		21	Establecimiento La Luisiana, Dean Funes	<i>Calomys venustus</i>	8	14
		22	Ruta Provincial 28, Parque Provincial Chancaní	<i>Graomys chacoensis</i> <i>Phyllotis camiari</i>	1 1	8 1
	Buenos Aires	25	Estación Experimental de Agronomía Julio Hirschhorn, FCAYF UNLP	<i>Calomys laucha</i>	4	30
		29	Parque Provincial Ernesto Tornquist	<i>Calomys musculus</i> <i>Phyllotis bonariensis</i>	1 7	1 7
	La Pampa	31	Paso de Los Algarrobos	<i>Graomys griseoflavus</i>	1	1
		32	Estación de Aforos N° 44, Pichi Mahuida	<i>Eligmodontia typus</i> <i>Graomys griseoflavus</i>	4 1	6 1
	Río Negro	34	Puesto Pillahuinco, Estancia La Esperanza	<i>Eligmodontia morgani</i>	3	6
	Chubut	39	Cañadón de la Madera, Sierra de Tepuel	<i>Loxodontomys micropus</i>	2	4
		40	Cabo Raso	<i>Calomys musculus</i>	4	9
		42	Lago Fontana, 1 km E Cabaña Municipal	<i>Loxodontomys micropus</i>	0	14
		43	Lago Fontana, Cabaña Municipal	<i>Loxodontomys micropus</i>	7	0
		45	Margen SW Lago Musters	<i>Eligmodontia morgani</i>	0	1
Santa Cruz	46	Estancia La Madrugada, Cañadón del Duraznillo	<i>Eligmodontia morgani</i> <i>Phyllotis xanthopygus</i>	0 1	1 1	
Chile	Región de Coquimbo	54	Parque Nacional Fray Jorge	<i>Phyllotis darwini</i>	6	14
		56	Canela Baja	<i>Phyllotis darwini</i>	0	2
		57	Reserva Nacional Las Chinchillas	<i>Phyllotis darwini</i>	0	2
	Región del Maule	60	Reserva Nacional Altos de Lircay	<i>Loxodontomys pikumche</i>	8	19
		63	Florida	<i>Phyllotis darwini</i>	1	1
Región de Magallanes	66	Torres del Paine	<i>Loxodontomys micropus</i>	11	19	
Perú	Huaraz	67	Comunidad 24 de Junio	<i>Calomys sorella</i>	2	10
	Huari	68	Tambillo	<i>Calomys sorella</i>	1	4
TOTAL					111	301

2.6. Preparación del material para su estudio al microscopio

Después del proceso de extracción de ADN, las cutículas de los ácaros fueron recuperadas, aclaradas en lactofenol y montadas individualmente en medio Hoyer para su determinación taxonómica (Walter & Krantz, 2009). Para la observación de los ácaros montados se utilizó un microscopio óptico LEICA DM2500. Para las identificaciones se siguieron las características propuestas por Evans y Till (1966), Furman (1971, 1972), Strandtmann (1949) y Tipton (1960). También se emplearon las descripciones originales y figuras presentadas en Berlese (1911), Ewing (1925), Fonseca (1939) y Till (1963) y características mencionadas en Shaw (2014). Para la nomenclatura de las placas y quetotaxia se siguió el criterio de Evans y Till (1965, 1979).

2.7. Cálculo de descriptores parasitológicos y de diversidad

Para cumplir con el objetivo 2 y estimar la composición taxonómica de la comunidad parasitaria, solamente para los ácaros indicados en la Tabla 1 se calculó la abundancia media (AM), la intensidad media (IM) y la prevalencia (P), para cada localidad y especie de hospedador, considerando únicamente las localidades con 10 o más roedores. Para estos cálculos se consideró el total de los ácaros por individuo hospedador, sin discriminar entre hembras, machos y ninfas. La AM se calculó dividiendo la cantidad de ácaros por la cantidad de hospedadores examinados; la IM, dividiendo la cantidad de ácaros por la cantidad de hospedadores parasitados; y la P, dividiendo la cantidad de hospedadores parasitados por la cantidad de hospedadores examinados, multiplicado por 100 (Bush et al., 2001). Para comparar las P entre localidades y especies de roedores se utilizó una prueba exacta de Fisher (Reiczigel et al., 2019). Para comparar las AM e IM se realizó una prueba t de Bootstrap con 2000 réplicas. Para estos análisis se utilizó el programa Quantitative Parasitology 3.0 (Reiczigel et al., 2019). Se decidió agrupar las localidades por región biogeográfica (Figura 1), sin considerar la especie de roedor, debido al bajo número de individuos de algunas especies. De esta forma se comparó si las cargas parasitarias se asociaban a la región biogeográfica.

Se elaboraron gráficos para los roedores de las subtribus Calomyina y Phyllotina, para visualizar los resultados de P, AM e IM, reuniendo a todas las especies, independiente del sexo y estado reproductivo. Además, se realizó un gráfico de dispersión utilizando la P, AM e IM para cada subtribu, para establecer las especies centrales, secundarias y satélites (Bush et al., 2001; Bush & Holmes, 1986).

Se calculó el índice de diversidad de Shannon-Weaver (H') para estimar la diversidad de especies presentes en cada especie de roedor por localidad, considerando solamente las localidades con 10 o más roedores de cada especie. Este índice estima la relación entre la riqueza específica y la

abundancia relativa de las especies de la comunidad; la diversidad será mayor, cuando mayor sea H' (Magurran & Gill, 2011). También se calculó el índice de dominancia de Berger Parker (D), que indica la proporción de la especie más abundante respecto del número de parásitos total de la muestra. Este índice es opuesto al de diversidad e indica un número más cercano a 1 cuando predomina una o pocas especies dentro de la comunidad (Henderson & Seaby, 1997).

Para evaluar un potencial efecto de la superficie del roedor en el tamaño de los ácaros, se calculó la superficie de Vallois, utilizando el largo (sin la cola) y la masa del roedor. La fórmula de Vallois estima la superficie del roedor en cm^2 (Farriol et al., 1997). Debido a que los datos no se distribuyeron de forma normal, se realizó una correlación de Spearman entre los valores de estimación de la superficie del roedor y la cantidad de ácaros. Se realizaron análisis exploratorios que revelaron la inexistencia de diferencias entre cargas parasitarias y el sexo o estado reproductivo de los roedores (Anexos 1, 2 y 3). Debido a esto se decidió analizar todas las especies en conjunto, independientemente del sexo y estado reproductivo. Estas correlaciones se realizaron mediante el programa JMP7. Se consideró un alfa de 0,05 para todas las comparaciones.

2.8. Selección de medidas y análisis de morfometría lineal

Con el fin de evaluar posibles variaciones morfométricas en los lelápinos entre especies de hospedadores, se tomaron medidas de una submuestra de 301 ácaros (Tabla 3), a los que se les midieron distintos largos de setas, placas y distancias entre setas (Tabla 4, Figuras 2 y 3). Las medidas fueron tomadas usando una cámara LEICA DMC2900 acoplada a un microscopio LEICA y conectada a un ordenador con el software calibrado LEICA SUITE (LAS 4.12). Inicialmente, se tomaron 70 medidas de los ácaros hembra y macho. Análisis exploratorios permitieron descartar variables altamente correlacionadas. Esto determinó la selección de 37 medidas para las hembras de los ácaros (Figura 2) y 29 para los machos (Figura 3). Todas las medidas fueron obtenidas en micrómetros (μm) y los resultados fueron presentados, en el texto y tablas, como la media y su rango [entre corchetes]. Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) utilizando las medidas sin transformar y estandarizar, basado en la matriz de covarianza para reducir la dimensionalidad de los datos morfométricos. Se realizó un análisis discriminante (DA) para evaluar la asociación de los componentes principales con las especies hospedadoras. Los PCA y DA no fueron realizados para machos y ninfas, por el bajo número de muestras entre roedores de distintas especies, con la excepción de ácaros de *Laelaps*, que presentaron suficiente cantidad de machos para realizar las comparaciones. Los análisis fueron realizados por separado para hembras y machos en el programa JMP7.0.1. (SAS Institute). Las elipses mostraron el 95% de la región de confianza que contiene la verdadera media de cada grupo. Para evaluar un potencial efecto del tamaño corporal del roedor en las medidas de los

ácaros, se utilizó el estimador de la superficie corporal de los roedores (ver en sección 2.7) y las medidas *LDS* y *WDS* mediante una correlación de Spearman con el programa JMP7. Se consideró el coeficiente de correlación (R^2) un alfa de 0,05 para todas las comparaciones.

Tabla 4. Descriptores métricos de los ácaros lelapinos estudiados en esta tesis. Para su posición en el idiosoma, véanse las Figuras 2 y 3.

Acrónimo	Características	Acrónimo	Características
<i>LDS</i>	Longitud de la placa dorsal	<i>LdscI</i>	Longitud de la seta distal de la coxa I
<i>WDS</i>	Ancho máximo de la placa dorsal	<i>LpscII</i>	Longitud de la seta posterior de la coxa II
<i>WSS</i>	Ancho de la placa esternal al nivel de la seta esternal 2	<i>LpscIII</i>	Longitud de la seta posterior de la coxa III
<i>st1-st1</i>	Distancia entre las inserciones de las setas esternales 1	<i>lj1</i>	Longitud de la setae <i>j1</i>
<i>st2-st2</i>	Distancia entre las inserciones de las setas esternales 2	<i>j3-j3</i>	Distancia entre la inserción de las setas <i>j3</i>
<i>st3-st3</i>	Distancia entre las inserciones de las setas esternales 3	<i>z5-z5</i>	Distancia entre la inserción de las setas <i>z5</i>
<i>st4-st4</i>	Distancia entre las inserciones de las setas metaesternales 4	<i>lz5</i>	Longitud de la seta <i>z5</i>
<i>LS4</i>	Longitud de la seta metaesternal 4	<i>j5-z5</i>	Distancia entre la inserción de las setas <i>j5</i> y <i>z5</i>
<i>gen-gen</i>	Distancia entre las setas genitales	<i>j6-j6</i>	Distancia entre la inserción de las setas <i>j6</i> (sólo hembras)
<i>gen</i>	Longitud de la seta genital	<i>lj6</i>	Longitud de la seta <i>j6</i> (sólo hembras)
<i>LGSgen</i>	Distancia desde el punto medio entre las setas genitales hasta el margen posterior de la placa genitoventral (sólo hembras)	<i>J1-J1</i>	Distancia entre la inserción de las setas <i>J1</i> (sólo hembras)
<i>Jv2-Jv2</i>	Distancia entre las setas <i>Jv2</i> (sólo hembras)	<i>J2-J2</i>	Distancia entre la inserción de las setas <i>J2</i> (sólo hembras)
<i>LJv2</i>	Longitud de la seta <i>Jv2</i> (sólo hembras)	<i>J3-J3</i>	Distancia entre la inserción de las setas <i>J3</i> (sólo hembras)
<i>LAS</i>	Máxima Longitud de la placa anal	<i>J4-J4</i>	Distancia entre la inserción de las setas <i>J4</i> (sólo hembras)
<i>WAS</i>	Máximo ancho de la placa anal	<i>J5-J5</i>	Distancia entre la inserción de las setas <i>J5</i>
<i>Lpan</i>	Longitud de la seta paranal	<i>J5L</i>	Longitud de la seta <i>J5</i>
<i>Lpon</i>	Longitud de la seta postanal	<i>Z5-Z5</i>	Distancia entre la inserción de las setas <i>Z5</i>
<i>Lhyp3</i>	Longitud de la seta hipostomal interna 3	<i>Z5L</i>	Longitud de la seta <i>Z5</i>
<i>LpscI</i>	Longitud de la seta proximal de la coxa I		

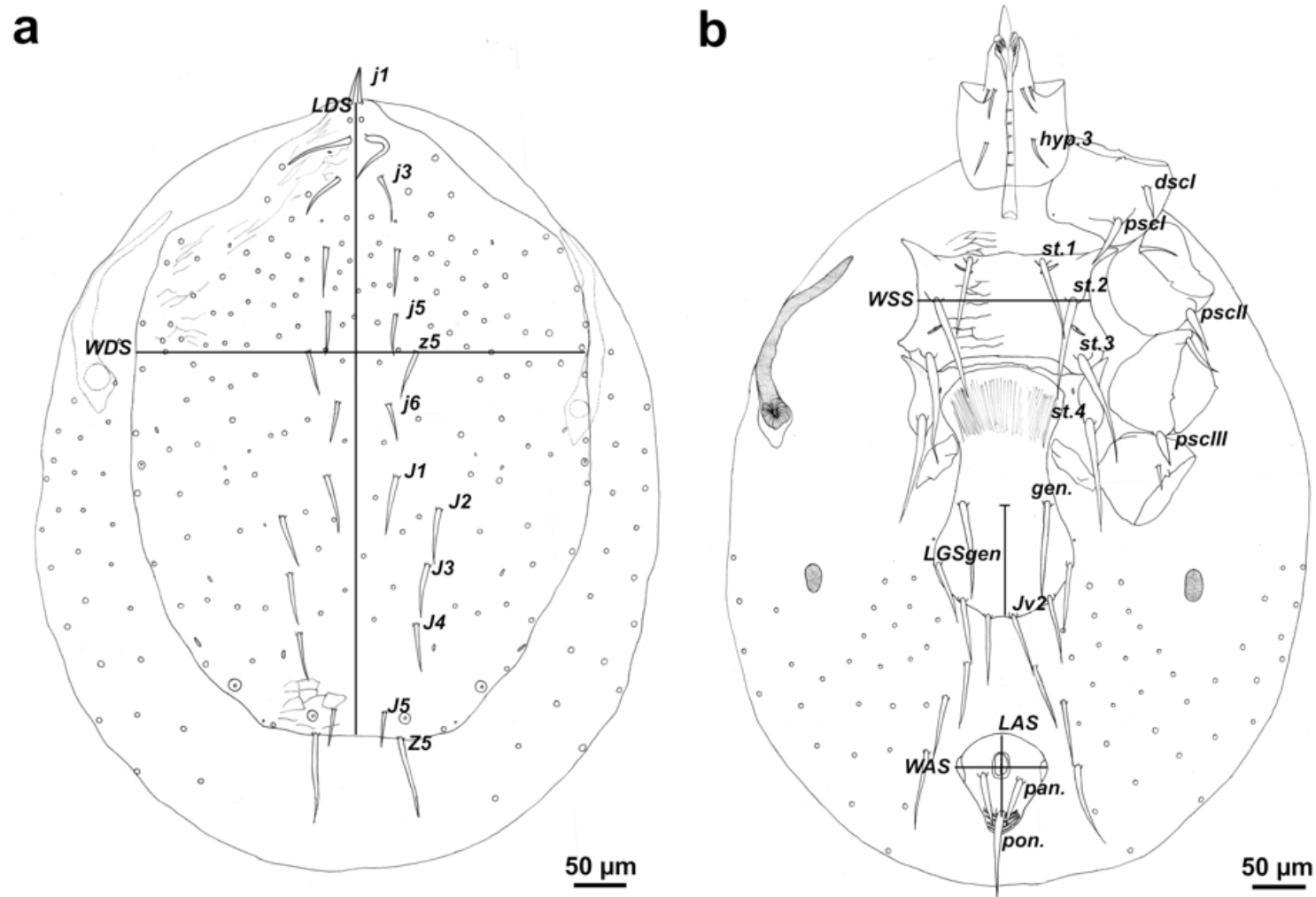


Figura 2. Medidas tomadas en un ácaro lelapino hembra en vista dorsal (a) y ventral (b).

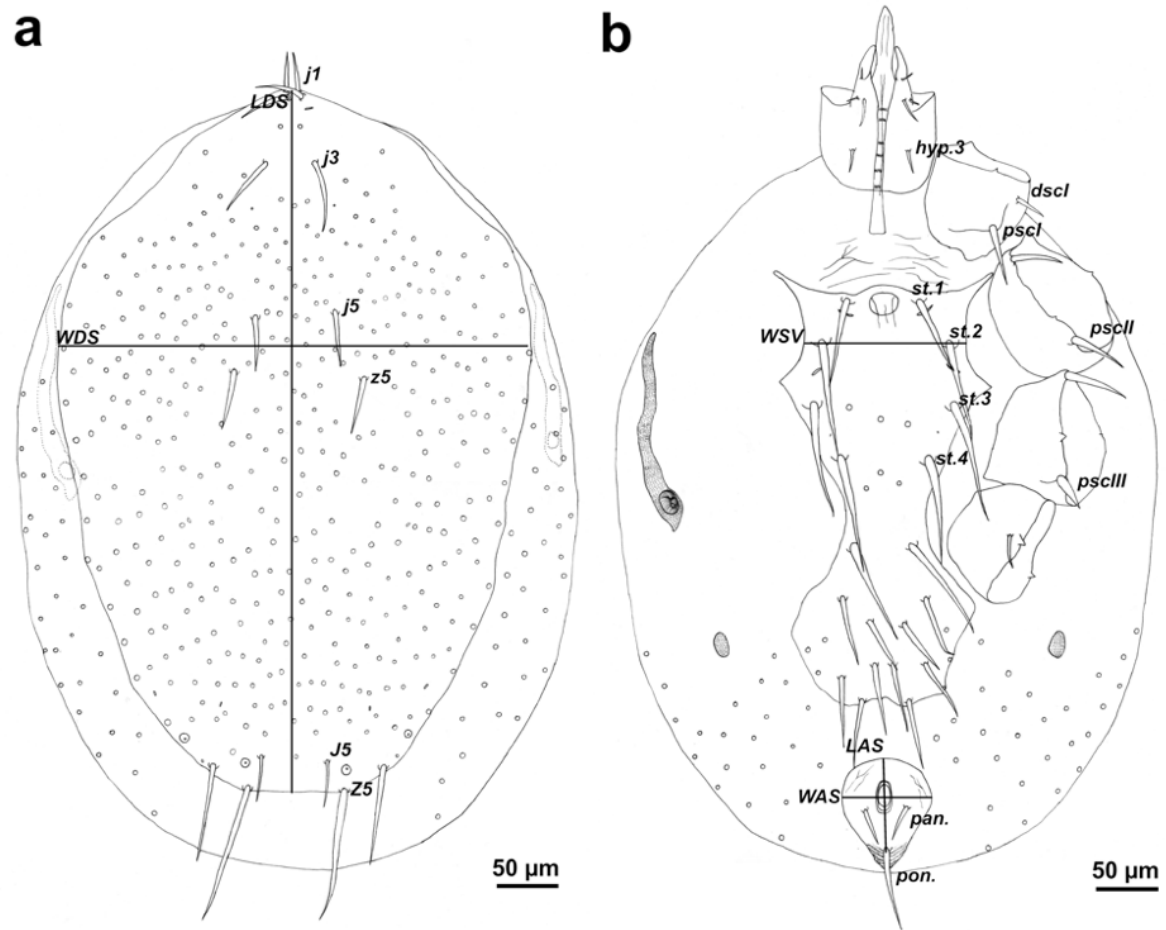


Figura 3. Medidas tomadas en un ácaro lelápino macho en vista dorsal (a) y ventral (b).

2.9. Toma de fotografías y selección de landmarks para morfogeometría

Para evaluar variaciones en la forma de las estructuras de los laelápinos entre especies de hospedadores, se utilizaron solamente los ácaros hembra, ya que fueron los más abundantes, presentaron estructuras más esclerotizadas y con sus bordes más definidos que en machos y ninfas. Todo esto disminuyó la posibilidad de deformación en el proceso de montaje y asegura posicionar los landmarks y semilandmarks de manera adecuada. Se tomaron 205 fotografías de las placas esternal y genitoventral de las hembras (Figura 4) mediante el software LEICA SUITE (LAS 4.12). Con el programa TPSDig2 se posicionaron 8 landmarks tipo I (landmarks 1, 20-26) en las inserciones de las setas *st1*, *st2*, *st3* y *gen* (Figura 2b); además se posicionaron 18 semilandmarks equidistantes en el borde la placa genitoventral posterior a las setas *gen* (semilandmarks 2-19; Figura 4). Estos landmarks y semilandmarks constituyen una aproximación al perímetro de las placas esternal y genitoventral.

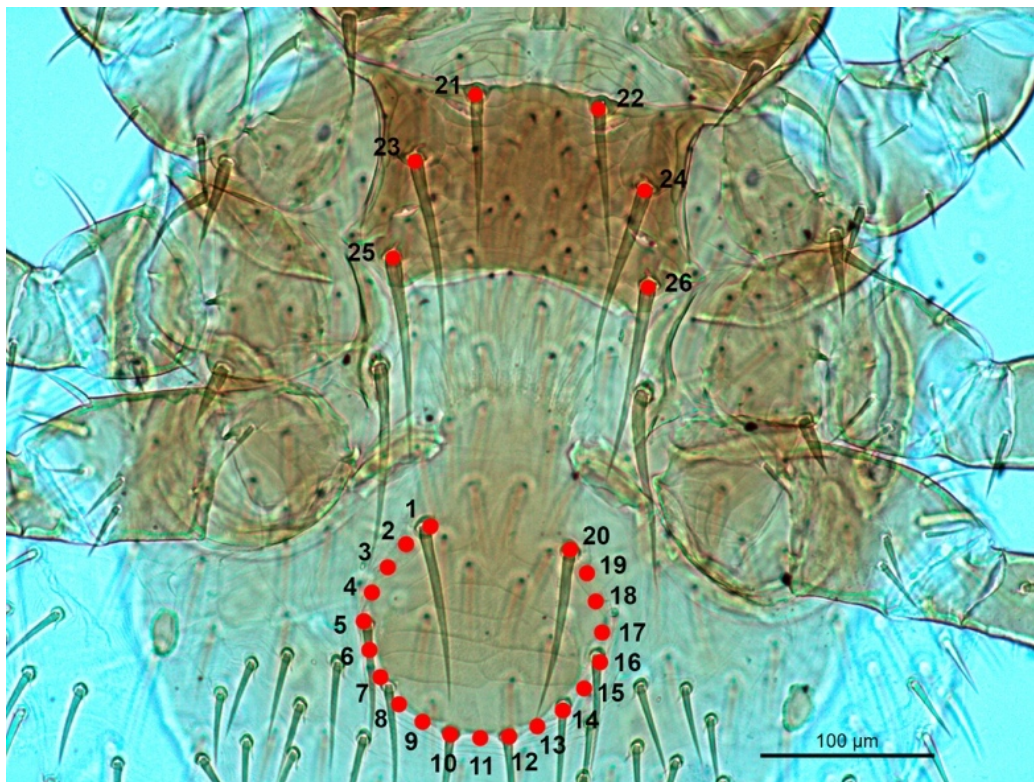


Figura 4. Landmarks (1, 20–26) y semilandmarks (2–19) posicionados en las placas esternal y genitoventral de las hembras de ácaros laelápinos estudiados en esta tesis.

Para evaluar la variación en la forma de las placas se utilizó el programa MorphoJ (Klingenberg, 2011). En primer lugar, se realizó un ajuste de procrustes para alinear los landmarks a una configuración promedio. Luego se realizó un PCA para evaluar la variación y un análisis de variables canónicas (CVA) para evaluar los cambios en forma de las placas entre distintas especies hospedadoras. Para remover el efecto del tamaño en la forma se utilizaron solamente los valores residuales, eliminando el efecto del tamaño centroide (Klingenberg, 2016). Las distancias de procrustes se utilizaron para distinguir las diferencias entre las formas y se utilizó una prueba de permutación (10000 bootstrap) para calcular los valores *p*. Se realizó un wireframe para distinguir la configuración promedio de landmarks y la de los grupos, mediante el programa MorphoJ.

2.10. Análisis filogenéticos

Para evaluar la congruencia entre potenciales morfotipos, marcadores genéticos y hospedadores, se analizaron las secuencias de ADN de *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S* y *COI*. Estas secuencias se editaron y alinearon con el programa CodonCode Aligner (CodonCode Corporation). Las secuencias editadas se examinaron en busca de similitudes con secuencias de ADN almacenadas, utilizando la herramienta BLAST (The Basic Local Alignment Search Tool) del NIH/NCBI (National Center for Biological Information). Luego se utilizó jModelTest2 de la plataforma CIPRES (Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research), para determinar el mejor modelo de sustitución de nucleótidos. En el alineamiento se incluyeron secuencias disponibles en GenBank de otras especies de lelápinos (Tabla 5) para evaluar las relaciones filogenéticas entre ellas y las obtenidas en esta tesis. Los árboles filogenéticos se construyeron con MrBayes 3.2.7 mediante la plataforma CIPRES, con 10 millones de generaciones. Los árboles finales se visualizaron con el programa FigTree v.1.4.4. Las probabilidades posteriores bayesianas fueron transformadas a porcentaje e indicadas sobre los nodos de los árboles filogenéticos. Los números de acceso a GenBank fueron indicados en los árboles filogenéticos y en la Tabla 5. Para evaluar la distancia genética (número de sustituciones nucleotídicas por sitio) entre los ácaros de las distintas especies de roedores se realizaron análisis de distancias genéticas con el programa MEGAX (Kumar et al., 2018), estos valores de distancia fueron expresados en porcentaje.

Tabla 5. Secuencias de ADN obtenidas de Genbank, incluidas en los análisis filogenéticos de las regiones nucleares *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S* y del gen Citocromo Oxidasa I (*COI*). Se indican los códigos de acceso a Genbank.

Espece de ácaro	Subfamilia y tribu del hospedador	Espece del hospedador	Nombre de la localidad	<i>18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S</i>	<i>COI</i>	Referencias	
Grupo externo: <i>Androlaelaps marshalli</i> (Berlese, 1911)	Gerbillinae: Taterillini	<i>Gerbilliscus brantsii</i>	Woodside, South Africa	MF419349	KF805856	Engelbrecht et al., 2014	
<i>Laelaps agilis</i> Koch, 1836	Murinae: Apodemini	<i>Apodemus sylvaticus</i>	República Checa	s/d	MZ315170, MZ315171, MZ315172	Kaminskienè et al., 2023	
<i>Laelaps echidninus</i> (Berlese, 1887)	Murinae: Rattini	<i>Rattus norvegicus</i>	Arana, Buenos Aires, Argentina	OQ241929, OQ241930	s/d	Espinoza-Carniglia et al., Datos no publicados	
			Zhongsan Port, China	s/d	OR230034, OR230035	Wei & Li, 2023	
<i>Laelaps galliarii</i> Savchenko & Lareschi, 2022	Sigmodontinae: Oryzomyini	<i>Oligoryzomys fornesi</i>	San Juan Poriahú, Corrientes	OK562189, OK562190,	s/d	Savchenko & Lareschi, 2022	
			La Balandra, Buenos Aires, Argentina	OK562191, OK562192, OK562193	s/d	Savchenko & Lareschi, 2022	
			La Balandra, Buenos Aires, Argentina	OQ241939, OQ241940	OR405892, OR405893	Espinoza-Carniglia et al., Datos no publicados	
<i>Laelaps giganteus</i> Berlese, 1918	Murinae: Arvicanthini	<i>Lemniscomys rosalia</i>	Vryheid, Sudáfrica	MF419267	s/d	Engelbrecht et al., 2014	
			<i>Rhabdomys bechuane</i>	Vernon Crookes, Sudáfrica	s/d	KU166668, KU166669	Engelbrecht et al., 2016
			<i>Rhabdomys dilectus</i>	Inkunzi, Sudáfrica	MF419265, MF419266	s/d	Engelbrecht et al., 2014
			<i>Rhabdomys dilectus</i>	Rietvlei, Sudáfrica	MF419312, MF419313	s/d	Engelbrecht et al., 2014
<i>Laelaps manguinhosii</i> s.s. (Fonseca, 1936)	Sigmodontinae: Oryzomyini	<i>Holochilus brasiliensis</i>	Villa Elisa, Buenos Aires, Argentina	OK562180, OK562181, OK562182	s/d	Savchenko & Lareschi, 2022	
			<i>Holochilus chacarius</i>	Laguna Nainneck, Formosa, Argentina	OQ241937, OQ241938	s/d	Espinoza-Carniglia et al., Datos no publicados
<i>Laelaps muricola</i> Träghardh, 1910	Murinae: Praomyini	<i>Mastomys coucha</i>	Mooinooi, Sudáfrica	MF419347, MF419348	s/d	Engelbrecht et al., 2014	

		<i>Mastomys coucha</i>	Zeerust, Sudáfrica	MF419315	s/d	Engelbrecht et al., 2014
	Murinae:	<i>Micaelamys namaquensis</i>	Hogsback, Sudáfrica	MF419314,	s/d	Engelbrecht et al., 2014
	Arvicanthini	<i>Rhabdomys pumilio</i>	Vanrhynsdorp, Sudáfrica	MF419316, s/d	KU166786, KU166787	Engelbrecht et al., 2016
<i>Laelaps odysseos</i> Savchenko & Lareschi, 2022	Sigmodontinae: Oryzomyini	<i>Nectomys squamipes</i>	Parque Provincial Piñalito, Misiones, Argentina	OK562178, OK562179	s/d	Savchenko & Lareschi, 2022
<i>Laelaps paulistanensis</i> (Fonseca, 1936)	Sigmodontinae: Oryzomyini	<i>Oligoryzomys nigripes</i>	La Balandra, Buenos Aires, Argentina	OQ241942, OQ241943	OR405894	Espinoza-Carniglia et al., Datos no publicados
		<i>Oligoryzomys nigripes</i>	Santo Domingo, Corrientes, Argentina	s/d	OR405895, OR405896, OR405897	Espinoza-Carniglia et al., Datos no publicados
<i>Laelaps scapteromyos</i> Savchenko & Lareschi, 2022	Sigmodontinae: Akodontini	<i>Scapteromys aquaticus</i>	La Balandra, Buenos Aires, Argentina	OK562183, OK562184, OK562185, OK562186, OK562187, OK562188	s/d	Savchenko & Lareschi, 2022
<i>Laelaps schatzi</i> Lareschi & Savchenko, 2021	Sigmodontinae: Oryzomyini	<i>Oligoryzomys flavescens</i>	Pereyra, Buenos Aires, Argentina	MK725870	MK716210, MK716211, MK716212	Savchenko & Lareschi, 2019
		<i>Oligoryzomys fornesi</i>	Guaycolec, Formosa, Argentina	OK562194	s/d	Savchenko & Lareschi, 2022
		<i>Oligoryzomys fornesi</i>	San Nicolás, Corrientes, Argentina	OQ241941	s/d	Espinoza-Carniglia et al., Datos no publicados
				s/d	OR405898	Espinoza-Carniglia et al., Datos no publicados

3. Resultados

3. RESULTADOS

3.1. Muestras estudiadas

Se analizaron 398 muestras extraídas de roedores de las siguientes especies: *Calomys callidus* (21), *Calomys callosus* (24), *Calomys fecundus* (4), *Calomys laucha* (19), *Calomys musculinus* (18), *Calomys tener* (12), *Eligmodontia morgani* (62), *Eligmodontia typus* (31), *Graomys chacoensis* (29), *Graomys griseoflavus* (36), *Loxodontomys micropus* (28), *Phyllotis bonariensis* (17), *Phyllotis camiari* (6), *Phyllotis xanthopygus* (89) y *Tapecomys primus* (2). Del examen de las mismas se identificaron 1584 ácaros lelápinos (Tabla 6). El 85% correspondió a la especie *Laelaps mazzai* (Fonseca, 1939) y el 15% restante a la especie *Androlaelaps fahrenheitzi* (Berlese, 1911). Todos los ácaros presentaron características congruentes con las descripciones originales, dibujos y material tipo revisado, que se detallarán en la sección 3.2.

Tabla 6. Composición de ácaros lelápinos por localidad y hospedador, discriminados por especie, sexo y estados inmaduros. En esta tabla no se incorporó las localidades del material complementario. Referencias: hembras (H), machos (M) y deutoninfas (Dn).

#	Nombre de la localidad	Región biogeográfica	Especie de roedor (cantidad de roedores examinados)	<i>Laelaps mazzai</i>			<i>Androlaelaps fahrenheitzi</i>
				H	M	Dn	H
1	Peña Alta, RP 83, San Francisco	N	<i>Tapecomys primus</i> (2)	0	0	0	0
2	Reserva Natural Privada Palma Chueca, La Unión	N	<i>Graomys chacoensis</i> (4)	0	0	0	1
3	32 km SW La Unión	N	<i>Calomys fecundus</i> (4)	64	15	12	12
4	INTA IPAF-NEA, Laguna Naineck	N	<i>Calomys callosus</i> (1)	6	3	0	1
5	Estación de Animales Silvestres Guaycolec	N	<i>Calomys callosus</i> (4)	59	7	6	8
6	Reserva El Bagual	N	<i>Calomys callosus</i> (16)	187	46	6	9
			<i>Graomys chacoensis</i> (2)	0	0	0	2
7	13 km SSW La Fidelidad, Parque Nacional El Impenetrable	N	<i>Graomys chacoensis</i> (1)	0	0	0	1
8	5 km NW Puerto Las Palmas	N	<i>Calomys callosus</i> (2)	16	2	0	2
9	7 km S Puerto Las Palmas	N	<i>Calomys callosus</i> (1)	24	4	2	4
10	RN 12 y A° Itaembé Mini	N	<i>Calomys tener</i> (2)	0	0	0	0
11	Estancia Santa Inés	N	<i>Calomys tener</i> (10)	0	0	0	3
12	Parque Provincial San Cayetano	N	<i>Calomys callidus</i> (1)	0	0	0	0
13	Estancia Cimarrón	N	<i>Calomys callidus</i> (2)	48	14	7	0
14	Arroyo Carpinchori	N	<i>Calomys callidus</i> (8)	267	56	12	32
16	Arroyo Ana	N	<i>Calomys callidus</i> (8)	235	50	16	7
17	2,5 km NW Villa Elisa	N	<i>Calomys callidus</i> (1)	22	1	0	0
18	Ruta Nacional 130, km 9, Villa Elisa	N	<i>Calomys callidus</i> (1)	13	3	0	2
22	Ruta Provincial 28, Parque Provincial Chancaní	N	<i>Graomys chacoensis</i> (22)	0	0	0	37

			<i>Phyllotis camiari</i> (1)	0	0	0	1
23	1,2 km S Cerro Los Linderos	N	<i>Phyllotis camiari</i> (5)	0	0	0	0
25	Estación Experimental de Agronomía Julio Hirschhorn, FCAYF UNLP	N	<i>Calomys laucha</i> (13)	101	12	13	9
26	Olmos	N	<i>Calomys laucha</i> (3)	1	0	0	0
27	Calle 143 y Diagonal 630, Arana	N	<i>Calomys laucha</i> (2)	3	2	0	0
28	Estancia El Doce	N	<i>Calomys laucha</i> (1)	5	3	0	0
			<i>Calomys musculinus</i> (7)	0	0	0	1
29	Parque Provincial Ernesto Tornquist	N	<i>Phyllotis bonariensis</i> (17)	0	0	0	16
30	Arroyo de las Brusquitas y Ruta Provincial 11	N	<i>Calomys musculinus</i> (1)	0	0	0	1
31	Paso de Los Algarrobos	TS	<i>Calomys musculinus</i> (5)	0	0	0	0
			<i>Eligmodontia typus</i> (13)	0	0	0	0
			<i>Graomys griseoflavus</i> (3)	0	0	0	1
32	Estación de Aforos N° 44, Pichi Mahuida	TS	<i>Calomys musculinus</i> (3)	0	0	0	1
			<i>Eligmodontia typus</i> (14)	0	0	0	9
			<i>Graomys griseoflavus</i> (8)	0	0	0	5
33	Estancia El Dólar, Laguna del Barro	TS	<i>Calomys musculinus</i> (2)	0	0	0	0
			<i>Eligmodontia typus</i> (4)	0	0	0	0
34	Puesto Pillahuinco, Estancia La Esperanza	TS	<i>Eligmodontia morgani</i> (10)	0	0	0	5
39	Cañadón de la Madera, Sierra de Tepuel	A	<i>Loxodontomys micropus</i> (7)	0	0	0	9
			<i>Phyllotis xanthopygus</i> (1)	0	0	0	0
42	Lago Fontana, 1 km E Cabaña Municipal	A	<i>Loxodontomys micropus</i> (10)	0	0	0	50
43	Lago Fontana, Cabaña Municipal	A	<i>Loxodontomys micropus</i> (6)	0	0	0	3
44	1 km N Almacén y Hotel Los Manantiales	A	<i>Phyllotis xanthopygus</i> (61)	0	0	0	2
45	Margen SW Lago Musters	A	<i>Eligmodontia morgani</i> (22)	0	0	0	2
			<i>Phyllotis xanthopygus</i> (4)	0	0	0	0
46	Estancia La Madrugada, Cañadón del Duraznillo	A	<i>Eligmodontia morgani</i> (24)	0	0	0	2
			<i>Graomys griseoflavus</i> (15)	0	0	0	0
47	13 km S Volcán Grande, Meseta del lago Buenos Aires	A	<i>Phyllotis xanthopygus</i> (3)	0	0	0	0
48	Estancia El Sauco, río Blanco	A	<i>Eligmodontia morgani</i> (2)	0	0	0	0
49	Estancia Tucu Tucu	A	<i>Loxodontomys micropus</i> (5)	0	0	0	1
50	Estancia Las Tunas	A	<i>Eligmodontia morgani</i> (4)	0	0	0	0
			<i>Phyllotis xanthopygus</i> (20)	0	0	0	2

Se identificaron hembras y machos de *L. mazzai* en casi todas las especies de *Calomys* analizadas, excepto en *C. musculinus* que solamente estuvo asociado a ácaros hembra (Tabla 2) y en *C. tener* que no estuvo parasitado por *L. mazzai*. Se obtuvieron deutoninfas para parte de las especies de *Calomys*, excepto para *C. musculinus*, *C. tener* y *C. venustus*. No se identificaron larvas ni protoninfas de *L. mazzai*. Para cada especie hospedadora, se obtuvieron ácaros hembra y macho para más de una localidad, con la excepción de *C. fecundus*, *C. musculinus*, *C. sorella* y *C. tener* (Tabla 6).

