



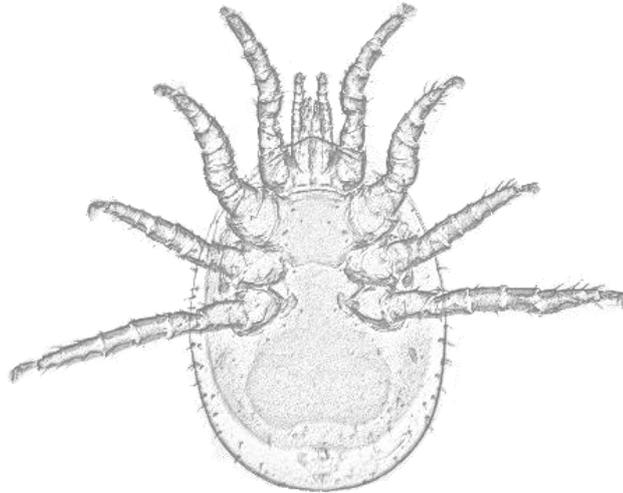
**UNIVERSIDAD  
NACIONAL  
DE LA PLATA**



**Patrones y factores que determinan la distribución de los ácaros  
(Mesostigmata, Laelapidae) ectoparásitos de los roedores  
sigmodontinos (Cricetidae) en la Cuenca del Plata**

**Tesista**

**Ekaterina Savchenko**



**Directores**

**Marcela Lareschi y Ulyses F. J. Pardiñas Trabajo de tesis  
para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales, La  
Plata 2022**

*Dedicado a mis abuelos*

## **AGRADECIMIENTOS**

Quiero agradecer a todas las personas que de alguna u otra manera ayudaron en mi desarrollo profesional durante esta etapa académica, aportando sus conocimientos, paciencia y experiencia. Resulta imposible nombrar a todos, sin embargo, no puedo dejar de mencionar a:

Mis directores Dra. Marcela Lareschi y Dr. Ulyses Pardiñas por estar dispuestos a entenderme y ayudarme con la barrera del idioma, por la confianza en mí a la hora de dominar las tareas de laboratorio, muestreos y creación de artículos, por el aprendizaje en el campo, por el apoyo pese a la distancia, a la hora de ordenar mis ideas y por la inmensa paciencia en las largas idas y venidas en la redacción de esta tesis. A Marcela por iniciarme en el sistema científico, equiparme por adelantado para afrontar cualquier desafío, enseñarme a pensar estratégicamente, trabajar de forma eficiente y facilitarme ácaros tanto suyos como de otros colegas que formaron la base de este trabajo; a Uly por la constante disposición de aconsejar y guiar en el proceso académico, por mostrarme y motivarme a simplificar las cosas.

A Cailo (Lic. Carlos Alberto Galliari) y Lic. Mario Espinoza Carniglia, por participar activamente en ciertas etapas del desarrollo y acompañarme en este camino con todos sus altos y bajos. Su sabiduría, amistad, las largas charlas y discusiones y el apoyo invaluable contribuyo de una forma indispensable para la realización de esta tesis.

A mis amigos y compañeros “académicos”: Mauricio Melis, Mara Urdapilleta y Valeria Corbalán por estar siempre dispuesto a ayudar, por las revisiones idiomáticas, por los mates, las lindas memorias de congresos, campañas, extensiones, por hacer todo el proceso mucho más ameno.

Al Centro de Estudio Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE) por brindarme el espacio y la infraestructura donde desarrollar este trabajo y especialmente a las directoras Dra. Graciela Navone y Dra. Victoria Micieli por posibilitar el avance de la tesis doctoral pese de la pandemia y los tiempos difíciles. También quiero agradecer a Luis Giambelluca por las fotografías tanto bajo lupa como por microscopio óptico y por la logística. A Laura Morote por su ayuda en la digitalización de las ilustraciones. A Walter Ferrari por brindarme conocimientos de estudios moleculares y el manejo en

el laboratorio, por motivarme en la realización de tareas que parecían imposibles al principio y al Dario Balcazar por el apoyo con los estudios moleculares y su confianza. Estoy muy agradecida a cada uno de los miembros CEPAVE por recibirme con brazos abiertos y facilitar la estadía tan lejos de casa.

A mis directores, Luis Giambelluca, Mara Urdapilleta, Mario Espinoza Carniglia, Mauricio Melis, Erika Cuellar, Guillermo Panisse, Jorge Barneche, Natalia Guerreiro, Gastón Cavallo, por la colaboración en las tareas de campo. A Luis Giambelluca, Elena Senattori, Fernando Glenza, Diego Javier Patzer, Cristina Bulher y Patricia Sandoval, Raquel Figueroa y Yanina Bonduri, Gerardo Cerón, a la familia Nuñez, especialmente a Nanny Nuñez, por brindarnos la logística en los muestreos realizados, facilitar los ingresos y alojarnos amablemente. Al Ministerio de Agroindustria de la Provincia de Buenos Aires, Ministerio de Ecología, Ministerio Recursos Naturales Renovables y Ministerio Turismo de la Provincia de Misiones, Ministerio de la Producción y Ministerio de Ambiente de la Provincia de Formosa, Dirección de Recursos Naturales de la Provincia de Corrientes y Dirección de Fauna de la Provincia del Chaco por los permisos para realizar las colectas.

En las colectas previas a esta tesis se contó con la colaboración de María del Rosario Robles, María Cecilia Ezquiaga, Agustín Abba, Juliana Notarnicola, y Juliana Sanchez. Agradezco a José M. Venzal, Enrique González, Santiago Nava, Valeria Colombo, Pablo Beldoménico y M. Cecilia Fantozzi por poner a mi disposición material con fines comparativos;

A Darci Moraes Barros-Battesti, Valéria Castilho Onofrio y Fernando de Castro Jacinavicius por proporcionarme con los valiosos cotipos de la Coleção Acarológica do Instituto Butantan, São Paulo, Brazil o la fotografías de los mismos y a Patricia Sarmiento del Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido del Museo de La Plata, por la toma de fotografías.

A Dr. Hugo A. Benítez, Dra. Viviana Mbayed. Dra. Carolina Torres, Dr. Andrés Culasso, Dra. Ma. Dolores Blanco Fernández, Dra. Laura Mojsiejczu, Dr. Nestor J. Cazzaniga, Dra. Cristina Cutillas y Dr. Antonio Zurita Carrasco por los valiosos cursos y pasantías, por los conocimientos y herramientas que fueron indispensable para realizar la tesis y al Dr. Heinrich Schatz, Dr. Pablo A. Martinez Dr. Manfred Walzl por iniciarme en el “mundo” de los ácaros.

Al Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica (FONCyT) de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por otorgarme las becas Inicial e Interna Fin Doctorado respectivamente, que me permitieron realizar mi formación doctoral. A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la UNLP por permitirme realizar el doctorado. A los diferentes organismos que proveyeron fondos para la realización de este trabajo: Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT- 2015-1564), P-UE Proyecto institucional (22920160100036CO), Programa de Incentivos a la Investigación de la Fac. de Ciencias Naturales y Museo, UNLP (N854).

No quiero dejar de mencionar a Natália Tóthová por su ayuda con el inglés en los trabajos científicos y por último y no menos importante a mi marido Eliseo, mi gran amiga Lena Nicklas y mi familia por todo el amor, el apoyo y el aguante.

Por último, a mis abuelos a quienes dedico esta tesis.

## ÍNDICE

<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	<b>1</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>6</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>7</b>
<b>1 FUNDAMENTOS</b> .....	<b>10</b>
1.1 INTRODUCCIÓN .....	10
1.2 OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y ENFOQUE DE LA TESIS .....	12
1.3 CONCEPTO DE LA SUBFAMILIA LAELAPINAE BERLESE, 1892 .....	16
1.4 HOSPEDADORES .....	19
1.4.1 ANTECEDENTES TAXONÓMICOS .....	19
1.4.2 ÁCAROS LELÁPINOS EN ASOCIACIÓN CON <i>OLIGORYZOMYS</i> SPP. EN LA CP .....	23
<b>2 MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	<b>27</b>
2.1 ÁREA DE ESTUDIO .....	27
2.2 COLECTA Y PROSPECCIÓN DE LAS MUESTRAS .....	28
2.2.1 TRAMPEO DE HOSPEDADORES.....	28
2.2.2 PROSPECCIÓN PARASITOLÓGICA .....	29
2.2.3 PREPARACIÓN DE LOS ÁCAROS EN EL LABORATORIO.....	29
2.3 ESTUDIOS TAXONÓMICOS .....	29
2.3.1 CRITERIOS TAXONÓMICOS TRADICIONALES.....	29
2.3.2 DELIMITACIÓN ENTRE LAS ESPECIES Y <i>CS</i> PUTATIVAS .....	31
2.3.3 ESTUDIOS MOLECULARES .....	36
2.3.4 NUEVAS ESPECIES DEL GÉNERO <i>LAELAPS</i> .....	39
2.4 DESCRIPTORES CUANTITATIVOS Y FACTORES DE DISTRIBUCIÓN DE LOS ÁCAROS LELÁPINOS EN LA CP .....	40
2.4.1 DESCRIPTORES CUANTITATIVOS .....	40
2.4.2 DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS ÁCAROS LELÁPINOS EN LA CP ARGENTINA ....	43
2.4.3 ANÁLISIS DE LOS FACTORES QUE INFLUIRÍAN LA DISTRIBUCIÓN DE LOS ÁCAROS ....	43
<b>3 RESULTADOS</b> .....	<b>44</b>
3.1 ESTUDIOS TAXONÓMICOS .....	44
3.1.1 ÁCAROS LELÁPINOS DETERMINADOS.....	44
3.1.3 NUEVAS ESPECIES DEL GÉNERO <i>LAELAPS</i> .....	87
3.2 DESCRIPTORES CUANTITATIVOS Y FACTORES ASOCIADOS A LA DISTRIBUCIÓN DE LOS ÁCAROS LELÁPINOS EN LA CP.....	90
3.2.1 DESCRIPTORES CUANTITATIVOS .....	90
3.2.2 DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS ÁCAROS LELÁPINOS EN LA CP DE ARGENTINA	95
3.2.3 ANÁLISIS DE LOS FACTORES QUE INFLUIRÍAN LA DISTRIBUCIÓN DE LOS ÁCAROS ...	103
<b>4 DISCUSIÓN</b> .....	<b>105</b>
4.1 DIVERSIDAD DE ESPECIES DE ÁCAROS LELÁPINOS .....	105
4.1.1 IDENTIFICACIÓN TAXONÓMICA.....	105
4.1.2 DELIMITACIÓN ENTRE LAS ESPECIES DEL GÉNERO <i>LAELAPS</i> .....	108
4.2 DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE ÁCAROS LELÁPINOS Y PATRONES Y FACTORES DE LA ASOCIACIÓN PARÁSITO-HOSPEDADOR .....	112
4.2.1 LELÁPINOS ASOCIADOS A <i>OLIGORYZOMYS FLAVESCENS</i> Y <i>O. FORNESI</i> .....	114
4.2.2 LELÁPINOS ASOCIADOS A <i>O. NIGRIPES</i> .....	116
4.2.3 EFECTO DE LA ESPECIE HOSPEDADORA (DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA).....	117
4.2.4 EFECTO DEL SEXO DEL HOSPEDADOR .....	119