Para *A. fahrenheitzi* no se obtuvieron, larvas, protoninfas, deutoninfas, ni machos. A diferencia de *L. mazzai*, *A. fahrenheitzi* estuvo presente en especies de roedores de ambas subtribus Calomyina y Phyllotina, excepto en las especies *C. sorella*, *P. limatus* y *T. primus*, que no presentaron *A. fahrenheitzi*. Para cada especie hospedadora se obtuvieron ácaros hembra para más de una localidad, con la excepción de *C. fecundus*, *C. laucha*, *C. tener*, *E. typus*, *L. pikumche*, *P. bonariensis*, *P. camiari* (Tabla 6).

Los resultados mostraron que *L. mazzai* estuvo presente únicamente en roedores de la subtribu Calomyina, con altas prevalencias, intensidades y abundancias medias (Tabla 6, Figura 5a). *Androlaelaps fahrenheitzi* parasitó roedores de ambas subtribus (Figuras 5a y 5b), con menores niveles de prevalencias, intensidades y abundancias medias (Tabla 7). *Laelaps mazzai* se reconoció como una especie central en la subtribu Calomyina, debido a sus altos valores de prevalencia e intensidad media, mientras que *A. fahrenheitzi* fue considerada como una especie secundaria (Figura 5c). Debido a la baja intensidad media y prevalencias no particularmente bajas, no fue considerada como una especie satélite. Por otro lado, en la subtribu Phyllotina solamente estuvo presente *A. fahrenheitzi* con intensidades medias relativamente mayores que en Calomyina (Figura 5b y 5d).

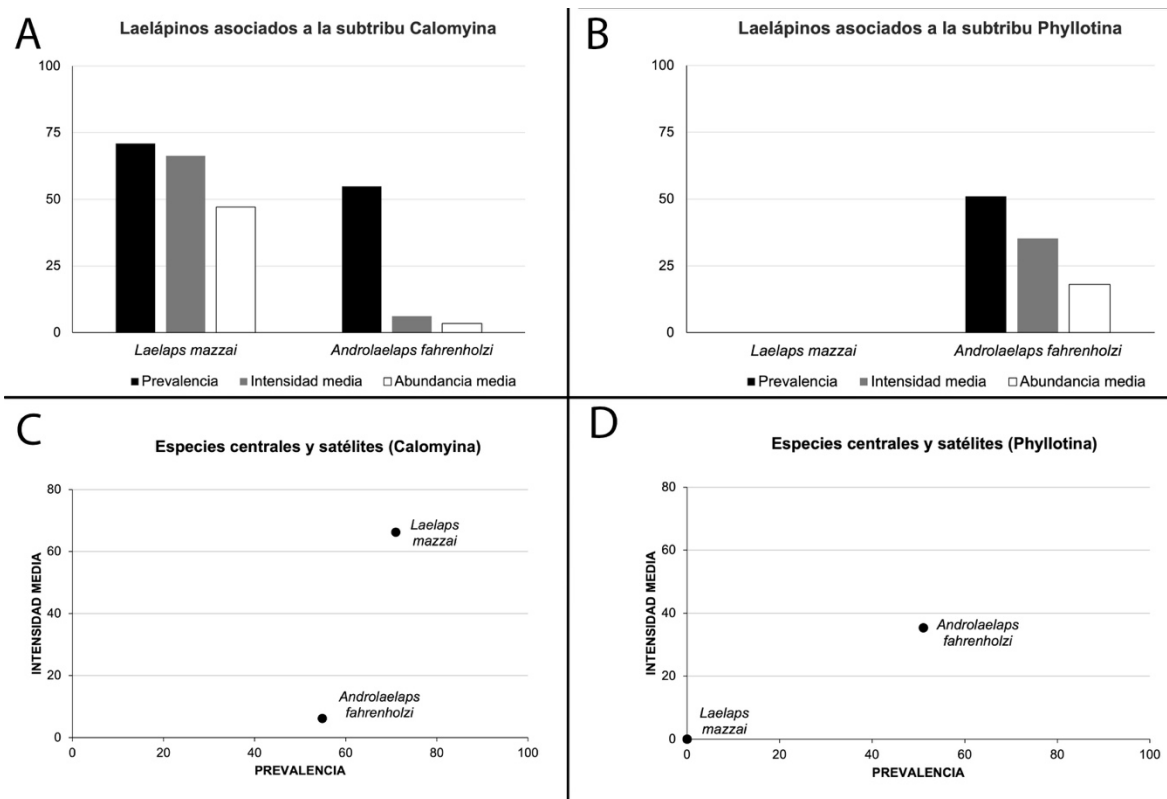


Figura 5. Índices parasitológicos de lelápinos asociados a roedores Phyllotini. Se indican las prevalencias, abundancias medias, intensidades medias y las especies centrales y satélites para las subtribus Calomyina (a y c) y Phyllotina (b y d). Estos índices fueron calculados agrupando a todas las especies de roedores, independiente del estado reproductivo y sexo.

Para *L. mazzai* se observó que las localidades de *C. callidus* presentaban altas cantidades en Arroyo Carpinchorí y Arroyo Ana. Por el contrario, las menores cantidades de *L. mazzai* estuvieron en roedores *C. laucha* de Olmos y Calle 143 y Diagonal 630, Arana (Tabla 6). Como los análisis exploratorios no mostraron diferencias entre sexos y estado reproductivo, estos roedores se agruparon para comparar entre especies y localidades (Anexos 1 y 3). Se observó que la prevalencia más alta de *L. mazzai* estuvo en *C. callosus* de Reserva El Bagual con respecto a *C. laucha* de Estación Experimental de Agronomía Julio Hirschhorn, FCAYF UNLP ($p=0,01$) (Tabla 7). Se agruparon todas las especies por región biogeográfica y se observó que *L. mazzai* tuvo las mayores prevalencias y abundancias medias en la región Neotropical (N), comparado con la región Andina (A; P: $p= 0,0001$; AM: $p= 0,0001$) y la zona de Transición Sudamericana (TS; P: $p= 0,0001$; AM: $p= 0,0001$). Las intensidades medias fueron mayores en N, con respecto a A ($p= 0,0001$). Sin embargo, no se detectaron diferencias para la IM, entre TS y N ($p= 0,51$) y tampoco con A ($p= 0,49$).

Para *A. fahrenheiti* las cantidades de ácaros se mantuvieron relativamente bajas, con las mayores en *L. micropus* de Lago Fontana 1km Cabaña Municipal y *G. chacoensis* en Ruta Provincial 28, Parque Provincial Chancaní (Tabla 6). Como los análisis exploratorios no mostraron diferencias entre sexos y estado reproductivo, estos roedores se agruparon para comparar entre especies y localidades (Anexos 2 y 3). No se observaron diferencias para *A. fahrenheiti* entre *C. callosus* y *C. laucha* (P: $p=0,71$; AM: $p=0,75$; IM: $p=1$) y *C. tener* (P: $p=0,67$; AM: $p=0,1$; IM: $p=1$), tampoco entre *C. laucha* y *C. tener* (P: $p=0,4$; AM: $p=0,29$; IM: $p=1$). Para *E. morgani* no hubo diferencias entre *A. fahrenheiti* de Puesto Pillahuinco, Estancia La Esperanza y Estancia La Madrugada, Cañadón del Duraznillo (P: $p=0,31$; AM: $p=0,2$; IM: $p=1$) y Margen SW Lago Musters (P: $p=0,57$; AM: $p=0,5$; IM: $p=1$). Tampoco hubo diferencias entre Estancia La Madrugada, Cañadón del Duraznillo y Margen SW Lago Musters (P: $p=0,1$; AM: $p=0,5$; IM: $p=1$). Para *P. xanthopygus* no hubo diferencias entre 1 km N Almacén y Hotel Los Manantiales y Estancia Las Tunas (P: $p=0,6$; AM: $p=0,9$; IM: $p=0,9$). Se agruparon todas las especies por región biogeográfica y se observó que la prevalencia de *A. fahrenheiti* fue mayor en N, comparada con A (P: $p=0,0005$); sin embargo, las AM e IM no se diferenciaron entre estas dos regiones biogeográficas ($p=0,36$, $p=0,48$, respectivamente). N y TS no se diferenciaron en P ($p=0,34$), AM ($p=0,06$) e IM ($p=0,12$).

Los índices de diversidad de Shannon-Weaver y de Dominancia de Berger Parker indicaron una mayor diversidad en *C. callosus* de Reserva El Bagual y *C. laucha* de Estación Experimental de Agronomía Julio Hirschhorn, FCAyF UNLP, con respecto al resto de las especies. La dominancia fue relativamente alta para todas las localidades y especies, debido al bajo número de especies en la comunidad. Alcanzó el máximo en las localidades que estuvieron representadas solamente por una especie, con el mínimo de diversidad (Tabla 7). Los resultados indicaron que en N estuvo la mayor diversidad y riqueza de especies, en este caso dos especies (*L. mazzai* y *A. fahrenheiti*). Por el contrario, en A y TS la diversidad fue la menor, representada solamente por la especie *A. fahrenheiti* (Tabla 7).

Tabla 7. Índices parasitológicos por localidad y hospedador: se indican abundancias medias (AM), intensidades medias (IM), prevalencias (P), índice de Diversidad de Shannon-Weaver (H') y de Dominancia (D) para la Argentina, estos fueron calculados sobre la cantidad total de ácaros, sin considerar sexo ni estado de desarrollo de los ácaros. Únicamente fueron consideradas las localidades con 10 o más roedores. Referencias: N: región Neotropical, TS: zona de Transición Sudamericana, A: región Andina.

L	Nombre de la localidad	Zona biogeográfica	Especie de roedor (cantidad de roedores)	<i>Laelaps mazzai</i>			<i>Androlaelaps fahrenheitzi</i>			Índice de diversidad de Shannon-Weaver H'	Índice de Dominancia D
				AM	IM	P	AM	IM	P		
6	Reserva El Bagual	N	<i>Calomys callosus</i> (16)	14,9	14,9	100	0,6	2	38	0,16	0,93
11	Estancia Santa Inés	N	<i>Calomys tener</i> (10)	s/d	s/d	s/d	0,3	2	20	0	1
22	Ruta Provincial 28, Parque Provincial Chancaní	N	<i>Graomys chacoensis</i> (22)	s/d	s/d	s/d	1,7	4	36	0	1
25	Estación Experimental de Agronomía Julio Hirschhorn, FCAyF UNLP	N	<i>Calomys laucha</i> (13)	9,7	15,8	61,5	0,7	2	38	0,25	0,87
29	Parque Provincial Ernesto Tornquist	N	<i>Phyllotis bonariensis</i> (17)	s/d	s/d	s/d	1	2	35	0	1
31	Paso de Los Algarrobos	TS	<i>Eligmodontia typus</i> (13)	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d
32	Estación de Aforos N° 44, Pichi Mahuida	TS	<i>Eligmodontia typus</i> (14)	s/d	s/d	s/d	0,6	2	43	0	1
34	Puesto Pillahuinco, Estancia La Esperanza	TS	<i>Eligmodontia morgani</i> (10)	s/d	s/d	s/d	0,5	3	20	0	1
42	Lago Fontana, 1 km E Cabaña Municipal	A	<i>Loxodontomys micropus</i> (10)	s/d	s/d	s/d	5	6	80	0	1
44	1 km N Almacén y Hotel Los Manantiales	A	<i>Phyllotis xanthopygus</i> (61)	s/d	s/d	s/d	0,03	0,4	3	0	1
45	Margen SW Lago Musters	A	<i>Eligmodontia morgani</i> (22)	s/d	s/d	s/d	0,1	1	9	0	1
46	Estancia La Madrugada, Cañadón del Duraznillo	A	<i>Eligmodontia morgani</i> (24)	s/d	s/d	s/d	0,1	2	4	0	1
50	Estancia Las Tunas	A	<i>Graomys griseoflavus</i> (15)	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d
			<i>Phyllotis xanthopygus</i> (20)	s/d	s/d	s/d	0,1	2	5	0	1

3.2. Caracterización de los ácaros

Las hembras de *L. mazzai* fueron reconocidas por las siguientes características diagnósticas: notoria hipertriquia (gran cantidad de setas) en la placa dorsal (60–74 pares de setas) con setas accesorias en la región podonotal media (Figura 6a), coxa I con una seta proximal setiforme (*pscI*) y gruesa, seta distal setiforme y robusta (*dscI*), coxa II con una seta posterior setiforme y gruesa (*pscII*, similar a la seta proximal de la coxa I) (Figura 6b), y coxa III con una seta posterior espiniforme (*pscIII*) (Figura 6c). Además, la placa anal presentó las setas paranales (*pa*) y postanal (*po*) en proporción 1:2. Por otro lado, los machos de *L. mazzai* fueron reconocidos por la hipertriquia más densa desde el nivel de las coxas II hacia la región posterior, coincidiendo con las hembras y deutoninfas en la presencia de setas accesorias en la región podonotal media (Figuras 6a, 7a y 8a); la placa anal separada de la placa esternoventral; la proporción de las setas paranales y postanal coincidió con hembras y deutoninfas (Figura 6d, 7d y 8d). Las deutoninfas fue posible identificarlas por la similitud con ácaros hembra y macho (Figuras 7a, 7b, 7c, 7d). Hasta ahora no se conocían las deutoninfas de *L. mazzai*, por este motivo se realizó una descripción que se brinda en el Anexo 4.

Las hembras de *L. mazzai* fueron distinguidas de las otras especies de *Laelaps* con hipertriquia por el número y posición de las setas accesorias en la placa dorsal y el tipo de setas en las coxas. *Laelaps valdevinoi* Gettinger, 1992 tiene un número similar de setas dorsales a *L. mazzai* (61 pares), pero se distingue por 3–5 setas accesorias impares en el opistonoto medial (vs en *L. mazzai* que están posicionadas en el podonoto). *Laelaps navasi* Fonseca, 1939 difiere de *L. mazzai* porque tiene 85–100 pares de setas en la placa dorsal, y las setas proximal y distal de la coxa I son espiniformes (en *L. mazzai* ambas setas son setiformes y gruesas). Además, *Laelaps surcomata* Furman, 1972 resultó fácilmente distinguible de *L. mazzai* debido a que tiene 46–49 pares de setas en la placa dorsal con un par de setas accesorias entre *j3* y *j4*, varias setas extra en el centro posterior de la placa dorsal, y todas las setas coxales setiformes (en *L. mazzai*, únicamente la seta posterior de la coxa III es espiniforme). Los machos de *L. mazzai* también pudieron ser diferenciados de los machos de *L. valdevinoi*, porque la placa anal no está fusionada en una placa holovernal. Los machos de *L. surcomata* y *L. navasi* no han sido descritos hasta ahora.

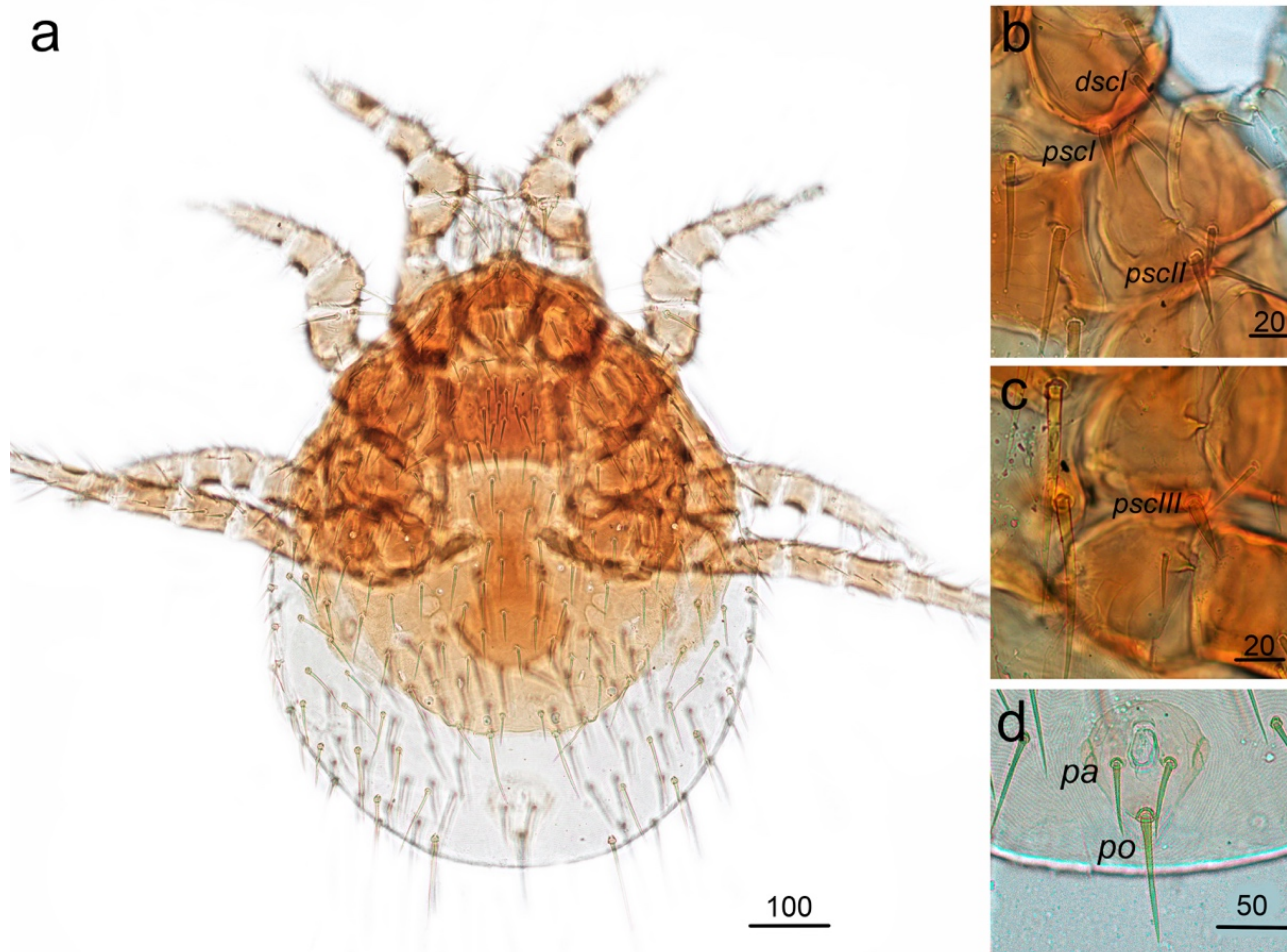


Figura 6. Vista dorsal de *Laelaps mazzai* hembra (a) y detalle ventral de las coxas I, II (b), III y IV (c) y la placa anal (d). Las escalas indican micrómetros (μm). Referencias: seta distal de la coxa I (*dscI*), seta proximal de la coxa I (*pscI*), seta posterior de la coxa II (*pscII*), seta posterior de la coxa III (*pscIII*), seta paranal (*pa*), seta postanal (*po*).

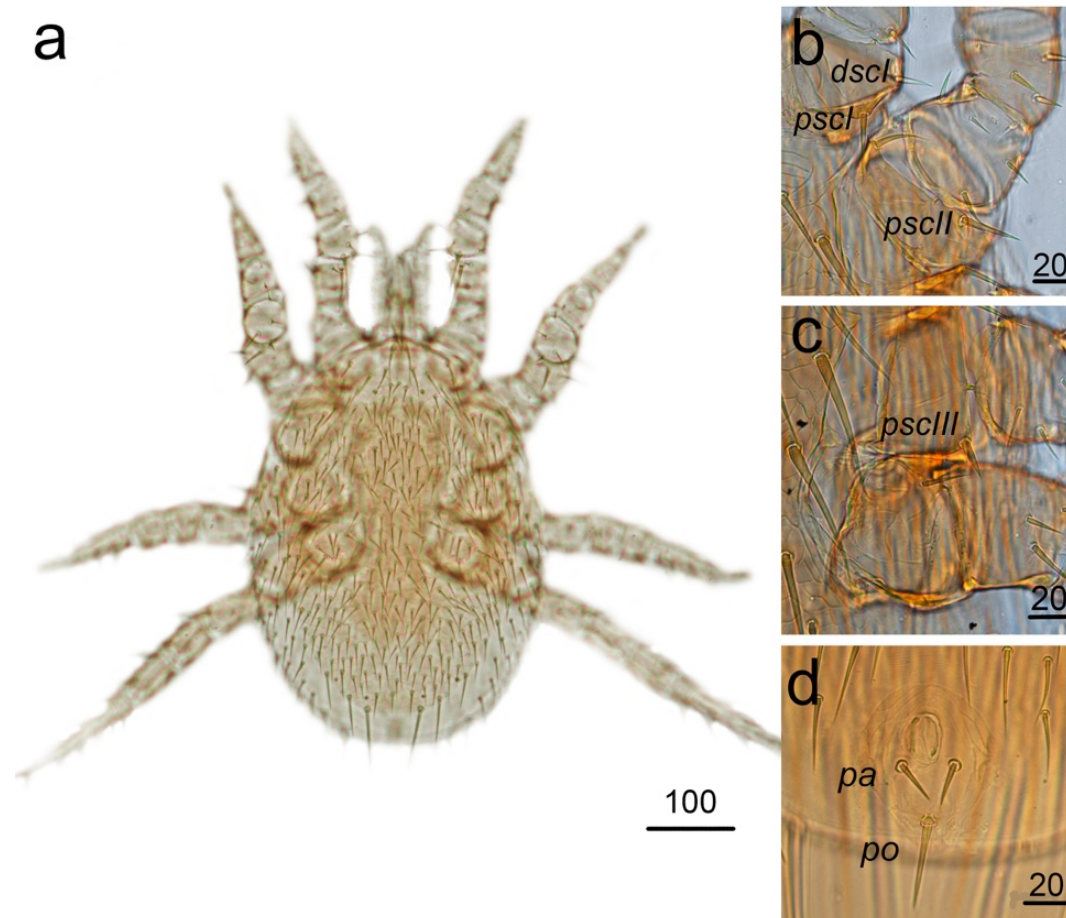


Figura 7. Vista dorsal de *Laelaps mazzai* macho (a) y detalle ventral de las coxas I, II (b), III y IV (c) y la placa anal (d). Las escalas indican micrómetros (μm). Referencias: seta distal de la coxa I (*dscl*), seta proximal de la coxa I (*pscl*), seta posterior de la coxa II (*pscII*), seta posterior de la coxa III (*pscIII*), seta paranal (*pa*), seta postanal (*po*).

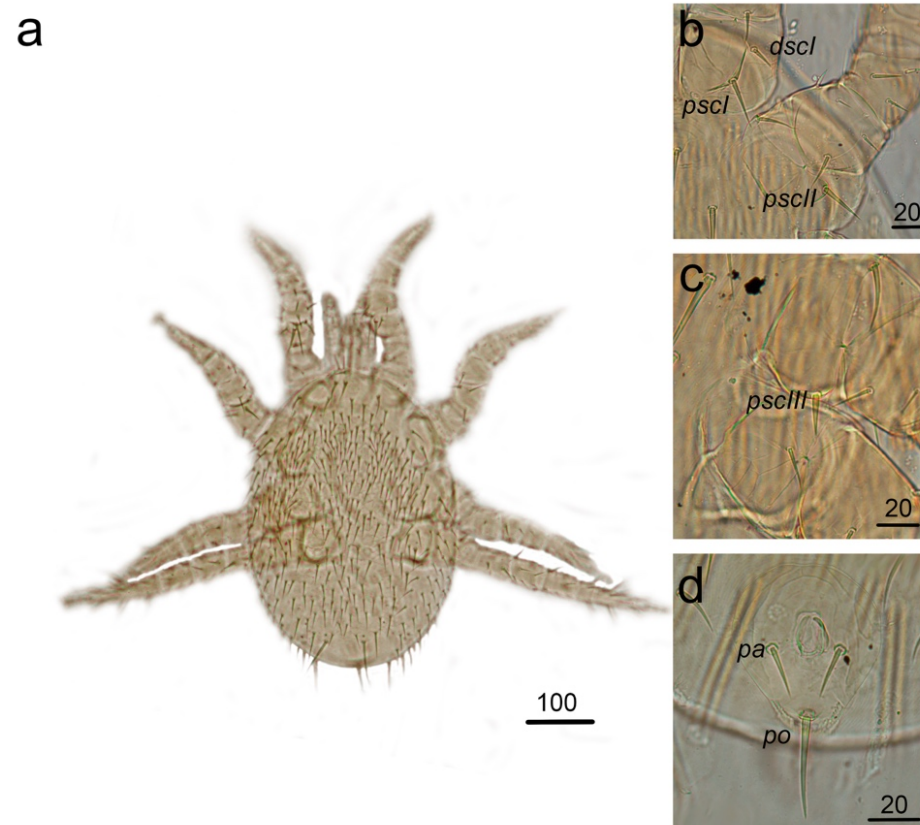


Figura 8. Vista dorsal de una deutoninfa de *Laelaps mazzai* (a) y detalle ventral de las coxas I, II (b), III y IV (c) y la placa anal (d). Las escalas indican micrómetros (μm). Referencias: seta distal de la coxa I (*dscI*), seta proximal de la coxa I (*pscI*), seta posterior de la coxa II (*pscII*), seta posterior de la coxa III (*pscIII*), seta paranal (*pa*), seta postanal (*po*).

A. fahrenheiti fue reconocido por las siguientes características diagnósticas: una placa dorsal ovalada (Figura 9a), con doble borde, principalmente en la región posterior, con 39 pares de setas y 2-3 setas impares entre las setas *J2* y *J4* (Figura 9b); placa genitoventral levemente expandida posterior a las setas *gen* (Figura 9c) y un pilus dentilis (*pd*) en el dígito fijo (*fd*) fuertemente inflado en la base con su porción distal muy delgada y curva (Figura 9d).

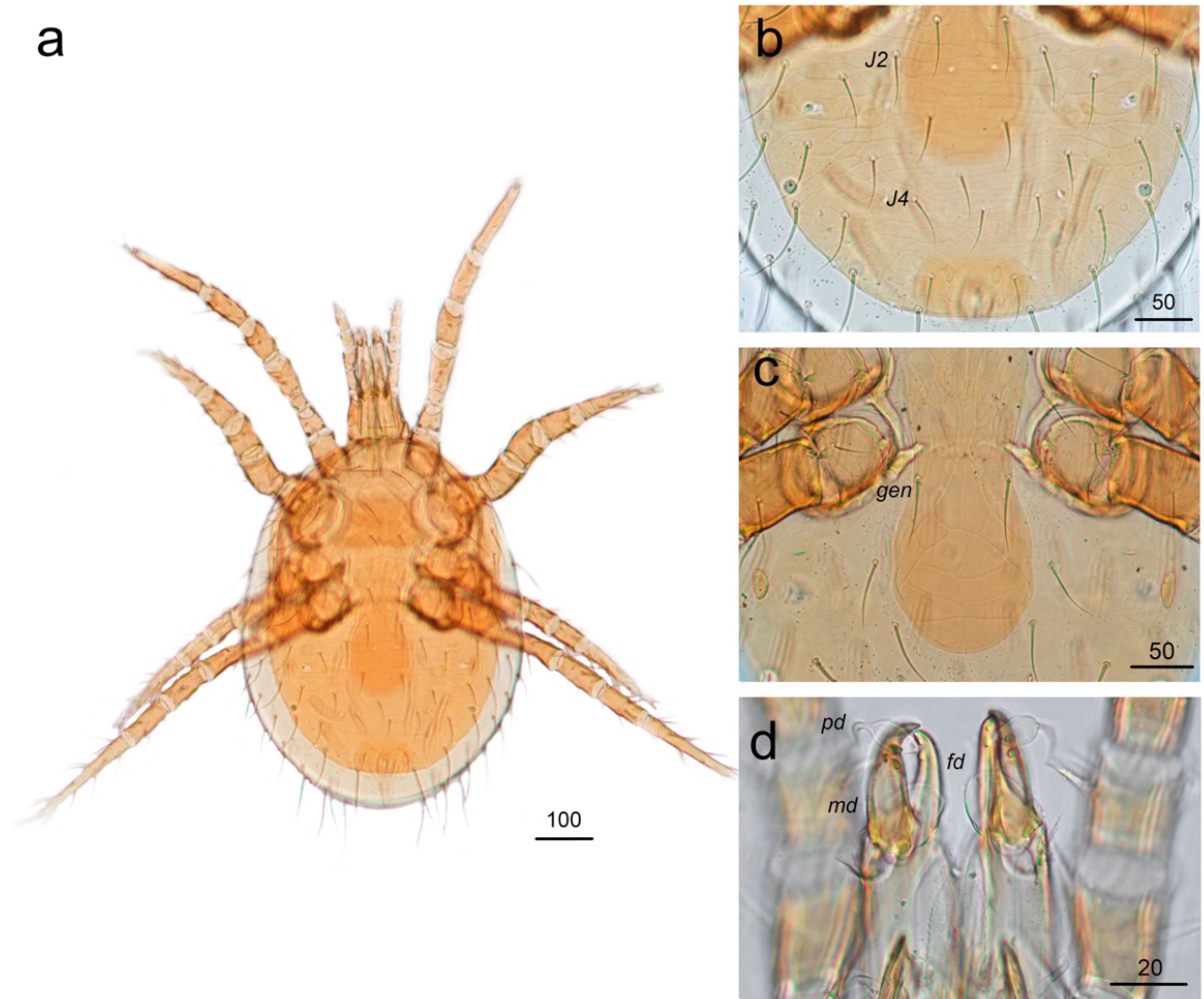


Figura 9. Vista dorsal de una hembra de *Androlaelaps fahrenheiti* (a) y detalle de la región posterior de la placa dorsal (b); vista ventral de la placa genitoventral (c) y quelíceros (d). Las escalas indican micrómetros (μm). Referencias: setas dorsales (*J2*) y (*J4*), seta genital (*gen*), pilus dentilis (*pd*), dígito fijo (*fd*), dígito móvil (*md*).

3.3. Caracterización morfométrica de *Laelaps mazzai*

En promedio las hembras de *Laelaps mazzai* asociadas a *C. callidus*, *C. callosus*, *C. fecundus*, *C. laucha*, *C. musculus* y *C. venustus*, tienden a ser más pequeñas (longitud de la placa dorsal *LDS* ≤ 659) que las de *C. sorella* (*LDS* ≥ 740) y *C. hummelincki* (*LDS* ≥ 725). Sin embargo, cuando se consideran los rangos, las medidas superponen (*LDS* ≥ 697 en *C. hummelincki*, *LDS* ≥ 717 en *C. sorella* y *LDS* ≤ 686 en el resto de las especies de *Calomys*). El *LDS* del lectotipo (592) fue más pequeño que en las especies aquí estudiadas, con la excepción de *C. fecundus* (≥ 590). Algo similar ocurrió con el ancho de la placa dorsal (*WDS*) en los ácaros asociados con las diferentes especies de *Calomys*, los cuales se superpusieron en sus medidas, con la excepción de *L. mazzai* obtenidos de *C. sorella*, que tienden a ser más anchos que los obtenidos del resto de las especies de roedores (Tabla 8).

Al agrupar los *Calomys* por sus tamaños corporales se encontró que *L. mazzai* de *Calomys* pequeños tuvieron menores valores para el *LDS* (597–616) y *WDS* (422–445), comparados con ácaros de *Calomys* grandes (*LDS* ≥ 611 , $p= 0,0028$; *WDS* ≥ 426 , $p= 0,0001$). Al discriminar los *Calomys* entre especies de altura y de tierras bajas, se encontró que *L. mazzai* de *Calomys* de altura tuvieron los mayores tamaños (*LDS* 645–765, *WDS* 450–564), comparado con los ácaros de *Calomys* de tierras bajas (*LDS* ≤ 645 , $p= 0,0001$; *WDS* ≤ 479 , $p= 0,0001$).

En promedio, los machos de *L. mazzai* asociados a *C. callidus*, *C. callosus*, *C. fecundus*, *C. laucha*, *C. venustus* tienden a ser más pequeños (*LDS* ≤ 613 ; *WDS* ≤ 404) que el único macho obtenido de *C. sorella* (*LDS* 633; *WDS* 446). Sin embargo, cuando consideramos los rangos, las medidas se superponen. Los tamaños del alotipo (*LDS* 586; *WDS* 383) y el paratipo (*LDS* 581; *WDS* 383) de *L. mazzai* también fueron muy similares al material estudiado de las especies *C. callidus*, *C. callosus*, *C. fecundus*, *C. laucha*, *C. venustus* (*LDS* ≥ 553 ; *WDS* ≥ 347) y estuvieron dentro del rango de variación de todas las especies analizadas (Tabla 9). Para los machos no se observó una tendencia a diferenciar entre grupos de *Calomys*.

Considerando a todas las especies en conjunto, independiente del sexo y estado reproductivo, se detectó una correlación positiva entre el estimador de la superficie de los roedores (aproximación del tamaño del roedor) y el tamaño de *L. mazzai* (*LDS*: $R^2= 0,34$, $p= 0,006$; *WDS*: $R^2= 0,44$, $p= 0,0003$).

Tabla 8. Medidas diagnósticas expresadas en μm tomadas de las hembras de *Laelaps mazzai* entre especies de *Calomys*. Los valores son medias y rangos (mínimo y máximo) entre corchetes. Las medidas de *L. mazzai* de *Calomys hummelincki* fueron obtenidas de Furman (1972a). Sin datos (s/d).

Caracteres	<i>Calomys callidus</i> n=13	<i>Calomys callosus</i> n=27	<i>Calomys fecundus</i> n=11	<i>Calomys laucha</i> n=12	<i>Calomys musculus</i> n=8	<i>Calomys sorella</i> n=11	<i>Calomys venustus</i> n=22	<i>Calomys hummelincki</i>	<i>Laelaps mazzai</i> lectotipo
LDS	640 [632-645]	623 [611-638]	597 [590-610]	608 [597-616]	659 [645-686]	740 [717-765]	629 [616-645]	725 [697-752]	592
WDS	466 [454-479]	452 [441-470]	439 [426-450]	432 [422-445]	467 [450-485]	546 [532-564]	464 [448-478]	475 [440-510]	458
WSS	181 [176-188]	179 [172-187]	174 [169-181]	173 [168-182]	176 [164-187]	201 [195-213]	181 [171-191]	175 [172-180]	180
st1-st1	78 [72-81]	75 [69-79]	73 [70-75]	73 [70-76]	72 [67-78]	79 [75-86]	75 [72-81]	s/d	72
st2-st2	146 [139-154]	145 [139-150]	142 [138-148]	141 [137-144]	142 [138-146]	159 [154-169]	144 [139-153]	s/d	144
st3-st3	163 [155-170]	161 [152-170]	158 [152-165]	158 [152-167]	160 [151-158]	183 [177-191]	161 [155-168]	s/d	161
st4-st4	177 [164-187]	175 [160-190]	174 [159-188]	168 [151-184]	160 [143-169]	198 [180-217]	178 [169-196]	s/d	171
LS4	120 [115-126]	118 [112-128]	118 [112-125]	115 [108-121]	118 [112-123]	121 [117-129]	118 [114-124]	s/d	118
gen-gen	90 [85-101]	88 [79-96]	85 [79-91]	83 [78-90]	95 [89-103]	110 [104-117]	88 [83-93]	74 [70-77]	83
gen	100 [95-108]	102 [94-109]	101 [96-109]	96 [90-101]	102 [95-110]	105 [99-113]	103 [99-112]	s/d	110
LGSgen	126 [120-129]	124 [117-132]	125 [122-127]	121 [111-130]	134 [131-140]	151 [146-156]	128 [121-135]	156 [145-166]	129
Jv2-Jv2	41 [35-49]	39 [27-48]	34 [29-42]	36 [29-40]	39 [30-44]	49 [40-59]	38 [32-47]	s/d	44
Jv2	77 [73-84]	76 [71-82]	77 [73-80]	76 [69-82]	83 [74-89]	87 [84-94]	74 [66-79]	s/d	s/d
LAS	83 [78-86]	82 [76-88]	79 [72-86]	79 [74-85]	90 [87-97]	95 [90-102]	85 [79-96]	107 [98-115]	79
WAS	89 [83-95]	93 [82-103]	91 [81-95]	88 [78-95]	96 [88-103]	123 [113-140]	93 [83-99]	107 [103-110]	99
Lpan	54 [51-59]	54 [48-66]	51 [49-55]	49 [42-55]	52 [46-58]	64 [59-70]	54 [49-60]	53 [50-56]	s/d
Lpon	91 [83-98]	87 [79-96]	85 [80-95]	78 [74-82]	80 [74-82]	98 [85-104]	88 [80-95]	88 [80-96]	s/d
Lhyp3	32 [29-36]	31 [26-36]	31 [29-33]	31 [28-33]	27 [22-32]	40 [35-43]	31 [22-34]	40 [36-43]	32
LpscI	49 [46-50]	47 [43-50]	45 [41-49]	46 [43-49]	53 [51-55]	52 [48-55]	46 [28-51]	42 [40-43]	45
LdscI	33 [31-36]	33 [30-36]	31 [30-35]	28 [24-32]	35 [33-37]	31 [30-34]	33 [29-38]	36 [33-38]	s/d
LpscII	52 [48-57]	50 [47-55]	45 [44-47]	46 [43-48]	50 [45-53]	48 [45-53]	50 [46-54]	s/d	45
LpscIII	36 [32-38]	36 [34-38]	32 [29-34]	33 [30-35]	34 [32-37]	35 [33-38]	35 [32-39]	s/d	33
lj1	36 [27-45]	34 [27-39]	33 [31-37]	33 [31-38]	37 [30-41]	39 [36-42]	36 [29-40]	s/d	32
j3-j3	45 [41-50]	46 [40-49]	46 [45-48]	44 [40-49]	49 [46-51]	63 [56-70]	48 [43-52]	s/d	43
z5-z5	119 [108-125]	117 [111-124]	119 [112-126]	117 [114-125]	125 [121-130]	156 [149-165]	122 [114-137]	s/d	117
lz5	49 [47-53]	52 [44-59]	54 [51-58]	48 [44-52]	56 [52-61]	64 [59-69]	55 [50-60]	s/d	s/d
j5-z5	52 [42-60]	51 [44-61]	48 [47-50]	48 [43-53]	51 [46-57]	61 [54-70]	53 [47-60]	s/d	54
j6-j6	68 [57-77]	60 [48-70]	58 [49-65]	58 [51-68]	60 [57-64]	59 [51-70]	63 [52-74]	s/d	63
lj6	45 [40-50]	51 [48-54]	50 [48-52]	46 [41-53]	53 [50-58]	60 [57-64]	52 [51-53]	s/d	s/d
J1-J1	69 [64-74]	69 [63-74]	65 [62-68]	65 [60-72]	66 [61-72]	80 [70-85]	70 [62-75]	s/d	62

<i>J2-J2</i>	162 [147-171]	160 [151-175]	156 [151-166]	155 [146-163]	162 [147-172]	206 [199-217]	165 [154-173]		s/d	141
<i>J3-J3</i>	139 [127-155]	139 [126-153]	142 [132-154]	134 [119-141]	158 [150-167]	156 [147-175]	149 [135-155]		s/d	121
<i>J4-J4</i>	130 [115-147]	131 [119-147]	125 [117-136]	124 [113-140]	129 [114-147]	169 [155-181]	137 [118-155]		s/d	127
<i>J5-J5</i>	56 [51-60]	57 [51-67]	57 [55-59]	56 [53-60]	56 [54-60]	86 [78-102]	59 [54-64]		s/d	53
<i>J5L</i>	39 [37-41]	39 [36-41]	36 [33-38]	38 [33-44]	39 [36-45]	47 [40-53]	39 [34-42]	49 [45-52]		39
<i>Z5-Z5</i>	93 [89-97]	92 [84-106]	93 [90-97]	93 [89-101]	96 [89-102]	127 [122-131]	96 [90-104]		s/d	90
<i>Z5L</i>	95 [90-106]	95 [86-100]	91 [81-96]	93 [89-98]	104 [101-108]	121 [117-130]	96 [91-99]	114 [107-121]		s/d

Tabla 9. Medidas diagnósticas expresadas en μm tomadas de los machos de *Laelaps mazzai* entre especies de *Calomys*. Los valores son medias y rangos (mínimos y máximos) entre corchetes.

Caracteres	<i>Calomys callidus</i> n=8	<i>Calomys callosus</i> n=6	<i>Calomys fecundus</i> n=11	<i>Calomys laucha</i> n=7	<i>Calomys sorella</i> n=1	<i>Calomys venustus</i> n=4	<i>L. mazzai</i> alotipo	<i>L. mazzai</i> paratipo
LDS	582 [561-613]	576 [557-613]	568 [557-575]	572 [553-599]	633	579 [572-586]	586	581
WDS	384 [368-404]	374 [347-404]	361 [347-380]	368 [358-381]	446	367 [365-368]	383	383
WSV	146 [141-156]	143 [136-156]	139 [136-140]	136 [129-140]	143	138 [135-140]	148	145
st1-st1	63 [59-73]	63 [59-73]	61 [59-63]	59 [56-62]	58	61 [60-61]	64	67
st2-st2	114 [111-124]	114 [108-124]	112 [108-114]	108 [105-112]	111	114 [112-116]	118	120
st3-st3	125 [121-135]	124 [118-135]	122 [118-124]	119 [115-126]	124	119 [115-122]	130	129
st4-st4	81 [79-88]	83 [80-86]	78 [75-81]	79 [73-87]	79	79 [74-85]	83	81
LS4	105 [96-111]	104 [96-111]	104 [102-104]	104 [100-110]	120	104 [103-104]	112	121
gen-gen	50 [45-54]	50 [47-56]	52 [50-54]	48 [42-50]	64	48 [42-50]	73	73
gen	88 [80-94]	86 [80-94]	85 [81-88]	87 [77-96]	106	88 [87-89]	62	62
Jv2-Jv2	39 [35-42]	39 [35-44]	40 [36-44]	42 [37-47]	32	40 [39-40]	39	36
Jv2	60 [49-67]	58 [49-67]	57 [53-60]	55 [48-59]	68	58 [57-58]	64	64
LAS	78 [72-81]	78 [72-81]	80 [78-81]	74 [68-77]	69	76 [75-76]	79	79
WAS	83 [79-93]	84 [79-93]	83 [79-85]	81 [76-83]	99	81 [80-81]	80	83
Lpan	33 [31-38]	34 [31-38]	34 [31-36]	29 [27-32]	42	32 [31-32]	38	39
Lpon	64 [61-72]	64 [61-72]	62 [61-63]	63 [61-63]	81	63 [62-63]	64	64
Lhyp3	22 [21-25]	24 [22-26]	22 [20-26]	22 [19-24]	28	22 [19-24]	24	23
LpscI	46 [44-51]	47 [46-51]	44 [40-46]	46 [44-49]	53	46 [44-49]	52	55
LdscI	29 [27-31]	27 [22-31]	26 [22-30]	24 [21-27]	32	27 [26-27]	32	29
LpscII	52 [48-55]	50 [48-55]	49 [48-51]	47 [41-51]	49	49 [48-49]	49	54
LpscIII	30 [27-33]	28 [25-33]	27 [25-29]	27 [25-28]	34	28 [27-28]	31	33
lj1	32 [30-34]	30 [30-32]	30 [27-30]	28 [23-30]	35	30 [29-32]	38	32
j3-j3	43 [40-46]	43 [40-46]	43 [42-43]	44 [41-51]	59	43 [42-43]	47	41
z5-z5	106 [104-109]	105 [101-109]	105 [101-107]	106 [104-108]	98	106 [105-106]	104	107
j5-z5	53 [49-57]	53 [47-57]	54 [47-57]	54 [50-61]	47	53 [52-53]	35	37
J5-J5	55 [45-66]	54 [45-66]	54 [46-58]	51 [46-58]	76	53 [52-53]	52	60
J5L	42 [39-45]	41 [36-45]	40 [36-45]	39 [36-41]	44	40 [39-40]	45	45
Z5-Z5	83 [75-99]	84 [75-99]	83 [76-89]	74 [68-79]	108	79 [78-79]	81	86
Z5L	110 [103-115]	109 [103-115]	108 [107-109]	106 [94-111]	117	107 [106-107]	117	117

3.4. Morfometría lineal de *Laelaps mazzai*

En el análisis de componentes principales (PCA) con hembras *L. mazzai*, los dos primeros componentes principales (PC) acumularon el 60% de la varianza de las 37 variables originales (Tabla 10). Para el PC1, la mayoría de los autovectores fueron positivos con mayor magnitud para el largo de la placa dorsal (*LDS*) y el ancho de la placa dorsal (*WDS*). Para el PC2, las mayores magnitudes fueron para la distancia entre las setas metaesternales 4 (*st4-st4*) y para *LDS* y, secundariamente, entre las setas dorsales *J4* (*J4-J4*) (Tabla 10).

Tabla 10. Autovectores para los componentes principales 1 y 2 del PCA para las hembras y machos de *Laelaps mazzai* obtenidos de las especies de *Calomys*. Sin datos (s/d).

Acrónimo	Hembras		Machos		Acrónimo	Hembras		Machos	
	PC1	PC2	PC1	PC2		PC1	PC2	PC1	PC2
<i>LDS</i>	0,623	-0,538	0,683	0,262	<i>Lhyp3</i>	-0,007	0,039	-0,004	0,063
<i>WDS</i>	0,552	0,281	0,644	-0,596	<i>LpscI</i>	0,057	-0,107	0,016	0,004
<i>WSS</i>	0,135	0,098	s/d	s/d	<i>LdscI</i>	0,049	-0,055	0,046	0,070
<i>WSV</i>	s/d	s/d	0,120	0,105	<i>LpscII</i>	0,051	-0,029	0,061	0,066
<i>st1-st1</i>	0,046	0,050	0,030	0,207	<i>LpscIII</i>	0,033	-0,003	0,038	0,007
<i>st2-st2</i>	0,075	0,119	0,095	0,186	<i>lj1</i>	0,066	-0,010	0,035	0,042
<i>st3-st3</i>	0,089	0,078	0,089	0,132	<i>j3-j3</i>	0,065	0,055	0,029	0,014
<i>st4-st4</i>	0,072	0,549	0,031	-0,034	<i>z5-z5</i>	0,071	-0,004	0,010	-0,003
<i>LS4</i>	0,043	-0,026	0,081	-0,023	<i>lz5</i>	0,064	0,031	s/d	s/d
<i>gen-gen</i>	0,131	-0,047	0,019	0,188	<i>j5-z5</i>	0,058	0,043	-0,010	-0,014
<i>gen</i>	0,073	0,034	0,044	0,107	<i>j6-j6</i>	0,096	0,127	s/d	s/d
<i>LGsGen</i>	0,128	-0,013	s/d	s/d	<i>lj6</i>	0,045	-0,005	s/d	s/d
<i>Jv2-Jv2</i>	0,049	0,064	0,014	0,051	<i>J1-J1</i>	0,055	0,065	s/d	s/d
<i>LJv2</i>	0,046	-0,108	0,073	0,217	<i>J2-J2</i>	0,175	0,158	s/d	s/d
<i>LAS</i>	0,126	-0,051	0,048	0,137	<i>J3-J3</i>	0,236	-0,019	s/d	s/d
<i>WAS</i>	0,093	0,037	0,085	0,331	<i>J4-J4</i>	0,209	0,412	s/d	s/d
<i>Lpan</i>	0,066	0,043	0,003	0,023	<i>J5-J5</i>	0,027	0,059	0,082	0,286
<i>Lpon</i>	0,069	0,108	0,040	0,111	<i>J5L</i>	0,044	-0,031	0,065	0,036
<i>Lhyp3</i>	-0,007	0,039	-0,004	0,063	<i>Z5-Z5</i>	0,047	0,028	0,124	0,345
<i>LpscI</i>	0,057	-0,107	0,016	0,004	<i>Z5L</i>	0,099	-0,125	0,152	0,111
					Varianza acumulada	47%	60%	60%	69%

Los resultados indicaron superposición en la mayoría de las medidas de caracteres diagnósticos de hembras de *L. mazzai* asociados a diferentes especies hospedadoras. Sin embargo, existe una separación de los ácaros de *C. sorella* y las medidas de *L. mazzai* de *C. hummelincki* con respecto al PC1 (*LDS* y *WDS*); y una separación de los ácaros de *C. musculus* con respecto al PC2 (*LDS* y *st4-st4*). Contra esto, las medidas de los ácaros hembra provenientes de *C. callidus*, *C. callosus*, *C. fecundus*, *C. laucha*, *C. venustus* y el lectotipo de *L. mazzai*, se superpusieron (Figura 10).

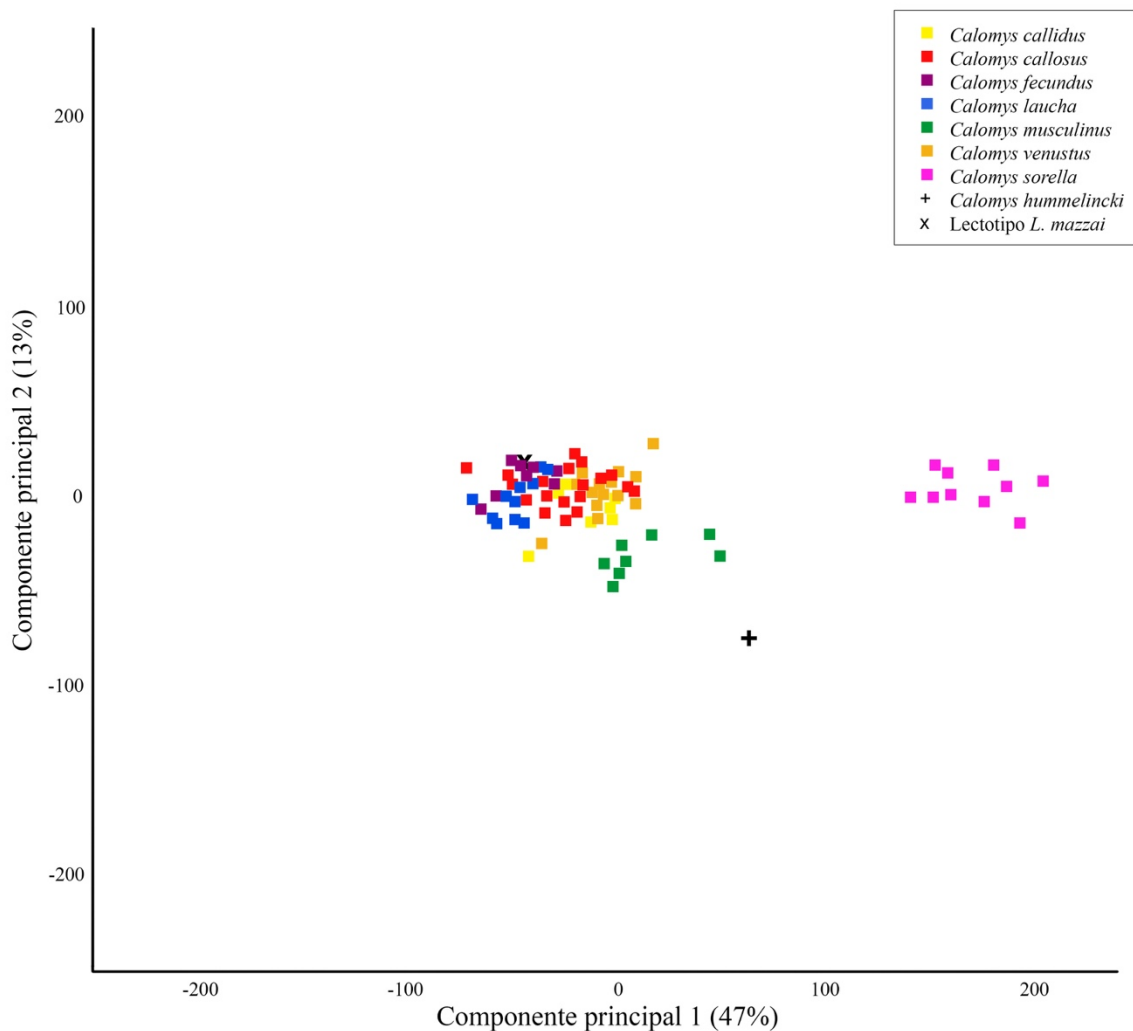


Figura 10. Dispersión de las hembras de *Laelaps mazzai* en roedores del género *Calomys* en los componentes principales 1 y 2.

Los resultados del análisis discriminante (AD) indican que la variable canónica 1 (CV1) tienen mayores magnitudes en los ácaros provenientes de *C. sorella*, con respecto a los colectados de *C. callidus* ($p < 0,0001$), *C. callosus* ($p < 0,0001$), *C. fecundus* ($p < 0,0001$), *C. laucha* ($p < 0,0001$), *C. musculus* ($p < 0,001$), *C. venustus* ($p < 0,0001$) y el lectotipo de *L. mazzai*. Sin embargo, no hay diferencias entre *C. fecundus* y *C. laucha* ($p = 0,26$) y entre *C. venustus* y *C. callidus* ($p = 0,31$). Los ácaros de *C. callosus* tampoco se diferenciaron de los de *C. fecundus* ($p < 0,2$), *C. callidus* ($p < 0,5$), *C. laucha* ($p < 0,5$), *C. venustus* ($p < 0,3$). Al mismo tiempo, los ácaros asociados con *C. musculus* muestran que la variable canónica 2 (CV2) tienen valores menores que el resto de los ácaros ($p < 0,0001$). *Laelaps mazzai* proveniente de *C. hummelincki* mostró menores tamaños de *LDS*, *WDS* y *st4-st4*, con respecto al resto de las especies de *Calomys* (Figura 11).

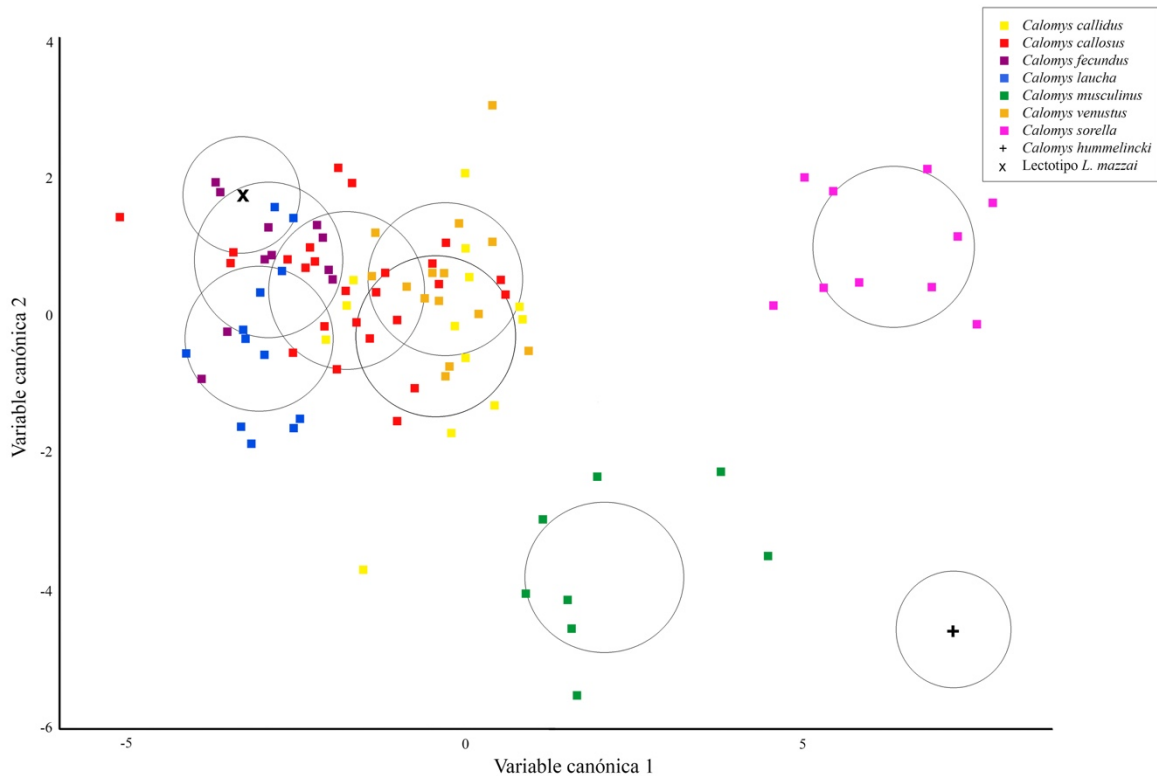


Figura 11. Dispersión de las hembras de *Laelaps mazzai* en roedores del género *Calomys* en las variables canónicas 1 y 2. Las elipses muestran la región que contiene la media del grupo con un 95% de confianza.

En el PCA para los machos de *L. mazzai*, el PC1 y PC2 acumularon el 69% de la varianza de las 29 variables originales, con la mayoría de los autovectores positivos. Así como se detectó con las hembras de *L. mazzai*, para el PC1, la mayor magnitud fue para *LDS* y *WDS*; para el PC2, solamente *WDS* (Tabla 10). El PCA y AD para los machos de *L. mazzai* no muestra agrupaciones por el tamaño de las medidas entre los ácaros asociados a diferentes roedores hospedadores, con la excepción del único macho obtenido de *C. sorella* y los alotipo y paratipo (Figura 12). Se observó superposición en las medidas de los ácaros; sin embargo, el alotipo y paratipo de *L. mazzai* y el único macho obtenido de *C. sorella*, tienen una tendencia a separarse del resto de las especies de roedores, según el PC2 y variable canónica 2 (CV2) (Figura 13).

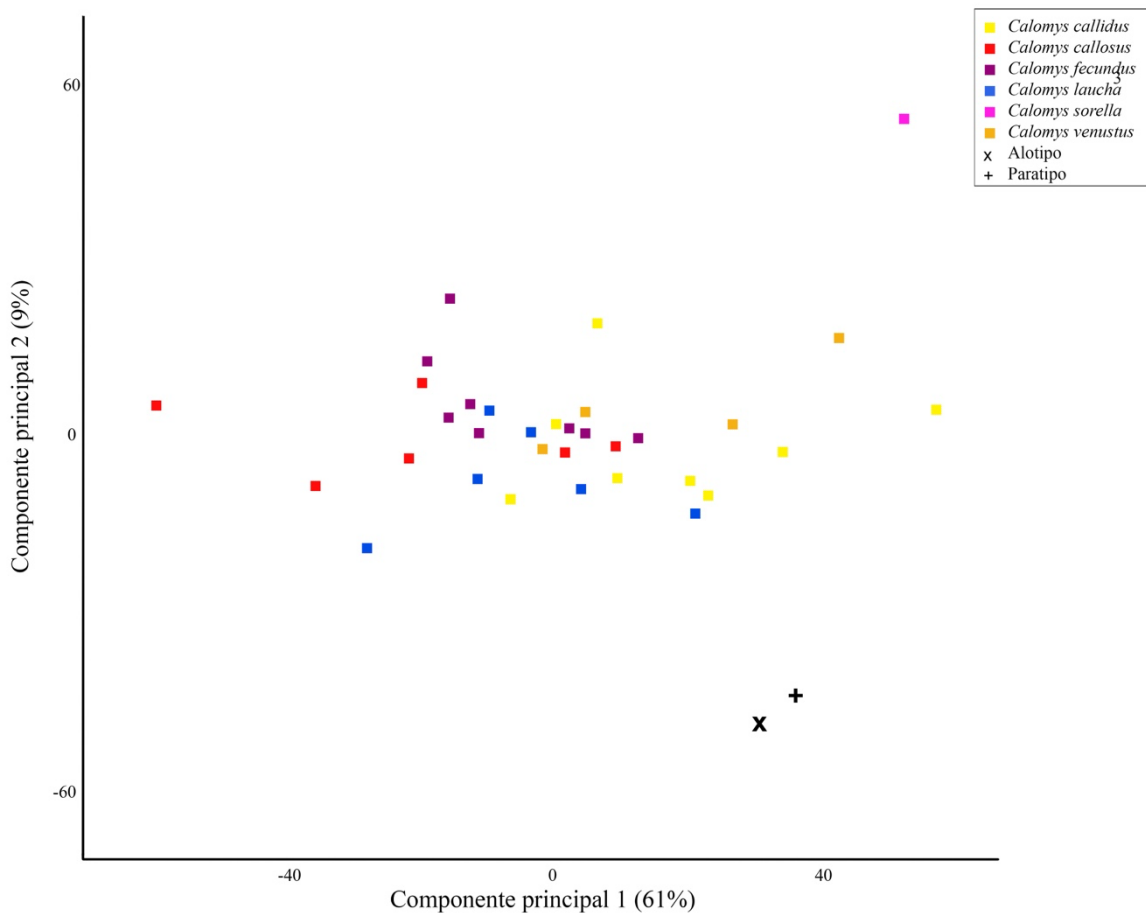


Figura 12. Dispersión de los machos de *Laelaps mazzai* en roedores del género *Calomys* en los componentes principales 1 y 2.

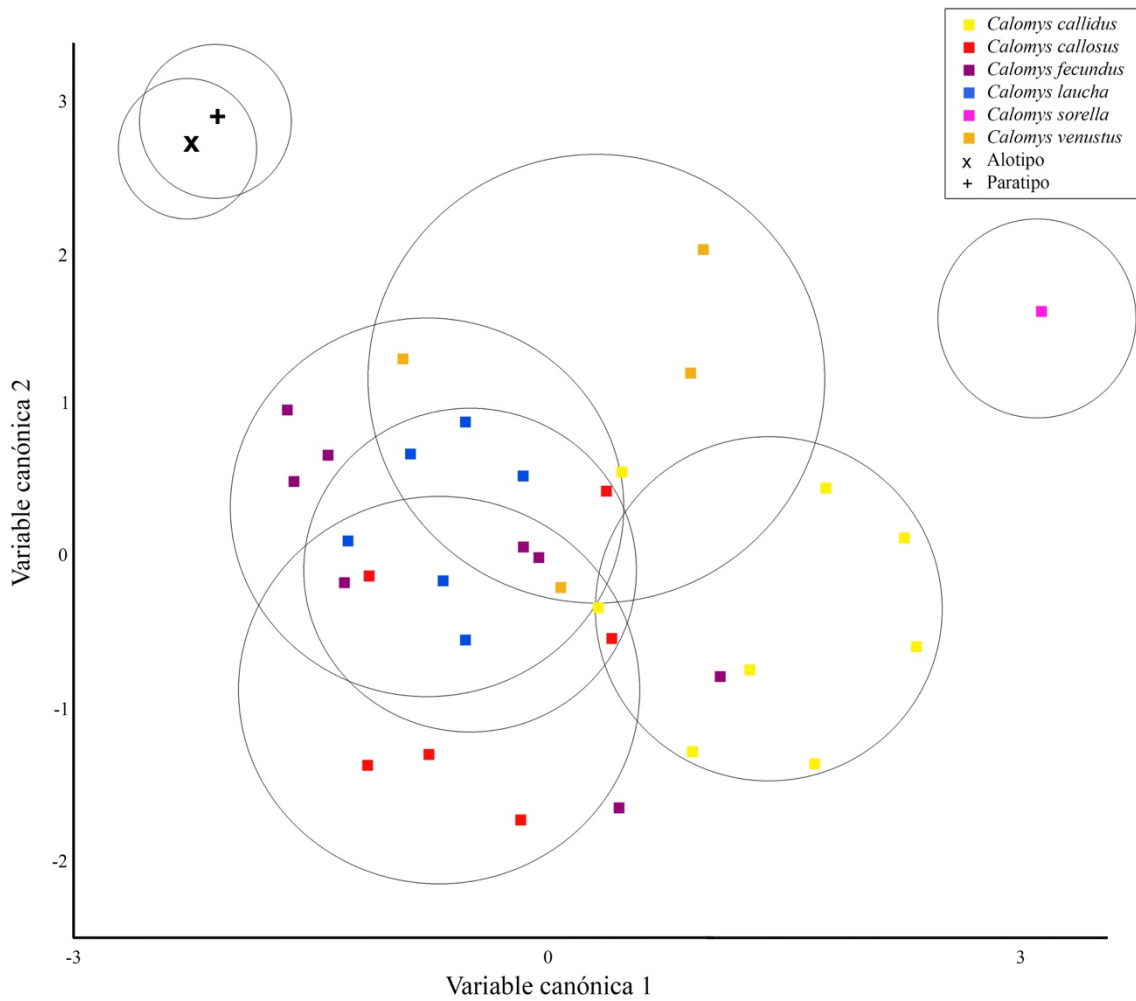


Figura 13. Dispersión de los machos de *Laelaps mazzai* en roedores del género *Calomys* en las variables canónicas 1 y 2. Las elipses muestran la región que contiene la media del grupo con un 95% de confianza.

3.5. Morfometría geométrica de las hembras de *Laelaps mazzai*

El PCA de las placas esternales y genitoventrales de las hembras mostró que los tres primeros componentes principales reúnen el 60% de la varianza (PC1= 30%, PC2= 20%, PC3= 10%). El ploteo de los individuos entre el PC1 y PC2 se caracterizó por una importante dispersión y superposición (Figura 14).

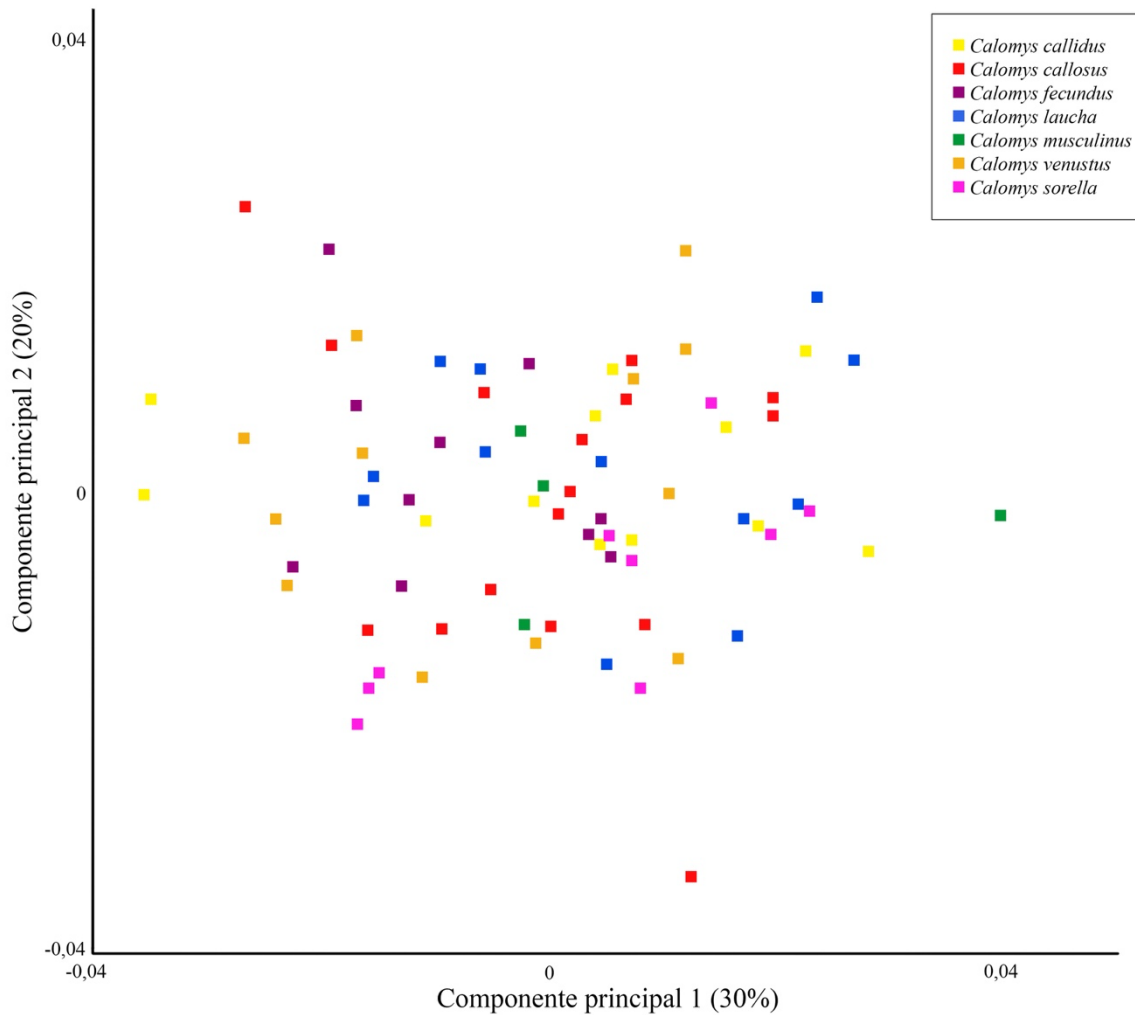


Figura 14. Análisis de componentes principales de la forma de las placas esternales y genitoventrales de las hembras de *Laelaps mazzai* entre roedores del género *Calomys* para los componentes principales 1 y 2.

El análisis de variación canónica (CVA) indicó que la variación se concentró en los primeros dos ejes (CV1= 64% y CV2= 18%). Se observó que los ácaros colectados de *C. musculus* se separaron del resto de las especies de *Calomys* con respecto a la CV2. Además, existió una tendencia de los ácaros de *C. laucha* a separarse del resto de las especies. Sin embargo, hubo una superposición importante de los ácaros provenientes de *C. callidus*, *C. callosus*, *C. fecundus*, *C. sorella* y *C. venustus* (Figura 15).

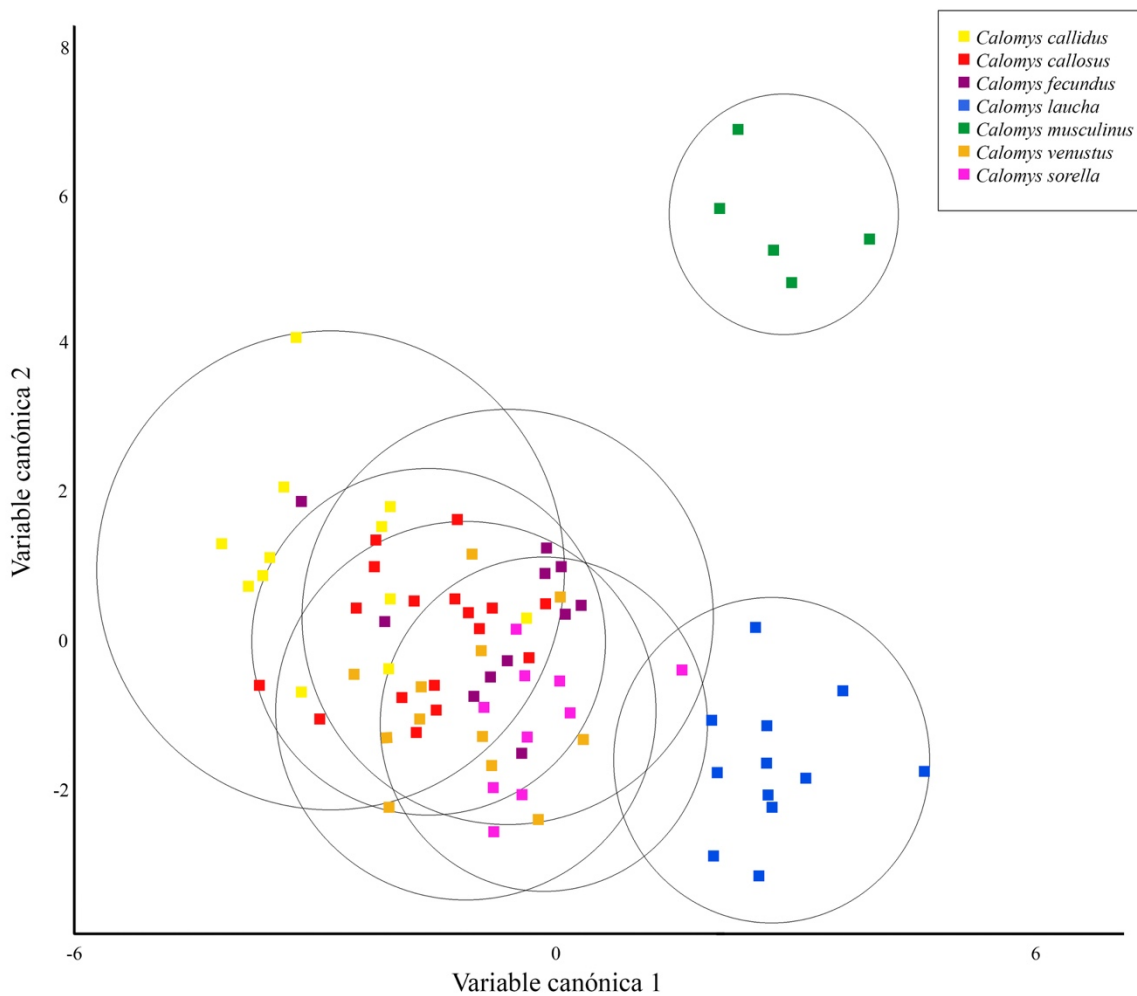


Figura 15. Análisis de variables canónicas de la forma de las placas esternales y genitoventrales de las hembras de *Laelaps mazzai* entre roedores del género *Calomys* para las variables canónicas 1 y 2. Las elipses muestran la región que contiene la media del grupo con un 95% de confianza.

Las diferencias en forma de *C. musculus* fueron observadas en las inserciones de las setas *st1*, *st2* y *st3* de la placa esternal, las que estuvieron posicionadas levemente más internas y la inserción de las setas *gen* en la placa genitoventral fue más externa, con un leve ensanchamiento del borde de la placa genitoventral. Aunque hubo una tendencia a separar a los ácaros de *C. laucha*, esto no fue observable en la configuración de landmarks promedio (Figura 16).