4.2.5	EFFECTO AMBIENTAL .....	121
4.3	RELACIONES FILOGENÉTICAS DE ÁCAROS LELÁPINOS Y PROCESOS CO-EVOLUTIVOS	123
<b>5</b>	<b>CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS .....</b>	<b>129</b>
	<b>REFERENCIAS .....</b>	<b>132</b>
<b>6.</b>	<b>ANEXOS 1-9 .....</b>	<b>146</b>

## RESUMEN

Los estudios que analizan los factores determinantes en la asociación de ácaros y roedores hospedadores en el Neotrópico son escasos. Un lugar interesante para analizar estos factores es la Cuenca del Plata. En esta área los roedores del género *Oligoryzomys* (Cricetidae), comúnmente llamados “colilargos”, están ampliamente distribuidos y asociados con gran diversidad de ácaros lelápinos. Esta amplia distribución expone a la fauna de ácaros a distintos factores, tanto bióticos como abióticos. En la Cuenca del Plata se encuentran en simpatría y alopatría, las especies *Oligoryzomys flavescens*, *O. fornesi* y *O. nigripes*, lo que los hace un buen modelo para estudiar asociaciones o factores asociados a la fauna acarológica. El objetivo general de esta tesis fue determinar la distribución de los ácaros lelápinos (Laelapidae: Mesostigmata) en asociación con sus respectivos hospedadores, analizar factores que pudieran explicar dicha distribución e inferir si la asociación parásito-hospedador se debe a procesos coevolutivos o de host-switching. Para esto, se analizaron comunidades de ácaros lelápinos en *O. flavescens*, *O. fornesi* y *O. nigripes*, haciendo énfasis en las poblaciones de ácaros del género *Laelaps* (Laelapinae). Con fines comparativos se incluyeron además *Laelaps* spp. asociados a otros miembros de las tribus Oyzomyini y Akodontini. Se realizó extracción de ADN de forma no destructiva, lo que permitió una posterior aclaración de las muestras para su observación bajo microscopio óptico. Para su estudio se utilizó un enfoque integrador abarcando estudios cualitativos, métricos (lineales y geométricos) y moleculares. Además, se realizó un análisis multivariado incluyendo factores bióticos y abióticos para determinar cuáles factores influyeron en la abundancia de ácaros. Se analizó un total de 5151 ácaros lelápinos, recuperados de la prospección de 119 *O. flavescens*, 19 *O. fornesi* y 217 *O. nigripes*. Estos ácaros fueron identificados como: *Androlaelaps fahrenheiti* (5%), *Gigantolaelaps wolffsohni* (15%), *Mysolaelaps microspinosus* (13%), *Mysolaelaps parvispinosus* (21%), *Laelaps schatzi* (4%), *L. paulistanensis* (29%) y *Laelaps* sp. nov. 1 (12%). El empleo de las distintas técnicas de análisis taxonómico utilizadas en esta tesis permitió la detección de nuevas especies y la determinación de otras ya descritas. Gracias a esto, se reconocieron cuatro especies nuevas de *Laelaps* para la ciencia (*L. schatzi*, *Laelaps* sp. nov.1, *Laelaps* sp. nov. 2, *Laelaps* sp. nov. 3) y se actualizaron los registros previos de ácaros para roedores de la Cuenca del Plata. Los resultados de esta tesis indican una

especificidad de estos ácaros por lo menos al nivel genérico. Para la mayoría de las especies mencionadas se pudieron postular procesos coevolutivos. Los estudios moleculares revelan, además, que es muy factible considerar a *Laelaps* como un género polifilético.

Los resultados indican que no existe un único factor que determine los patrones de distribución de los ácaros laelápidos en la Cuenca del Plata. Por el contrario, se observó que su distribución estaba determinada por múltiples factores, relacionados particularmente con el hospedero (p. ej. su comportamiento, el sexo o preferencias del hábitat). Esto se refleja en el hecho que en cinco de las siete especies estudiadas, el patrón de asociación parásito-hospedador se mantuvo a lo largo de la distribución geográfica, lo que sugiere una escasa influencia ambiental.

Esta tesis esclarece y amplía las asociaciones parásito-hospedador entre los lelápidos y roedores *Oligoryzomys* spp. en un gradiente geográfico y contribuye al conocimiento de la diversidad de estos ácaros. Además, el protocolo de extracción de ADN no destructivo desarrollado en esa tesis permite una sólida identificación morfológica de los lelápidos. Muy pocos estudios siguen este procedimiento, a pesar de las ventajas que presenta en esta área. La combinación entre métodos morfogeométricos y moleculares podría actuar como una herramienta estandarizada para la identificación de los ácaros y proporcionar relaciones filogenéticas entre ellos. Asimismo, se puede destacar la utilidad/importancia de tratar cada morfotipo potencialmente como especie no descrita, ya que la existencia de posibles especies "ocultas" en un complejo de especies o especies crípticas podría afectar a la correcta interpretación de los datos.

Para futuros estudios, se propone explorar otras variables que podrían determinar los patrones de distribución de los ácaros como por ejemplo las particularidades de cada hospedador asociado, incluyendo el comportamiento y sus rasgos ecológicos.

## **ABSTRACT**

Studies analyzing the determinants of mite and rodent host association in the Neotropics are scarce. An exciting place to explore these factors is the La Plata Basin. In this area, rodents of the genus *Oligoryzomys* (Cricetidae), commonly called

"colilargos", are widely distributed and associated with a great diversity of laelapine mites. This wide distribution exposes the mite fauna to different biotic and abiotic factors. In the La Plata Basin, the *Oligoryzomys flavescens*, *O. fornesi* and *O. nigripes* are found in sympatry and allopatry, making them a good model for studying associations or factors associated with the acarid fauna. The general objective of this thesis was to determine the distribution of laelapine mites (Laelapidae: Mesostigmata) in association with their respective hosts, analyze factors that could explain distribution, and to infer whether the parasite-host association is due to coevolutionary or host-switching processes.

For this purpose, laelapine mite communities were analysed in *O. flavescens*, *O. fornesi* and *O. nigripes*, with emphasis on populations of mites of the genus *Laelaps* (Laelapinae). For comparative purposes, *Laelaps* spp. associated with other members of the tribes Oyzomyini and Akodontini were also included. An integrative approach was used, encompassing qualitative, metric (linear and geometric) and molecular methods. DNA extraction was performed in a non-destructive manner, which allowed subsequent slide mounting of the samples for observation under light microscopy. In addition, a multivariate analysis including biotic and abiotic factors was performed to determine which factors influenced mite abundance.

A total of 5151 laelapine mites, were examined from the survey of 119 *O. flavescens*, 19 *O. fornesi* and 217 *O. nigripes*. These mites were identified as: *Androlaelaps fahrenheitzi* (5%), *Gigantolaelaps wolffsohni* (15%), *Mysolaelaps microspinosus* (13%) and *Mysolaelaps parvispinosus* (21%), *Laelaps schatzi* (4%), *L. paulistanensis* (29%), and *Laelaps* sp. nov. 1 (12%). In total, four new species of *Laelaps* were recognized (*L. schatzi*, *Laelaps* sp. nov.1, *Laelaps* sp. nov. 2, and *Laelaps* sp. nov. 3), and previous records of rodent mites from the La Plata Basin were updated. The results of this thesis indicate a host specificity for most of these mites, at least at the generic level. Coevolutionary processes could be postulated for most of them (except for *Laelaps* sp. nov. 2). The molecular studies also revealed that *Laelaps* could be considered as a polyphyletic genus.

The results indicate that no single factor determines the distribution patterns of laelapid mites in the La Plata Basin. Instead, it was observed that their distribution was determined by multiple factors, particularly related to the host (e.g., behaviour, sex,

and habitat preferences). Therefore, for five of the seven species studied, the parasite-host association pattern was maintained throughout the geographical distribution suggesting little environmental influence.

The presented thesis elucidates and extends the parasite-host associations between laelapids and rodent *Oligoryzomys* spp. along a geographical gradient and contributes to the knowledge of the diversity of mite fauna in the La Plata Basin of Argentina. Furthermore, it has relevance for acarology by demonstrating the usefulness of combining morpho-geometric and molecular methods. Very few studies follow this procedure, despite its advantages in this area. Especially, the developed non-destructive DNA extraction protocol for laelapids, which allows a subsequent morphological identification, can be recommended as a standardized method for subsequent studies in acarology. In addition, the usefulness/importance of treating each morphotype as a potentially undescribed species can be highlighted, as the existence of possible “hidden” species in a complex or cryptic species could affect the correct interpretation of the data.

In future studies, additional variables should be included such as the particularities of each associated host, including behavioural and ecological traits for better determination of distribution patterns in mites.

# 1 FUNDAMENTOS

## 1.1 Introducción

Los parásitos son modelos adecuados para estudiar los patrones geográficos, en contraste con los animales de vida libre, debido a su entorno dual (Krasnov y col. 2010a, 2010b, 2019a). Esta dualidad implica no sólo los factores bióticos y abióticos circundantes, sino también su principal hábitat vital: los hospedadores (Krasnov y col. 2019a). Asimismo, el hábitat es compartido por ambos, hospedador y parásito a lo largo de un periodo de tiempo.