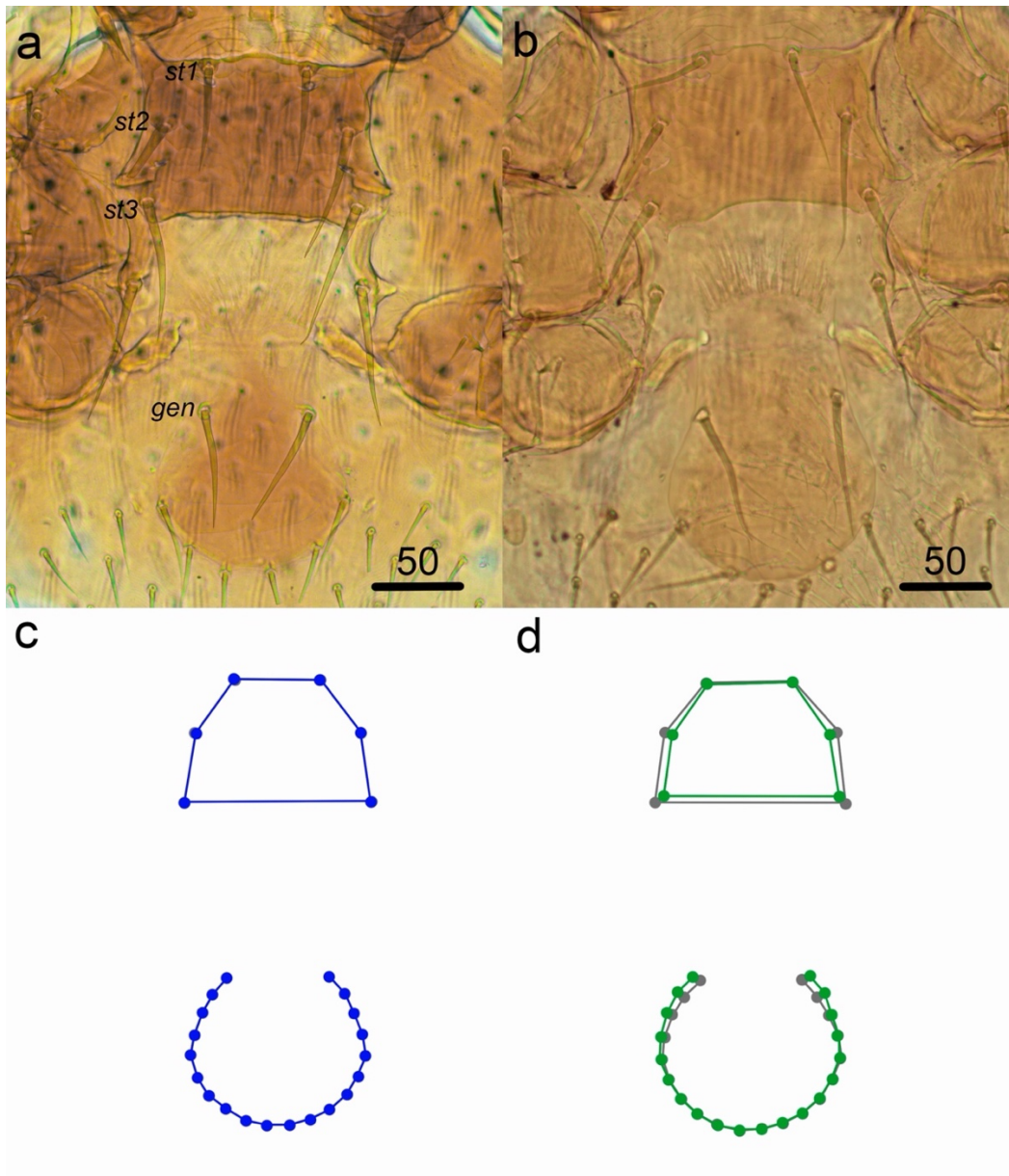


Figura 16. Vista ventral de las placas esternal y genitoventral de *L. mazzai* obtenidos de *Calomys laucha* (a) y *Calomys musculus* (b). Se indica con trazo gris la configuración de landmarks promedio, con trazo azul para *C. laucha* (c) y con trazo verde para *C. musculus* (d).

Las distancias de procrustes corroboraron estas superposiciones entre ácaros de algunas de las especies estudiadas. En líneas generales indicaron que, para las variaciones en forma, tanto como para la inserción de las setas de las placas esternales y las formas de las placas genitoventrales, los ácaros provenientes de *C. musculus* siempre fueron los que mostraron las mayores distancias de procrustes con diferencias significativas, excepto con *C. sorella* (Tabla 11).

Tabla 11. Distancias de procrustes para las placas esternales y genitoventrales de las hembras de *Laelaps mazzai* entre especies de hospedadores del género *Calomys*. Los valores de *p* se dan sobre la diagonal, mientras que los resultados significativos se resaltan con negritas. Referencia: s/d, sin datos.

	Especies de roedores	1	2	3	4	5	6	7
1	<i>Calomys callidus</i>	s/d	0,1000	0,2300	0,1300	0,0002	0,0600	0,1300
2	<i>Calomys callosus</i>	0,0120	s/d	0,5600	0,0600	0,0004	0,0600	0,8500
3	<i>Calomys fecundus</i>	0,0130	0,0110	s/d	0,0600	0,0020	0,0600	0,6600
4	<i>Calomys laucha</i>	0,0120	0,0150	0,0180	s/d	0,0001	0,0600	0,1500
5	<i>Calomys musculus</i>	0,0280	0,0310	0,0310	0,0310	s/d	0,0600	0,0600
6	<i>Calomys sorella</i>	0,0120	0,0120	0,0120	0,0120	0,0120	s/d	0,1000
7	<i>Calomys venustus</i>	0,0150	0,0080	0,0130	0,0160	0,0330	0,0120	s/d

3.6. Análisis filogenéticos de *Laelaps mazzai*

Se obtuvieron 11 secuencias de *L. mazzai* para las regiones *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S* y 13 secuencias para el gen *COI* para ácaros provenientes de, virtualmente, todas las especies de *Calomys*, excepto de *C. musculinus* (Tabla 12). Para las regiones *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S* se analizaron un total de 399 pb, con 280 sitios invariantes y 104 sitios variables. Se detectó como el mejor modelo de sustitución HKY+G. De las 11 secuencias utilizadas para las regiones *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S* se detectaron solamente 2 haplotipos; uno, de las secuencias de *C. callidus* y otro, de las demás secuencias. Por otro lado, para el gen *COI* se analizaron 543 pb, con 321 sitios invariantes y 222 sitios variables. En este caso el mejor modelo de sustitución fue TIM1+I. De las 13 secuencias usadas del gen *COI* se encontraron 13 haplotipos únicos.

Tabla 12. Secuencias de ADN obtenidas en esta tesis de ácaros *Laelaps mazzai*. Se indican los hospedadores y localidades de procedencia de cada secuencia.

Especie del hospedador	Nombre de la localidad	<i>18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S</i>	<i>COI</i>	Referencias
<i>Calomys callidus</i>	Estancia Cimarrón, Corrientes, Argentina	OL514177, OL514178, OL514179	OL514187, OL514188, OL514190, OL514191, OL514194	Espinoza-Carniglia et al., 2023
<i>Calomys callosus</i>	Reserva El Bagual, Formosa, Argentina	OL514174, OL514175, OL514176	OL514186, OL514192, OL514193	Espinoza-Carniglia et al., 2023
<i>Calomys fecundus</i>	32 km SW La Unión, Salta, Argentina	OL514172	OL514185	Espinoza-Carniglia et al., 2023
<i>Calomys laucha</i>	Estación Experimental de Agronomía Julio Hirschhorn, Buenos Aires, Argentina	OL514173	OL514189	Espinoza-Carniglia et al., 2023
<i>Calomys sorella</i>	Comunidad 24 de Junio, Huaraz, Perú	ME129	----	Espinoza-Carniglia et al., Datos no publicados
<i>Calomys venustus</i>	Esperanza, Santa Fé, Argentina	ON847359, ON847360, ON847361	ON847362, ON847363, ON847364	Espinoza-Carniglia et al., 2023

Se obtuvieron bajos valores de diferenciación genética intraespecífica entre *L. mazzai* de diferentes especies de hospedadores, con un rango de variación entre 0 y 0,3% para las regiones *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S*; y entre 2 y 6% para el gen *COI*. La distancia genética entre *L. mazzai* y las otras especies de *Laelaps* varió entre 8 y 17% para las regiones *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S*, estas diferencias fueron mayores para el gen *COI* (17–24%; Tabla 13).

Tabla 13. Distancias genéticas expresadas porcentualmente entre especies de *Laelaps* de diferentes hospedadores. Las distancias genéticas para las regiones *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S* se brindan sobre la diagonal y aquellas para el gen *COI*, bajo la diagonal. Referencia: s/d, sin datos.

Especie de <i>Laelaps</i>	Hospedador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
1 <i>L. mazzai</i>	<i>Calomys callidus</i>	s/d	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	8	9	8	9	9	8	s/d	17	14	13	
2 <i>L. mazzai</i>	<i>Calomys callosus</i>	2	s/d	0	0	0	0	8	9	8	9	9	8	s/d	17	14	13	
3 <i>L. mazzai</i>	<i>Calomys fecundus</i>	6	5	s/d	0	0	0	8	9	8	9	9	8	s/d	17	14	13	
4 <i>L. mazzai</i>	<i>Calomys laucha</i>	2	2	6	s/d	0	0	8	9	8	9	9	8	s/d	17	14	13	
5 <i>L. mazzai</i>	<i>Calomys venustus</i>	4	4	5	4	s/d	0	8	9	8	9	9	8	s/d	17	14	13	
6 <i>L. mazzai</i>	<i>Calomys sorella</i>	3	3	3	3	3	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	
7 <i>L. galliarii</i>	<i>Oligoryzomys</i> spp.	18	19	22	18	20	18	s/d	5	5	3	6	3	s/d	18	15	13	
8 <i>L. manguinhosii</i> s.s.	<i>Holochilus</i> spp.	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	3	4	0,5	3	s/d	18	15	15	
9 <i>L. odysseos</i>	<i>Nectomys squamipes</i>	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	4	3	4	s/d	18	14	14	
10 <i>L. paulistanensis</i>	<i>Oligoryzomys nigripes</i>	20	21	24	21	23	18	13	s/d	s/d	s/d	4	0,4	s/d	18	14	14	
11 <i>L. scapteromyos</i>	<i>Scapteromys aquaticus</i>	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	4	s/d	18	15	15	
12 <i>L. schatzi</i>	<i>Oligoryzomys</i> spp.	19	20	23	19	21	18	13	s/d	s/d	8	s/d	s/d	s/d	18	14	13	
13 <i>L. agilis</i>	<i>Apodemus silvaticus</i>	17	18	22	18	20	18	18	s/d	s/d	16	s/d	14	s/d	s/d	s/d	s/d	
14 <i>L. echidninus</i>	<i>Rattus norvegicus</i>	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	10	10
15 <i>L. giganteus</i>	<i>Lemniscomys rosalia</i> y <i>Rhabdomys</i> spp.	18	19	22	18	20	18	17	s/d	s/d	17	s/d	15	13	s/d	s/d	7	
16 <i>L. muricola</i>	<i>Mastomys coucha</i> , <i>Micaelamys namaquensis</i> y <i>Rhabdomys pumilio</i>	18	19	23	18	21	18	17	s/d	s/d	16	s/d	15	12	s/d	13	s/d	

Los análisis filogenéticos revelaron que, tanto para las regiones *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S* como para el gen *COI*, existe una profunda dicotomía entre *Laelaps* asociados a roedores Muridae Murinae (clado A: *L. echidninus*, *L. giganteus* y *L. muricola*) y *Laelaps* asociados a roedores Cricetidae Sigmodontinae (clado B; Figuras 17 y 18). Este último se estructura en 3 subclados (C, D y E). Se observó que los clados C, D y E tenían una asociación con el hábitat que preferentemente utilizan las especies de roedores respectivas. El subclado C estuvo compuesto por *L. galliarii*, *L. paulistanensis* y *L. schatzi*, asociados a roedores del género *Oligoryzomys*. El subclado D estuvo asociado a *L. manguinhosi s.s.*, *L. odysseos* y *L. scapteromyos* colectados de los roedores *Holochilus*, *Nectomys* y *Scapteromys*. Finalmente, el subclado E estuvo representado únicamente por *L. mazzai* asociado a los roedores del género *Calomys*.

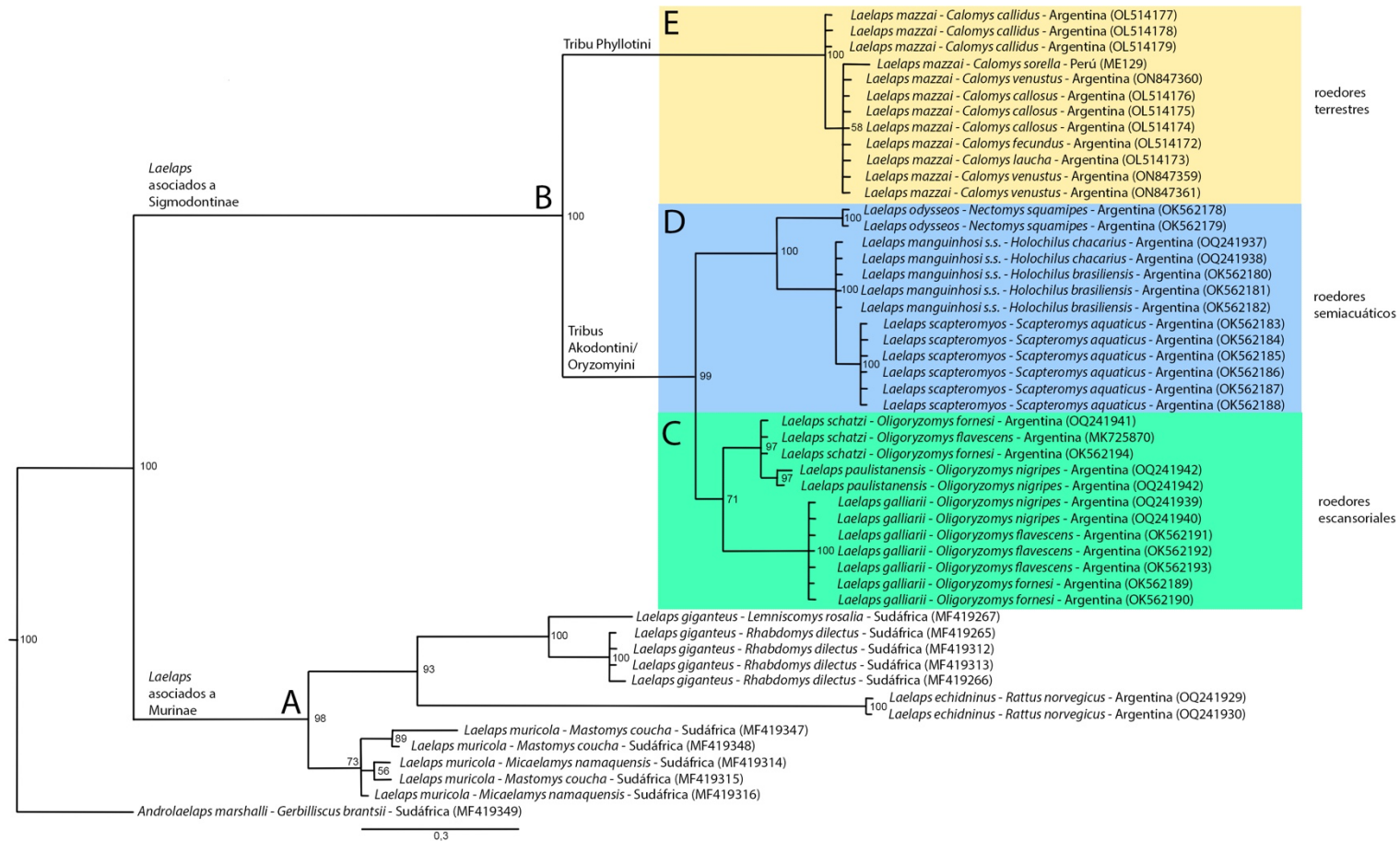


Figura 17. Árbol filogenético para la región *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S* de *Laelaps mazzai* asociados a roedores Murinae (A) y Sigmodontinae (B): escansoriales (C), semiacuáticos (D) y terrestres (E). Los números de los nodos muestran el porcentaje de probabilidad bayesiana. En cada terminal se indica la especie de ácaro, seguida de la del hospedador, el país de colecta de la muestra y los códigos de acceso a GenBank entre paréntesis.

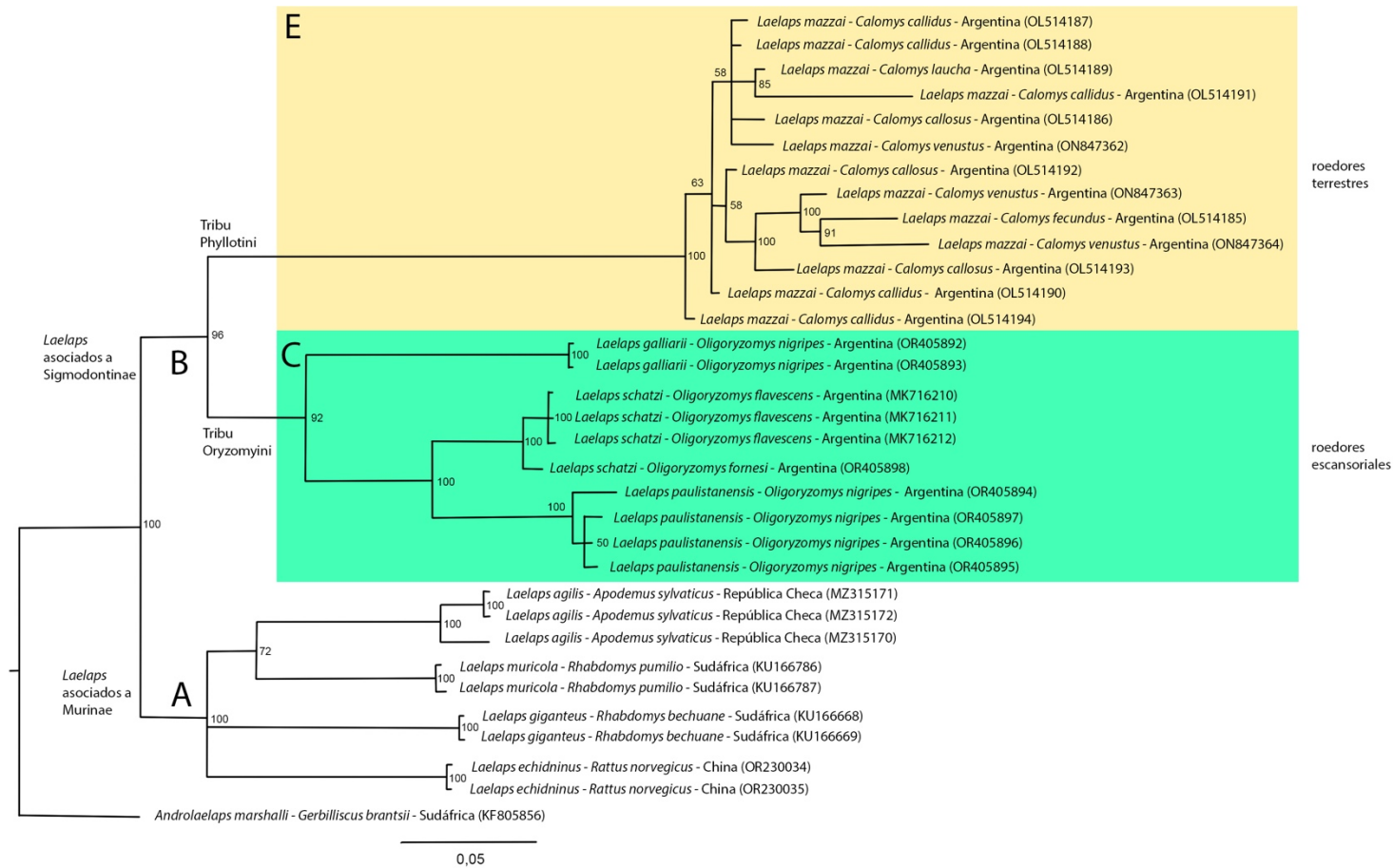


Figura 18. Árbol filogenético para el gen *COI* de *Laelaps mazzai* asociados a roedores Murinae (A) y Sigmodontinae (B): escansoriales (C) y terrestres (E). Los números de los nodos muestran el porcentaje de probabilidad bayesiana. En cada terminal se indica la especie de ácaro, seguida de la del hospedador, el país de colecta de la muestra y los códigos de acceso a GenBank entre paréntesis.

3.7. Caracterización morfométrica de *Androlaelaps fahrenheitzi*

En promedio, las hembras de *Androlaelaps fahrenheitzi* en roedores de la subtribu Calomyina mostraron medidas muy similares y con amplio solapamiento ($LDS \leq 777$; $WDS \leq 526$). No se observaron diferencias entre las distintas especies de *Calomys*, con la excepción de los paratipos de *A. fahrenheitzi* que tienden a tener menores largos y anchos de la placa dorsal ($LDS \leq 653$; $WDS \leq 436$) que *C. callosus*, *C. fecundus*, *C. musculinus*, *C. tener* y *C. venustus* ($LDS \geq 677$; $WDS \geq 443$). Tampoco se observó una tendencia a separar las medidas entre los grupos de *Calomys* pequeños (*C. laucha* y *C. tener*) y grandes (*C. callidus*, *C. callosus*, *C. fecundus* y *C. venustus*), como así también entre *Calomys* de altura (*C. musculinus*) y tierras bajas (*C. callidus*, *C. callosus*, *C. fecundus*, *C. laucha*, *C. tener* y *C. venustus*; Tabla 14).

Las medidas de *A. fahrenheitzi* de *Calomys*, a su vez, fueron muy similares y se superpusieron con las obtenidas de *Eligmodontia* ($LDS \leq 854$, $WDS \leq 554$), *Graomys* ($LDS \leq 798$, $WDS \leq 529$), *Loxodontomys* ($LDS \leq 788$, $WDS \leq 523$) y *Phyllotis* ($LDS \leq 793$, $WDS \leq 553$), con la excepción de las medidas de ácaros de *Phyllotis darwini*, que mostró una tendencia a presentar medidas más pequeñas ($LDS \geq 591$, $WDS \geq 356$; Tabla 15). Al mismo tiempo se observó en ácaros de *Loxodontomys micropus* y *L. pikumche* una tendencia a mostrar una mayor distancia entre las setas *Jv2* ($Jv2-Jv2 \leq 187$), comparados con *Calomys* ($Jv2-Jv2 \geq 93$), *Eligmodontia* ($Jv2-Jv2 \geq 109$), *Graomys* ($Jv2-Jv2 \geq 94$) y *Phyllotis* ($Jv2-Jv2 \geq 92$). Sin embargo, igual que sucedió para el LDS y WDS , las medidas de $Jv2-Jv2$ se superpusieron en sus rangos mínimos y máximos (Tabla 15).

Considerando a todas las especies en conjunto, independientemente del sexo y estado reproductivo, se detectó una correlación positiva entre el estimador de la superficie de los roedores (aproximación del tamaño del roedor) y el tamaño de *A. fahrenheitzi* ($LDS: R^2= 0,49, p= 0,001$; $WDS: R^2= 0,54, p= 0,0003$).

Tabla 14. Medidas diagnósticas expresadas en μm , tomadas de las hembras de *Androlaelaps fahrenheiti* entre especies de *Calomys*. Los valores son medias y rangos entre corchetes. Las medidas de los paratipos de *A. fahrenheiti* fueron obtenidas de Till (1963).

Caracteres	<i>C. callidus</i> (n=7)	<i>C. callosus</i> (n=9)	<i>C. fecundus</i> (n=6)	<i>C. laucha</i> (n=5)	<i>C. musculus</i> (n=1)	<i>C. tener</i> (n=1)	<i>C. venustus</i> (n=2)	Paratipos de <i>A. fahrenheiti</i>
<i>LDS</i>	736 [633-777]	720 [677-761]	727 [686-755]	687 [622-741]	703	716	711 [693-729]	633 [613-653]
<i>WDS</i>	484 [413-526]	467 [443-505]	472 [457-510]	443 [396-469]	453	473	451 [448-453]	415 [394-436]
<i>WSS</i>	154 [149-161]	153 [149-157]	157 [153-163]	151 [147-154]	151	152	149 [148-150]	142 [130-155]
<i>st1-st1</i>	90 [82-96]	89 [83-94]	89 [83-93]	87 [82-91]	87	85	85 [84-86]	s/d
<i>st2-st2</i>	120 [117-124]	119 [114-126]	121 [116-123]	117 [114-120]	119	120	116 [114-118]	s/d
<i>st3-st3</i>	156 [149-160]	153 [147-159]	152 [148-160]	149 [147-151]	150	155	153 [148-157]	s/d
<i>st4-st4</i>	157 [142-171]	152 [142-167]	158 [141-184]	148 [139-158]	143	149	142 [132-151]	s/d
<i>LS4</i>	64 [56-68]	59 [53-70]	57 [51-64]	56 [49-61]	63	60	61 [60-62]	s/d
<i>gen-gen</i>	96 [85-115]	91 [82-100]	92 [89-98]	89 [84-93]	99	94	90 [88-92]	100 [96-105]
<i>gen</i>	76 [70-83]	74 [67-79]	75 [73-77]	68 [65-70]	74	65	74 [74-75]	s/d
<i>LGsGen</i>	174 [158-181]	172 [146-192]	170 [160-184]	158 [131-171]	164	164	160 [156-165]	s/d
<i>Jv2-Jv2</i>	111 [93-119]	111 [96-141]	123 [112-144]	98 [85-110]	95	102	114 [112-116]	s/d
<i>LJv2</i>	77 [72-82]	70 [66-74]	73 [65-82]	68 [60-82]	67	76	70 [69-72]	s/d
<i>LAS</i>	99 [84-107]	93 [86-100]	96 [91-106]	89 [82-96]	93	82	88 [88-89]	100 [90-109]
<i>WAS</i>	120 [108-127]	117 [105-127]	118 [113-121]	113 [104-122]	117	112	117 [113-122]	103 [100-105]
<i>Lpan</i>	55 [50-63]	53 [49-60]	53 [49-59]	51 [49-54]	52	53	56 [53-60]	s/d
<i>Lpon</i>	78 [73-83]	82 [73-91]	82 [72-91]	71 [68-74]	79	81	82 [78-87]	s/d
<i>Lhyp3</i>	67 [56-71]	66 [58-71]	66 [60-71]	64 [61-66]	66	64	69 [68-70]	s/d
<i>Lprx CxI</i>	52 [49-55]	52 [47-54]	55 [53-57]	52 [49-54]	53	57	51 [51-51]	s/d
<i>Ldst CxI</i>	42 [37-46]	43 [39-45]	46 [43-50]	40 [37-42]	43	42	42 [42-43]	s/d
<i>LpstCxII</i>	57 [52-59]	58 [53-62]	60 [56-65]	55 [52-58]	54	57	57 [56-59]	s/d
<i>Lpst CxIII</i>	33 [29-37]	35 [31-37]	36 [33-39]	31 [29-33]	25	21	34 [34-35]	s/d
<i>lj1</i>	56 [55-56]	55 [51-59]	52 [50-55]	46 [45-46]	59	57	59 [56-63]	s/d
<i>j3-j3</i>	37 [34-40]	36 [32-39]	38 [35-42]	36 [34-37]	34	34	37 [35-40]	s/d
<i>z5-z5</i>	143 [138-149]	144 [139-150]	144 [139-149]	137 [128-145]	134	143	146 [144-148]	s/d
<i>lz5</i>	64 [60-68]	59 [55-64]	64 [62-65]	57 [53-61]	60	54	54 [54-54]	s/d
<i>j5-z5</i>	59 [55-60]	57 [51-63]	62 [59-67]	57 [54-59]	58	56	58 [57-59]	s/d
<i>j6-j6</i>	61 [56-64]	64 [58-72]	64 [59-69]	63 [61-66]	61	64	60 [55-66]	s/d
<i>lj6</i>	64 [61-66]	61 [56-66]	62 [62-62]	55 [50-60]	60	54	59 [54-64]	s/d
<i>J1-J1</i>	74 [63-79]	72 [66-78]	72 [64-83]	67 [57-75]	67	69	68 [67-70]	s/d
<i>J2-J2</i>	156 [139-172]	155 [137-168]	155 [141-170]	139 [120-154]	155	154	148 [146-151]	s/d
<i>J3-J3</i>	87 [80-96]	82 [61-95]	80 [65-94]	73 [65-81]	81	84	84 [75-94]	s/d
<i>J4-J4</i>	134 [119-145]	132 [110-150]	135 [119-147]	122 [106-135]	133	133	136 [135-137]	s/d
<i>J5-J5</i>	86 [82-90]	86 [82-90]	88 [83-95]	86 [75-91]	90	83	92 [84-100]	s/d
<i>J5L</i>	49 [47-51]	49 [46-53]	48 [46-51]	47 [43-52]	48	43	41 [35-48]	s/d
<i>Z5-Z5</i>	117 [104-135]	118 [111-128]	121 [112-128]	113 [100-118]	116	115	112 [105-119]	s/d
<i>Z5L</i>	110 [102-118]	104 [93-112]	104 [97-114]	95 [89-100]	100	118	104 [104-105]	s/d

Tabla 15. Medidas diagnósticas expresadas en μm , tomadas de las hembras de *Androlaelaps fahrenheiti* entre especies de *Eligmodontia*, *Graomys*, *Loxodontomys* y *Phyllotis*. Los valores son medias y rangos entre corchetes. Se indica el país de procedencia de las muestras obtenidas (Argentina y Chile).

Caracteres	<i>E. morgani</i> Argentina (n=6)	<i>E. typus</i> Argentina (n=6)	<i>G. chacoensis</i> Argentina (n=10)	<i>G. griseoflavus</i> Argentina (n=2)	<i>L. micropus</i> Argentina (n=18)	<i>L. micropus</i> Chile (n=19)	<i>L. pikumche</i> Chile (n=19)	<i>P. bonariensis</i> Argentina (n=6)	<i>P. camiari</i> Argentina (n=1)	<i>P. xanthopygus</i> Argentina (n=1)	<i>P. darwini</i> Chile (n=19)
LDS	779 [752-854]	709 [692-739]	758 [737-798]	701 [692-711]	669 [626-788]	676 [515-708]	685 [644-731]	726 [707-752]	731	793	632 [591-700]
WDS	511 [480-554]	446 [429-474]	497 [456-529]	447 [437-457]	458 [432-523]	460 [442-482]	463 [410-493]	467 [459-482]	477	553	402 [356-475]
WSS	158 [150-162]	151 [145-159]	153 [146-161]	150 [148-152]	152 [144-164]	153 [149-158]	156 [148-168]	146 [140-154]	146	171	141 [133-153]
st1-st1	95 [92-102]	87 [83-92]	90 [83-92]	88 [87-89]	90 [84-95]	93 [89-99]	92 [88-98]	88 [85-91]	88	98	83 [72-91]
st2-st2	125 [121-130]	116 [113-119]	119 [115-125]	117 [116-119]	119 [110-128]	120 [115-127]	119 [113-127]	114 [110-123]	114	132	109 [99-116]
st3-st3	165 [158-172]	150 [146-154]	157 [152-163]	153 [152-154]	158 [145-168]	159 [153-165]	159 [150-168]	152 [141-159]	149	171	143 [131-157]
st4-st4	154 [144-163]	145 [139-156]	163 [151-172]	146 [144-149]	152 [132-172]	156 [148-174]	155 [143-167]	149 [144-156]	151	148	144 [132-162]
LS4	59 [50-66]	60 [57-63]	66 [60-72]	61 [61-61]	59 [50-67]	63 [52-71]	64 [54-71]	56 [56-56]	60	60	53 [40-68]
gen-gen	95 [88-106]	90 [86-93]	101 [91-108]	88 [87-89]	88 [81-98]	89 [82-100]	90 [80-102]	98 [93-105]	97	90	81 [72-92]
gen	79 [77-80]	80 [80-83]	80 [73-84]	69 [69-69]	65 [61-76]	66 [57-71]	73 [68-80]	72 [70-77]	77	69	62 [55-75]
LGSgen	186 [178-193]	162 [149-171]	173 [159-190]	157 [157-158]	143 [130-178]	149 [137-165]	158 [149-173]	167 [160-176]	177	186	141 [126-162]
Jv2-Jv2	125 [109-144]	110 [101-118]	114 [94-133]	128 [127-129]	133 [117-174]	134 [115-187]	130 [116-156]	117 [92-129]	118	138	98 [82-109]
LJv2	77 [70-95]	72 [53-87]	78 [70-82]	78 [78-78]	61 [51-75]	64 [51-73]	76 [70-89]	79 [78-80]	69	77	63 [57-72]
LAS	94 [80-107]	87 [81-95]	98 [86-105]	89 [88-91]	88 [81-102]	89 [80-100]	86 [80-93]	93 [90-97]	90	94	77 [69-85]
WAS	125 [116-137]	112 [108-119]	121 [114-129]	111 [111-112]	118 [105-134]	120 [112-128]	118 [109-127]	116 [109-124]	120	131	103 [97-110]
Lpan	60 [56-63]	55 [49-60]	58 [53-64]	57 [57-58]	50 [43-62]	50 [45-54]	57 [50-63]	54 [53-56]	61	58	49 [43-60]
Lpon	99 [89-104]	82 [77-91]	85 [80-92]	80 [77-84]	77 [62-101]	83 [75-84]	89 [84-97]	81 [75-85]	85	81	74 [65-82]
Lhyp3	69 [63-77]	67 [65-73]	72 [68-77]	67 [67-67]	59 [53-68]	63 [59-67]	64 [54-72]	71 [66-75]	73	64	59 [53-68]
Lprx Cxl	56 [52-60]	53 [48-57]	54 [53-57]	52 [52-53]	51 [47-60]	52 [49-55]	53 [50-57]	53 [53-55]	50	52	46 [43-49]
Ldst Cxl	45 [42-48]	43 [42-45]	45 [42-51]	44 [43-45]	41 [37-49]	42 [40-45]	44 [41-49]	43 [41-45]	43	42	38 [36-42]
LpstCxlI	64 [60-70]	57 [53-61]	61 [56-67]	58 [57-60]	57 [53-67]	57 [52-62]	58 [54-66]	59 [58-61]	61	57	50 [47-54]
Lpst CxIII	34 [34-36]	32 [30-35]	35 [34-39]	27 [25-29]	33 [28-41]	33 [30-38]	34 [30-38]	32 [32-33]	34	33	29 [27-32]
lj1	63 [50-72]	56 [53-61]	59 [55-66]	52 [50-55]	53 [43-67]	55 [51-59]	60 [57-70]	57 [52-63]	58	65	52 [42-61]
j3-j3	40 [36-45]	36 [33-40]	38 [33-42]	36 [35-37]	37 [33-50]	39 [35-46]	39 [33-45]	36 [34-39]	39	46	36 [33-40]
z5-z5	156 [147-166]	142 [135-148]	149 [134-161]	145 [142-148]	143 [133-173]	142 [136-149]	140 [134-146]	145 [142-149]	143	179	135 [127-146]
lz5	67 [66-68]	68 [67-71]	66 [63-70]	67 [67-67]	46 [42-49]	53 [40-56]	58 [52-65]	54 [54-54]	54	54	51 [41-58]
j5-z5	62 [60-65]	57 [52-63]	59 [50-66]	60 [58-62]	58 [53-71]	55 [40-63]	58 [56-63]	58 [54-65]	59	65	57 [52-63]
j6-j6	69 [64-76]	61 [60-65]	70 [60-79]	62 [62-62]	61 [51-74]	59 [52-64]	61 [57-74]	66 [62-72]	67	71	59 [51-73]
lj6	60 [50-65]	63 [62-69]	66 [57-72]	67 [67-67]	48 [40-51]	51 [41-54]	56 [54-65]	54 [54-54]	54	54	50 [40-58]
J1-J1	74 [70-78]	67 [61-73]	73 [71-78]	69 [67-71]	66 [55-73]	70 [63-77]	65 [57-73]	73 [68-78]	77	80	62 [53-70]
J2-J2	175 [161-190]	147 [145-153]	162 [153-169]	151 [150-153]	147 [135-175]	154 [146-163]	151 [144-163]	161 [155-167]	165	178	139 [126-154]
J3-J3	93 [84-107]	73 [64-82]	91 [76-104]	71 [71-71]	84 [66-96]	88 [78-99]	85 [70-93]	87 [72-96]	118	102	74 [65-82]
J4-J4	146 [132-159]	118 [113-122]	141 [133-152]	140 [140-140]	130 [111-151]	130 [115-143]	125 [113-149]	133 [119-145]	138	156	105 [85-121]
J5-J5	88 [86-93]	83 [79-89]	90 [85-95]	77 [77-77]	87 [79-101]	86 [83-93]	83 [74-88]	86 [84-89]	83	95	72 [64-85]
J5L	51 [46-57]	52 [52-55]	50 [47-56]	43 [43-43]	37 [32-47]	39 [33-42]	45 [41-50]	45 [44-46]	52	45	38 [34-43]
Z5-Z5	127 [122-140]	111 [104-119]	126 [115-138]	109 [109-109]	127 [117-141]	127 [120-137]	126 [112-135]	117 [112-121]	124	139	106 [97-119]
Z5L	120 [110-138]	107 [100-114]	111 [101-127]	112 [112-112]	101 [84-116]	106 [100-110]	112 [101-122]	101 [97-106]	104	111	93 [80-107]

3.8. Morfometría lineal de *Androlaelaps fahrenheiti*

En el análisis de componentes principales (PCA) para las hembras *Androlaelaps fahrenheiti*, los dos primeros componentes principales (PC1 y PC2) acumularon el 82% de la varianza de las 37 variables originales (Tabla 16). Para el PC1, todos los autovectores fueron positivos con mayor magnitud para largo de la placa dorsal (*LDS*) y ancho de la placa dorsal (*WDS*). Para el PC2, la mayor magnitud fue positiva para la distancia entre las setas *Jv2* (*Jv2-Jv2*), seguida de *LDS* y el *WDS*.