Un ejemplo de convivencia entre el parásito y el hospedador son los ácaros dermanisoideos (Mesostigmata: Dermanyssoidea). Radovsky (1969, 1985, 1994) exploró, basándose en datos morfológicos y ecológicos, la evolución del parasitismo en Dermanyssoidea, superfamilia que incluye la mayoría de los ácaros parásitos. Este autor postuló que los precursores del parasitismo son, justamente, la convivencia en el nido con el hospedador correspondiente y un quelícero preadaptado con capacidad de penetración. Como apoyo de sus hipótesis mostró gradaciones entre ácaros dermanisoideos, que pueden ser nidícolas polifágicos no parásitos, parásitos facultativos y parásitos hematófagos obligatorios dentro de un mismo género *Haemogamasus* Berlese, 1903 (Radovsky 1969). Además, indican otras modificaciones de los parásitos, como el ciclo de vida (p. ej. hembras vivíparas) o las estrategias de alimentación (sobre todo de los machos) a una adaptación al parasitismo (Radovsky 1969; 1985). Dermanyssoidea comprende taxones de vida libre y parásitos, asociados a vertebrados o invertebrados (Casanueva 1993; Lindquist y col. 2009; Dowling 2015). Trägårdh (1904) asignó por primera vez la subfamilia Laelapinae (de aquí en más, lelápinos) a la familia Parasitidae; Vitzthum (1943) restringió Laelapinae a los ácaros parásitos, en particular en asociación con los roedores múridos (con excepción de aquellos comensales, como *Eulaelaps* Berlese, 1903). Varios autores (Berlese 1892; Vitzthum 1943; Zumpt y Patterson 1951) optaron por agrupar a los miembros de esta subfamilia mediante caracteres ecológicos y de acuerdo sus asociaciones con los hospedadores.

Los estudios moleculares confirman que las hipótesis de agrupamiento sustentadas en el modo de vida parasitaria, eran de acuerdo con la filogenia (Dowling 2015). Sin embargo, la mayoría de los lelápinos fueron considerados, durante años,

parásitos generalistas, ya que se reconocía una única especie asociada a numerosos hospedadores (Strandtmann y Wharton 1958; Furman 1972a; Lareschi y Mauri 1998).

En las últimas dos décadas el desarrollo de estudios poblacionales ha puesto en duda este planteo. Se han descubierto morfotipos para una misma forma nominal, cada una específica a su hospedador asociado (Gettinger 1992; Gettinger y col. 2011; Lareschi y Galliari 2014). Además, se observó que algunas especies pueden variar en su morfología en un gradiente geográfico (Martins-Hatano y col. 2012; Silva-de la Fuente y col. 2020). Estos hallazgos permitieron postular, por ejemplo, una asociación estrictamente monoxena para la mayoría de *Laelaps* spp. (Gettinger 1992), proponer hipótesis evolutivas sobre procesos de especificación coevolución vs. host-switching (en inglés, especiación por cambio de hospedador) para *Androlaelaps* Berlese, 1903 (Lareschi y Galliari 2014), a la par que aumentar la diversidad taxonómica conocida. Además, se han detectado especies crípticas (de aquí en más, CS) en *Laelaps* Koch, 1836, mediante estudios moleculares (Engelbrecht y col. 2014). En este caso se detectaron poblaciones fenotípicamente idénticas, pero genéticamente distintas de acuerdo a la especie hospedadora. Estos linajes de CS agregan una capa adicional de complejidad en el momento de interpretar la especificidad de los ácaros. Sin embargo, pueden revelar información valiosa sobre diversidad local, estimar el rango geográfico en forma más precisa y ayudar a interpretar mecanismos evolutivos como divergencias recientes, ocupación de nichos, especiación, etc. (Agapow y col. 2004; Eme y col. 2018; Chenuil y col. 2019).

A pesar de esto, solo unos pocos morfotipos fueron descritos posteriormente como nuevas especies. Entre estas, *Laelaps fonsecai* Gettinger, 1992 o *Androlaelaps navonae* Lareschi & Galliari, 2014, delimitadas del complejo o grupo de especies *Laelaps paulistanensis* Fonseca, 1936 y *Androlaelaps rotundus* (Fonseca, 1936), respectivamente. Todo esto sugiere que la diversidad taxonómica de los lelapinos podría estar seriamente subestimada y, entonces, su relación con el hospedador sería más estricta que lo previamente sospechado, a la par que su distribución más restringida.

La diversidad parasitaria es el resultado de la interacción de múltiples factores y numerosas hipótesis han intentado interpretar los procesos implicados (Combes 2001). Aún así, la mayoría de ellas no fueron puestas a prueba (Linardi y Krasnov 2012). Para describir y comprender esta interacción de factores, se sugiere hoy en

día considerar dos propiedades fundamentales de las especies: abundancia y amplitud del nicho (= especificidad al hospedador) (Krasnov y col. 2008; Morand y col. 2015). La expectativa es una dependencia entre la abundancia/especificidad de la población de parásitos con la identidad del parásito, la identidad del hospedador y la ubicación geográfica. La especie como una identidad, sea del hospedador o del parásito, es fundamental para cualquier tipo de estudio, (p. ej. Mayden 1997; Agapow y col. 2004; Queiroz 2007; Naomi 2011, entre otros). Eso se explica dado que casi todos los descriptores de las comunidades requieren contar y separar las especies (Chenuil y col. 2019). También los índices parasitológicos, como la abundancia y prevalencia (Bush y col. 1997; Bautista-Hernández y col. 2015), se basan en la cantidad de especies (hospedadores y parásitos). Una baja resolución taxonómica y/o la identificación incorrecta de las especies pueden influir negativamente en las estimaciones de especificidad y en la interpretación de los datos (Poulin; Poulin 2007; Morand y col. 2015).

## **1.2 Objetivos, hipótesis y enfoque de la tesis**

El objetivo general de la tesis es determinar la distribución de los ácaros lelápinos en asociación con sus respectivos hospedadores (roedores cricétidos) y analizar factores que pueden afectar a dicha distribución, ya sea entre variables asociadas a los hospedadores o la distribución geográfica de estos. Los factores pueden estar relacionados con la identidad de los ácaros mismos, con el hospedador o con su distribución geográfica (que implica componentes ambientales), o una combinación de algunos o todos estos aspectos. Además, se pretende inferir si la asociación parásito-hospedador se debe a procesos coevolutivos o de host-switch y determinar el rango geográfico de la misma.

Para desarrollar este objetivo general, se propuso estudiar las comunidades de los ácaros lelápinos de tres especies de roedores cricétidos (Cricetidae) del género *Oligoryzomys* Bangs, 1900. Este género constituye uno de los más diversos tanto de la tribu Oryzomyini como de la subfamilia Sigmodontinae, con unas 21 especies actualmente consideradas válidas (Pardiñas y col. 2017; Hurtado y D'Elía 2019b). Las especies seleccionadas fueron *Oligoryzomys flavescens* (Waterhouse, 1837), *Oligoryzomys fornesi* Massoia, 1973 y *Oligoryzomys nigripes* (Olfers, 1818), todas con una extensa distribución geográfica asociada a la Cuenca del Plata (= CP de aquí

en más), ocurriendo en forma simpátrica o alopátrica (Pardiñas 2017a; Salazar-Bravo 2017a, 2017b). Esto último las convierte en un buen modelo para los estudios parásito-hospedador que aquí se proponen.

La información previa disponible indicó al menos seis especies de lelapinos asociados con *Oligoryzomys flavescens* y *O. nigripes*: *Androlaelaps fahrenheitzi* (Berlese, 1911), *Gigantolaelaps wolffsohni* (Oudemans, 1910), *Mysolaelaps microspinosus* Fonseca, 1936, *Mysolaelaps parvispinosus* Fonseca, 1936, *Laelaps paulistanensis* y *Laelaps manguinhos* Fonseca, 1936 (p. ej. Gettinger 1987; Linardi y col. 1991; Gettinger 1992; Lareschi 1996; Abba y col. 2001; Nieri-Bastos y col. 2004). Excepto en *Mysolaelaps* Fonseca 1936, se detectaron variaciones intraespecíficas en *A. fahrenheitzi* (Lareschi y col. 2013; Silva-de la Fuente y col. 2020), *G. wolffsohni* (Lee 1966; Tipton y col. 1966; Furman 1971a, 1972a), *L. manguinhos* (Martins-Hatano y col. 2012; Gettinger y Owen 2016) y *L. paulistanensis* (Gettinger 1992). Es decir, se observó que una única especie nominada contaba con varios morfotipos, que podrían ser especies distintas aun no descritas. Estos morfotipos integran lo que se supone son complejos de especies, lo que también fue el caso para las especies mencionadas de *Androlaelaps* Berlese 1903, *Laelaps* y *Gigantolaelaps* Fonseca, 1939. Por ejemplo, *L. manguinhos* se registró infestando diversas especies de Oryzomyini, tales como *Holochilus* spp., *Pseudoryzomys simplex* (Winge, 1887), *Nectomys squamipes* (Brants, 1827) y *Oligoryzomys* spp. y Akodontini, como *Scapteromys aquaticus* Thomas, 1920 (citado en Furman 1972a; Lareschi y col. 2001; Gettinger y col. 2011; Martins-Hatano y col. 2012, entre otros). Aparte del gran rango de los hospedadores parasitados se destacó, también, una importante variación morfológica en *L. manguinhos* (p. ej. Furman 1972a), incluyendo poblaciones de ácaros métricamente distintas y con asociación hospedatoria específica (Gettinger y col. 2011). Gettinger *et al.* (2011) postuló que estos morfotipos asociados cada uno de ellos a los roedores *Holochilus chacarius* Thomas, 1906, *N. squamipes*, *P. simplex* y *Sooretamys angouya* (Fischer, 1814) podrían tratarse de entidades biológicas aisladas, pero que debían ser confirmadas, por ejemplo, mediante estudios moleculares. Se desconoce si estas poblaciones de *L. manguinhos* son morfológicamente distintas de la especie *L. manguinhos* reportada en asociación con *Oligoryzomys* spp. Por lo tanto, no está claro el grado de especificidad de dichos

morfotipos y hace falta una revisión taxonómica y el uso de otros métodos de identificación (p. ej. morfométricos o/y estudios moleculares).

Encontrar nuevas asociaciones entre los roedores estudiados con los ácaros lelápinos (p. ej., debido a distintas morfoespecies) puede tener efectos sobre la diversidad local, estimar el rango geográfico con mayor precisión y ayudar a interpretar mecanismos evolutivos como la divergencia reciente, la ocupación de nichos y la historia de coevolución de la especificidad del hospedador o posibles escenarios de cambio de hospedador.

En este contexto se postulan las siguientes hipótesis de trabajo:

H1: La diversidad de las especies de ácaros lelápinos parásitos en la CP es mayor que la previamente conocida.

H2: Los patrones de la asociación parásito-hospedador se mantienen a lo largo de la distribución geográfica de los hospedadores para la mayoría de las especies.

H3: Los factores asociados al hospedador (i.e., especie, sexo, peso) tienen mayor influencia sobre la distribución de los ácaros lelápinos en comparación con factores ambientales (i.e., la posición geográfica del ácaro/hospedador o la ecorregión).

H4: La especie hospedadora tiene la mayor influencia en la taxocenosis de los ácaros lelápinos y en sus parámetros parasitológicos como abundancia, prevalencia y diversidad específica.

H5: Los ácaros lelápinos tienen una relación de especificidad con sus hospedadores al menos a nivel genérico.