Tabla 16. Autovectores para cada medida en los componentes principales 1 y 2 (PC1 y PC2) del análisis de componentes principales para las hembras de *Androlaelaps fahrenheiti*, obtenidos de las especies de *Calomys*, *Eligmodontia*, *Graomys*, *Loxodontomys* y *Phyllotis*.

Acrónimo	PC1	PC2	Acrónimo	PC1	PC2
<i>LDS</i>	0,735	-0,474	<i>LdscI</i>	0,028	0,012
<i>WDS</i>	0,500	0,420	<i>LpscII</i>	0,048	0,030
<i>WSS</i>	0,066	0,123	<i>LpscIII</i>	0,025	0,037
<i>st1-st1</i>	0,042	0,099	<i>lj1</i>	0,039	0,014
<i>st2-st2</i>	0,058	0,089	<i>j3-j3</i>	0,020	0,047
<i>st3-st3</i>	0,068	0,174	<i>z5-z5</i>	0,084	0,037
<i>st4-st4</i>	0,069	0,154	<i>lz5</i>	0,060	-0,098
<i>LS4</i>	0,036	0,087	<i>j5-z5</i>	0,029	-0,014
<i>gen-gen</i>	0,089	0,011	<i>j6-j6</i>	0,049	-0,027
<i>gen</i>	0,071	-0,052	<i>lj6</i>	0,056	-0,094
<i>LGSgen</i>	0,201	-0,121	<i>J1-J1</i>	0,065	-0,001
<i>Jv2-Jv2</i>	0,079	0,553	<i>J2-J2</i>	0,145	0,074
<i>LJv2</i>	0,079	-0,043	<i>J3-J3</i>	0,083	0,124
<i>LAS</i>	0,094	0,017	<i>J4-J4</i>	0,161	0,159
<i>WAS</i>	0,089	0,126	<i>J5-J5</i>	0,069	0,087
<i>Lpan</i>	0,043	-0,011	<i>J5L</i>	0,057	-0,079
<i>Lpon</i>	0,070	0,048	<i>Z5-Z5</i>	0,081	0,251
<i>Lhyp3</i>	0,050	-0,049	<i>Z5L</i>	0,085	0,087
<i>LpscI</i>	0,036	0,014			
Varianza acumulada				72%	82%

Los resultados mostraron una tendencia a separar 3 grupos de *A. fahrenheitzi*, pero con superposiciones en sus medidas. Por un lado, se observó un primer grupo asociado a *Calomys*, *Eligmodontia*, *Graomys* y *Phyllotis*, con la excepción de *P. darwini* (Chile), que formó un segundo grupo. Por otro lado, un tercer grupo incluyó a *Loxodontomys micropus* y *L. pikumche* (Figura 19). No fue posible distinguir los ácaros de *L. micropus* de Chile y Argentina, ya que superpusieron sus medidas.

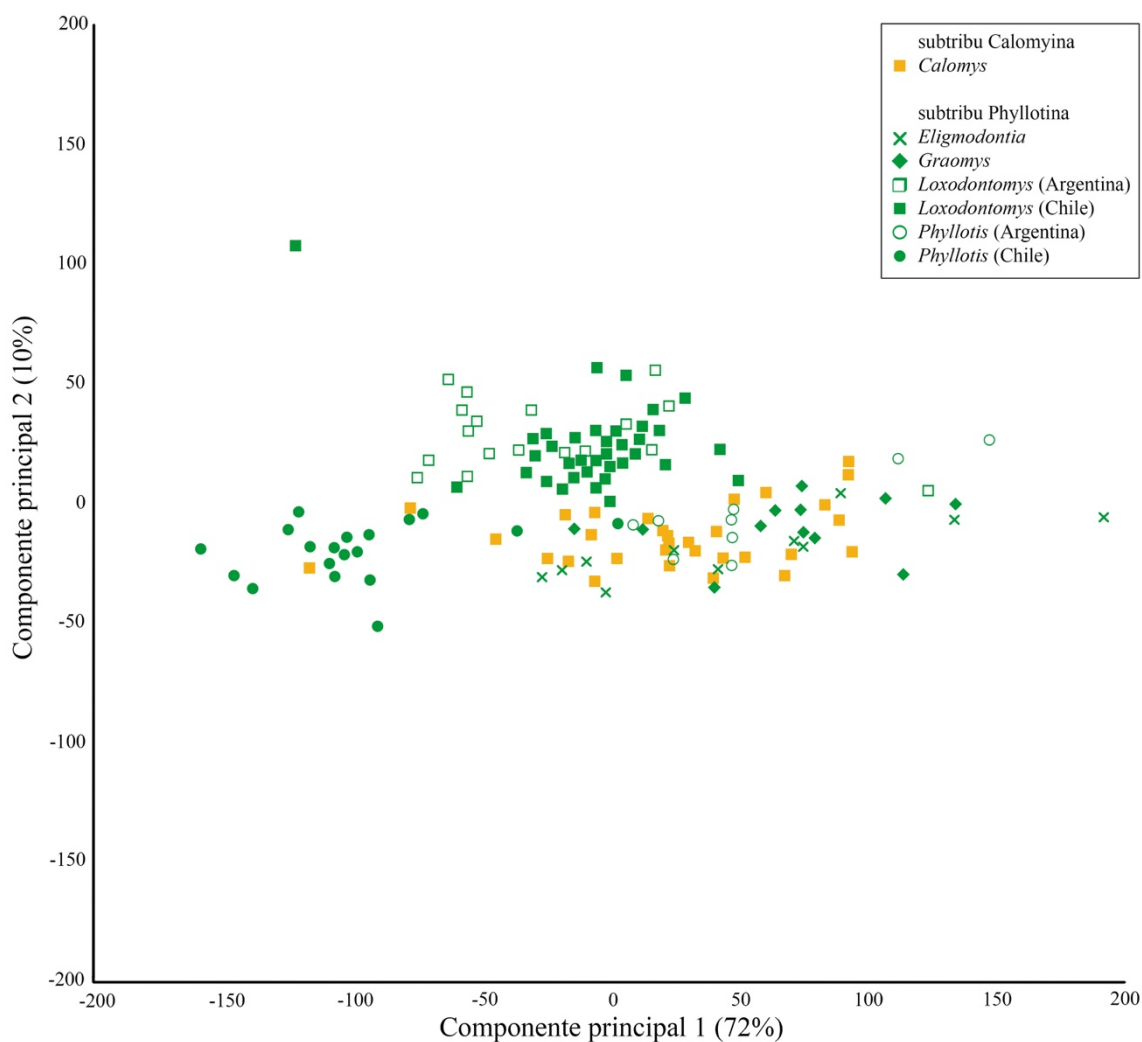


Figura 19. Dispersión de las hembras de *Androlaelaps fahrenheitzi* para los componentes principales (PC1 y PC2) entre roedores de las subtribus Calomyina y Phyllotina de muestras de Argentina y Chile.

Los resultados obtenidos para el análisis discriminante mostraron los mismos grupos revelados por el PCA (Figura 20).

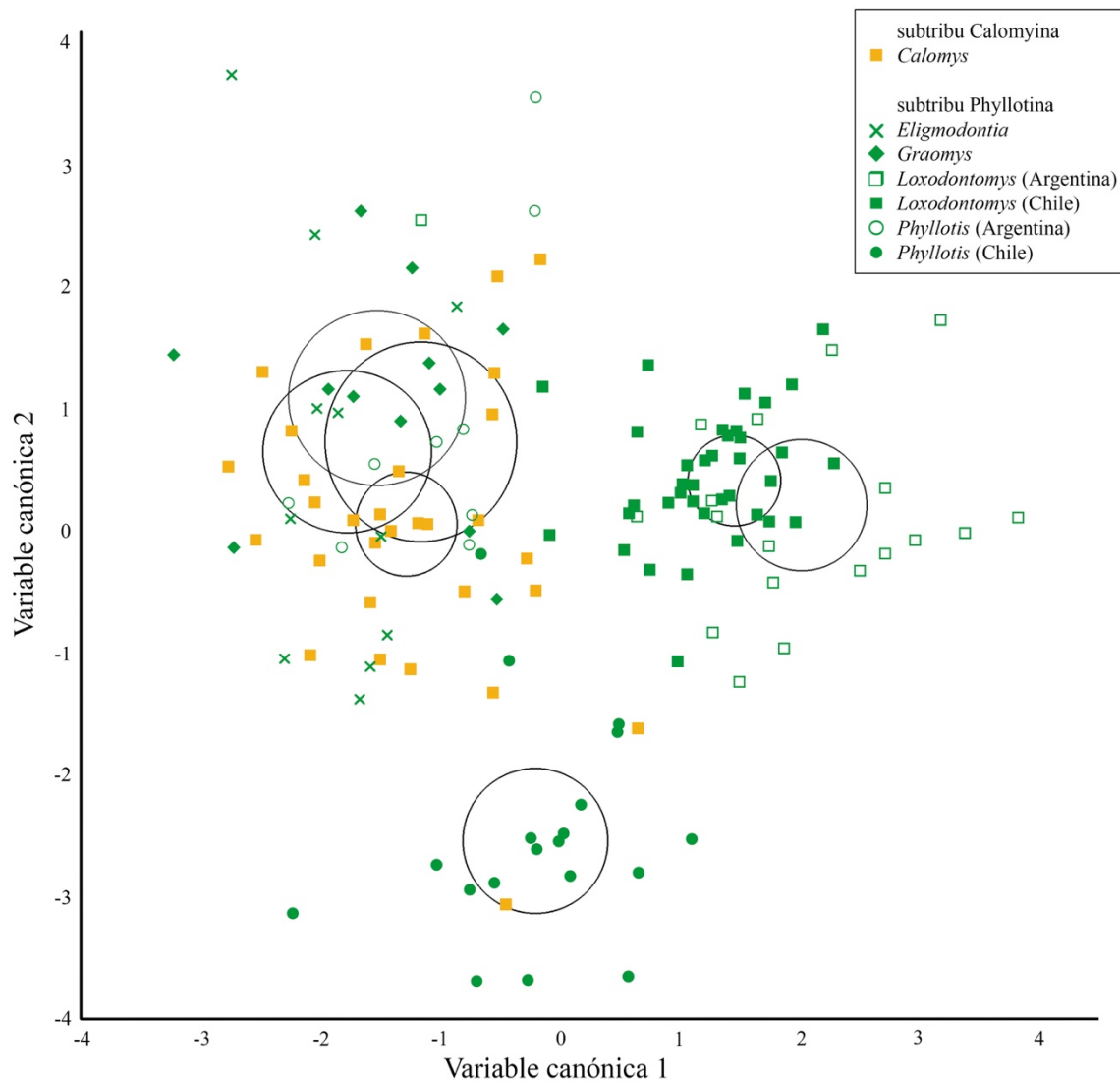


Figura 20. Dispersión de las hembras de *Androlaelaps fahrenheiti* para las variables canónicas (CV1 y CV2) entre roedores de las subtribus Calomyina y Phyllotina de muestras de Argentina y Chile. Las elipses muestran la región que contiene la media del grupo con un 95% de confianza.

3.9. Morfometría geométrica para *Androlaelaps fahrenheiti*

El análisis de componentes principales (PCA) para las placas esternales y genitoventrales de las hembras indica que los tres primeros componentes principales acumularon el 75% de la variación de los datos (PC1 = 45%, PC2 = 18%, PC3 = 12%). El gráfico indica una superposición en las formas de las placas esternales y genitoventrales para los ácaros de *Calomys*, *Eligmodontia*, *Graomys*, *Loxodontomys* y *Phyllotis* (Figura 21).

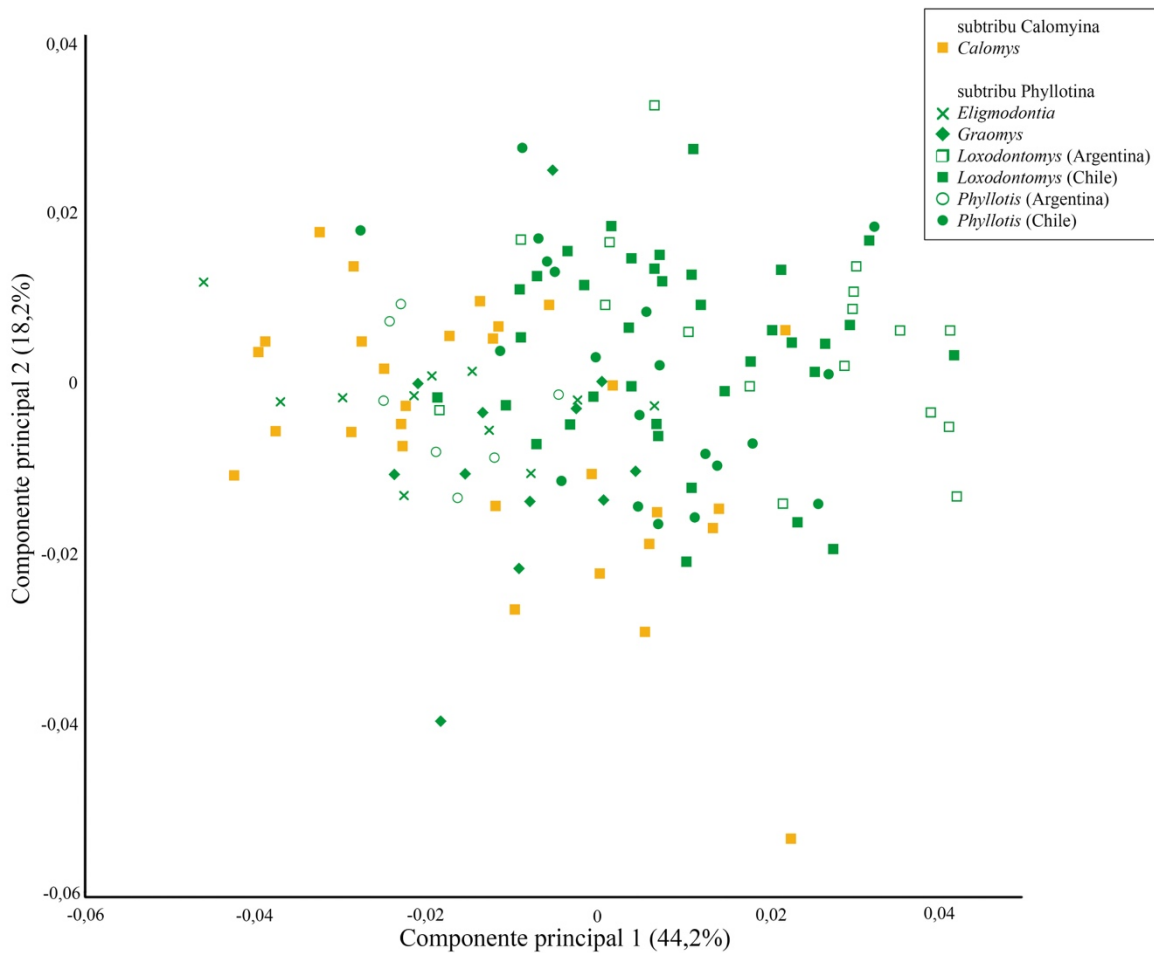


Figura 21. Análisis de componentes principales de la forma de las placas esternales y genitoventrales de las hembras de *Androlaelaps fahrenheiti* entre roedores de los géneros *Calomys*, *Eligmodontia*, *Graomys*, *Loxodontomys* y *Phyllotis* para muestras de Argentina y Chile.

El resultado del análisis de variables canónicas (CVA) indicó que los primeros dos ejes de variación canónica acumularon el 76% de la variación de los datos (CV1 = 51% y CV2 = 25%). Se observó una diferenciación en la forma de las placas esternales y genitoventrales de *A. fahrenheitzi* de *Loxodontomys* spp., con respecto a *Calomys*, *Eligmodontia*, *Graomys* y *Phyllotis*. A su vez, los ácaros de *P. darwini* se diferenciaron de *Calomys*, *Eligmodontia* y *Graomys* (Figura 22). Hubo diferencias en la forma también para los ácaros de *Phyllotis darwini* y las especies de *Phyllotis* spp. de Argentina ($p=0,002$). Sin embargo, los ácaros de *Loxodontomys* de Argentina y Chile no se diferenciaron entre sí ($p=0,07$) (Tabla 17).

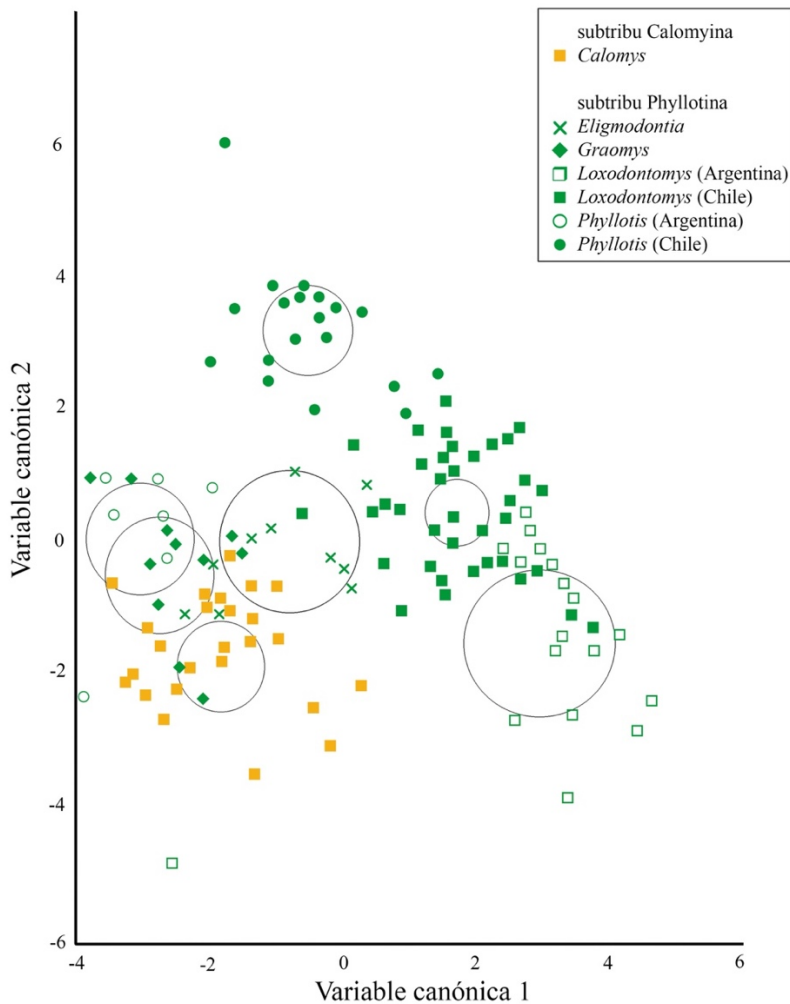


Figura 22. Análisis de variables canónicas de la forma de las placas esternales y genitoventrales de las hembras de *Androlaelaps fahrenheitzi* entre roedores de los géneros *Calomys*, *Eligmodontia*, *Graomys*, *Loxodontomys* y *Phyllotis* para muestras de Argentina y Chile.

Tabla 17. Distancias de procrustes para las placas dorsales, esternales y genitoventrales de las hembras de *Androlaelaps fahrenheiti* entre especies de hospedadores de los géneros *Calomys*, *Eligmodontia*, *Graomys*, *Loxodontomys* y *Phyllotis*. Para estos últimos dos géneros se diferencia entre los ácaros provenientes de Argentina y Chile. Valores de *p* se dan sobre la diagonal, mientras que los resultados significativos se destacan en negritas.

Géneros de roedores (País)		1	2	3	4	5	6	7
1	<i>Calomys</i> (Argentina)	s/d	0,40	0,08	<0,0001	<0,0001	0,31	0,003
2	<i>Eligmodontia</i> (Argentina)	0,010	s/d	0,08	<0,0001	<0,0001	0,14	0,001
3	<i>Graomys</i> (Argentina)	0,013	0,020	s/d	<0,0001	<0,0001	0,06	0,02
4	<i>Loxodontomys</i> (Argentina)	0,033	0,037	0,029	s/d	0,07	<0,0001	0,0002
5	<i>Loxodontomys</i> (Chile)	0,025	0,029	0,023	0,011	s/d	<0,0001	0,001
6	<i>Phyllotis</i> (Argentina)	0,013	0,014	0,016	0,041	0,033	s/d	0,002
7	<i>Phyllotis</i> (Chile)	0,018	0,022	0,015	0,024	0,015	0,023	s/d

Los ácaros de *Calomys* mostraron placas genitoventrales más alargadas (Figuras 23a y 23b) que las de los ácaros de *Loxodontomys* de Argentina (Figuras 23h y 23g, $p < 0,0001$), *Loxodontomys* de Chile (Figuras 23e y 23f, $p < 0,0001$) y *Phyllotis* de Chile (Figuras 23c y 23d, $p = 0,003$). Por otro lado, los ácaros de *Calomys* resultaron indistinguibles de los de *Eligmodontia*, *Graomys* y *Phyllotis* de Argentina ($p = 0,31$). En los ácaros de *Phyllotis* de Chile (Figuras 23c y 23d), se observaron placas más cortas que las de *Phyllotis* de Argentina ($p = 0,002$). Las placas genitoventrales de *Loxodontomys* de Argentina fueron indistinguibles de las de *Loxodontomys* de Chile (Figuras 23g y 23h, $p = 0,07$), aunque hubo una tendencia a que las inserciones de las setas esternales fueran más externas en ácaros de Argentina, con respecto a los de Chile. Estas diferencias, aunque son significativas, son muy pequeñas, como lo muestran las distancias de procrustes (Tabla 17).

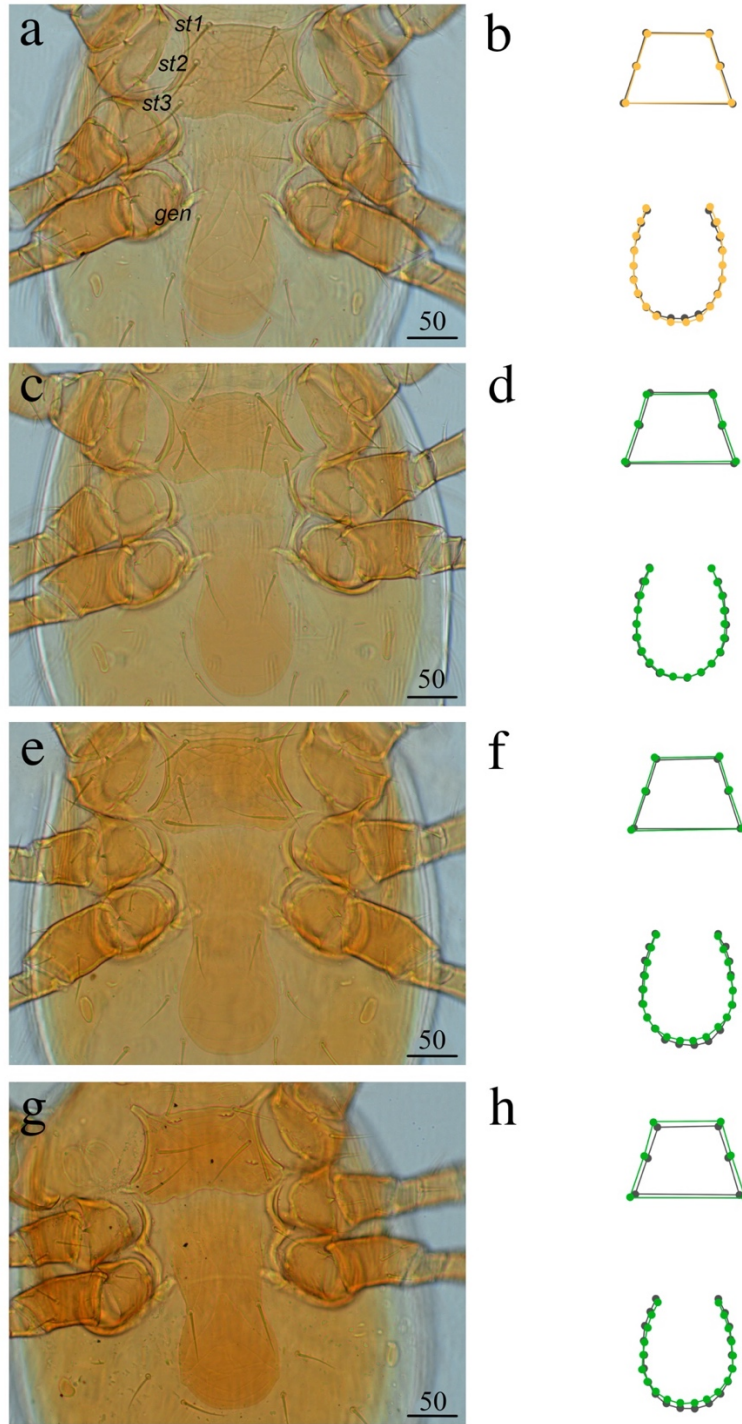


Figura 23. Vista ventral de *Androlaelaps fahrenheitzi* obtenidos de *C. laucha* de Argentina (a, b), *Phyllostis darwini* de Chile (c, d), *Loxodontomys micropus* de Chile (e, f), *L. micropus* de Argentina (g, h). Se muestra con trazo gris la configuración promedio de los landmarks para morfometría geométrica, en naranja para los ácaros de roedores de la subtribu Calomyzina y en verde para la subtribu Phyllostina.

3.10. Análisis filogenéticos de *Androlaelaps fahrenheiti*

Se obtuvieron 20 secuencias de *A. fahrenheiti* para las regiones *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S* (Tabla 18). Los intentos para obtener el gen *COI* resultaron negativos. Para las regiones *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S* se analizaron un total de 415 pb, con 325 sitios invariantes y 47 sitios variables. El mejor modelo de sustitución fue T92. De las 20 secuencias utilizadas para las regiones *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S* se detectaron 9 haplotipos. Los ácaros de *C. callosus*, de *G. chacoensis*, *E. typus*, *P. bonariensis* y *P. camiari*, de *E. morgani* y *P. xanthopygus*, de *P. darwini* y *L. micropus* (Argentina), y de *L. pikumche* (Chile), mostraron secuencias idénticas.

Tabla 18. Secuencias obtenidas de *Androlaelaps fahrenheiti*. Se indican los respectivos hospedadores y localidades.

Especie del hospedador	Nombre de la localidad	<i>18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S</i>
<i>Calomys callosus</i>	Reserva El Bagual, Formosa, Argentina	PP693100
	5 km NW de Puerto Las Palmas, Chaco, Argentina	PP693101
<i>Eligmodontia morgani</i>	Puesto Pillahuinco, Estancia La Esperanza, Río Negro	PP693089
<i>Eligmodontia typus</i>	Estación de Aforos N° 44, Pichi Mahuida, La Pampa	PP693104
<i>Graomys chacoensis</i>	Reserva Natural Privada Palma Chueca, La Unión, Salta, Argentina	PP693102
	Ruta Provincial 28, Parque Provincial Chancaní, Córdoba, Argentina	PP693103
<i>Loxodontomys micropus</i>	Lago Fontana, 1 km E Cabaña Municipal, Chubut, Argentina	PP693093, PP693094
	Cañadón de la Madera, Sierra de Tepuel, Chubut, Argentina	PP693096
	Torres del Paine, Región de Magallanes, Chile	PP693097, PP693098
<i>Loxodontomys pikumche</i>	Reserva Nacional Altos de Lircay, Región del Maule, Chile	PP693095, PP693107, PP693108
<i>Phyllotis camiari</i>	Ruta Provincial 28, Parque Provincial Chancaní, Córdoba, Argentina	PP693106
<i>Phyllotis bonariensis</i>	Parque Provincial Ernesto Tornquist, Buenos Aires, Argentina	PP693099, PP693105
<i>Phyllotis darwini</i>	Parque Nacional Fray Jorge, Región de Coquimbo, Chile	PP693092
	Florida, Región del Biobío, Chile	PP693091
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	Estancia Las Tunas, Santa Cruz, Argentina	PP693090

Los resultados filogenéticos mostraron dos clados (A y B) de *A. fahrenheiti* para la región 18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S, que pueden ser asociados a las regiones biogeográficas de Sudamérica (Figura 24). El clado A agrupó *A. fahrenheiti* de *L. micropus*, *L. pikumche* y *P. xanthopygus* provenientes de la región Andina y una secuencia de *E. morgani* de la zona de Transición Sudamericana. El clado B incluyó ácaros de *C. callosus*, *Graomys chacoensis*, *P. bonariensis* y *P. camiari* de la región Neotropical y una secuencia de *E. typus* de la zona de Transición Sudamericana. Se observaron politomías en la base de ambos clados, con baja estructuración con respecto a las especies de roedores y el país de procedencia (Figura 24).

Las distancias genéticas mostraron que, para la región 18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S, los *A. fahrenheiti* de Calomyina y Phyllotina se diferenciaron entre 0,2 a 1,2%. Las distancias genéticas entre regiones biogeográficas mostraron que la región Andina se diferenció de la Neotropical en 1,2% y en 1,1% de la zona de Transición Sudamericana. Por otro lado, la región Neotropical se diferenció en 0,7% de la zona de Transición Sudamericana. Al comparar entre géneros de roedores, se observó que las mayores distancias se presentaron en ácaros de *Loxodontomys* de Chile con respecto a *Calomys* (1,2%) y *Graomys* de Argentina (1,1%). Para *Loxodontomys* y *Phyllotis*, representados en Argentina y Chile, se observaron diferencias genéticas relativamente bajas entre ambos países (0,4 y 0,3%, respectivamente; Tabla 19).

Tabla 19. Distancias genéticas de la región 18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S en porcentaje (%) entre ácaros *Androlaelaps fahrenheiti* entre géneros de roedores de Argentina y Chile. Distancias genéticas para las regiones. Las distancias se muestran bajo la diagonal y el error estándar sobre la diagonal.

Género de roedor (país)	Región o zona biogeográfica	1	2	3	4	5	6	7
1 <i>Calomys</i> (Argentina)	N	-	0,002	0,002	0,004	0,005	0,003	0,004
2 <i>Eligmodontia</i> (Argentina)	TS	0,2	-	0,001	0,001	0,003	0,001	0,001
3 <i>Graomys</i> (Argentina)	N	0,3	0,1	-	0,003	0,004	0,001	0,003
4 <i>Loxodontomys</i> (Argentina)	A	0,7	0	0,5	-	0,003	0,002	0,001
5 <i>Loxodontomys</i> (Chile)	A	1,2	0,5	1,1	0,4	-	0,004	0,003
6 <i>Phyllotis</i> (Argentina)	N	0,4	0,3	0,1	0,4	0,8	-	0,002
7 <i>Phyllotis</i> (Chile)	A	0,7	0	0,4	0	0,8	0,3	-

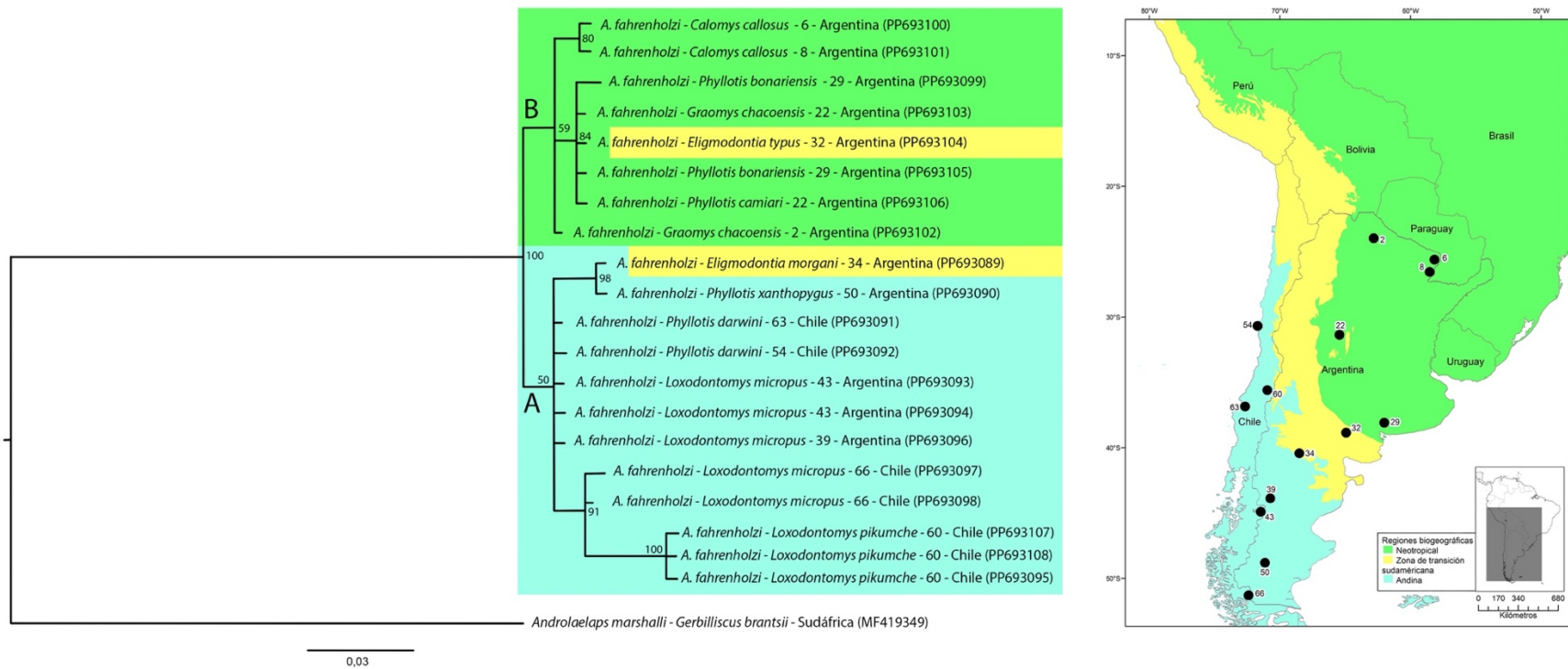


Figura 24. Árbol filogenético para la región *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S* de *Androlaelaps fahrenholzi* asociados a roedores Phyllotini. En el mapa y árbol se indican en colores las regiones Andina (clado A, celeste), Neotropical (clado B, verde) y zona de Transición Sudamericana (amarillo). Los números de los nodos muestran el porcentaje de probabilidad bayesiana. En cada terminal se indica la especie de ácaro, seguida de la del hospedador, el número de la localidad (ver tablas 2 y 3), el país de colecta de la muestra y los códigos de acceso a Genbank entre paréntesis.

4. Discusión

4. DISCUSIÓN

4.1. Composición de la comunidad de lelápinos entre filotinos

A partir de las investigaciones desarrolladas para esta tesis se encontró que la comunidad de lelápinos de roedores filotinos estuvo compuesta por las especies *Androlaelaps fahrenheiti* y *Laelaps mazzai*. Esta tesis sostiene que la subdivisión Calomyina-Phyllotina fue la que influyó en la composición de las comunidades de lelápinos. Por un lado, la composición de la comunidad presente en la subtribu Calomyina (i.e. *Calomys*) incluyó a *L. mazzai* como especie central, debido a la alta intensidad media y prevalencia (excepto en *Calomys musculinus* y *C. tener*); y a *A. fahrenheiti* como especie secundaria, porque, aunque demostró baja intensidad media, las prevalencias no fueron particularmente bajas para considerarse una especie satélite (Bush et al., 2001). Por otro lado, la composición de la comunidad de lelápinos en la subtribu Phyllotina (incluyendo a *Eligmodontia*, *Graomys*, *Loxodontomys* y *Phyllotis*) estuvo compuesta únicamente por *A. fahrenheiti*. La dicotomía entre Calomyina y Phyllotina pudo haber influido en esta distinta composición de la comunidad de parásitos. Debido a que, en el proceso coevolutivo, cuando los hospedadores divergen, lo hacen con sus parásitos asociados (coespeciación) o pierden sus parásitos (e.g. extinción, “missing the boat”) modificando las especies presentes o ausentes en la comunidad (Hugot, 2007). En este sentido, el proceso de divergencia entre Calomyina y Phyllotina (aprox. 6 Ma; Schenk & Steppan, 2018) pudo haber sido un momento clave para la adaptación de un ancestro de *L. mazzai* a Calomyina y para la posible extinción o “missing the boat” en Phyllotina. Durante este tiempo evolutivo, el ancestro de *L. mazzai* pudo haberse adaptado a Calomyina, desarrollando una alta preferencia por estos roedores. Los resultados de esta tesis concuerdan con esto, debido a que las abundancias, intensidades y prevalencias de *L. mazzai* fueron altos en Calomyina, indicando alta preferencia por estos hospedadores y no por otros roedores. Esto también coincide con hallazgos de otros autores, que han encontrado alta preferencia de *L. mazzai* en *C. callosus* en el Distrito Federal de Brasil, en *C. hummelincki* de los Estados de Mónagas, Apuré y Zulia en Venezuela, y en *C. venustus* en la Provincia de Córdoba, Argentina (Furman 1972a; Gettinger, 1992a; Nava & Lareschi, 2012). Aunque, se ha registrado *L. mazzai* en otros roedores fuera de Calomyina, en esta tesis se consideraron estos como registros accidentales, debido a que han sido poco frecuentes (Alzuet & Mauri, 1973; Castro et al., 1987; Fonseca, 1959; Mauri, 1965a, 1965b; ver Anexo 5).