H6: Las asociaciones parásito-hospedador entre ácaros y roedores responderían mayoritariamente a procesos coevolutivos.

Se hizo hincapié en la detección y determinación de potenciales CS. Esto generó un énfasis especial en el análisis taxonómico de *Laelaps*. Adicionalmente, antecedentes recientes indican que *L. manguinhos* y *L. paulistanensis* asociados con *Oligoryzomys* spp. representan complejos de especies. Eso último hace a *Laelaps* un modelo destacable para explorar cuestiones evolutivas y estudios del grado de especificidad. Para este tipo de exploraciones se requieren especies abundantes y frecuentes en sus hospedadores (Poulin 2015), lo que fue el caso de *Laelaps*, siendo el género más representado en el presente estudio.

Ya fuere por la carencia de diferencias o de una revisión taxonómica rigurosa (Chenuil y col. 2019), la mayoría de las CS han sido detectadas con marcadores genéticos (Bickford y col. 2007; Fišer y col. 2018). Se considera que el enfoque más eficiente y, teóricamente, mejor fundamentado para definir hipótesis sólidas sobre la delimitación de las especies es tomar varias líneas de evidencia, conocido bajo nombre de taxonomía integrativa (Dayrat 2005; Schlick-Steiner y col. 2010; Martínez-López 2015), dentro de un marco formalizado (Samadi y Barberousse 2006; Pante y col. 2015). Se pueden encontrar varias guías que sugieren formas integrativas de describir/delimitar especies (p. ej. Wägele y col. 2011) e, incluso, como describir CS (Jörger y Schrödl 2013; Chenuil y col. 2019). Además, se ha propuesto utilizar siempre información fenotípica como la fuente básica, ya que en otros estudios se usan, exclusivamente, marcadores genéticos para delimitar la especie, sin darle una necesaria interpretación biológica (Schlick-Steiner y col. 2010; Wheeler 2020)

Para responder las hipótesis propuestas se formulan los siguientes objetivos específicos:

- 1) Ampliar el conocimiento de la diversidad taxonómica y el rango geográfico de los ácaros lelápinos, asociados con *Oligoryzomys* spp. utilizando distintas técnicas de identificación.
- 2) Describir, si fuera necesario, especies nuevas y redescubrir aquellas especies ya conocidas; en el caso de detectar CS:
  - 2.1) Evaluar el grado de la divergencia fenotípica y definir si se trata CS *sensu lato* o CS *sensu stricto*.

- 3) Definir la afinidad hospedatoria para cada especie de ácaro y la distribución geográfica del patrón parásito-hospedador.
- 4) Concluir el análisis del efecto de la especie hospedadora o/y su posición geográfica (que implica componentes ambientales) sobre la taxocenosis, abundancia, prevalencia, riqueza y diversidad de especies de ácaros.
- 5) Plantear posibles hipótesis coevolutivas parásito-hospedador reflejadas en árboles filogenéticos, entre los hospedadores que llevan como resultado al intercambio de sus ácaros parásitos (host-switching).

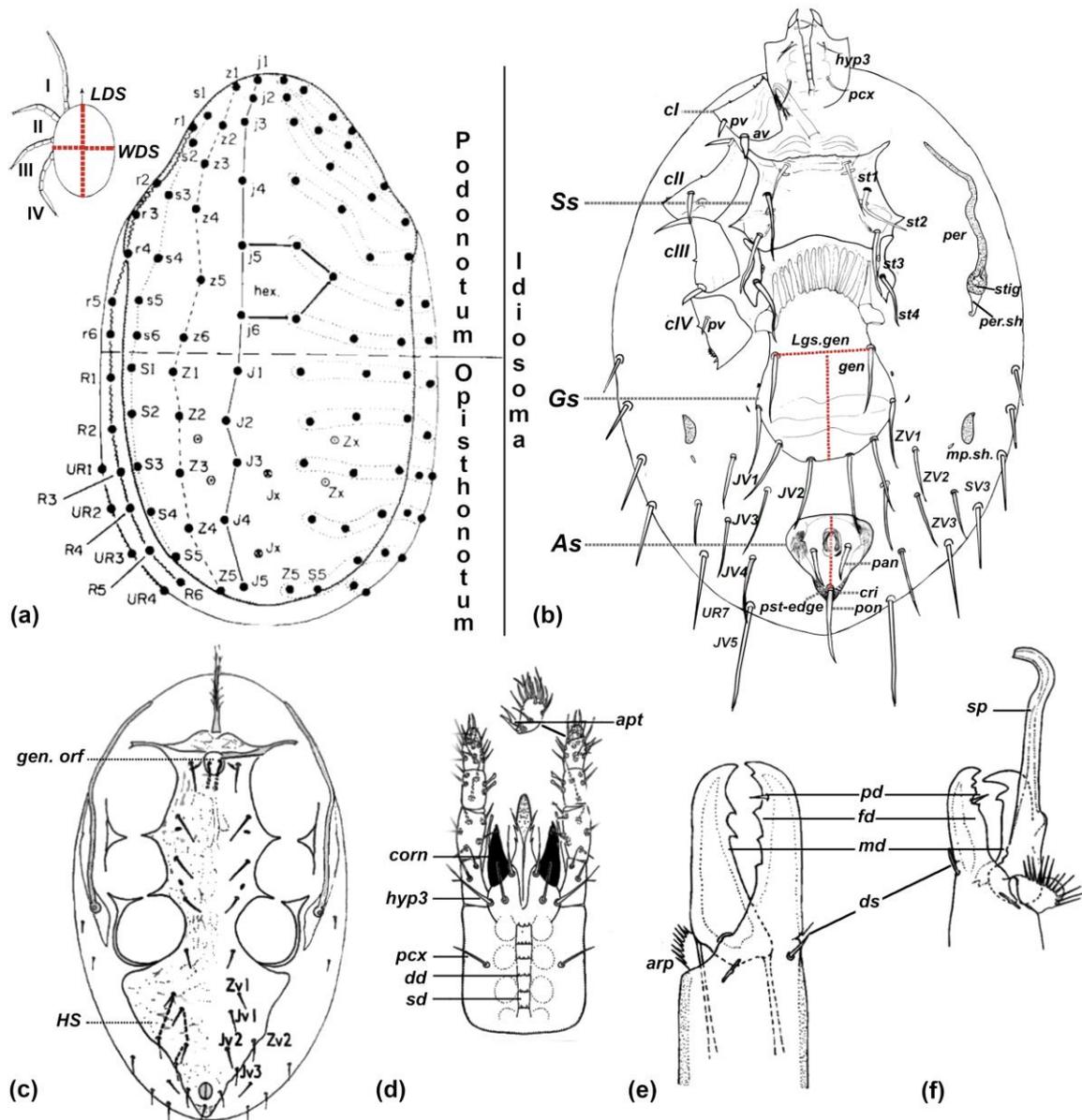
### **1.3 Concepto de la subfamilia Laelapinae Berlese, 1892**

En el listado más reciente disponible (Beaulieu y col. 2011) se cuentan 1316 especies de la familia Laelapidae, incluyendo la subfamilia Laelapinae. Pese a haber planteado nuevas hipótesis filogenéticas para los dermanisoideos, Dowling & OConnor (2010 a) no sugieren cambios en la sistemática. En este contexto, el criterio sistemático general adoptado para esta tesis sigue a Lindquist *et al.* (2009). Se debe tener en cuenta que los límites inter-genéricos e intra-genéricos siguen siendo difusos y numerosos grupos merecen ser investigados más a fondo (Dowling y OConnor 2010b, 2010a; Beaulieu y col. 2011).

Evans & Till (1965, 1979) caracterizaron un modelo básico de un ácaro dermanosoidea, que implica también algunas formas “típicas” de los ácaros lelápinos, en su extensa revisión de Dermanyssidae (Dermnassyoidea) (Figura 1a-f). Dicho modelo fue establecido como el estándar, por ejemplo, en el patrón de la quetotaxia del escudo dorsal (Figura 1a). Estos autores tomaron, en algunos casos, a *Laelaps* y *Androlaelaps* como representantes de los lelápinos y de parásitos facultativos. La terminología morfológica y la nomenclatura de las estructuras en los ácaros fue aplicada siguiendo a Evans y Till (1979), con excepción de la quetotaxia ventral que siguió a Evans y Till (1965) y Lindquist y Evans (1965) (Figura 1a, b).

Todos los ácaros de este estudio pertenecen a Laelapinae, cumpliendo con los caracteres diagnósticos más importantes según Tipton (1960), y Evans y Till (1966), por ejemplo: escudo dorsal entero; seta palpal con dos dientes; el número de dientes por fila en el surco deutosternal que puede variar de dos a ocho, pero normalmente

no hay más de seis y nunca más de ocho (Figura 1d); quetotaxia de la cara ventral del gnatosoma típico de la superfamilia Dermanyssoidea (Figura 1b), gnatosoma con; corniculi en forma de cuerno; cutícula del opistosoma con una variación grande de hipo o hipertriquia; hembras con quelíceros en forma de pinza generalmente dentados, raramente edéntados; macho con el dedo móvil del quelícero alargado y fusionado con un gran espermatodáctilo con pilus dentillis presente, setiforme y puede estar ensanchado en la base, con seta dorsal, fissures y procesos artrodiales del quelícero presente. El carácter contrastante para Laelapinae *sensu stricto* es el quelícero desigual entre el macho y la hembra (Figura 1e, f). En el macho el dedo fijo es corto y delgado y el dedo móvil una estructura débil a la que se une un espermatodáctilo agrandado, a menudo extremadamente largo (Strandtmann y Wharton 1958; Tipton 1960; Radovsky 1969). En contraposición, Hypoaspidinae muestran los quelíceros del macho quelados y normalmente dentados, es decir, típicamente muy parecidos a los de la hembra, pero con el espermatodáctilo anexado a la superficie dorsal de la quela móvil (Radovsky 1969, 1985).

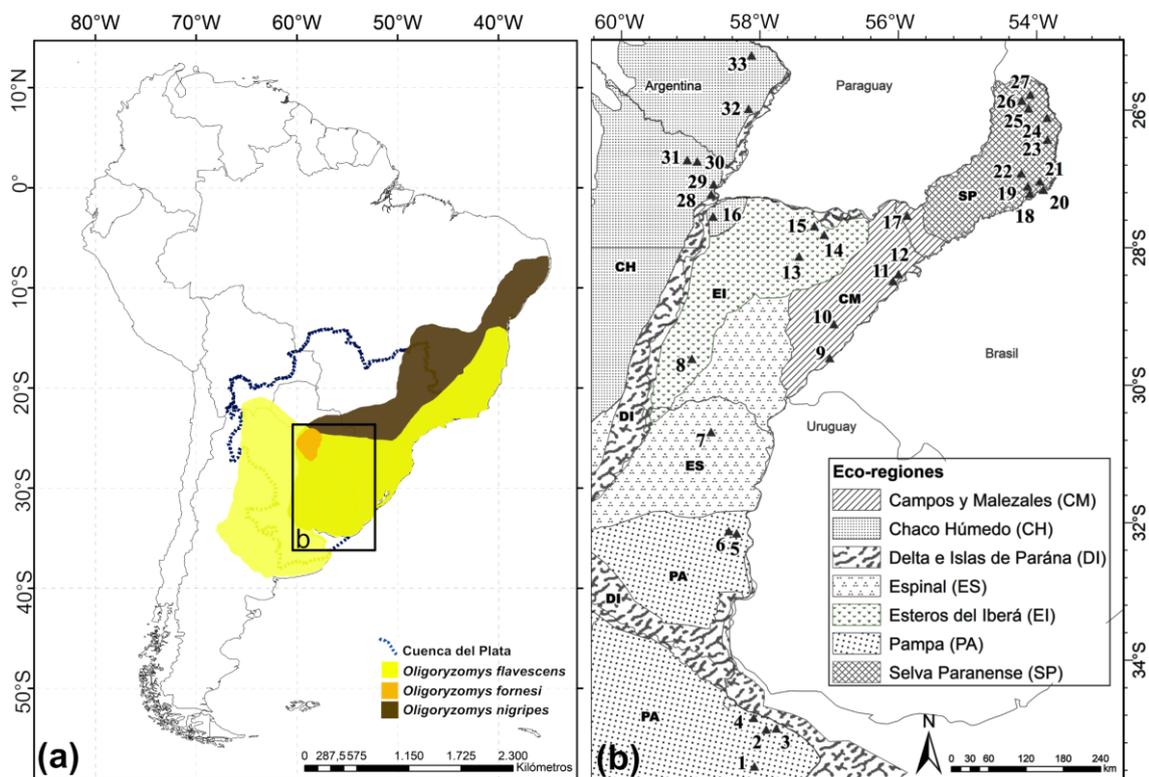


**Figura 1.** Representación esquemática de la terminología utilizada y modificada según Evans & Till (1972: figuras a, d, e, f); Evans & Till (1965: figura c); adaptación propia: figura b); (a). Quetotaxia dorsal de condición holotriquia en una hembra Mesostigmata, escudo dorsal (DS), numeración de patas entre I-IV, largo escudo dorsal (LDS), ancho escudo dorsal (WDS), serie de setas dorsales: dorso-central (j-J), marginal (r-R), lateral (s-S), submarginal (UR), medio-lateral (z-Z); (b). Esquema ventral de una hembra; coxa I-IV (cl-cIV), seta anteroventral (av) y posteroventral (pv) de las coxas, escudos: esternal (SS), genital (GS), anal (AS), metapodal (mp. sh), escudo peritremal (per. sh), serie de setas ventrales: medioventral (Jv), mediolateral (Zv), genital seta (gen), externas (st1-st4), distancias: (Lgs.gen, Pst.egde), estigma (stig), cribrum; (c). Esquema ventral de un macho, terminología análoga a la de la hembra, excepto: orificio genital (gen. orf), escudo holoventral (HS); (d). Gnathosoma: apotele (apt), corniculi (corn), seta hipostomal interna (hyp3), seta palpcoxal (pcx), dientes deutosternales (dd), surco deutosternal (sd); (e-f). Quelícero típico de un ácaro lelápid: (e). Hembra; (f). Macho; procesos artrodiales (arp), dorsal setae (ds), pilus dentilis (pd), dígito fijo (fd), dígito móvil (md), espermatodáctilo (sp).

## 1.4 Hospedadores

### 1.4.1 Antecedentes taxonómicos

La subfamilia Sigmodontinae es la más diversa de los roedores cricétidos vivientes (Pardiñas y col. 2017). Se trata de un grupo monofilético, con distribución mayoritaria en América del Sur, aunque algunos representantes alcanzan hasta el sur de Estados Unidos de América (Pardiñas y col. 2017). Ecológicamente, ocupa un amplio gradiente, desde el nivel del mar hasta prácticamente las más elevadas cumbres andinas (D'Elía y Pardiñas 2015). De los 90 géneros vivientes (o extinguidos, pero en época histórica) y considerados válidos (Pardiñas y col. 2017) hay solo cinco registrados en México (incluyendo el único sin representantes en América del Sur, *Rheomys* Thomas, 1906) y dos (*Oryzomys* Baird, 1857 y *Sigmodon* Say & Ord, 1825) alcanzan Estados Unidos de América. Actualmente, se cuentan unas 450 especies vivientes (Pardiñas y col. 2017), pero estos números son dinámicos. Regularmente, se describen nuevas especies (p. ej., se acaban de proponer cinco nuevas para el



**Figura 2.** Área de estudio. (a). Distribución esquemática para las especies estudiadas del género de cricétido *Oligoryzomys* (compilado de varias fuentes); (b). Localidades de muestreo de parásitos en la Cuenca del Plata; la numeración se corresponde con la empleada en Tabla 1, ecorregiones según Burkart *et al.* (1999).

género *Chilomys* Thomas, 1897, véase Brito y col. 2022), se integran estudios morfológicos y moleculares y se hacen revisiones de las colecciones de los museos.

Además, no es infrecuente la resurrección de formas nominales, muchas veces consideradas en sinonimia (Voss y col. 2002; Cazzaniga y col. 2019).

**Tabla 1.** Localidades de muestreo de ácaros de roedores en la Cuenca del Plata. El orden de las mismas es por latitud decreciente. Abreviaturas: A° = Arroyo, Ea = Estancia, FSVA = Fundación Vida Silvestre, PP = Parque Provincial, Re = Reserva, RUM = Reserva de Usos Múltiples, RB = Reserva de la Biósfera, RP = Ruta Provincial, RN = Ruta nacional, RVS = Reserva de Vida silvestre. En **negrita** se destaca el nombre abreviado que será utilizado en el texto principal de esta tesis.

N°	Localidad	Latitud S	Longitud W
1	Laguna <b>Chascomús</b>	35° 32' 39"	58° 04' 46"
2	Calle 143 y Diagonal 630, <b>Arana</b>	35° 00' 25"	57° 54' 34"
3	Balneario <b>La Balandra</b>	34° 55' 45"	57° 42' 58"
4	<b>Pereyra</b>	34° 50' 14"	58° 05' 23"
5	RP 130, 2.5 km al NW de <b>Villa Elisa</b>	32° 09' 15"	58° 20' 10"
6	<b>A° Ana</b> y RP 130, Villa Elisa	32° 07' 16"	58° 27' 00"
7	Ea. <b>Santa Ana</b> de Carpinchori	30° 40' 50"	58° 42' 20"
8	Paraje El Carmen, <b>Esquina</b>	29° 37' 00"	58° 59' 00"
9	Re. <b>Santo Domingo</b> , 20 km al N de Paso de los Libres	29° 36' 20"	56° 59' 25"
10	Ea. La Higuera Cué, Cerro Nazareno, <b>La Cruz</b>	29° 06' 35"	56° 55' 50"
11	Paraje Atalaya, 4 km al N de <b>Santo Tomé</b>	28° 30' 05"	56° 02' 04"
12	RP 94 y A° <b>Pariopá</b>	28° 26' 54"	56° 00' 35"
13	Portal <b>San Nicolás</b> , PN Iberá	28° 07' 43"	57° 26' 03"
14	Ea. <b>San Juan Poriahú</b>	27° 42' 35"	57° 11' 20"
15	<b>RP 118</b> , km 169	27° 41' 11"	57° 12' 42"
16	PP. <b>San Cayetano</b>	27° 32' 44"	58° 40' 34"
17	Ea. <b>Santa Inés</b> , RP 105, Km 8.5	27° 31' 59"	55° 52' 22"
18	Salto <b>El Paraíso</b> , 1 km aguas arriba RP 2 y A° Paraíso	27° 13' 50"	54° 01' 10"
19	<b>RP2</b> , 6 km NE A° Paraíso	27° 12' 48"	54° 02' 00"
20	Sendero de la Gruta, <b>PP Moconá</b> , RB Yabotí	27° 09' 24"	53° 54' 10"
21	<b>Refugio Moconá</b> , margen derecha del A° Oveja Negra	27° 08' 29"	53° 55' 40"
22	RUM <b>Guaraní</b>	26° 55' 08"	54° 13' 23"
23	PP <b>Piñalito</b>	26° 25' 40"	53° 50' 38"
24	<b>Campo Anexo</b> M. Belgrano, INTA, San Antonio	26° 02' 53"	53° 46' 21"
25	RVS <b>Urugua-í</b> , FVSA	25° 58' 24"	54° 06' 58"
26	<b>RP 19</b> y A° Uruzú, PP Urugua-í	25° 51' 40"	54° 10' 03"
27	RP 19, 5.1 km al NE del cruce con el A° <b>Uruzú</b> , PP Urugua-í	25° 49' 43"	54° 07' 46"
28	7 km S Puerto <b>Las Palmas</b>	27° 09' 41"	58° 40' 27"
29	<b>5 km NW</b> de Puerto Las Palmas	27° 04' 45"	58° 40' 06"
30	<b>RP 33</b> , 7 km al N de Selvas del Río de Oro	26° 44' 29"	58° 58' 53"
31	<b>RP 48</b> y río de Oro, 7,8 km al E de Pampa Almirón	26° 43' 31"	59° 02' 57"
32	Ea. de Animales Silvestres <b>Guaycolec</b>	25° 58' 50"	58° 09' 49"
33	INTA IPAF-NEA, <b>Laguna Nainneck</b>	25° 12' 10"	58° 07' 14"

Hoy en día se reconocen 13 tribus organizadas en dos clados principales, Sigmodontalia sensu Leite y col. (2014) y Oryzomyalia sensu Steppan y col. (2004). La tribu Oryzomyini, incluida en Oryzomyalia, representa la radiación más diversa de la subfamilia (Weksler 2006). *Oligoryzomys*, conocidos vulgarmente como colilargos o ratas arroceras pigmeas, es el género más diverso de los orizominos. Con unas 21 especies consideradas válidas, se distribuye en regiones tropicales, subtropicales, templadas y, más raramente, áridas desde las islas del Cabo de Hornos (en el extremo más austral del continente) hasta el sur de México (Weksler y Bonvicino 2015b; Hurtado y D'Elía 2019b). En la CP se han registrado cuatro especies del género *Oligoryzomys*. De estas, *Oligoryzomys nigripes* y *O. flavescens* tienen la mayor distribución y presentan un importante área de simpatría, cubriendo prácticamente toda la Mesopotamia (Salazar-Bravo 2017a, 2017b) (Figura 2a). Mientras que *O. nigripes* tiene su límite austral poco al sur de La Plata (Udrizar y col. 2005), *O. flavescens* alcanza el sudoeste de la Provincia de Buenos Aires, en el límite norte de la Patagonia (Weksler y Bonvicino 2015b). En el noreste de la Argentina, *O. flavescens* es simpátrica con *Oligoryzomys fornesi* y parapátrica con *Oligoryzomys nigripes* concentradas en un sector del Chaco Húmedo, en las provincias de Formosa y Chaco (Weksler y Bonvicino 2015b; Pardiñas 2017a) (Figura 2a).