La estrecha asociación de *L. mazzai* y *Calomys*, posiblemente se deba a la marcada hipertriquia (gran cantidad de setas en el idiosoma) que posee este ácaro (Krantz & Walter, 2009). Esta es una de las características morfológicas diagnóstica que comparten las hembras, machos y deutoninfas de este ácaro (no se conocen las protoninfas ni larvas). Aunque, no es exclusiva de *L.*

mazzai, ya que es una característica compartida con *L. navasi* (en *Oligoryzomys* en Brasil), *L. surcomata* (en *Rhipidomys* en Venezuela) y *L. valdevinoi* (*C. tener* en Brasil; Fonseca, 1939; Furman 1972a; Gettinger 1992a). La hipertriquia en artrópodos puede proporcionar ventajas para habitar áreas secas o con baja disponibilidad de agua, debido a que, al haber mayor cantidad de setas, las partículas de agua pueden mantenerse atrapadas, demorando la desecación y protegiendo al individuo de la aridez (Seale et al., 2018). Esta característica le puede brindar a *L. mazzai* la capacidad de regular la humedad, permitiéndole habitar hospedadores que frecuenten hábitats más áridos, como sucede con gran parte de las especies de *Calomys*, que frecuentan hábitats de vegetación seca y con poca disponibilidad de agua (Almeida et al., 2007; González-Ittig et al., 2019; Salazar-Bravo, 2013, 2015a, 2017). En este sentido, *L. mazzai* podría haber tenido una ventaja al habitar en *Calomys*. Sin embargo, no ocupa otros hospedadores de áreas secas (e.g. *Eligmodontia*, *Phyllotis*) debido a que en el proceso de división de Calomyina y Phyllotina, el ancestro de *L. mazzai* no habría sido exitoso en esta última subtribu.

La pérdida de *L. mazzai* en Phyllotina puede haber sucedido por dos mecanismos posibles: 1) “missing the boat” o 2) extinción del ancestro de *L. mazzai* en el ancestro de la subtribu Phyllotina (Bush et al., 1997). En el primer caso, el ancestro de *L. mazzai* podría haber estado ausente en la población ancestral que originó a Phyllotina. De este modo, cuando Phyllotina comenzó su proceso de especiación *L. mazzai* no estuvo asociado a estos hospedadores. En el segundo caso, el ancestro de *L. mazzai* se habría extinto luego del proceso de especiación, debido a un bajo número efectivo poblacional o que las nuevas condiciones en Phyllotina no fueron favorables (Nieberding & Morand, 2006; Patterson & Gray, 1997). En ambos mecanismos ocurrió un fallo en la coespeciación y debido a esto quedó asociado únicamente a Calomyina.

En el proceso de radiación dentro de Calomyina, *L. mazzai* no coespeció con las diferentes entidades de *Calomys*. Esto puede ocurrir cuando existe contacto secundario entre los hospedadores después del proceso de especiación reciente o si las especies derivadas son muy similares y comparten hábitats (Hugot, 2007; Page, 1994). En ambos casos, las especies hospedadoras derivadas quedarán suficientemente aisladas reproductivamente luego de la especiación; sin embargo, el flujo génico entre las poblaciones de parásitos seguirá ocurriendo (Banks, 2005). Un ejemplo de contacto secundario después de un evento de especiación ha ocurrido en el nemátodo *Longistriata caudabullata* (Cummings, 1914) (Trichostrongyloidea: Heligmosomidae), un parásito de musarañas semifosoriales del género *Blarina* Gray, 1838 (Insectivora: Soricidae) en Canadá y Estados Unidos (Brant & Ortí, 2002, 2003). En este caso, después de la especiación del género *Blarina*, un ancestro de *L. caudabullata* se mantuvo asociado solamente en una de las especies derivadas y, posteriormente,

hubo un contacto secundario, debido a que las especies hijas de *Blarina* son simpátricas (Pfau & Figueroa, 2016). Esta simpatria permitió el flujo génico entre las poblaciones de *L. caudabullata*, impidiendo la especiación (Brant & Ortí, 2003). Otro ejemplo, sucede en seis especies de pingüinos *Eudyptes* Vieillot, 1816 (Spheniscidae) que comparten al piojo *Austrogoniodes concii* (Kéler, 1952) (Phthiraptera: Philopteridae). En este caso las seis especies de *Eudyptes* son simpátricas y comparten áreas donde mudan el pelaje, otorgando oportunidad suficiente a *A. concii* de parasitar (Banks et al., 2006). Del mismo modo, puede haber ocurrido en *L. mazzai* debido a que muchas especies de *Calomys* son simpátricas (Salazar-Bravo et al., 2015a).

Otra posible explicación es que aún no haya transcurrido el tiempo suficiente para que *L. mazzai* coespecie con sus hospedadores. Esto puede suceder en hospedadores que han especiado recientemente, como es el caso de las especies de *Calomys*, en particular aquellas del grupo de tamaño corporal grande (Pinotti et al., 2020, 2024). Los estudios efectuados por González-Ittig et al. (2022) y Pinotti et al. (2020, 2024) muestran que las especies *C. callosus*, *C. callidus*, *C. fecundus*, *C. venustus* y *C. tocantinsi* Bonvicino et al., 2003 se habrían originado en un evento de diversificación que ocurrió hace 0,33 Ma. En este contexto, una diferenciación tan reciente podría involucrar una carencia temporal que afectaría la posibilidad de diferenciación de *L. mazzai*. En algunas especies de piojos del género *Columbicola* Ewing, 1929 (Insecta: Phthiraptera), que suelen ser bastante específicos en aves Columbiformes, sucede que algunas especies de piojos no especian entre especies hermanas muy cercanas de hospedadores. Por ejemplo, *Columbicola theresae* Ansari, 1955 puede encontrarse en *Streptopelia capicola* (Sundevall, 1857) y *S. vinacea* (Gmelin, 1789), dos especies hermanas muy cercanas filogenéticamente, que además son simpátricas. En este caso se ha propuesto que la reciente diversificación de *Streptopelia*, más el contacto estrecho de las poblaciones ha evitado la especiación en *C. theresae* (Johnson et al., 2001, 2003). Sin duda, aunque la especiación reciente puede ser una explicación plausible, es necesario un contacto entre las especies de hospedadores para permitir el flujo génico de parásitos.

Por otro lado, *A. fahrenheitzi* fue registrado en ambas subtribus de roedores: Calomyina y Phyllotina, asociado a todos los géneros de roedores, con la excepción de *Tapecomys*. Es posible que *A. fahrenheitzi* no haya especiado debido a sus comportamientos generalistas. Como se observó, *L. mazzai* es altamente específico en el género *Calomys*. Sin embargo, *A. fahrenheitzi* es más generalista, debido a que es un ácaro que se puede encontrar en varias familias de roedores (e.g. Cricetidae, Echimyidae, Heteromyidae, Muridae, Sciuridae) y marsupiales (Didelphidae), así como también en aves, quirópteros y pequeños carnívoros (Evans & Till, 1966; Lindquist et al., 2009). Este hábito generalista podría haberle proporcionado a *A. fahrenheitzi* una gran capacidad para evitar la

especiación durante la división Calomyina-Phyllotina. Los hábitos generalistas pueden ser ventajosos para algunas especies, por ejemplo, para poder movilizarse por distancias geográficas mayores o disminuir el efecto de la extinción local debido a la deriva génica (Chase & Myers, 2011). Tal es el ejemplo, *Laelaps muricola*, un ácaro generalista que puede encontrarse en varias especies de roedores múridos (Rodentia: Muridae) en Sudáfrica. Debido a su comportamiento, *L. muricola* ha sido capaz de estar asociado a varios hospedadores en refugios durante el último máximo glacial sin especiar en el proceso (Matthee et al., 2018). Del mismo modo, el generalismo en el tipo de alimentación de *A. fahrenheitzi* puede haberle proveído de la capacidad de no especiar en el proceso de división de Calomyina y Phyllotina, o de parasitar a otros hospedadores durante el proceso de especiación, para parasitar secundariamente a la tribu Phyllotini (Hugot, 2007; Johnson et al., 2003). En este contexto, *A. fahrenheitzi* es un ácaro que debe ser analizado a mayor escala, comparando ejemplares asociados a diferentes tribus y/o familias de roedores, incluso aves. Esta información permitiría identificar diferencias que permitan reconstruir el panorama filogenético de este ácaro.

En esta tesis no se puede descartar la influencia de la región biogeográfica en la composición de especies de lelápinos en filotinos. Los resultados de esta tesis indicaron que *L. mazzai* se distribuye mayormente en la región Neotropical en asociación con sus roedores *Calomys* (con la excepción de *C. musculinus* y *C. tener*). En cambio *A. fahrenheitzi* estuvo distribuido casi equitativamente en todas las especies de roedores (con la excepción de *Tapecomys primus*). La gran cantidad de *L. mazzai* obtenidos de la región Neotropical, puede estar asociado con los aspectos biogeográficos de esta región que le permite alcanzar altos niveles de diversificación. Contrario a lo que sucede en la región Andina (Arana et al., 2021; Morrone et al., 2022). En esta tesis las prevalencias, abundancias e intensidades demuestran tener cierta coherencia con estas regiones biogeográficas, aunque la diversidad de especies fue muy baja para realizar comparaciones. Además, es necesario resaltar que las muestras de *Calomys* mayoritariamente fueron colectadas en la región Neotropical, donde se distribuye este hospedador (Pardiñas et al., 2017). En este sentido, resulta imposible determinar un efecto de las regiones biogeográficas. Sin embargo, se recomienda que, para futuros estudios, el análisis de la comunidad de lelápinos se realice a mayor escala, utilizando lelápinos de varias tribus o familias de roedores.

4.2. Previos y nuevos hospedadores filotinos

Los registros previos indican la presencia de *A. fahrenheiti* en *Calomys*, *Eligmodontia*, *Graomys* y *Phyllotis* (ver Anexo 5). En esta tesis se corroboraron estos registros, y a la par se expandieron a otras localidades de Argentina. Además, se registró por primera vez a *A. fahrenheiti* en *Loxodontomys micropus* de Argentina y Chile y en *L. pikumche* de Chile. *Loxodontomys micropus* alcanza altas latitudes en Sudamérica en los bosques andino-patagónicos (Teta et al., 2015) y, según lo que se registró en esta tesis, lo hace en conjunto con *A. fahrenheiti*. Al mismo tiempo, *L. mazzai* fue reportado por primera vez en *C. sorella* de las provincias de Huaraz y Huari en Perú y en *C. fecundus* de la provincia de Salta, Argentina. Anteriormente, *L. mazzai* había sido mencionado para *C. callidus*, *C. callosus*, *C. hummelincki*, *C. laucha*, *C. musculus*, *C. tener* y *C. venustus* (ver Anexo 5).

Aunque existían menciones previas de *Gigantolaelaps* y *Mysolaelaps* en filotinos, para la provincia de Buenos Aires (Castro et al., 1987; Mauri, 1965b, 1967), en esta tesis no se registraron estos ácaros. De acuerdo con toda la evidencia disponible y teniendo en cuenta que ambos géneros han sido reportados como ácaros altamente específicos de roedores de la tribu Oryzomyini (Savchenko et al., 2021), aquí se propone que *Gigantolaelaps* y *Mysolaelaps* son registros de parasitismo accidental, probablemente cuando Oryzomyini y Phyllotini comparten hábitats.

4.3. *Laelaps mazzai* y su asociación con roedores de la subtribu Calomyina

Laelaps mazzai fue descrita en 1939, basada en una hembra y dos machos colectados en una rata silvestre sin identificar, en una localidad sin especificar de la Provincia de Salta, Argentina (Fonseca, 1939). Resulta consistente que, en esta investigación, las hembras obtenidas de *C. fecundus* colectadas en localidades orientales de esa misma provincia, fueron las más similares en tamaño al lectotipo de *L. mazzai*. En la descripción de *L. mazzai* se menciona que el Dr. Salvador Mazza, quien realizó extensos muestreos de mamíferos en la provincia de Salta (en vinculación a sus trabajos sobre la zoonosis que luego sería denominada Mal de Chagas-Mazza), fue quien colectó estos hospedadores. Aquí se propone que el hospedador original de *L. mazzai* es *C. fecundus*. Esta especie tiene una distribución desde el centro-oeste de Bolivia, hasta el norte de Argentina (Pardiñas et al., 2017; Salazar-Bravo et al., 2015).

La notable hipertriquia de *L. mazzai* ha planteado dudas sobre su ubicación genérica, toda vez que su fenotipo contrasta con otros *Laelaps* conocidos para Sudamérica. Es así como Fonseca (1958) la ubicó en su nuevo género, *Schizolaelaps* Fonseca, 1958. Según este autor, *Schizolaelaps*

mazzai Fonseca, 1958 era diferenciable por la marcada hipertriquia en hembras y machos, y la placa anal separada de la placa esternovenral en los machos. Posteriormente, *Schizolaelaps* fue considerado como homónimo junior de *Schizolaelaps* Womersley, 1956 y se propuso su reemplazo por *Schistolaelaps* Fonseca, 1959. Sin embargo, en 1971 el género *Schistolaelaps* fue considerado como sinónimo junior de *Laelaps* (Furman, 1971), con el argumento de la variación intragenérica de sus rasgos diagnósticos. Por ejemplo, las hembras de *L. navasi*, *L. surcomata* y *L. valdevinoi* comparten la hipertriquia con *L. mazzai*, mientras que los machos de *L. kochi* Oudemans, 1936 también poseen la placa anal separada de la placa esternovenral (Tipton, 1960). De estas especies, únicamente *L. mazzai* y *L. valdevinoi* habían sido registradas para el género *Calomys* (Gettinger, 1992b; Whitaker & Dietz, 1987)

En esta tesis se colectó gran cantidad de hembras para *L. mazzai*, pero también algunos machos y deutoninfas. Para la mayoría de las especies de *Laelaps* reportadas para Sudamérica no se conocen los estados inmaduros (larvas, protoninfas y deutoninfas; ver en: Fonseca, 1939, 1958, 1959; Furman, 1972a, 1972b; Furman & Tipton, 1961; Gettinger, 1992a; Hirst, 1913; Lareschi et al., 2019; Montasser, 2006; Savchenko & Lareschi, 2019, 2022; Wenzel & Tipton, 1966). Incorporarlos a las descripciones es relevante para conocer el ciclo de vida de estos ácaros. Esta tesis incluye el primer registro y descripción de la deutoninfa de *L. mazzai*, la que fue distinguida del resto de las especies conocidas, porque comparte las mismas características de las hembras y machos (elevada hipertriquia y quetotaxia de las patas y gnatosoma) (ver Anexo 4).

Las hembras de *L. mazzai* se distinguieron de otras especies con hipertriquia (*L. navasi*, *L. surcomata*, *L. valdevinoi*) por el número y posición de las setas accesorias en la placa dorsal y el tipo de setas en las coxas. Estas otras especies han sido escasamente estudiadas después de sus descripciones (Fonseca, 1939; Furman 1972a; Gettinger 1992a). No se conocen, por ejemplo, sus relaciones filogenéticas, límites de especies y las comunidades de ácaros que pueden habitar sus hospedadores. Más aún, tanto para *L. surcomata* como para *L. navasi* se desconocen los machos. A diferencia de *L. navasi* y *L. surcomata* que fueron descritas para hospedadores de los géneros *Oligoryzomys* (Oryzomyini) en Brasil y *Rhipidomys* (Thomasomyini) en Venezuela, respectivamente, *L. valdevinoi* fue descrita en *Calomys tener* en el Distrito Federal de Brasil (Gettinger, 1992a). En esta tesis, las muestras estudiadas de *C. tener* (n=12) no presentaron *L. valdevinoi*, ni tampoco ninguna otra especie de *Laelaps*. Esto deja el interrogante de si *C. tener* en la Provincia de Misiones, Argentina, podría estar parasitado por *L. mazzai* al igual que otras especies de *Calomys*. El único registro de *L. mazzai* en *C. tener* fue en el Estado de Minas Gerais, Brasil (Whitaker & Abrell, 1987), pero no se ha vuelto a reportar. En esta tesis no se descarta la presencia de *L. mazzai*

en *C. tener* en Argentina. Sin embargo, se recomienda revisar material de *C. tener* en Brasil. Cabe destacar que las poblaciones de *C. tener* de Argentina, cuyo reconocimiento, en base a datos moleculares, es reciente (González-Ittig et al., 2019), se encuentran entre las más australes de la especie. La historia de colonización de *C. tener* en la provincia de Misiones parece ser compleja, debido a que en esta zona han ocurrido eventos de colonización múltiple recientes desde diferentes áreas geográficas (Burgos et al., 2022). En este sentido, sería interesante explorar la dinámica poblacional de *L. mazzai* en un estudio filogeográfico más extendido en Argentina.

4.4. Variación en tamaño y forma de *Laelaps mazzai* asociado a *Calomyia*

Laelaps mazzai presenta una amplia variación morfométrica en su tamaño entre especies de *Calomys*. El tamaño de las placas dorsales (largo y ancho) fue mayor cuando los roedores eran corporalmente más grandes. El largo y ancho de la placa dorsal de las hembras de *L. mazzai* aquí estudiadas fueron las características que mostraron mayor tendencia para separar los ácaros con relación a su especie hospedadora, aunque con algunas superposiciones y sin diferenciación en los machos. Este tipo de plasticidad es común de observar en artrópodos, debido a que las cutículas duras a menudo generan una respuesta rápida a los ambientes (Fusco & Minelli, 2010). De hecho, en lelápinos, la placa dorsal es una característica que puede variar extensamente entre especies de roedores (e.g. Gettinger, 1992a; Lareschi & Galliari, 2014; Silva-de la Fuente et al., 2020). En esta tesis atribuimos la variación de estas medidas a la plasticidad fenotípica de *L. mazzai*. La plasticidad fenotípica otorga la capacidad de generar diferentes fenotipos a partir de un genotipo, debido a la exposición a distintos ambientes (Miner et al., 2005). En este sentido, cada especie hospedadora sería el ambiente biótico para *L. mazzai*.

Los resultados globales sugieren que *L. mazzai* es una única especie con plasticidad fenotípica que responde a las distintas especies de hospedadores. En especies de “vida libre”, el fenotipo puede estar mayormente determinado por variables abióticas (e.g. posición geográfica). Sin embargo, en parásitos, el ambiente biótico (representado por el hospedador), puede jugar un importante papel en la determinación de un fenotipo, así como el ambiente abiótico que habita el hospedador (Dowling, 2006; Walter & Proctor, 2013). En el caso de *L. mazzai*, las características del roedor hospedador (e.g. densidad del pelaje, rasgos fisiológicos, superficie corporal) pueden ser importantes e influir directamente en el tamaño de las hembras, ya que se encuentran estrechamente asociadas a los hospedadores (Morand et al., 2006; Radovsky, 1985; Strandtmann & Wharton, 1958). En contraste, como sucede en la mayoría de los lelápinos, los machos son menos abundantes que las hembras en el

pelaje de los hospedadores (cerca del 17% del total de los ácaros) y se encuentran más frecuentemente en los nidos (Strandtmann & Wharton, 1958; Radovsky, 1985). Usualmente, los nidos son microambientes más estables que el ambiente externo. Esta limitada presión selectiva en los ácaros macho podría verse reflejada en su menor plasticidad fenotípica. Por el contrario, los ácaros hembra, que están más asociados al cuerpo de los hospedadores y los ambientes que frecuentan, reflejan más variación en su tamaño.

Los resultados obtenidos en esta tesis contrastan con otros estudios que hipotetizan especies crípticas específicas de sus respectivos hospedadores para resolver especies previamente consideradas generalistas. Por ejemplo, *Androlaelaps rotundus* ha sido mencionada como un complejo de especies, progresivamente deconstruido en varias especies específicas de sus respectivos hospedadores (Lareschi, 2011, 2020; Lareschi & Galliari, 2014; Lareschi & Gettinger, 2009). Un proceso similar aconteció con representantes neotropicales de *Laelaps*. *Laelaps fonsecai* y *L. schatzi* fueron discriminadas del concepto original de *L. paulistanensis* (Gettinger, 1992a, 1992b; Savchenko & Lareschi, 2019) y *L. galliarii*, *L. odysseos* y *L. scapteromyos* que fueron separadas de *L. manguinhosi* s.s. (Savchenko & Lareschi, 2022). *Laelaps mazzai*, por el contrario, carece de evidencia sustantiva para su deconstrucción en diferentes especies, probablemente asociado a la reciente divergencia de las especies de *Calomys* (González-Ittig et al., 2022; Pinotti et al., 2020, 2024).

En este contexto, cabe explorar la potencial influencia de rasgos del hospedador en *L. mazzai*. El género *Calomys* ha recibido notable atención, ya que se trata de un importante vector de zoonosis, incluyendo virus de variable letalidad (e.g. Arenavirus) (Mills et al., 1991; Salazar-Bravo et al., 2002). Desde los clásicos muestreos de los años '60 en Bolivia, llevados a cabo por Merle Kuns, estos roedores han atraído un considerable número de estudios (Kuns, 1965; Hershkovitz, 1962a 1966a, 1966b; Johnson et al., 1966; Olds, 1987, 1990). Si bien su taxonomía no puede considerarse resuelta, muestra importantes avances, en particular, desde el advenimiento de la información molecular (e.g. Almeida et al., 2007; Bonvicino et al., 2003; González-Ittig et al., 2022; Pinotti et al., 2020, 2024; Salzar -Bravo et al., 2015). Considerando las diferencias de masa corporal entre las especies de *Calomys*, se han propuesto dos grupos: uno conformado por especies de tamaño grande, es decir pesos entre 30 a 50 gramos (incluyendo *C. callidus*, *C. callosus* y *C. venustus*, entre otras), y otro por especies de tamaño pequeño, con pesos entre 10 y 25 gramos (entre otras, *C. laucha* y *C. tener*) (Bonvicino et al., 2010; Haag et al., 2007). Estos grupos parecen mostrar cierta asociación con la similitud fenotípica de *L. mazzai* de mediano tamaño de *C. callidus*, *C. callosus* y *C. venustus*, y la tendencia a separar los *L. mazzai* de menor tamaño de *C. laucha*. Nuestros resultados, además, indicaron que a mayor superficie corporal de los roedores mayor era el tamaño de los ácaros. El

tamaño, masa y superficie de los roedores son características relacionadas que pueden impactar en el tamaño de los parásitos (Poulin, 2007). Esto sucede porque a mayor tamaño y masa, existe mayor superficie y cantidad de recursos disponibles para ser utilizados por los parásitos, lo que permite que estos se desarrollen hasta alcanzar mayores tamaños (Poulin, 2007; Stearns, 1992). En *L. mazzai* podría haber ocurrido esto; sin embargo, los casos de *L. mazzai* de *C. hummelincki* (11–19 g) y *C. fecundus* contrastan con indicado. En este sentido, se observó una mayor coincidencia entre los grupos de *Calomys* de altura (*C. musculinus*, *C. lepidus*, *C. sorella*) y de tierras bajas (*C. callidus*, *C. callosus*, *C. expulsus*, *C. fecundus*, *C. laucha*, *C. tener* y *C. venustus*) (Bonvicino et al., 2010; Haag et al., 2007). Se observó que los *Calomys* de altura poseían *L. mazzai* con placas dorsales de mayor tamaño que los *Calomys* de tierras bajas. En mayores altitudes la incidencia de la radiación solar es mayor, lo que podría favorecer un mayor tamaño de estructuras de protección, como placas en los parásitos de roedores (Chown & Gaston, 2010; Krasnov et al., 2006).

Es importante destacar a los ácaros de *C. sorella*, estos mostraron importantes variaciones en tamaño con respecto al resto de las especies, aunque no en forma de las placas esternas y genitoventrales. Esto podría ser debido al aislamiento geográfico; *C. sorella* se distribuye en zonas del noroeste de los Andes, Perú (Pardiñas et al., 2017) y no comparte distribución con las otras especies de *Calomys* analizadas en esta tesis. En este sentido, el aislamiento geográfico podría haber permitido la diferenciación de este ácaro en zonas de altura, sin embargo, sin diferenciación genética. Para profundizar en estos hallazgos son necesarios estudios a futuro que exploren *L. mazzai* en roedores como: *C. achaku* Zeballos et al., 2014, *C. frida* (Thomas, 1917), *C. lepidus* (Thomas, 1884) y *C. miurus* (Thomas, 1926), distribuidos en cercanía a *C. sorella* (Zeballos et al., 2014).

4.5. Variaciones genéticas de *Laelaps mazzai* asociados a *Calomyina*

Los análisis filogenéticos de las regiones *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S* y el gen *COI* mostraron limitadas diferencias entre los ácaros analizados entre las distintas especies de roedores del género *Calomys*. Estas diferencias no se asociaron a los hospedadores o zonas geográficas. Sin embargo, revelaron que las secuencias obtenidas de *L. mazzai* formaron un grupo monofilético, separado del clado que incluye *L. muricola*, *L. giganteus* y *L. agilis*. Los análisis filogenéticos resolvieron que los clados de *Laelaps* de los roedores del Nuevo Mundo (Sigmodontinae) y del Viejo Mundo (Murinae) coinciden con los propuestos por Dowling & OConnor (2010). En esta tesis, las distancias genéticas para el gen *COI* fueron más altas que para la región *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S*, sin embargo, también resuelven esta dicotomía Sigmodontinae-Murinae. La elevada tasa de mutación del gen *COI*

observada en lelápinos resulta concordante con otros estudios de ácaros Mesostigmata y se puede atribuir a la elevada tasa de mutación de los genes mitocondriales con respecto a los genes nucleares del ADN (Navajas et al., 1999; De Rojas et al., 2007). Por ejemplo, en *Dermanyssus* (Mesostigmata: Dermanyssidae) el *COI* varió 9–18% entre especies (hasta 9% en forma intraespecífica), y para *ITS1* e *ITS2*, 2-9% entre especies (hasta 1% dentro de la misma especie) (Roy et al., 2010). En esta tesis *Laelaps mazzai* tuvo menores distancias genéticas que las mencionadas.

Las diferencias entre los *Laelaps* de Murinae y Sigmodontinae seguramente reflejan las diferentes historias evolutivas de las subfamilias de roedores y la fuerte especificidad de *Laelaps* (Tipton, 1960). Los roedores Murinae se originaron en Asia, con una rápida radiación en todo el Viejo Mundo y solamente unas pocas especies (e.g. *Mus musculus*, *Rattus rattus*, *R. norvegicus*) alcanzaron distribución mundial debido a las actividades humanas (Steppan et al., 2005). Aunque es tema controversial, Sigmodontinae podría haberse originado en el sur de América del Norte o en Centro-América hace unos 10 millones de años y, luego de su ingreso a América del Sur habría radiado en forma vertiginosa (e.g. Ronez et al., 2023; Steppan & Schenk, 2017).

Los factores ecológicos, como el hábitat que utilizan los hospedadores, también habría tenido un importante papel en la especiación de *Laelaps*. Esto es debido a que los hospedadores que comparten nichos tienen mayor probabilidad de compartir ácaros, contra aquellos hospedadores que habitan distintos ambientes (Lareschi & Galliari, 2014; Savchenko & Lareschi, 2022). En esta tesis se encontraron tres clados de *Laelaps* sudamericanos. Uno estuvo asociado con roedores escansoriales (*Oligoryzomys*), caracterizados por su habilidad para el trepado. Otro asociado con roedores semiacuáticos o con fuertes inclinaciones natatorias (*Holochilus*, *Nectomys* y *Scapteromys*). Un tercer clado asociado a roedores terrestres (*Calomys*) que habitan mayoritariamente hábitats templados y secos (e.g. Hershkovitz 1962; Pardiñas et al., 2017). Este uso diferencial del hábitat por los roedores seguramente ha limitado la dispersión de *Laelaps*, incluso cuando los hospedadores son simpátricos. Savchenko & Lareschi (2022) sugirieron que las especies de *Laelaps* asociadas a roedores semiacuáticos, probablemente se adaptaron a vivir en el pelaje hidrofóbico de sus hospedadores. En un razonamiento paralelo, *L. mazzai* asociado a *Calomys* también podría haberse adaptado a vivir en la piel de este roedor cursorial. A su vez, estos cricétidos mayormente caminadores podrían estar más asociados a ambientes áridos y luminosos. En este contexto, la densa hipertriquia del idiosoma de *L. mazzai*, interpretada como protección contra la deshidratación, podría proporcionarle protección a la radiación solar o como aislamiento térmico (Seale et al., 2018).

En esta tesis también se detectó que *Rattus norvegicus* no perdió a *Laelaps echidninus* durante a después del proceso de colonización, contradiciendo la hipótesis de “liberación del enemigo”.

Además, *R. norvegicus* no ha adquirido otras especies de *Laelaps* de los roedores nativos (Sigmodontinae) en un proceso de “spillback”. Finalmente, tampoco los roedores nativos parecen haber adquirido a *L. echidninus* (“spillover”), con algunas excepciones que pueden ser casos de parasitismo accidental o asociaciones secundarias (Lareschi & Mauri, 1998; Lareschi, 2014). Lo previamente expuesto apoya la fuerte especificidad de *Laelaps* incluso cuando coloniza nuevas regiones. Pero también, quizás pone de manifiesto aspectos ecológicos que podrían estar limitando infestaciones. Por ejemplo, es bien sabida la restricción de *Rattus* por ambientes urbanos o suburbanos (e.g. Blasdell et al., 2022; Byers et al., 2019). En este contexto, su interacción con roedores nativos (y, por ende, la capacidad de transmitir o recibir parásitos), quedaría fuertemente limitada.

4.6. *Androlaelaps fahrenheitzi*

Androlaelaps fahrenheitzi tiene una historia taxonómica y nomenclatorial un poco más compleja que aquella de *L. mazzai*. Inicialmente, *Androlaelaps* y *Haemolaelaps* fueron propuestos como subgéneros de *Laelaps* (Berlese, 1910). Un año después, se describió a *Laelaps (Haemolaelaps) fahrenheitzi* Berlese, 1911, junto a otras tres especies, distinguiendo a esta especie por la presencia de un pilus dentilis basalmente inflado con una región distal fina y curva. En esta descripción se mencionó a roedores silvestres como hospedadores tipo de este ácaro en Alemania; sin embargo, no se indicaron mayores detalles de la localidad u hospedador (Berlese, 1911). Berlese (1916) remueve a *Haemolaelaps* de *Laelaps* y lo posiciona como un subgénero de *Hypoaspis*. Sin embargo, Berlese (1922a, 1922b) lo vuelve a posicionar como subgénero de *Laelaps* y brinda más detalles del gnatosoma e idiosoma del subgénero *Haemolaelaps*; además, describe a *Laelaps (Haemolaelaps) callosus* de *Lophuromys zena* (Rodentia: Muridae) para África. Ewing (1925) describe por primera vez a *Laelaps glasgowi* de una “rata silvestre” en Urbana, Illinois, Estados Unidos, junto a otras ocho especies de *Laelaps*. *Laelaps glasgowi* se diferencia de las otras especies en que el margen anterior dorsal tiene una curvatura bien marcada (denominada “hombros”), la coxa II carece de espinas robustas en el margen anterior y las patas son mucho más alargadas y delgadas, con un fémur I mucho más largo que ancho (Strandtmann, 1949). Posteriormente, Till (1963) posiciona a *Androlaelaps* como un género que incluye a *L. (H.) fahrenheitzi* y *L. glasgowi*. Al mismo tiempo menciona que dentro del género *Androlaelaps* existen grupos de especies e incluye a las especies nombradas anteriormente dentro del denominado grupo “*zulu-glasgowi*”. Dentro de este grupo, *Androlaelaps glasgowi* representaba un complejo de especies con amplia variación morfométrica, y se distinguía del resto de las especies del grupo porque la base entre las setas *j4* y *z2* era subigual a la longitud de cada una de las setas, la placa genitoventral estaba rodeada por las setas *Zv1* y *Jv1*, el pilus dentilis

era inflado con la porción distal delgada y curvada. Finalmente, Evans & Till (1966) realizaron una revisión de la familia Dermanyssidae y denominan a este complejo como *Androlaelaps fahrenheiti*, caracterizado por un pilus dentilis inflado con la porción distal delgada y curvada, el mayor ancho de la placa genital entre las setas opistogástricas *Zvl* y la placa dorsal con doble borde. Las muestras observadas en esta tesis coinciden con las características propuestas por Evans & Till (1966).

4.7. *Androlaelaps fahrenheiti* asociados a Calomyina y Phyllotina

Los ácaros *A. fahrenheiti* mostraron una importante variación morfométrica, al igual que *L. mazzai*. Este aspecto ya había sido destacado por Strandtmann (1949), quien mencionó que las medidas de *A. fahrenheiti* podían variar ampliamente entre diferentes hospedadores. Aunque todas las características diagnósticas coincidieron con la descripción original, dibujos y material típico de *A. fahrenheiti*, se detectaron variaciones en tamaño de las estructuras (Berlese, 1911; Ewing, 1925; Shaw, 2014; Strandtmann, 1949, Till, 1963). Al igual que para *L. mazzai*, el largo y ancho de la placa dorsal de las hembras de *A. fahrenheiti* fueron las características que mostraron mayor poder para separar los ácaros con relación a su especie hospedadora, pero con superposiciones. Además, se observó una asociación positiva con respecto al tamaño de los roedores. Mientras mayor fue el tamaño del roedor, mayor fue el tamaño de los ácaros. No se pudieron obtener machos de *A. fahrenheiti* para evaluar si, al igual que en el caso de *L. mazzai*, estos carecen de diferencias en sus tamaños. Los resultados obtenidos sugieren que *A. fahrenheiti* es una única especie con un amplio rango de variación en las medidas de las hembras, con tendencia a polimorfismo de la placa genitoventral y tamaño de la placa dorsal en roedores de los géneros *Loxodontomys* y *Phyllotis*. Al igual que para *L. mazzai*, estas características pueden atribuirse a plasticidad fenotípica (Miner et al., 2005).

A diferencia de *L. mazzai*, *A. fahrenheiti* es un ácaro conocido por ser altamente generalista. Esto le permite estar en un amplio rango de hospedadores (mamíferos y aves) y ambientes (Strandtmann, 1949). Esta labilidad le puede brindar la capacidad de adaptarse a los ambientes sin tener una elevada presión selectiva que promueva la especiación, debido a que puede mantener el flujo genético entre distintas poblaciones. Es importante destacar que no encontramos machos o ninfas de *A. fahrenheiti*. Estos podrían estar en el ambiente donde habitan los roedores, sometidos a presiones de las variables abióticas y conectando poblaciones de ácaros.

A diferencia de lo observado en ácaros como *Androlaelaps rotundus* y *Laelaps manguinhos* (Gettinger & Lareschi, 2009; Lareschi, 2010, 2011, 2020; Lareschi & Galliari, 2014; Lareschi & Gettinger, 2009; Lareschi & Velazco, 2013; Savchenko & Lareschi, 2022), *A. fahrenheiti* no revela

características que puedan ser consideradas para distinguir especies. Como excepción, los ácaros de *Loxodontomys* y *Phyllotis* de Argentina y Chile merecen consideración. Teniendo en cuenta que sus poblaciones revelan razonable diferenciación morfológica, cabe especular sobre el papel potencial de la Cordillera de los Andes como barrera de *A. fahrenheitzi* entre ambos países. En los ácaros generalistas, los factores ambientales pueden ser variables que influyan de mayor forma que otras asociadas a los hospedadores (Walter & Proctor, 2013). En este sentido, la Cordillera de los Andes y las regiones biogeográficas podrían estar interrumpiendo el flujo genético de *A. fahrenheitzi*, permitiendo la diferenciación de estos ácaros. Silva-de La Fuente et al. (2020) evaluaron las diferencias morfométricas de *A. fahrenheitzi* y encontraron que las medidas de este ácaro pueden variar ampliamente (e.g. 600–700 μm en el largo de la placa dorsal) entre hospedadores de distintas tribus (Akodontini vs Phyllotini) y zonas geográficas. Incluso, en literatura se ha mencionado que *A. fahrenheitzi* en *Hoplomys grymnurus* (Rodentia: Echimyidae) de Venezuela puede alcanzar tamaños mucho mayores ($> 800 \mu\text{m}$). Por el contrario, en *Sigmodon hispidus* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontini) estos valores pueden ser menores ($\sim 500 \mu\text{m}$) (Wenzel & Tipton, 1966). Los resultados de esta tesis muestran datos coincidentes con esta variación en tamaños y muestra coincidencia con las variaciones genéticas.

4.8. Estructura filogenética de *Androlaelaps fahrenheitzi*

Los análisis filogenéticos resolvieron dos clados para la región *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S*. Estos grupos no guardaron una consistencia geográfico-política (Argentina vs Chile) ni tampoco mostraron una asociación con las subtribus (Calomyina vs Phyllotina). Sin embargo, sí se asociaron a las regiones biogeográficas propuestas por Morrone (2004, 2006) y Morrone et al., (2022), aunque cabe destacar que estas son unidades de gran amplitud territorial y ambiental. Las únicas secuencias compartidas son las obtenidas de la zona de Transición Sudamericana de *Eligmodontia morgani* y *E. typus*. En este contexto, Morrone et al. (2022) mencionó que la región Neotropical y la región Andina muestran diferencias muy marcadas en cuanto a condiciones ambientales, lo que limita la distribución de algunos organismos. Por otro lado, la zona de Transición Sudamericana funciona como una barrera para algunos organismos y zona de superposición para otros. En este caso, se puede observar que para *Androlaelaps fahrenheitzi* podría ser una zona de superposición, con secuencias que se comparten entre ambos clados.