*Oligoryzomys flavescens* y *O. fornesi* prefieren ambientes abiertos de pajonales y pastizales cercanos a cuerpos de agua (Massoia 1973), por lo que pueden ser encontrados en sintopía. *O. nigripes* selecciona ambientes forestados (Massoia y Fornes 1964b), tales como los propios de la Selva Atlántica Interior, pero también bosques en galería, islas de bosque y montes artificiales. Por esto, resulta parapátrico respecto de las dos primeras especies. Las tres especies pueden ser obtenidas en una misma línea de trampas solo en situaciones de "borde": banquinas desmontadas ("capuerizadas") de rutas en la Selva Paranense, zonas de contacto entre bosques en galería o isletas de "monte" y pastizales o pajonales, zonas de contacto de bosques en galería o bosques abiertos de *Salicaceas* en el Río de La Plata, etc.

*Oligoryzomys* mantiene, pese a los numerosos estudios recibidos, diversas controversias taxonómicas por su diversidad genética y, aparentemente, escasa variación morfológica, incluso especies crípticas (Weksler y Bonvicino 2015b; Hurtado y D'Elía 2019b). Para las poblaciones del noroeste de Argentina, donde participan con certeza al menos tres especies, se han empleado diversos nombres (p. ej., *O.*

*brendae* Massoia, 1998, *O. destructor* Tschudi, 1844, *O. longicaudatus* Bennett, 1832) y sus relaciones y características resultan controversiales (Lareschi y col. 2003a; Teta y col. 2013; Pardiñas 2017b; Rivera y col. 2018).

Las formas nominales *O. delticola* Thomas, 1917 y *O. eliurus* (Wagner, 1845) han sido consideradas sinónimos junior de *O. nigripes* (Bonvicino y Weksler 1998; Francés y D'Elía 2006), una hipótesis defendida y difundida desde la evidencia molecular pero que carece de aproximaciones integrales. Los estudios filogenéticos sobre poblaciones referidas a *O. fornesi* del norte de Argentina y de Paraguay sugieren una situación de bastante complejidad en relación a *O. mattogrossae* (Allen, 1916) (Weksler y col. 2017). A la fecha no se ha establecido si *O. fornesi* es una especie, o debe ser considerada una subespecie de *O. flavescens* (Rivera y col. 2018; Hurtado y D'Elía 2019a).

La sistemática clarificada de *Oligoryzomys* spp. tiene un interés especial para la salud pública, ya que varias especies del género constituyen reservorio zoonótico, al ser portador de varios genotipos de *Orthohantavirus* que causan el Síndrome pulmonar por Hantavirus una enfermedad mortal para los humanos. *O. nigripes* está asociado con el Araucaria hantavirus (Oliveira y col. 2011), Juquitiba y Juquitiba-like (Suzuki y col. 2004; Padula y col. 2007; Oliveira y col. 2009), Lechiguana genotype (Colombo y col. 2019) y *Leptospira* renal patógena (Vieira y col. 2019). *Oligoryzomys flavescens* es el principal portador de tres genotipos del *Orthohantavirus* de los Andes, el principal agente causal del Síndrome Pulmonar por Hantavirus en la Argentina y portador silvestre de bacteria *Leptospira interrogans* (Lovera y col. 2017). Desde el punto de vista parasitológico, la amplia distribución de *O. nigripes* y *O. flavescens* y la distribución simpátrica y parcialmente alopátrica de las tres especies, constituyen un modelo adecuado para estudiar las asociaciones parásito-hospedador en toda su área de distribución geográfica.

Los lelápinos aquí estudiados provienen de la captura de 355 animales del género *Oligoryzomys*, obtenidos en 33 localidades de muestreo (Tabla. 1). La determinación específica de los hospedadores arroja que 217 pertenecen a la especie *Oligoryzomys nigripes*, 119 a *O. flavescens* y 19 a *O. fornesi*.

#### 1.4.2 Ácaros lelápinos en asociación con *Oligoryzomys* spp. en la CP

El conocimiento de los lelápinos sudamericanos fue llevado a cabo, principalmente, por el trabajo pionero de Fonseca (1936, 1958b), autor que describió unas 20 especies, estableció los géneros *Gigantolaelaps*, *Mysolaelaps* Fonseca, 1936, *Neoparalaelaps* Fonseca, 1937 y definió los límites de otras entidades de este rango. En América del Sur, el estudio de los lelápinos se inició en conjunción con los programas intensivos de muestreo de micromamíferos debido a los brotes de peste bubónica que afectaron la región nororiental del Brasil desde el decenio de 1930. Esto motivó la creación del Servicio Nacional de Peste (SNP) (Fonseca 1958b). Esa iniciativa resultó en varios miles de roedores y cientos de otros pequeños mamíferos, que constituyen hasta hoy la base material más significativa de los inventarios de mamíferos en el este de Brasil (Oliveira y Franco 2005). Los ectoparásitos recogidos del pelaje de los numerosos hospedadores se distribuyeron entre los especialistas para su estudio (Fonseca y Trindade 1958). Los lelápinos fueron enviados a las colecciones del Museu de Zoología da Universidade de Estado de São Paulo e Instituto Butantan en Brasil y fueron estudiados por Flavio Oliveira Ribeiro da Fonseca. Otros investigadores realizaron amplios estudios geográficos de pequeños mamíferos y ectoparásitos en Panamá (Tipton y col. 1966) y Venezuela (Furman y Tipton 1961; Furman 1972a; 1972b), señalando que los ácaros lelápinos pueden desempeñar un papel destacado en los problemas epidemiológicos y ampliando el conocimiento de la fauna de lelápidos asociada a los mamíferos en la región Neotropical.

En América del Sur se han reportado, como mínimo, nueve géneros para la subfamilia Laelapinae (Fonseca 1936; Furman 1972a): *Androlaelaps*, *Cavilaelaps* Fonseca, 1936, *Gigantolaelaps*, *Hymenolaelaps* Furman, 1972, *Laelaps*, *Mysolaelaps*, *Neoparalaelaps*, *Steptolaelaps* Furman, 1955 y *Tur* Baker & Wharton, 1946. De estos, cuatro (*Androlaelaps*, *Laelaps*, *Gigantolaelaps*, *Mysolaelaps*) fueron citados asociados a *O. flavescens* y *O. nigripes* (p. ej. Fonseca 1936, 1958b; Gettinger y Ernest 1995; Lareschi y Mauri 1998; Lareschi y Velazco 2013).

En Argentina se han concentrado los estudios de los lelápinos de *Oligoryzomys* spp. principalmente en la Provincia de Buenos Aires. Las investigaciones en otras zonas del país, como el noreste, son escasas (véase Lareschi y Mauri 1998). En consecuencia, esto muestra una distribución desigual de los registros, en particular

para las especies lelápinas asociadas a *O. flavescens* y *O. nigripes*. En comparación con la razonablemente estudiada Provincia de Buenos Aires para los roedores *O. nigripes* y *O. flavescens* (véase, Lareschi y Mauri 1998; Lareschi y col. 2003b), sólo existe un registro de localidad para la Provincia de Entre Ríos (Abba y col. 2001), para la Provincia de Corrientes (Lareschi y col. 2006) y unos pocos registros para las provincias de La Rioja, Tucumán y Jujuy (Mauri 1965). No se disponen datos de asociaciones parásito-hospedador en las que ambos roedores se distribuyen en simpatría, incluidas las provincias de Formosa y Chaco. En el caso *O. fornesi* no se encontraron asociaciones reportadas en Argentina, pero sí para Brasil (Gettinger 1987; 1992). Sin embargo, estas han sido cuestionadas en la taxonomía del hospedador, que ahora se atribuye a *O. mattogrosae* (Weksler y col. 2017).

#### 1.4.2.1 Género *Laelaps*

Carl Ludwig Koch erigió en 1836 el género *Laelaps*, describiendo dos ácaros: *Laelaps agilis* y *L. hilaris*, siendo la última especie tipo colectada del roedor cricétido arvicolino *Myodes glareolus* (Schreber, 1780). A lo largo del tiempo el género sufrió numerosos cambios en su contenido, encontrándose con nuevos límites diagnósticos (Evans y Till 1966; Lindquist y col. 2009).

Con los trabajos de Zachvatkin 1948; Zumpt 1950; Zumpt y Patterson 1951; Bregetova 1956), entre otros, el concepto de *Laelaps* fue refinado. En dichos trabajos, *Laelaps* contiene un grupo de ácaros altamente específicos de sus hospedadores y estrechamente similares morfológica y ecológicamente.

Tipton (1960) revisó una gran cantidad de géneros de lelápinos y definió los límites taxonómicos de *Laelaps sensu stricto*, es decir sin incluir otros géneros como *Tricholaelaps* Vitzthum, 1926 o *Echinolaelaps* Ewing, 1929. La mayoría de los autores siguió el concepto de *Laelaps* de Tipton (1960) con modificaciones menores también en los trabajos más recientes, como por ejemplo incluir el género *Echinolaelaps* como un subgénero de *Laelaps* (= *Laelaps sensu lato*) (p. ej. Allred 1969; Furman 1972a; Engelbrecht y col. 2014). Otros autores continuaron con el concepto de *Laelaps sensu stricto* (p. ej. Vinarski y Korralo-Vinarskaya 2016)

En el presente trabajo se siguió el concepto de *Laelaps sensu lato* según Furman (1971), que coincide básicamente con el empleado por Tipton (1960) como se detalla a continuación. Las características diagnósticas del género son

principalmente las de la subfamilia Laelapinae (véase 1.3): bien quitinizados, robustos, ovoides y con al menos un par de setas espiniformes en las coxas; escudo dorsal con 39 pares de setas (*Laelaps sensu stricto*, viejo mundo) incluyendo las setas adicionales de la serie Zx; si presenta otros pares de setas adicionales, son setas (pares o simples) de la serie Jx, formas neotropicales entre 39 – 42.3 pares de setas y pocas especies con hipertriquia p. ej. *L. navasi* Fonseca, 1939, *L. mazzai* Fonseca, 1939; pilus dentilus largo y levemente inflado en la base; escudo esternal con 3 pares de setas y 2 pares de poros; el escudo genital se expande posteriormente de las coxas IV, la forma de expansión puede variar, llevando cuatro pares de setas y no fusionado con la placa anal; las setas ventrales son escasas y gruesas; las setas dorsales suelen ser largas y/o gruesas, con las de la zona media más delgadas y las marginales bien desarrolladas. La quetotaxia “normal” de las patas fue definida por Evans & Till (1965) para las especies dermanisoides de vida libre y coincide para el género *Laelaps*, con la excepción *L. conula* Furman, 1972 con nueve setas en el Genu IV (Furman, 1971). Las demás especies de *Laelaps* con diez setas en el Genu IV.