Dowling & OConnor (2010) no mencionaron a *A. fahrenheitzi* en sus estudios moleculares; de hecho, la mayoría de los ácaros no fueron identificados a nivel de especie y tampoco se

mencionaron mayores detalles de los hospedadores. Solo se indicaron que los *Androlaelaps* incluidos pertenecieron al complejo *A. casalis*, debido a la similitud con las características morfológicas. En ese trabajo observaron que *Androlaelaps* del Viejo Mundo colectados de roedores de Tanzania y Madagascar (África) y *Androlaelaps* colectados en el ambiente (nidos de ardillas y hormigas) en Estados Unidos, mostraban una fuerte dicotomía. Esto indicaría que los diferentes ambientes (continentes) pudieron haber influido en esta dicotomía. Congruente con la divergencia de *A. fahrenheitzi* asociada a las regiones biogeográficas, que a diferencia de *L. mazzai*, muestra una estructura filogenética a mayor escala geográfica.

Los resultados mostraron que para *A. fahrenheitzi* las tasas de mutación para *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S* fueron variables (desde 0 a 1,2% dentro de la tribu Phylloini). Estudios previos mencionan que, para esta región la variación entre especies puede ser mayor al 2% (Roy et al., 2010). Sin embargo, no se puede descartar la presencia de especies crípticas. Por ejemplo, con marcadores para *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S* y *COI*, en adición con morfometría en el complejo de especies “*melloi*” del género de ácaros *Tinaminyssus* (Rhinonyssidae) fue posible sugerir evidencia de especies crípticas entre distintos hospedadores y localidades de España (De Rojas et al., 2018). También en *Oligonychus punicae* (Tetranychidae) la estructura filogenética mostró grandes distancias entre los ácaros obtenidos de los estados de Michoacán y México (Guzmán-Valencia et al., 2014). En ambos casos, se ha propuesto que la distancia geográfica es un factor relevante en la capacidad de dispersión de los ácaros. Por lo tanto, a mayores distancias, el flujo genético disminuye y eso aumenta la estructuración genética. Esto podría estar sucediendo en *A. fahrenheitzi*, además se observaron diferencias métricas y en la forma de las placas esternales y genitoventrales entre ácaros de *Loxodontomys* y el resto de los filotinos. La evidencia disponible sugiere que *A. fahrenheitzi* podría tratarse de un complejo de especies, debido a su variación morfológica y amplia diversidad de hospedadores y distribución (Lareschi et al., 2013). Esto necesita ser evaluado más en profundidad para distinguir si existe suficiente evidencia para proponer a los ácaros de *Loxodontomys* como especies crípticas.

No fue posible obtener el gen *COI* para *Androlaelaps*, mientras que para *L. mazzai* no se pudo obtener para todas las muestras. Los primers diseñados para este gen fueron propuestos para invertebrados (incluyendo anélidos, artrópodos, equinodermos, moluscos y platelmintos) (Folmer et al., 1994). Por el contrario, los primers para la región *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S* fueron diseñados específicamente para ácaros y después se ajustaron protocolos para Dermanyssoidea (De Rojas et al., 2002, 2007; Roy et al., 2009, 2010). En este sentido, es necesario que estudios futuros incorporen el diseño de primers y protocolos más específicos del gen *COI* para ácaros Dermanyssoidea o Laelapidae. Estudios previos mencionan que la región *18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S* puede discriminar

bien entre especies de ácaros y, con el apoyo de genes mitocondriales, sería posible hacer estudios de genética de poblaciones, que entre otras cosas podría permitir estudiar los procesos migratorios (Cruickshank, 2002; De Rojas et al., 2007). En futuras investigaciones, también se recomienda incorporar *A. fahrenheiti* de otras tribus de roedores sigmodontinos que potencialmente pueden estar parasitados con este ácaro, de este modo se puede completar el panorama filogenético.

4.9. Hipótesis coevolutivas versus host-switching

En esta tesis observamos procesos coevolutivos que habrían ocurrido en ácaros lelápinos con sus hospedadores filotinos. Se pueden esperar múltiples “historias” ya que, pese a que los lelápinos se encuentran estrechamente asociados a los roedores que habitan, en muchos casos este nivel de especificidad resulta variable, aún entre especies cercanas (Strandtmann & Wharton, 1958). Esto hace imprescindible entender, en primera instancia, la sistemática de los ácaros antes de evaluar posibles procesos coevolutivos. Entender estos procesos en Laelapinae puede ayudarnos a determinar qué eventos históricos pueden haber modelado a los hospedadores (Hugot, 2007). En esta tesis se propone un proceso coevolutivo entre las comunidades de lelápinos y los roedores filotinos. En el proceso de divergencia de Calomyina y Phyllostina, *L. mazzai* habría coevolucionado con Calomyina, mientras que en Phyllostina habría ocurrido un evento de extinción o “missing the boat”. No se observaron procesos de host-switching, con la excepción de *L. scapteromyos* en *Scapteromys aquaticus* (Savchenko, 2022; Savchenko & Lareschi, 2022).

El más significativo, a nivel global, de los resultados filogenéticos alcanzados en esta investigación de tesis es la profunda divergencia de *Laelaps* entre roedores Murinae y Sigmodontinae. Aunque considerado un género cosmopolita, las secuencias obtenidas de *Laelaps* indican que aquellas especies asociadas a roedores Murinae se separan en forma tajante de las asociadas a roedores Sigmodontinae. Más aún, incluyendo ejemplares de múridos que han invadido otros continentes, en procesos antropocóricos, esta divergencia se mantiene. Estos resultados sugieren que las relaciones filogenéticas de *Laelaps* estarían primeramente ligadas a la identidad taxonómica de los hospedadores (subfamilias y/o tribus). Esta nueva aproximación a *Laelaps* enriquece hallazgos previos (Dowling & OConnor, 2010; Savchenko & Lareschi, 2022) y plantea, firmemente, que un nuevo arreglo sistemático es necesario. A la par, en esta tesis también encontramos que las tribus de roedores podrían estar jugando un papel importante en la estructuración genética de los ácaros (Phyllostini vs Akodontini/Oryzomyini).

Aunque el papel de *Laelaps* como vector es material de controversia (e.g. Moro et al., 2005), los resultados de esta tesis aportan información epidemiológica. *Laelaps echidninus* es hematófago y está asociado a bacterias *Anaplasma* Thelier, 1910 y *Rickettsia* Rocha-Lima, 1916 en Asia y Europa (Miřková et al., 2015; Kuo et al., 2020). Dado que *R. norvegicus* es cosmopolita y coexiste con *L. echidninus*, bacterias potencialmente patogénicas podrían estar presentes en Argentina. Sin embargo, para evaluar esto se requieren estudios específicos.

CONCLUSIONES

Las investigaciones desarrolladas en esta tesis han arrojado importantes hallazgos, tanto a nivel cualitativo como cuantitativo, sobre la composición de la comunidad de lelapinos (Laelapidae) de roedores filotinos (Sigmodontinae: Phyllostini). En este sentido se han identificando las especies *Androlaelaps fahrenheitzi* (Berlese, 1911) y *Laelaps mazzai* (Fonseca, 1939). Se ha demostrado que la composición de la comunidad es característica de cada subtribu de filotinos (i.e., Calomyina y Phyllostina) y se mantiene, con algunas excepciones (e.g. *Tapecomys*), a lo largo de su distribución geográfica.

Se demostró la alta preferencia de *L. mazzai* por *Calomys*. Esta estrecha relación puede ser resultado de una fuerte adaptación de la hipertriquia de *L. mazzai* a los climas templado-áridos en los que se asocia *Calomys*. Por otro lado, *A. fahrenheitzi* fue demostrado como un ácaro generalista en la tribu Phyllostini, que además puede parasitar a otras especies de mamíferos y aves. Estos hábitos le han permitido a *A. fahrenheitzi* ser exitoso en el ambiente, hecho que se traduce en sus diferencias genéticas y morfológicas. Aquí se atribuye esto al mayor contacto de *A. fahrenheitzi* con el ambiente abiótico, debido a su comportamiento generalista. Las poblaciones de ácaros de *Loxodontomys* muestran variaciones morfométricas y genéticas importantes que requieren atención. Los ácaros de *Phyllostis* de Argentina y Chile muestran que la Cordillera de los Andes podría tener cierta influencia en la diferenciación morfométrica, sin embargo, aún permite el flujo génico.

Se identificaron nuevas especies hospedadoras y zonas geográficas para *L. mazzai* y *A. fahrenheitzi*, ampliando los registros con énfasis en las zonas australes de Sudamérica. Aquí se extendieron los registros de *A. fahrenheitzi* a roedores *Loxodontomys* y *L. mazzai* a *Calomys sorella*. Previo a esta tesis, los registros más australes de estas especies eran para la provincia de Córdoba. En este estudio se extiende el registro de *L. mazzai* 1500 km hacia el sur, en la Provincia del Chubut, siendo ahora el registro más austral para este ácaro. También se amplió el registro de *A. fahrenheitzi* 2500 km al sur en Chile, en la Región de Magallanes y 1500 km al sur en Argentina, en la Provincia de Santa Cruz. Esto permitió ampliar el conocimiento de los lelapinos en filotinos, enfatizando las poblaciones de Sudamérica.

Se logró caracterizar la diversidad, riqueza y composición taxonómica de la comunidad parasitaria de cada especie hospedadora, localidad y región biogeográfica. Estas especies presentaron variaciones morfológicas y genéticas, sin embargo, éstas no muestran suficiente magnitud como para proponer que reflejan especies diferentes, debido al solapamiento de medidas, la escasa congruencia genética, etc. Se concluye que tanto *Androlaelaps fahrenheitzi* y *Laelaps mazzai* son especies polimórficas, pero no complejos de especies. Un enfoque a futuro podría incorporar nuevos primers y más muestreos que permitan completar la historia filogenética de estos lelapinos en Sudamérica.

Se plantearon hipótesis coevolutivas que explican la estrecha asociación de los lelápinos y filotinos. Por un lado, una divergencia temprana entre subtribus Calomyina y Phyllotina podría haber permitido que *L. mazzai* quedara asociado a Calomyina, con un alto nivel de especificidad en el género *Calomys*. La ausencia de *L. mazzai* en Phyllotina puede ser explicada por mecanismos tales como “missing the boat” o extinción de un ancestro de *L. mazzai* asociado a esta subtribu durante el proceso evolutivo. Aunque no se puede descartar un efecto de la región biogeográfica en la distribución de *L. mazzai*. Para *A. fahrenheitzi*, la historia filogenética puede estar mayormente asociada con las regiones biogeográficas Andina y Neotropical, con una zona de contacto en la zona de Transición Sudamericana. Estas diferencias genéticas se traducen en diferencias morfológicas. Además, se pudo distinguir un estrecho proceso coevolutivo entre las especies de *Laelaps* y la divergencia mayor entre los roedores Murinae y Sigmodontinae. Esta historia coevolutiva puede dar luz sobre el proceso de colonización de los roedores a Sudamérica.

Referencias

REFERENCIAS

- Almeida F., Bonvicino C. & Cordeiro-Estrela P. 2007. Phylogeny and temporal diversification of *Calomys* (Rodentia, Sigmodontinae): Implications for the biogeography of an endemic genus of the open/dry biomes of South America. *Mol. Phyl. Evol.* **42**: 449–466.
- Alzuet A.B. & Mauri R. 1973. Ácaros de roedores de la provincia de Buenos Aires. *Neotropica*. **19**: 116–117.
- Anthony N., Ribic C., Bautz R. & Garland T. 2005. Comparative effectiveness of longworth and Sherman live traps. *Wildlife Soc. Bull.* **33**: 1018–1026.
- Arana M., Natale E., Ferretti N., Romano G., Oggero A., Martínez G., Posadas P. & Morrone J. 2021. Esquema biogeográfico de la República Argentina. Opera Lilloana, Fundación Miguel Lillo. Tucumán, Argentina. 238 pp.
- Banks J., Palma R. & Patterson A. 2006. Cophylogenetic relationships between penguins and their chewing lice. *J. Evol. Biol.* **19**: 156–166.
- Banks J. & Patterson A. 2005. Multi-host parasite species in cophylogenetic studies. I. *J. Parasitol.* **35**: 741–746.
- Barbieri R., Signoli M., Chevé D., Costedoat C., Tzortzisd S., Aboudharama G., Raoult D., Drancourt M. 2021. *Yersinia pestis*: the natural history of plague. *Clin. Microbiol. Rev.* **34**: e00044-19.
- Beaulieu F., Dowling A., Klompen H., De Moraes G.J. & Walter D.E. 2011. Superorder Parasitiformes Reuter, 1909. In: Zhang, Z.-Q. (Ed.) *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa*. **3148**: 123–128.
- Berlese A. 1903. Diagnosi di alcune nuove specie di Acari italiani, mirmecofili e liberi. *Zool. Anz.* **27**: 12–28.
- Berlese A. 1910. Lista di nuove specie e nuovi generi di Acari. *Redia*. **6**: 242–271.
- Berlese A. 1911. *Acarorum species novae quindecim*. *Redia*. **7**: 429–435.
- Berlese A. 1916. *Centuria seconda di Acari nuovi*. *Redia*. **12**: 125–177.
- Berlese A. 1922a. *Acariens Premiere Partie. Voyage M Baron Maurice Rothschild En Ethiop. En Afr. Orient. Anglaise 1904-1905*. 91–125.

Berlese A. 1922b. Acariens. Voyage M Baron Maurice Rothschild En. Ethiop. En. Afr. Orient. Anglaise 1904-1905. 9–10.

Blasdell K., Morand S., Laurance S., Doggett S., Hahs A., Trinh K., Perera D., & Firth C. 2022. Rats and the city: implications of urbanization on zoonotic disease risk in Southeast Asia. PNAS. **119**: e211341119.

Bonvicino C.R., De Oliveira J.A. & Gentile R. 2010. A new species of *Calomys* (Rodentia: Sigmodontinae) from Eastern Brazil. Zootaxa. **2336**: 19–25.

Botelho J.R., Linardi P.M., Williams P. & Nagem R.L. 1981. Alguns hospedeiros reais de ectoparasitos do Município de Caratinga, Minas Gerais, Brasil. Mem. Inst. Oswaldo Cruz. **76**: 54–59.

Botelho J.R. & Williams P. 1980. Sobre alguns ectoparasitos de roedores silvestres. Mem. Inst. Oswaldo Cruz. **75**: 47–51.

Byers K., Lee M., Patrick D. & Himsforth C. 2019. Rats about town: a systematic review of rat movement in urban ecosystems. Syst. Rev. **7**: 13.

Brant S. & Orti G. 2002. Molecular phylogeny of short-tailed shrews, *Blarina* (Insectivora: Soricidae). Mol. Phyl. Evol. **22**: 163–173.

Brant S. & Ortí G. 2003. Evidence for gene flow in parasitic nematodes between two host species of shrews. Mol. Ecol. **12**: 2853–2859.

Braun J. & Patton J. 2015. The genus *Graomys* Thomas, 1916. pp. 481–507. In: Patton J.L., Pardiñas U.F.J., & D'Elía G. (eds), Mammals of South America Volume 2 Rodents, University of Chicago Press, Chicago - London.

Bregetova N. 1956. Gamasoid mites (Gamasoidea). Publishing House, Moskow. pp. 247.

Burgos E., Labaroni C., Lanzone C., Urdapilleta M. & Gómez Villafañe I. 2022. Nuevos registros de *Calomys tener* (Rodentia: Cricetidae, Sigmodontinae) que amplían la distribución y diversidad genética conocida para Misiones, Argentina. Mastozool. Neotrop. **29**: e0654.

Bush A. & Holmes J. 1986. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: an interactive community. Can. J. Zool. **64**: 142–152.

Bush A., Fernández J., Esch G. & Seed J. 2001. Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK. pp. 566.

Bush A., Lafferty K., Lotz J. & Shostak A. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *J. Parasitol.* **83**: 575–583.

Carvalho Coutinho L. & Alves De Oliveira J. 2017. Relating appendicular skeletal variation of sigmodontine rodents to locomotion modes in a phylogenetic context. *J. Anat.* **231**: 543–567.

Castro D., Mauri R., Cicchino A. & Mosquera S. 1987. Ectoparásitos de roedores de la provincia de Buenos Aires, Argentina (Acarina, Anoplura, Mallophaga y Suctoria). *Rev. Soc. Entomol. Argent.* **44**: 317–327.

Chase J. & Myers J. 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **366**: 2351–2363.

Chown S. & Gaston K. 2010. Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biol. Rev.* **85**: 139–169.

Cruickshank R.H. 2002. Molecular markers for the phylogenetics of mites and ticks. *Syst. Appl. Acarol.* **7**: 3.

De Rojas M., Doña J., Jovani R., Dimov I., Zurita A., Callejón R. & Rodríguez-Plá M. 2018. Evidence of cryptic species in the genus *Tinaminyssus* (Acari: Rhinonyssidae) based on morphometrical and molecular data. *Exp. Appl. Acarol.* **75**: 355–368.

De Rojas M., Mora M.D., Ubeda J.M., Cutillas C., Navajas M. & Guevara D.C. 2002. Phylogenetic relationships in rhinonyssid mites (Acari: Rhinonyssidae) based on ribosomal DNA sequences: insights for the discrimination of closely related species. *Parasitol. Res.* **88**: 675–681.

De Rojas M., Ubeda J.M., Cutillas C., Mora Ma.D., Ariza C. & Guevara D. 2007. Utility of ITS1–5.8S–ITS2 and 16S mitochondrial DNA sequences for species identification and phylogenetic inference within the *Rhinonyssus coniventris* species complex (Acari: Rhinonyssidae). *Parasitol. Res.* **100**: 1041–1046.

Díaz M. & Barquez R. 2007. The wild mammals of Jujuy Province, Argentina: systematics and distribution. Pp. 417–578. En: Kelt D., Lessa E., Salazar-Bravo J. & Patton J. (eds). *The quintessential naturalist: Honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson*. Univ. California Publ. Zool. **134**. California, USA.

Díaz M., Teta P., Pardiñas U.F.J. & Barquez R. 2006. Tribu Phyllotini. pp. 175–189. En: Barquez R., Díaz M. & Ojeda R. (eds). *Mamíferos de Argentina: sistemática y distribución*. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Tucumán.

- Dowling A. 2006. Mesostigmatid mites as parasites of small mammals: systematic, ecology, and the evolution of parasitic associations. pp. 103–117. En: Morand S., Krasnov B.R., & Poulin R. (eds), *Micromammals and macroparasites: from evolutionary ecology to management*, Springer-Verlag Tokyo, New York.
- Dowling A. & OConnor B.M. 2010. Phylogeny of Dermanysoidea (Acari: Parasitiformes) suggests multiple origins of parasitism. *Acarologia*. **50**: 113–129.
- Engelbrecht A., Matthee S., Du Toit N. & Matthee C.A. 2016. Limited dispersal in an ectoparasitic mite, *Laelaps giganteus*, contributes to significant phylogeographic congruence with the rodent host, *Rhabdomys*. *Mol. Ecol.* **25**: 1006–1021.
- Engelbrecht A., Matthee C.A., Ueckermann E.A. & Matthee S. 2014. Evidence of cryptic speciation in mesostigmatid mites from South Africa. *Parasitology*. **141**: 1322–1332.
- Espinoza-Carniglia M., Galliari C., Fantozzi M.C., Beldomenico P.M. & Lareschi M. 2023. An integrative approach to explore species limits in *Laelaps mazzai* Fonseca, 1939 (Mesostigmata, Laelapidae), a South American widespread mite parasitizing the cricetid *Calomys* Waterhouse, 1837. *Acta Trop.* **240**: 106836.
- Espinoza-Carniglia M. & Lareschi M. 2023. First description of the deutonymphal stage of *Laelaps mazzai* (Mesostigmata: Laelapidae). *Persian J. Acarol.* **12**: 151–155.
- Evans G.O. & Till W.M. 1965. Studies on the British Dermanyssidae (Acari: Mesostigmata) part I external morphology. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool.* **13**: 247–294.
- Evans G.O. & Till W.M. 1966. Studies on the British Dermanyssidae (Acari: Mesostigmata) Part II. Classification. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool.* **14**: 107–370.
- Evans G.O. & Till W.M. 1979. Mesostigmatic mites of Britain and Ireland (Chelicerata: Acari-Parasitiformes): An introduction to their external morphology and classification. *Trans. Zool. Soc. Lond.* **35**: 139–262.
- Ewing H.E. 1925. New parasitic mites of the genus *Laelaps*. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* **27**: 1–12.
- Farriol M., Rosselló J. & Schwartz S. 1997. Body surface area in Sprague-Dawley rats. *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr.* **77**: 61–65.
- Fernandez N.A. & Capri J.J. 1978. Ectoparásitos (Acarina y Suctoria) de roedores capturados en el partido de General Pueyrredon, Provincia de Buenos Aires. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* **37**: 47–50.

- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R. & Vrijenhoek R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* **3**: 294–299.
- Fonseca F. da. 1936a. Notas de acareologia XVIII. Generos e especies de acarianos parasitas de ratos (Acari. Laelaptidae). *Mem. Inst. Butantan.* **10**: 17–23.
- Fonseca F. da. 1936b. Notas de acareologia XIX. Generos e especies de acarianos parasitas de mamíferos (Acari. Laelaptidae). *Mem. Inst. Butantan.* **10**: 25–32.
- Fonseca F. da. 1936c. Notas de acareologia XX. Especies de acarianos do genero *Laelaps*, parasitas de ratos do Brasil (Acari. Laelaptidae). *Mem. Inst. Butantan.* **10**: 33–37.
- Fonseca F. da. 1939. Notas de acareologia XXVI. Novos estudos sobre o genero *Laelaps* Koch, 1836 (Acari. Laelaptidae). *Mem. Inst. Butantan.* **12**: 103–145.
- Fonseca F. da. 1958. Notas de acarologia XLIV. Inquérito sobre a fauna acarológica de parasitas no nordeste do Brasil. *Mem. Inst. Butantan.* **28**: 99–186.
- Fonseca F. da. 1959. Notas de acarologia—XLVI - Acarofauna zooparasita na Bolívia. *Mem. Inst. Butantan.* **29**: 89–141.
- Furman D.P. 1971. Observations on some laelapid and macronyssid mites in the Folection (Acari Mesostigmata). *Papéis Avulsos Zool.* **25**: 69–87.
- Furman D.P. 1972a. Mites of the family Laelapidae in Venezuela (Acarina: Laelapidae). *Brigh. Young Univ. Sci. Bull. Biol. Ser.* **17**: 1–58.
- Furman D.P. 1972b. New species of *Laelaps* (Acarina Laelapidae) from Venezuela. *J. Med. Entomol.* **9**: 35–46.
- Furman D.P. & Tipton V.J. 1961. Ácaros parásitos Laelaptine (Acarina Laelaptidae) de Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. Nat. Salle.* **21**: 166–212.
- Fusco G. & Minelli A. 2010. Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. *Phil. Trans. R. Soc. B.* **365**: 547–556.
- Gettinger D. 1992a. Host specificity of *Laelaps* (Acari: Laelapidae) in Central Brazil. *J. Med. Entomol.* **29**: 71–77.
- Gettinger D. 1992b. Three new species of *Laelaps* (Acari: Laelapidae) associated with small mammals in Central Brazil. *J. Med. Entomol.* **29**: 66–70.

Gettinger D., Dick C. & Owen R. 2011. Host associations between laelapine mites (Mesostigmata: Laelapidae) and palustrine rodents in Paraguay: a study of host specificity and cryptic species. *Syst. Appl. Acarol.* **16**: 145–159.

Gettinger D. & Lareschi M. 2009. A new species of laelapine mite (Acari: Parasitiformes: Laelapidae) associated with the abrotrichine rodent *Abrothrix longipilis* (Waterhouse) (Cricetidae: Sigmodontinae) in Argentina. *Comp. Parasitol.* **76**: 162–166.

Gettinger D. & Owen R. 2000. *Androlaelaps rotundus* Fonseca (Acari: Laelapidae) associated with akodontine rodents in Paraguay: a morphometric examination of a pleioxenous ectoparasite. *Rev. Bras. Biol.* **60**: 425–434.

Giannoni S., Sierra R., Brengio S. & Baigorria L. 2003. Guía para el uso de animales en investigaciones de campo y en cautiverio, Comisión de Ética de la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos.

González-Aguayo F., Fuenzalida-Araya K., Landaeta-Aqueveque C., Moreno Salas L., Santodomingo A. & Silva-de la Fuente M. C. 2023. Evaluation of the influence of biotic and abiotic factors on the prevalence and abundance of infestations of *Mysolaelaps microspinosus* (Fonseca, 1936) (Mesostigmata: Laelapidae) on *Oligoryzomys longicaudatus* (Bennett, 1832) in Chile. *Acarol.* **63**: 735–743.

González-Ittig R., Chiapero M., Blanco A., Provencal C. & Gardenal C. 2002. Accurate identification of three cryptic species of rodents of the genus *Calomys* using RAPD-PCR and mitDNA RFLP markers. *Biochem. Syst. Ecol.* **30**: 425–432.

González-Ittig R. & Gardenal C. 2004. Recent range expansion and low levels of contemporary gene flow in *Calomys musculinus*: its relationship with the emergence and spread of Argentine haemorrhagic fever. *Heredity.* **93**: 535–541.

González-Ittig R., Kandel N., Bonvicino C. & Salazar-Bravo J. 2019. Does the widely distributed rodent *Calomys tener* (Cricetidae: Sigmodontinae) constitute a single evolutionary unit? *Zool.* **36**: e30354.

González-Ittig R., Pinotti J., Carballo J., Martín M., Levis S., Claderón G., Gómez-Villafañe I., Salazar-Bravo J. & Pardiñas U. 2022. Molecular systematics and biogeographic insights of the *Calomys callosus* complex (Rodentia, Cricetidae). *Zool. Scripta.* **51**: 498–521.

- Guzmán-Valencia S., Santillán-Galicia M., Guzmán-Franco A., González-Hernández H., Carrillo-Benítez M., Suárez-Espinoza J. 2014. Contrasting effects of geographical separation on the genetic population structure of sympatric species of mites in avocado orchards. *Bull. Entomol. Res.* **104**: 610–621.
- Haag T., Muschner V.C., Freitas L.B., Oliveira L.F.B., Langguth A.R. & Mattevi M.S. 2007. Phylogenetic relationships among species of the genus *Calomys* with emphasis on South American Lowland taxa. *J. Mammal.* **88**: 769–776.
- Hanski I. 1982. Dynamics of regional distribution: The core and satellite species hypothesis. *Oikos.* **38**: 210–221.
- Henderson P. & Seaby R. 1997. Species diversity and richness. Projeto Mamirauá. Lymington, Inglaterra.
- Hershkovitz P. 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. *Fieldiana Zool.* **46**:1– 524.
- Hershkovitz P. 1966a. South American swamp and fossorial rats of the scapteromyine group (Cricetinae, Muridae), with comments on the glans penis in murid taxonomy. *Z. Säugetierk.* **31**: 81–149.
- Hershkovitz P. 1966b. Mice, land bridges and Latin American faunal interchange. pp. 725–751. In: Wenzel R. & Tipton V. (eds). *Ectoparasites of Panama*, Field Museum of Natural History, Chicago.
- Hirst S. 1913. On three new species of gamasid mites found on rats. *Bull. Entomol. Res.* **4**: 119–124.
- Hugot J.P. 2007. Coevolution of macroparasites and their small mammalian hosts: Cophylogeny and coadaptation. pp. 257–276. In: Morand S., Krasnov B.R., & Poulin R. (eds), *Micromammals and macroparasites: from evolutionary ecology to management*, Springer-Verlag Tokyo, New York.
- Iriarte A. 2007. *Mamíferos de Chile*. Ediciones, Santiago de Chile.
- Jayat J., Teta P., Ojeda A., Steppan S., Osland J., Ortiz P., Novillo A., Lanzone C. & Ojeda R. 2022. Establishing the availability of the recently erected binomen *Phyllotis pehuenche* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Therya Notes.* **3**: 110–114.
- Johnson K., Adams R., Page R. & Clayton D. 2003. When do parasites fail to speciate in response to host speciation? *Syst. Biol.* **52**: 37–47.

- Johnson K., de Kort S., Dinwoodey K., Mateman A., ten Cate C., Lessells C. & Clayton D. 2001. A molecular phylogeny of the dove genera *Streptopelia* and *Columba*. *Auk*. **118**: 874–887.
- Johnson K., Kuns M., Mackenzie R., Webb A. & Yunker C. 1966. Isolation of Machupo virus from wild rodent *Calomys callosus*. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* **15**: 103–106.
- Kaminskienė E., Radzijeuskaja J., Gričiuvienė L., Stanko M., Snegiriovaitė J., Mardosaitė-Busaitienė D. & Paulauskas A. 2023. Molecular identification and phylogenetic analysis of Laelapidae mites (Acari: Mesostigmata). *Animals*. **13**: 2185.
- Kaspari M. 2005. Global energy gradients and size in colonial organisms: worker mass and worker number in ant colonies. *PNAS* **102**: 5079–5083.
- Klingenberg C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol. Ecol. Resour.* **11**: 353–357.
- Klingenberg C.P. 2016. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Dev. Genes Evol.* **226**: 113–137.
- Korallo-Vinarskaya N.P., Vinarski M.V., Khokhlova I.S., Shenbrot G.I. & Krasnov B.R. 2015. Intraspecific variation of body size in a gamasid mite *Laelaps clethrionomydis*: environment, geography and host dependence. *Parasitol. Res.* **114**: 3767–3774.
- Krasnov B., Poulin R. & Morand S. 2006. Patterns of macroparasite diversity in small mammals. pp. 197–232. In: Morand S., Krasnov B. & Poulin R. (eds). *Micromammals and macroparasites: from evolutionary ecology and management*. Springer, New York.
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C. & Tamura K. 2018. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Mol. Biol. Evol.* **35**: 1547–1549.
- Kuns M. 1965. Epidemiology of Machupo virus infection. II. Ecological and control studies of hemorrhagic fever. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* **14**: 813–816.
- Kuo C.C., Lee P.L. & Wang H.C. 2020. Molecular detection of *Rickettsia* species and host associations of *Laelaps* mites (Acari: Laelapidae) in Taiwan. *Exp. Appl. Acarol.* **81**: 547–559.
- Lanzone C., Braun J., Patton J. & Pardiñas U.F.J. 2015. The genus *Eligmodontia* F. Cuvier, 1837. pp. 508–521. In: Patton J.L., Pardiñas U.F.J., & D’Elía G. (eds), *Mammals of South America Volume 2 Rodents*, University of Chicago Press, Chicago - London.

Lareschi M. 1996. Estudio preliminar de la comunidad de roedores (Rodentia) y sus ectoparasitos (Acari, Phthiraptera y Siphonaptera) en Punta Lara (Buenos Aires). *Rev. Soc. Entomol. Argent.* **55**: 113–120.

Lareschi M. 2006. Seasonal occurrence of ectoparasites associated with the water rat *Scapteromys aquaticus* (Muridae, Sigmodontinae) from Punta Lara, Argentina, pp. 37-44. En: Morales-Malacara J., Behan-Pelletier V., Ueckermann E., Pérez T., Estrada E., Gispert C. & Badii M. (eds.), *Acarology XI: Proceedings of the International Congress of Acarology*, Sociedad Latinoamericana de Acarología, 8-13 de septiembre de 2006, Mérida, Yucatán, México.

Lareschi M. 2010. A new species of *Androlaelaps* Berlese, 1903 (Acari: Parasitiformes) parasitising an akodontine rodent (Cricetidae: Sigmodontinae) in northeastern Argentina. *Syst. Parasitol.* **76**: 199–203.

Lareschi M. 2011. Laelapid mites (Parasitiformes: Gamasida), parasites of *Akodon philipmyersi* (Rodentia: Cricetidae) in the Northern Campos Grasslands, Argentina, with the description of a new species. *J. Parasitol.* **97**: 795–799.

Lareschi M. 2014. The relationship of sex and ectoparasite infestation in the water rat *Scapteromys aquaticus* (Rodentia: Cricetidae) in La Plata, Argentina. *Rev. Biol. Trop. Int. J. Biol.* **54**: 673–679.

Lareschi M. 2018. Description of the males of *Androlaelaps misionalis* and *Androlaelaps ulysespardinasi* (Acari: Parasitiformes: Laelapidae) parasitic of Sigmondontine rodents from Northeastern Argentina. *J Parasitol.* **104**: 372–376.

Lareschi M. 2020. Three new species of Laelapidae mites (Mesostigmata) parasitic of species of *Akodon* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) on the basis of female, male and deutonymph specimens. *Vet. Parasitol. Reg. Stud. Rep.* **22**: 100500.

Lareschi M. 2023. Capítulo 15 - Dermanyssoidea. pp. 286–295. In: Claps L.E., Roig-Juñent S., & Morrone J.J. (eds), *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos*, Ediciones SUR, La Plata, Argentina.

Lareschi M. & Galliari C. 2014. Multivariate discrimination among cryptic mites of the genus *Androlaelaps* (Acari: Mesostigmata: Laelapidae) parasitic of sympatric akodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae) in northeastern Argentina: possible evidence of host switch followed by speciation, with the description of two new species. *Exp. Appl. Acarol.* **64**: 479–499.

Lareschi M. & Gettinger D. 2009. A new species of *Androlaelaps* (Acari: Parasitiformes) from the akodontine rodent *Deltamys kempi* Thomas, 1919, in La Plata River Basin, Argentina. *J. Parasitol.* **95**: 1352–1355.

Lareschi M., Gettinger D., Nava S., Abba A. & Marino M.L. 2006a. First report of mites and fleas associated with sigmodontine rodents from Corrientes province, Argentina. *Mastozool. Neotropical.* **13**: 251–254.

Lareschi M., Gettinger D., Venzal J.M., Arzua M., Nieri-Bastos F.A., Barros-Battesti D.M. & Gonzalez E.M. 2006b. First report of mites (Gamasida: Laelapidae) parasitic on wild rodents in Uruguay, with new host records. *Neotrop. Entomol.* **35**: 596–601.

Lareschi M., Literak I., Capek M. & Sychra O. 2013. Specific association between the mites *Androlaelaps fahrenheitsi* (Acari: Laelapidae) and birds *Premnoplex brunnescens* in Costa Rica: possible evidence of a recent host switch. *Exp. Appl. Acarol.* **60**: 281–287.

Lareschi M. & Mauri R.A. 1998. Capítulo 58 - Dermanyssoidea. pp. 581–590. In: Morrone J.J. & Coscarón S. (eds), *Biodiversidad artrópodos Argentinos Volumen 1*, Ediciones SUR, Buenos Aires, Argentina.

Lareschi M., Notarnicola J., Navone G. & Linardi P. 2003. Arthropod and filarioid parasites associated with wild rodents in the northeast marshes of Buenos Aires, Argentina. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* **98**: 673–677.

Lareschi M., Savchenko E. & Urdapilleta M. 2019. Ectoparasites associated with sigmodontine rodents from northeastern Argentina. *Therya.* **10**: 103–108.

Lareschi M. & Velazco P. 2013. Laelapinae mites (Acari: Parasitiformes: Laelapidae) parasitic of sigmodontine rodents from northern Peru, with the description of a new species from *Akodon aerosus* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *J. Parasitol.* **99**: 189–193.

Lindquist E.E., Krantz G.W. & Walter D.E. 2009. Order Mesostigmata. pp. 124–232. In: Krantz G.W. & Walter D.E. (eds), *A manual of acarology*, Texas Tech University Press, Lubbock, Tex.

López Berrizbeitia M., Lareschi M., Sánchez R. & Díaz M. 2013. Los ectoparásitos de los roedores sigmodontinos (Cricetidae) de La Rioja: resultados preliminares. *Rev. Arg. Parasitol.* **1**: 40–44.

Magurran A. & Gill B. 2011. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford.

Mammal Diversity Database. 2024. Mammal Diversity Database (v1.12.1). Zenodo. Disponible en: <https://www.mammaldiversity.org/index.html>

Mares M. 1977. Water independence in a South American non-desert rodent. *J. Mammal.* **58**: 653–656.

Martins-Hatano F., Gettinger D. & Bergallo H.G. 2002. Ecology and host specificity of laelapine mites (Acari: Laelapidae) of small mammals in an Atlantic Forest area of Brazil. *J. Parasitol.* **88**: 36–40.

Martins-Hatano F., Gettinger D., Manhães M. & Bergallo H. 2012. Morphometric variations of laelapine mite (Acari: Mesostigmata) populations infesting small mammals (Mammalia) in Brazil. *Braz. J. Biol.* **72**: 595–603.

Matthee C., Engelbrecht A. & Matthee S. 2018. Comparative phylogeography of parasitic *Laelaps* mites contribute new insights into the specialist-generalist variation hypothesis (SGVH). *Evol. Biol.* **18**: 131.

Mauri R. 1965a. Ácaros Laelaptidos parásitos de vertebrados. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* **27**: 15–18.

Mauri R. 1965b. Ácaros Mesostigmata parásitos de vertebrados de la República Argentina. Segunda Jornada Entomoepidemiología Argent. **1**: 65–73.

Mauri R. 1966. Ácaros de roedores de la Provincia de Buenos Aires. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* **28**: 49–56.

Mauri R. 1967. Ácaros de micromamíferos del noroeste bonaerense. *Physis.* **26**: 515–519.