#### 1.4.2.2 Género *Mysolaelaps*

*Mysolaelaps* tiene distribución Neotropical e incluye tres especies: *M. microspinosus* Fonseca, 1936, *Mysolaelaps heteronychus*, Fonseca 1958 y *Mysolaelaps parvispinosus*, Fonseca 1936, siendo la última la especie tipo.

La diagnosis genérica vigente fue proporcionada por Fonseca (1958), la cual incorporó la especie *M. heteronychus*. Los siguiente caracteres se consideran distintivos: el idiosoma alrededor de 1100 µm de largo; el escudo dorsal cubre casi todo el dorso y presenta setas diminutas a pequeños, excepto las marginales anteriores y posteriores; con todas las zonas quitinizadas de fuerte coloración; el escudo genital es muy grande, con la mayor expansión detrás de las coxas IV, con un margen posterior casi recto a levemente cóncavo; con cuatro pares de setas localizadas marginalmente pero el cuarto par (JV2) a veces se localiza fuera del escudo genital, justo posterior del margen; el peritreme no se extiende posterior al estigma.

### 1.4.2.3 Género *Gigantolaelaps*

La especie tipo de *Gigantolaelaps* es *Gigantolaelaps vitzthumi* Fonseca, 1939. Los ácaros de este género se asocian preferentemente con los roedores de la tribu Oryzomyini (p. ej. Furman 1971a; Gettinger y Gardner 2017). Su distribución es neotropical (Furman, 1972; Carmichael *et al.*, 2007), a excepción de *G. cricetidarium* Morlan 1951, del sur de los Estados Unidos de Norteamérica (Georgia, Florida, South Carolina y Texas). Furman (1971a) proporcionó una clave para las especies del género registradas para Venezuela, que sigue siendo una herramienta útil para identificar las formas neotropicales (Gettinger y Gardner 2017). Posteriormente, se han adicionado nuevas entidades (Gettinger y Gardner 2015, 2017).

En el presente trabajo se siguieron descripciones del género *Gigantolaelaps* presentadas en Fonseca (1939) y Furman (1972a): ácaros muy grandes con el largo del idiosoma de más de 1000  $\mu\text{m}$ ; escudo esternal con proyección anteromedial; además de los tres pares de setas esternales habituales, pueden existir setas más pequeñas en esa zona en algunas especies; escudo genital con un solo par de fuertes setas genitales, setas posteriores de la coxa II más largas que las setas homólogas de otras coxas, siendo generalmente extremadamente largas; las patas con setas muy largas; quetoetotaxia de las patas similar a la de los ácaros dermanyssoides de vida libre (Evans & Till, 1965), excepto por presentar diez setas en la genu IV y diez u once setas en la tibia IV; peritreme no se extiende posterior al estigma; labrum de forma lanceolado.

### 1.4.2.4 Género *Androlaelaps*

En 1903 Berlese describió *Androlaelaps* y en 1910, *Haemolaelaps*, el sinónimo más antiguo de *Androlaelaps* (Till 1963; Evans y Till 1966; Furman 1972a; Evans y Till 1979). La especie tipo del género es *Laelaps (Iphis) hermophrodita* Berlese 1887.

En el marco de la presente tesis se siguió el concepto de *Androlaelaps* según Strandtmann (1949) y Till (1963). Estos autores caracterizan al género por: especies menor de 1mm de largo con forma ovoide-elíptica pero con hombros notables en el extremo anterior, las patas típicamente largas y delgadas; tanto las patas como el cuerpo uniformemente, pero no densamente, rodeados de setas de longitud y grosor moderados; ninguna de las coxas tiene una espina gruesa y los fémures I y II no

tienen un par de setas largas dorsalmente; en la hembra el escudo genital posee solo un par de setas; peritreme se extiende posterior al estigma; el quelícero del macho con dígito fijo débil y corta, espermátforo largo y prominente.

## **2 MATERIALES Y MÉTODOS**

### **2.1 Área de estudio**

La CP incluye importantes territorios pertenecientes, políticamente, al centro y norte de Argentina, sur de Brasil, sur y este de Bolivia, a casi todo Uruguay y Paraguay y comprende tres ríos principales: Paraguay, Paraná y Uruguay (Figura 2a). Esta zona contiene una notable diversidad biológica con alrededor de 650 especies de aves (Wong y col. 2007), 260 especies de peces, más de 1.600 especies de plantas de floración y más de 80 especies de mamíferos (p. ej., Hulme 1999; Reeves 2003). Miles de lagos y lagunas permanentes y semipermanentes sustentan la comunidad de plantas acuáticas flotantes más diversa del mundo y cubren las zonas más bajas del Pantanal (Por 2012). Desde el punto de vista ecológico, los humedales actúan durante la estación húmeda como un gigantesco mecanismo natural de control de las aguas de crecida del río Paraguay (Hulme 1999). En la CP no sólo hay que considerar su función biológica sino también su dimensión económica (pesca, agricultura y transporte). Por ejemplo, la cuenca se enfrenta al segundo mayor número de represas planificadas en el mundo (Wong y col. 2007).

Las 33 localidades del muestreo que hacen a esta tesis se ubican en la parte argentina de la CP (Figura 2b, Tabla 1). Estas abarcan un gradiente geográfico de unos 11° grados de latitud Sur y 5° de longitud Oeste. En esta área se encuentran representadas cinco ecorregiones (Figura 2b): Chaco Húmedo, Selva Paranaense, Campos y Malezales, Esteros del Iberá, Espinal y Pampa según Burkart y col. (1999). Dado la heterogeneidad entre cada ecorregión y el cambio climático en progreso, la CP es un área relevante para estudios de distribución de los ácaros en un rango geográfico. En términos generales se hace referencia a la zona del sur de la CP a las localidades ubicadas en la ecorregión Pampa, la zona central de la CP representadas por las ecorregiones Esteros del Iberá, Campos y Malezales, la parte en el norte por las localidades situadas en la ecorregión Selva Paranaense y la zona noroeste.

## 2.2 Colecta y prospección de las muestras

### 2.2.1 Trampeo de hospedadores

El material estudiado en esta tesis fue mayoritariamente obtenido en muestreos efectuados en forma colaborativa por el grupo de trabajo del Laboratorio de Ectoparásitos del CEPAVE (La Plata, Buenos Aires) y el Grupo de Estudios de Mamíferos Australes (GEMA, IDEAUS-CONICET, Puerto Madryn, Chubut), durante los años 2007 a 2013 (Galliari y Pardiñas 2021). A este se adicionaron muestras coleccionadas, con la participación del autor de esta tesis, durante los años 2017 a 2019. Estos proyectos tuvieron como objetivo explorar la diversidad de los ectoparásitos en varios roedores y sus ectoparásitos en lugar de hacer hincapié en un determinado género. Por eso es importante tener en cuenta que *Oligoryzomys* spp. se encontraban en simpatría con otros cricétidos aquí no mencionados y que no formaron parte de la presente tesis, excepto ácaros del género *Laelaps* colectados de otras tres especies de orizominos: *Holochilus chacarius*, *Holochilus brasiliensis* (Desmarest, 1819) y *Nectomys squamipes* y de un roedor akodontino, *Scapteromys aquaticus* (véase 2.3.2). Las comunidades de lelápinos de otros roedores solo se revisaron en algunas localidades (estos resultados no se muestran aquí, pero véase Lareschi y col. 2019).

Para la captura de los roedores se emplearon trampas tipo Sherman (Anthony y col. 2005). En cada punto de muestreo se establecieron estaciones de trampeo conformadas por un número variable (normalmente entre 40 y 80) de trampas. Los roedores capturados fueron sacrificados por inhalación de éter sulfúrico y se mantuvieron en bolsas de plástico para evitar el escape de sus ectoparásitos. Todos los procedimientos se llevaron a cabo siguiendo las normas éticas establecidas por la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (Giannoni y col. 2003). Una vez muerto el animal, el primer paso fue la prospección parasitológica exhaustiva. Posteriormente, los roedores fueron determinados taxonómicamente, medidos, sexados y procesados a los fines de su preservación como material de colección (Ramírez-Pulido y col. 1989). A cada uno de los roedores capturados se le asignó un número de campo, registrado en un catálogo de campo. La muestra de lelápinos asociada a cada roedor, resguardada en el campo en un vial, recibió el mismo número de campo que el hospedador. De esta manera, se estableció una relación inequívoca entre parásitos y hospedadores.

## **2.2.2 Prospección parasitológica**

Cada animal, una vez sacrificado, fue cepillado sobre una hoja blanca de papel, con la finalidad de visualizar los parásitos que caían del pelo. Estos fueron recogidos con un pincel empapado en alcohol 96% y transferidos a un vial con alcohol 96%. Todas las partes del cuerpo fueron examinadas con una aguja limpia, moviéndola en contra de la dirección de crecimiento del pelaje (y, también, detrás y dentro de las orejas). Ulteriormente, se examinó la bolsa de sacrificio, donde se recolectaron los parásitos restantes. Entre cada animal revisado, el cepillo fue limpiado para evitar la contaminación.

## **2.2.3 Preparación de los ácaros en el laboratorio**

Los ácaros lelápinos fueron examinados bajo microscopio binocular estereoscópico como primera etapa de la identificación taxonómica preliminar y cuantificación. A continuación, se eligieron submuestras para su estudio con más detalle mediante un abordaje integral morfológico, morfométrico y molecular (véase 2.3.1 – 2.3.3). Para el estudio al microscopio óptico los ácaros se aclararon en lactofenol a temperatura ambiente (7 – 14 días) y luego se montaron entre cubre y portaobjetos en el medio de Hoyer (modificación de Berlese) según Walter y Krantz (2009).