Mills I., Ellis B., McKee K., Ksiazek T., Oro J., Maiztegui N., Calderon G., Peters C., Childs J. 1991. Junin virus activity in rodents from endemic and nonendemic loci in Central Argentina. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* **44**: 589–597.

Miner B.G., Sultan S.E., Morgan S.G., Padilla D.K. & Relyea R.A. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.* **20**: 685–692.

Mit'ková K., Berthová L., Kalúz S., Kazimírová M., Burdová L. & Kocianová E. 2015. First detections of *Rickettsia helvetica* and *R. monacensis* in ectoparasitic mites (Laelapidae and Trombiculidae) infesting rodents in south-western Slovakia. *Parasitol. Res.* **114**: 2465–2472.

Miura K., Higashiura Y. & Maeto K. 2017. Evaluation of easy, non-destructive methods of DNA extraction from minute insects. *Appl. Entomol. Zool.* **52**: 349–352.

- Montasser A.A. 2006. The spiny rat mite *Echinolaelaps echidninus* (Berlese, 1887) (Dermanyssoidea: Laelapidae): Redescription of the female with emphasis on its gnathosoma, sense organs, peritreme and pulvilli. *Int. J. Zool. Res.* **2**: 1–13.
- Morand S. & Krasnov B. 2010. The biogeography of host–parasite interactions. Oxford Univ. Press, New York. pp. 277.
- Morand S., Krasnov B.R. & Poulin R. 2006. Micromammals and macroparasites: from evolutionary ecology to management. Springer-Verlag Tokyo, New York. 647 pp.
- Moreno-Salas L., Espinoza-Carniglia M., Lizama-Schmeisser N., Torres-Fuentes L., Silva-de la Fuente M., Lareschi M. & González-Acuña D. 2020. Molecular detection of *Rickettsia* in fleas from micromammals in Chile. *Parasites Vectors* **13**: 523.
- Moro V., Chauve C. & Zenner L. 2005. Vectorial role of some dermanysoid mites (Acari, Mesostigmata, Dermanyssoidea). *Paras.* **12**: 99–109.
- Morrone J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Rev. Bras. Entomol.* **48**: 149–162.
- Morrone J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Ann. Rev. Entomol.* **51**: 467–494.
- Morrone J., Escalante T., Rodríguez-Tapia G., Carmona A., Arana M. & Mercado-Gómez J. 2022. Biogeographic regionalization of the Neotropical región: new map and shapefile. *An. Acad. Bras. Cienc.* **94**: e20211167.
- Moss W., McDevitt-Galles T., Calhoun D. & Johnson P. 2020. Tracking the assembly of nested parasite communities: using β -diversity to understand variation in parasite richness and composition over the time and scale. *J. Anim. Ecol.* **89**: 1532–1542.
- Musser G. & Carleton M. 1993. Family Muridae. pp. 501– 755. In: Wilson D. & Reeder D. (eds). *Mammal species of the world*, 2nd edition. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Nava S. & Lareschi M. 2012. Ecological characterization of a community of arthropods parasitic of sigmodontine rodents in the Argentinean Chaco. *J. Med. Entomol.* **49**: 1276–1282.
- Nava S., Lareschi M. & Voglino D. 2003. Interrelationship between ectoparasites and wild rodents from northeastern Buenos Aires province, Argentina. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* **98**: 45–49.

Navajas M., Lagnel J., Fauvel G. & Moraes G. de 1999. Sequence variation of ribosomal Internal Transcribed Spacers (ITS) in commercially important Phytoseiidae mites. *Exp. Appl. Acarol.* **23**: 851–859.

Ojeda A., Teta P., Jayat J., Lanzone C., Cornejo P., Novillo A. & Ojeda R. 2020. Phylogenetic relationships among cryptic species of the *Phyllotis xanthopygus* complex (Rodentia, Cricetidae). *Zool. Scripta.* **50**: 269–281.

Olds N. & Anderson S. 1990. A diagnosis of the tribe Phyllotini (Rodentia, Muridae). pp. 55–74. In: Redford K. & Eisenberg J. (eds). *Advances in Neotropical mammalogy*. Sandhill Crane, Gainesville.

Olds N., Anderson S. & Yates T. 1987. Notes on Bolivian mammals 3: a revised diagnosis of *Andalgalomys* (Rodentia, Muridae) and the description of a new subspecies. *Am. Mus. Novit.* **2890**: 1–17.

Page R. 1994. Parallel phylogenies: reconstructing the history of host-parasite assemblages. *Cladistics.* **10**: 155–173.

Pardiñas U.F.J., Curay J., Brito J., Cañón C. 2021. A unique cricetid experiment in the northern high-Andean Páramos deserves tribal recognition. *J. Mammal.* **102**: 155–172.

Pardiñas U.F.J., Lessa G., Teta P., Salazar-Bravo J. & Câmara E.M.V.C. 2014. A new genus of sigmodontine rodent from eastern Brazil and the origin of the tribe Phyllotini. *J. Mammal.* **95**: 201–215.

Pardiñas U.F.J., Myers P., León-Paniagua L., Ordóñez Garza N., Cook J.A., Kryštufek B., Haslauer R., Bradley R.D., Shenbrot G.I. & Patton J.L. 2017. Family Cricetidae (True hamsters, voles, lemmings and new world rats and mice). pp. 204–535. In: Wilson D., Lacher T., & Mittermeier R. (eds), *Handbook of the mammals of the world - Volumen 7 - Rodents II*, Lynx Edicions, Barcelona.

Pardiñas U.F.J., Tinoco N., Barbière F., Ronez C., Cañón C., Lessa G., Koch C. & Brito J. 2022. Morphological disparity in a hyperdiverse mammal clade: a new morphotype and tribe of Neotropical cricetids. *Zool. J. Linn. Soc.* **196**: 1013–1038.

Paterson A. & Gray R. 1997. Host-parasite co-speciation, host switching and missing the boat. pp. 236–250. In: Clayton D. & Moore J. (eds). *Host-parasite evolution: General principles and avian models*. Oxford University Press, Oxford, U.K.

Pedersen A. & Fenton A. 2006. Emphasizing the ecology in parasite community ecology. *Trends Ecol. Evol.* **22**: 133–139.

- Perry R. & Fetherston J. 1997. *Yersinia pestis* – Ethologic agent of plague. *Clin. Microbol. Rev.* **10**: 35–66.
- Pfau R. & Figueroa A. 2016. Distribution of short-tailed shrews (Mammalia: Soricidae: *Blarina*) in Missouri. *Prairie Natural.* **47**: 56–58.
- Pinotti J., Ferreiro A., Martin M., Levis S., Chiappero M., Andreo V. & González-Ittig R. 2020. Multiple refugia and glacial expansions in the Tucumane–Bolivian Yungas: The phylogeography and potential distribution modeling of *Calomys fecundus* (Thomas, 1926) (Rodentia: Cricetidae). *J. Zoo. Syst. Evol. Res.* **58**: 1359–1373.
- Pinotti J., Martin M., Chiappero M., Andreo V. & González-Ittig R. 2024. Combining phylogeography and ecological niche modeling to infer the evolutionary history of the Cordoba vesper mouse (*Calomys venustus*). *Integrative Zool.* **0**: 1–16.
- Poulin R. 2007. *Evolutionary Ecology of Parasites*. Second edition. Princeton University Press, USA. pp. 462.
- Radovsky F.J. 1967. The Macronyssidae and Laelapidae (Acarina: Mesostigmata) parasitic on bats. *Univ. Calif. Publ. Entomol.* **46**: 1–288.
- Radovsky F.J. 1969. Adaptive radiation in the parasitic Mesostigmata. *Acarologia.* **11**: 450–483.
- Radovsky F.J. 1985. Evolution of mammalian mesostigmate mites. pp. 441–504. In: Kim K.C. (eds), *Coevolution of parasitic arthropods and mammals*, Wiley, New York.
- Radovsky F.J. 1994. The evolution of parasitism and the distribution of some dermanysoid mites (Mesostigmata) on vertebrate hosts. pp. 186–217. In: Houck M.A. (eds), *Mites*, Springer US, Boston, MA.
- Ramírez-Pulido J., Lira I., Gaona S., Mudespacher C. & Castro A. 1989. Manejo y mantenimiento de colecciones mastozoológicas. Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa, México, 1–127.
- Reiczigel J., Marozzi M., Fabian I., & Rozsa L. 2019. Biostatistics for parasitologists – a primer to Quantitative Parasitology. *Trends Parasitol.* **35**: 277–281.
- Ronez C., Carrillo-Briceño J., Hadler P., Sánchez-Villagra M. & Pardiñas U. 2023. Pliocene sigmodontine rodents (Mammalia: Cricetidae) in northernmost South America: test of biogeographic hypotheses and revised evolutionary scenarios. *R. Soc. Open Sci.* **10**: 221417.

Roy L., Dowling A.P.G., Chauve C.M. & Buronfosse T. 2009. Delimiting species boundaries within *Dermanyssus* Dugès, 1834 (Acari: Dermanyssidae) using a total evidence approach. *Mol. Phylogenet. Evol.* **50**: 446–470.

Roy L., Dowling A.P.G., Chauve C.M. & Buronfosse T. 2010. Diversity of phylogenetic information according to the locus and the taxonomic level: an example from a parasitic mesostigmatid mite genus. *Int. J. Mol. Sci.* **11**: 1704–1734.

Salazar-Bravo J. 2015a. Tribe Phyllotini Vorontsov, 1959. pp. 465–469. In: Patton J.L., Pardiñas U.F.J., & D'Elía G. (eds), *Mammals of South America Volume 2 Rodents*, University of Chicago Press, Chicago - London.

Salazar-Bravo J. 2015b. Genus *Calomys* Waterhouse, 1837. pp. 481–507. In: Patton J.L., Pardiñas U.F.J., & D'Elía G. (eds), *Mammals of South America Volume 2 Rodents*, University of Chicago Press, Chicago - London.

Salazar-Bravo J., Pardiñas U.F.J. & D'Elía G. 2013. A phylogenetic appraisal of Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae) with emphasis on phyllotine genera: systematics and biogeography. *Zool. Scr.* **42**: 250–261.

Salazar- Bravo J., Ruedas L. & Yates T. 2002. Mammalian reservoirs of Arenaviruses. *Curr. Top. Microbiol. Immunol.* **262**: 25–64.

Salazar- Bravo J., Tarifa T., Aguirre L., Yensen E. & Yates T. 2003. Revised checklist of Bolivian mammals. *Occas. Papers Mus. Texas Tech Univ.* **220**: 1– 27.

Savchenko E. 2022. Patrones y factores que determinan la distribución de los ácaros (Mesostigmata, Laelapidae) ectoparásitos de los roedores sigmodontinos (Cricetidae) en la Cuenca del Plata. Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 156 pp.

Savchenko E. & Lareschi M. 2019. A new species of *Laelaps* Koch, 1836 (Mesostigmata: Laelapidae) parasitic of the sigmodontine rodent *Oligoryzomys flavescens* Waterhouse, 1837 (Rodentia: Cricetidae): Molecular and morphological characterization. *Acta Trop.* **199**: 105146.

Savchenko E. & Lareschi M. 2022. Integrative taxonomy reveals hidden diversity within the concept of a laelapine mite species (Mesostigmata: Laelapidae) associated with sigmodontine rodents (Cricetidae): description of three new species of *Laelaps* Koch in the Neotropical region. *Syst. Appl. Acarol.* **27**: 2426–2457.

- Savchenko E., Melis M., Lareschi M. 2021. Laelapid mites (Mesostigmata) ectoparasites of *Oligoryzomys* (Rodentia: Cricetidae) in North-Eastern and Central Argentina. *Mastozool. Neotrop.* **28**: 1–12.
- Schenk J. & Steppan S. 2018. The role of geography in adaptive radiation. *Am. Nat.* **192**: 415–431.
- Seale M., Cummins C., Viola I.M., Mastropaolo E. & Nakayama N. 2018. Design principles of hair-like structures as biological machines. *J. R. Soc. Interface.* **15**: 20180206.
- Shaw M. 2014. *Haemolaelaps* Berlese removed from synonymy with *Androlaelaps* Berlese (Acari: Laelapidae). *Zootaxa* **3841**: 285–292.
- Signoli M. 2012. Reflections on crisis burials related to past plague epidemics. *Clin. Microbiol. Infect.* **18**: 218–223.
- Sikes R.S. & The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists 2016. 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *J. Mammal.* **97**: 663–688.
- Silva-de La Fuente M.C., Moreno Salas L., Casanueva M.E., Lareschi M. & González-Acuña D. 2020. Morphometric variation of *Androlaelaps fahrenheiti* (Mesostigmata: Laelapidae) associated with three Sigmodontinae (Rodentia: Cricetidae) from the north of Chile. *Exp. Appl. Acarol.* **81**: 135–148.
- Sponchiado J., Melo G.L., Landulfo G.A., Jacinavicius F.C., Barros-Battesti D.M. & Cáceres N.C. 2015. Interaction of ectoparasites (Mesostigmata, Phthiraptera and Siphonaptera) with small mammals in Cerrado fragments, western Brazil. *Exp. Appl. Acarol.* **66**: 369–381.
- Sponchiado J., Melo G.L., Martins T.F., Krawczak F.S., Jacinavicius F.C., Labruna M.B., Barros-Battesti D.M. & Cáceres N.C. 2017. Ectoparasites of small-mammals: determinants of community structure in South American savannah. *Parasitology.* **144**: 475–483.
- Stearns S. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford, USA.
- Steppan S. 1995. Revision of the tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. *Fieldiana Zool.* **80**: 1–112.
- Steppan S., Adkins R.M., Spinks P.Q. & Hale C. 2005. Multigene phylogeny of the Old World mice, Murinae, reveals distinct geographic lineages and the declining utility of mitochondrial genes compared to nuclear genes. *Mol. Phylogenet. Evol.* **37**: 370–388.

- Steppan S. & Ramírez O. 2015. The genus *Phyllotis* Waterhouse, 1837. pp. 535–555. In: Patton J.L., Pardiñas U.F.J., & D'Elía G. (eds), Mammals of South America Volume 2 Rodents, University of Chicago Press, Chicago - London.
- Steppan S., Ramírez O., Banbury J., Huchon D., Pacheco V., Walker L.I. & Spotorno A. 2007. A molecular reappraisal of the systematics of the leaf-eared mice *Phyllotis* and their relatives. Pp. 799–826. In: Pearson D., Kelt A., Lessa E., Salazar-Bravo J. & Patton J. (eds), The quintessential naturalist: Honoring the life and legacy of Oliver P. Univ. California Publ. Zool. – United States.
- Steppan S., Schenk J. 2017. Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates. PLoS ONE **12**: e0183070.
- Strandtmann R.W. 1949. The blood-sucking mites of the genus *Haemolaelaps* (Acarina: Laelaptidae) in the United States. J. Parasitol. **35**: 325–352.
- Strandtmann R.W. & Garrett L.E. 1967. *Neolaelaps palpispinosus*, a new species of laelapid mite from fruit bats in New Guinea (Acarina: Laelapidae). J. Med. Entomol. **4**: 237–239.
- Strandtmann R.W. & Wharton G.W. 1958. Manual of mesostigmatic mites parasitic on vertebrates. The Institute of Acarology, USA. 330 pp.
- Teta P., Argoitia M., Barbero S., Campo D., d'Hiriart S., Troyelli A., Lucero S. & Cassini G. 2021. Sistemática de mamíferos de Argentina: patrones, tendencias y perspectivas en la acumulación de conocimientos. Mastozool. Neotrop. **28**: e0514.
- Teta P., Abba A., Cassini G., Flores D., Galliari C., Lucero S. & Ramírez M. 2018. Lista revisada de los mamíferos de Argentina. Mastozool. Neotrop. **25**: 163–198.
- Teta P., Pardiñas U.F.J., Salazar-Bravo J., D'Elía G. 2015. pp. 531–535. The genus *Loxodontomys* Osgood, 1947. pp. 481–507. In: Patton J.L., Pardiñas U.F.J., & D'Elía G. (eds), Mammals of South America Volume 2 Rodents, University of Chicago Press, Chicago–London.
- Till W.M. 1963. Ethiopian mites of the genus *Androlaelaps* Berlese s. lat. (Acari: Mesostigmata). Bull. Br. Mus. Nat. Hist. **10**: 1–104.
- Tipton V.J. 1960. The genus *Laelaps* with a review of the Laelaptinae and a new subfamily Alphalaelaptinae (Acarina: Laelaptidae). Univ. Calif. Publ. Entomol. **16**: 233–356.
- Walter D.E. & Krantz G.W. 2009. Collection, rearing, and preparing specimens. pp. 83–96. In: Krantz G.W. & Walter D.E. (eds), A manual of acarology, Texas Tech University Press, Lubbock, Tex.

Walter D.E. & Proctor H.C. 2013. Mites: Ecology, evolution & behaviour: life at a microscale. Springer Netherlands, Dordrecht.

Wei Y.X. & Li L. 2023. *Laelaps echidninus* found on skin of *Rattus norvegicus* at Zhongshan port. Disponible en: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/OR230035.1>

Wenzel R.L. & Tipton V.J. 1966. Ectoparasites of Panama. Field Museum of Natural History, USA. 882 pp.

Whitaker J.O. & Abrell D.B. 1987. Notes on some ectoparasites from mammals of Paraguay. Entomol. News. **98**: 198–204.

Whitaker J.O. & Dietz J.M. 1987. Ectoparasites and other associates of some mammals from Brazil. Entomol. News. **98**: 189–197.

Yang H., Chen T. & Dong W. 2023. Divergence time of mites of the family Laelapidae based on mitochondrial barcoding region. PLOS ONE. **18**: e0279598.

Zachvatkin A. 1948. Organization of the genus *Laelaps* (Acarina, Parasitiformes) and the question of its epidemiological significance. Parazitol. Sbornik. **10**: 50–75.

Zeballos H., Palma R., Marquet P. & Ceballos G. 2014. Phylogenetic relationships of *Calomys sorellus* complex (Rodentia: Cricetidae), with the description of two new species. Rev. Mex. Mastozool. Nueva Epoca. **4**: 1–23.

Zumpt F. 1950. Notes on parasitic mites: I. Some remarks on the family Laelaptidae (sensu Vitzthum 1943) with descriptions of three new species from African rodents. Parasitol. **40**: 298–303.

Zumpt F. & Patterson M. 1951. Further notes on laelaptid mites parasitic on vertebrates. A preliminary study to the Ethiopian fauna. J. Ent. Soc. S. Africa. **24**.

Anexos

ANEXOS

ANEXO 1

Tabla 20. Valores p de significancia para las prevalencias, abundancias medias e intensidades medias entre roedores hembras y machos para *Laelaps mazzai*. Fueron incluidos solamente los roedores de los que se tenían 10 o más individuos.

	Prevalencia	Comparación entre Hembra-Macho
1	<i>Calomys callosus</i>	0,9
2	<i>Calomys laucha</i>	0,56
3	<i>Calomys tener</i>	s/d (sin <i>Laelaps mazzai</i>)
	Abundancia media	
1	<i>Calomys callosus</i>	0,07
2	<i>Calomys laucha</i>	0,97
3	<i>Calomys tener</i>	s/d (sin <i>Laelaps mazzai</i>)
	Prevalencia	
1	<i>Calomys callosus</i>	0,08
2	<i>Calomys laucha</i>	0,15
3	<i>Calomys tener</i>	s/d (sin <i>Laelaps mazzai</i>)

ANEXO 2

Tabla 21. Valores *p* de significancia para las prevalencias, abundancias medias e intensidades medias entre roedores hembras y machos para *Androlaelaps fahrenheiti*. Fueron incluidos solamente los roedores de los que se tenían 10 o más individuos.

	Prevalencia	Comparación entre Hembra-Macho
1	<i>Calomys callosus</i>	0,9
2	<i>Calomys laucha</i>	0,56
3	<i>Calomys tener</i>	0,46
4	<i>Graomys chacoensis</i>	0,67
5	<i>Phyllotis bonariensis</i>	0,9
	Abundancia media	
1	<i>Calomys callosus</i>	s/d (baja cantidad de ácaros)
2	<i>Calomys laucha</i>	s/d (baja cantidad de ácaros)
3	<i>Calomys tener</i>	s/d (baja cantidad de ácaros)
4	<i>Graomys chacoensis</i>	0,42
5	<i>Phyllotis bonariensis</i>	0,45
	Intensidad media	
1	<i>Calomys callosus</i>	s/d (baja cantidad de ácaros)
2	<i>Calomys laucha</i>	s/d (baja cantidad de ácaros)
3	<i>Calomys tener</i>	s/d (baja cantidad de ácaros)
4	<i>Graomys chacoensis</i>	0,5
5	<i>Phyllotis bonariensis</i>	0,5

ANEXO 3

Tabla 22. Valores p de significancia para las prevalencias, abundancias medias e intensidades medias entre roedores juveniles y adultos para *Laelaps mazzai* y *Androlaelaps fahrenheitzi*. Fueron incluidos solamente los roedores de los que se tenían 10 o más individuos.

Especie	Comparación entre juvenil y adulto		
	Prevalencia	Abundancia media	Intensidad media
<i>Laelaps mazzai</i>	0,62	0,08	0,06
<i>Androlaelaps fahrenheitzi</i>	0,47	0,52	0,86

ANEXO 4

Extraído y modificado de Espinoza-Carniglia & Lareschi (2023):

Descripción de la deutoninfa de *Laelaps mazzai* (Figuras 25–27)

Especímenes estudiados – 12 deutoninfas (CNP6806-12, CG1021-3, CG1021-7, CG1028-2, CG1028-3, CG1028-4, CG1028-5, CG1031-2, CG1031-3, CG1031-4, CG1031-5, CG1031-6).

Dorsal (Figura 25a) – Escudo dorsal menos esclerotizado que en hembras y machos. Quetotaxia similar a la de los adultos, con setas más numerosas principalmente en el tercio anterior del escudo dorsal, agrupadas en tres grupos: uno en el medio y dos laterales. Escudo dorsal reticulado, cubriendo casi el 90% del idiosoma, aproximadamente 1.5 veces más largo (532 [527–539]) que ancho (338 [319–347]), con márgenes anteriores ondulados, correspondientes al ensanchamiento de los hombros del idiosoma; márgenes laterales con incisiones laterales bien desarrolladas a nivel de la conexión de los escudos podonotal y opisthonotal. Márgenes laterales posteriores convergiendo con el margen posterior casi recto del escudo dorsal.

Ventral (Figura 25b) – Escudo esternogenital reticulado de 295 [286–305] de longitud; con el margen anterior redondeado, presentes cuatro pares de setas, con el tercer par más largo ($st.3 = 89$ [80–95]) que el primero ($st.1 = 61$ [56–66]), el segundo ($st.2 = 83$ [75–88]) y el cuarto par ($st.4 = 77$ [75–81]). Margen posterior del escudo esternogenital convexo. Peritremas bien desarrollados, escudo peritremático bien esclerotizado, sin extenderse posterior al estigma, terminando a nivel del margen lateral de las coxas II. Quetotaxia en el opistogaster y escudo anal similar a la de las hembras y machos, con aproximadamente 25 pares de setas.

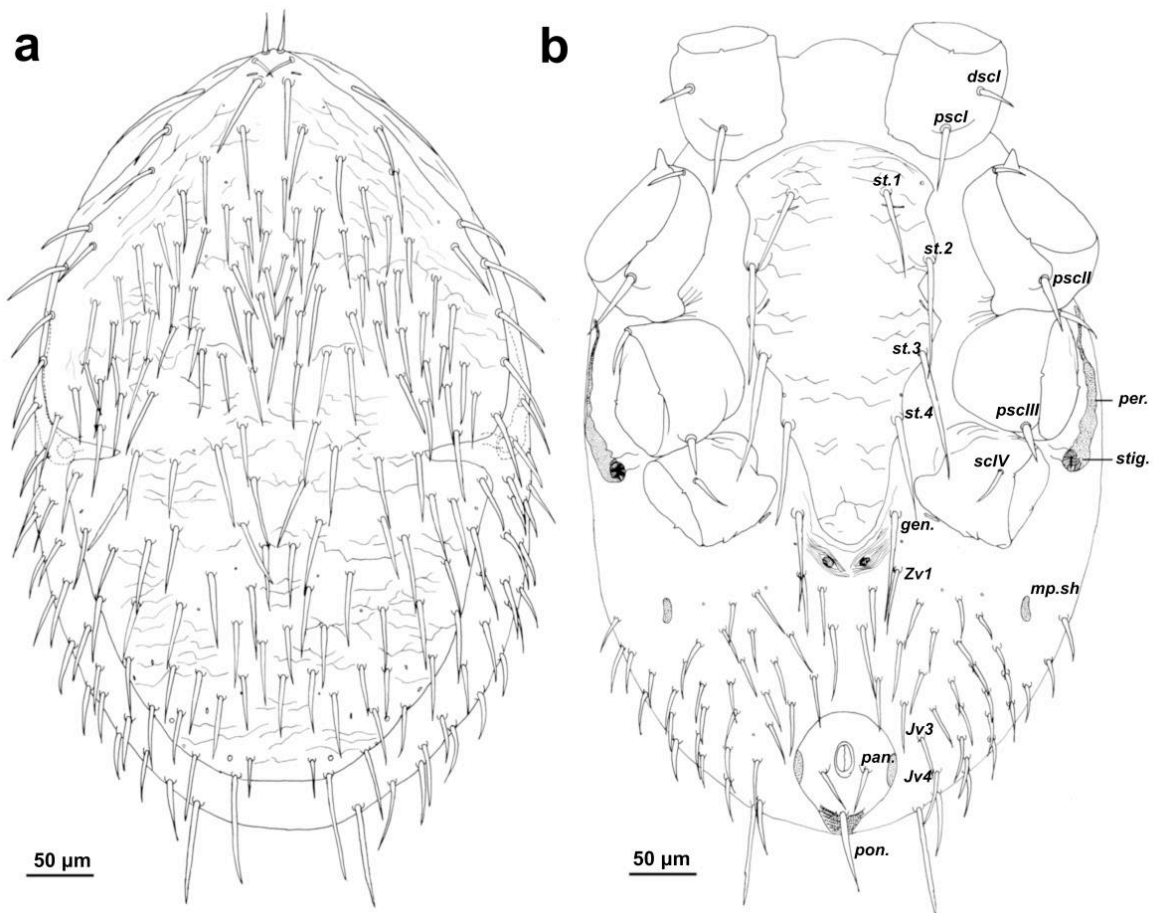


Figura 25. *Laelaps mazzai* (deutoninfa) – a. Vista dorsal del idiosoma; b. Vista ventral del idiosoma. *dscl*= seta distal de la coxa I, *mp.sh*= placas metapodales, *pan.*= seta paranal, *per.*= peritrema, *pon.*= seta anal posterior, *pscI*= seta proximal de la coxa I, *pscII*= seta posterior de la coxa II, *pscIII*= seta posterior de la coxa III, *scIV*= seta de la coxa IV, *st.1*= seta esternal 1, *st.2*= seta esternal 2, *st.3*=seta esternal 3, *st.4*= seta esternal 4, *stig.*= estigma.

Gnatosoma (Figuras 26a y 26b) – Gnatosoma como en las hembras. Surco hipognatal (*hyg.gr*) con seis filas de denticulos hipognatales (*hyg.dent.*), tritosternum (*tr.*) muy transparente y apenas visible. Seta hipostomal posterior (*hyp.3* = 25 [22–27]) y seta palpcoxal (*pcx.s.* = 25 [24–26]) de longitud similar. Pilus dentilis setiforme (*p.d.* = 11 [10–12]).

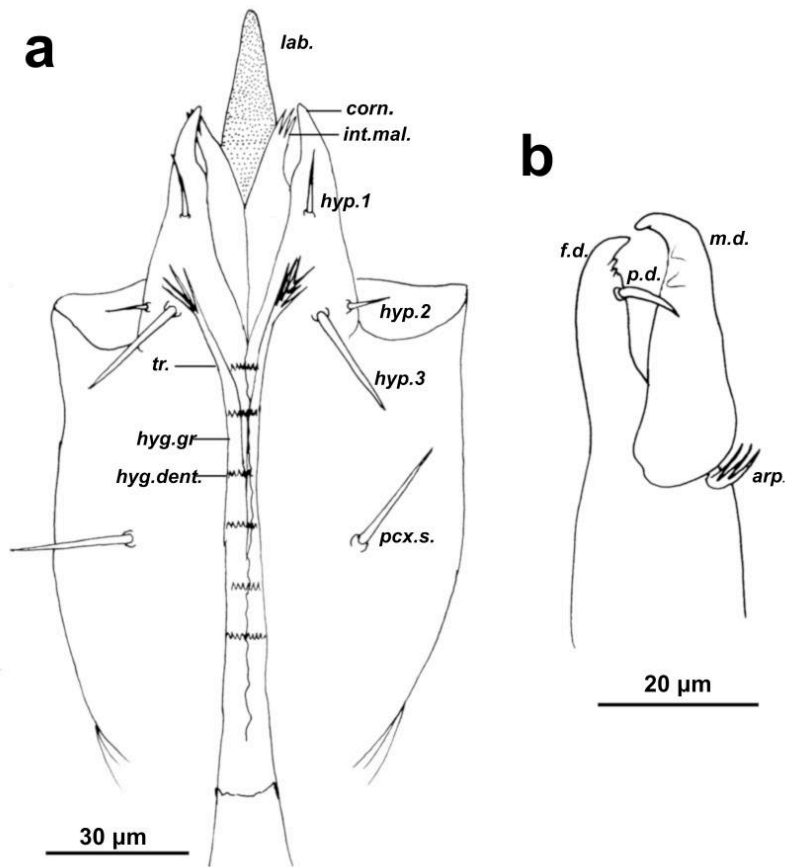


Figura 26. *Laelaps mazzai* (deutoninfa) – a. Gnatosoma (quelíceros excluidos); b. Quelíceros. *arp.*= proceso artrodial, *corn.*= corniculi, *f.d.*= dígito fijo, *hyg.dent.*= denticulos hipognatales, *hyg.gr*= surco hipognatal groove, *hyp.1*= seta hipostomal anterior, *hyp.2*= seta hipostomal posterior externa, *hyp.3*= seta hipostomal posterior interna, *int.mal.*= mala interna, *lab.*= labro, *m.d.*= dígito móvil, *pcx.s.*= seta palpcoxal, *p.d.*= pilus dentilis, *tr.*= tritosterno.

Patas (Figuras 24b y 27) – Quetotaxia de las patas es similar a la de las hembras y machos, con setas proximales (*pscI* = 45 [43–48]) y distales (*dscI* = 25 [23–26]) de la coxa I, seta posterior de la coxa II (*pscII* = 39 [39–40]) y seta de la coxa IV (*scIV* = 26 [25–27]), todas setiformes. Seta posterior de la coxa III en forma de espina (*pscIII* = 26 [25–27]). Fémur I (FI) con una seta dorsoapical larga (66 [63–69]) y Genu I (GI) con dos setas dorsoproximales prominentes (77 [70–85] y 41 [40–42]).

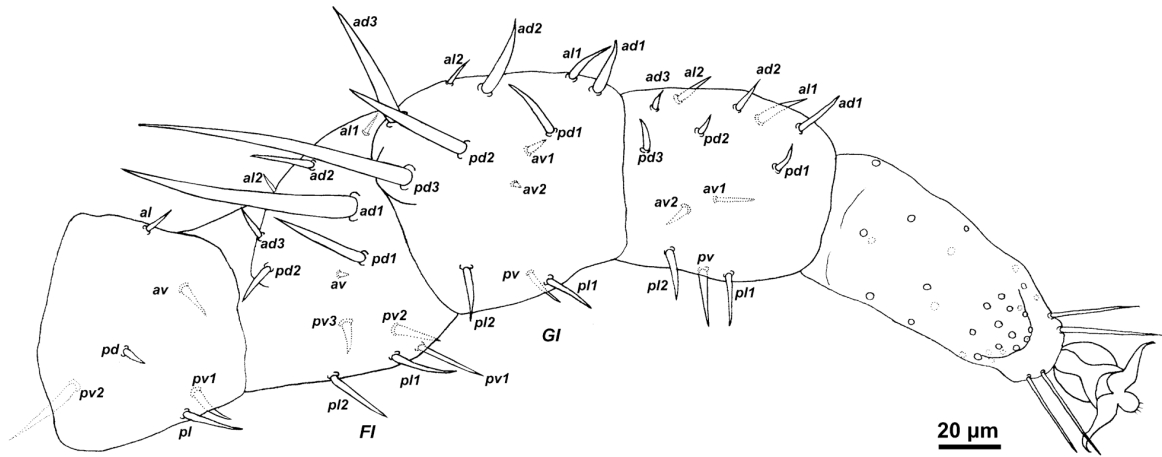


Figura 27. *Laelaps mazzai* (deutoninfa) – Leg I. *ad*= anterodorsal, *al*= anterolateral, *av*= anteroventral, *FI* = fémur I, *GI* = genua I, *pd*= posterodorsal, *pl*= posterolateral, *p**v*= posteroventral.

ANEXO 5

Tabla 23. Registros previos en literatura de ácaros lelápinos asociados a filotinos (subtribus Calomyina: *Calomys*; y Phyllotina: *Eligmodontia*, *Graomys*, *Phyllotis*) en Sudamérica. AR: Argentina, BR: Brasil, BO: Bolivia, CL: Chile, VE: Venezuela, PY: Paraguay.

Subtribu y especie del hospedador	Especie de ácaro	Ubicación geográfica	Referencias
Calomyina			
<i>C. callidus</i>	<i>L. mazzai</i>	Provincia de Corrientes, AR	(Lareschi et al., 2006a)
<i>C. callosus</i>	<i>A. fahrenheitzi</i>	Estados de Minas Gerais y Rio Grande del Sur, BR	(Botelho & Williams, 1980)
	<i>A. rotundus</i>		
	<i>L. mazzai</i>	Estado de Minas Gerais, BR	(Botelho et al., 1981)
	<i>A. rotundus</i>		
<i>C. hummelincki</i>	<i>L. mazzai</i>	Distrito Federal, BR	(Gettinger, 1992a)
	<i>L. mazzai</i>		
	<i>L. mazzai</i>	Estado de Mato Grosso del Sur, BR	(Sponchiado et al., 2015)
	<i>L. mazzai</i>	Departamento de Santa Cruz, BO	(Fonseca, 1959)
<i>C. laucha</i>	<i>L. mazzai</i>	Estados de Apure, Monagas y Zulia, VE	(Furman, 1972a)
	<i>L. ovata</i>		
<i>C. musculus</i>	<i>A. fahrenheitzi</i>	Provincias de Buenos Aires y Córdoba, AR	(Mauri, 1965b, 1966, 1967; Alzuet & Mauri, 1973; Castro et al., 1987)
	<i>A. rotundus</i>		
	<i>L. mazzai</i>		
	<i>L. paulistanensis</i>		
	<i>M. microspinosus</i>		
<i>C. tener</i>	<i>A. fahrenheitzi</i>	Localidad no identificada, PY	(Whitaker & Abrell, 1987)
	<i>L. mazzai</i>		
	<i>L. valdevinoi</i>		
	<i>L. paulistanensis</i>		
<i>C. venustus</i>	<i>A. fahrenheitzi</i>	Provincia de Buenos Aires, AR	(Mauri, 1965a, 1965b, 1966)
	<i>L. mazzai</i>		
	<i>L. paulistanensis</i>		
	<i>L. mazzai</i>		
	<i>M. microspinosus</i>		
<i>C. musculus</i>	<i>A. fahrenheitzi</i>	Provincia de Buenos Aires, AR	(Mauri, 1965a, 1965b, 1966, 1967; Alzuet & Mauri, 1973; Fernandez & Capri, 1978; Castro et al., 1987)
	<i>A. rotundus</i>		
	<i>G. mattogrossensis</i>		
	<i>L. mazzai</i>		
	<i>L. paulistanensis</i>		
<i>C. tener</i>	<i>L. mazzai</i>	Estado de Minas Gerais, BR	(Whitaker & Dietz, 1987)
	<i>L. valdevinoi</i>	Distrito Federal, BR	(Gettinger, 1992b)
<i>C. venustus</i>	<i>L. mazzai</i>	Provincia de Córdoba, AR	(Nava & Lareschi, 2012)
Phyllotina			
<i>Eligmodontia</i> sp.	<i>A. fahrenheitzi</i>	Provincia de Córdoba, AR	(Mauri, 1965a, 1965b)
	<i>L. mazzai</i>		
<i>E. typus</i>	<i>A. fahrenheitzi</i>	Provincia de Buenos Aires, AR	(Alzuet & Mauri, 1973; Castro et al., 1987; Lareschi & Mauri, 1998)
	<i>A. rotundus</i>		
	<i>L. mazzai</i>		
<i>G. chacoensis</i>	<i>A. fahrenheitzi</i>	Provincia de Córdoba, AR	(Nava & Lareschi, 2012)
		Provincia de La Rioja, AR	(López Berrizbeitia et al., 2013)
<i>G. griseoflavus</i>	<i>A. fahrenheitzi</i>	Provincias de Córdoba y San Luis, AR	(Mauri, 1965b)
	<i>L. mazzai</i>	Departamento de Santa Cruz, BO	(Fonseca, 1959)
<i>P. darwini</i>	<i>A. fahrenheitzi</i>	Regiones de Atacama y Coquimbo, CL	(Silva-de La Fuente et al., 2020)
<i>P. xanthopygus</i>	<i>A. fahrenheitzi</i>	Región de Arica y Parinacota, CL	(Silva-de La Fuente et al., 2020)