## **2.3 Estudios taxonómicos**

### **2.3.1 Criterios taxonómicos tradicionales**

Todos los ácaros lelápinos de este estudio fueron identificados aplicando criterios taxonómicos tradicionales. La identificación se basó, en primer lugar, en las hembras, ya que es el estadio más representado en las poblaciones de los roedores (p. ej., Gettinger y col. 2011). Además, es el estadio más utilizado en el que se basa la taxonomía clásica de los ácaros lelápinos (lelápidos) (Tipton 1960; Furman 1972a). Cuando fue posible se identificaron los machos y/o estados inmaduros (o, si fue necesario, la descripción/redescripción).

Se compararon los preparados con descripciones originales y, si estuvieron disponibles, con fotos (obtenidas por Fernando de Castro Jacinavicius) o preparados

de lecto-, holo- o cotipos, proporcionados por los curadores Darci Moraes Barros-Battesti, Valéria Castilho Onofrio y Fernando de Castro Jacinavicius, Coleção Acarológica do Instituto Butantan (IBSP), São Paulo, Brasil. Fonseca (1936, 1958) describió, en la mayoría de los casos, las especies basadas en series tipo (cotipos), de los que Furman (1971b) designó lectotipos para los géneros *Gigantolaelaps* y *Laelaps*.

Las medidas se siguieron según trabajos previos (p. ej. Gettinger 1992; Lareschi y Galliari 2014). En este sentido, las longitudes de los escudos (dorsal *LDS*, esternal *LSS*, anal *LAS*) se midieron desde los márgenes anteriores a los posteriores a lo largo de la línea media (Figura 1a, b); para el idiosoma, se incluyó la cutícula marginal blanda; para el escudo genital, la medición se realizó desde la base hasta el nivel de las setas genitales (*Lgs.gen*) (Figura 1b); para el escudo anal, se incluyó el cribum; para la medida *Pst.edge* se midió la distancia desde la base de la seta postanal hasta la línea media anterior del escudo anal (Figura 1b); el ancho del escudo esternal se midió desde los márgenes laterales a nivel de las setas *st2*; la del escudo holovenral se midió en el punto más ancho (Figura 1c); se midió desde la base hasta el extremo apical la longitud del espermatodáctilo, de la seta postanal y de las setas dorsales (*j5*, *z5*, *J5*, *Z5*), esternales (*st1-st3*), metasternales (*st4*) genitales (*gen*), ventral media-laterales *ZV1*, ventral internas (*JV1*, *JV2*), palpcoxales (*pcx*), adanales (*pan*), anteroventrales (*av*) de la coxa I-IV, posteroventrales (*pv*) de la coxa I; la distancia entre las setas se midió desde la línea media de la inserción de la base de una seta hasta la inserción de la otra seta.

En base de las setas de coxa I Fonseca (1958) distinguía dos grupos comparando cuatro especies de *Laelaps* y asignó: *Laelaps paulistanensis* y *Laelaps castroi* Fonseca, 1959 teniendo la seta anteroventral espiniforme y la posteroventral setiforme y larga como Grupo I (Figura 3a); Grupo II conformado por *L. manguinhos* y *Laelaps differens* Fonseca, 1936, con ambas setas de coxa I espiniformes (Figura 3b). La distinción entre ese tipo de setas se considera como un carácter importante en la diagnosis de las especies del género *Laelaps*, pero muestra un cierto grado de subjetividad (revisado en Allred 1969). Para facilitar la interpretación de la terminología de las setas se siguieron los comentarios de Allred (1969) y observaciones del material tipo de los Grupos I y II: *L. paulistanensis* – cotipo IBSP264 (1), *L. castroi* – lectotipo IBSP 2265; *L. differens* – holotipo IBSP17, *L. manguinhos*

– lectotipo IBSP18. Las setas del material tipo y del material estudiado se pueden diferenciar entre setas setiformes y espiniformes (Figura 3c).

Las setas setiformes son delgadas, se estrechan gradualmente hasta llegar a una punta delgada y afilada, cuya longitud es generalmente ocho o más veces a su grosor. Espiniforme describe a setas más anchas, que se estrechan abruptamente; sus lados pueden ser más. largas que anchas (Figura 3d). Setas espiniformes pueden terminar con una punta aguda (afilada), casi rectos y gradualmente ahusados y son generalmente entre dos a siete veces roma o redondeada.

### **2.3.2 Delimitación entre las especies y CS putativas**

En una primera aproximación se detectaron variaciones morfológicas, consideradas como morfotipos, en el género *Laelaps* (Figura 4). Algunas de estas no ajustaban a las especies descriptas. Por esto, se tomó a *Laelaps* como un modelo de estudio de identificación y determinación de CS putativas. Hoy en día existen varios marcos teóricos que facilitan la diferenciación de CS entre los fenómenos naturales y los artefactos (Struck y Cerca 2019)

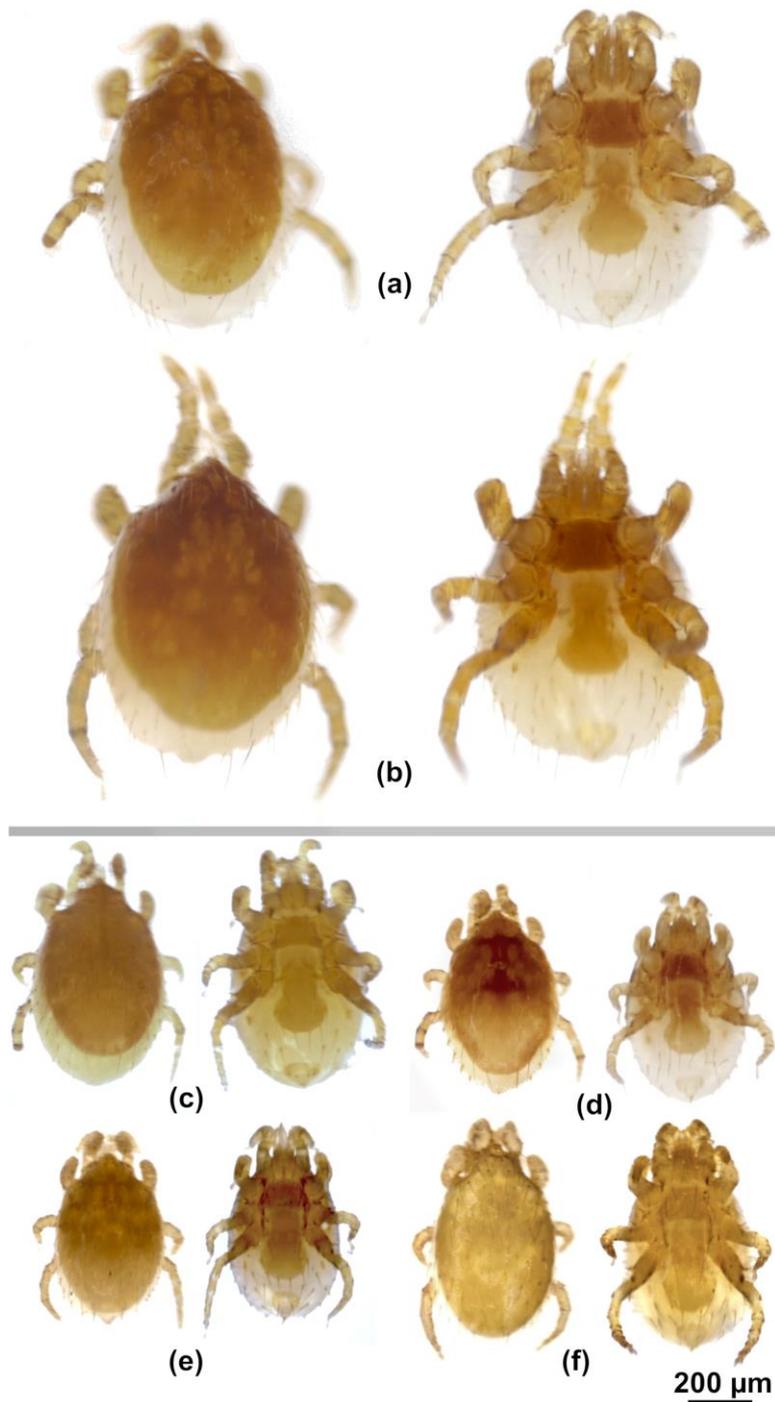
En el marco del presente trabajo se siguió una extensiva guía de Chenuil y col. (2019) para la clasificación de posibles CS. Dicho enfoque es similar a la propuesta de Struck (2018; 2019), contemplando no asignar el estatus “críptica” antes de investigar (delimitar) la especie utilizando todos los datos disponibles (p. ej., morfológicos, ecológicos, etológicos). Es decir, las CS *sensu stricto* son entidades biológicas, que parecen estar reproductivamente aisladas o parcialmente aisladas, aunque carecen de caracteres morfológicos diferenciales. De lo contrario, se trata de CS *sensu lato*, especies que se diferencian morfológicamente, aunque tienen el mismo nombre en latín. En consecuencia, una revisión taxonómica con su correspondiente descripción puede elevarlas al estado de especie plena (o de varias especies). Chenuil y col. (2019) proponen varias categorías de CS y otros niveles que aquí no se desarrollan. Un ejemplo sería para dar cuenta de la variación morfológica: nivel 2 - diferencias morfológicas significativas entre grupos, pero ningún carácter diagnóstico entre grupos (p. ej., los valores de los caracteres se solapan para los caracteres cuantitativos); nivel 3 - diferencias morfológicas diagnósticas entre grupos. Por lo tanto, cuando se encontraron diferencias morfológicas diagnósticas entre morfoespecies, se proporcionaron descripciones de especies nuevas siguiendo las

recomendaciones del ICZN (1999). Se construyó una “descripción o definición que exponga con palabras los caracteres que supuestamente diferencia el taxón” (Artículo 13 Nombres publicados después de 1930, Requisitos 13.1.1), siguiendo la recomendación 13A (...al describir un nuevo taxón nominal, el autor debiera dejar claro su propósito de distinguir el taxón incluyendo junto a éste una diagnosis, es decir, un resumen de los caracteres que diferencian el nuevo taxón nominal de los taxones relacionados o semejantes).

Según Chenuil y col. (2019), es recomendable incorporar para el análisis de delimitación (ya sea morfológicamente o molecularmente), tanto una buena cantidad ejemplares de la especie nominada, como algunos estrechamente relacionados o similares (y, preferiblemente, que el conjunto de las CS putativas se encuentran en simpatria). Por dicha razón y con fines comparativos se revisaron los especímenes de *Laelaps* que fueron compartidos entre *Oligoryzomys* spp. y otros roedores capturados en el área (véase 2.2.1). Para todos los roedores, incluyendo *Oligoryzomys* spp., en la literatura se menciona asociación con *Laelaps manguinhos* (véase 1.4.2) que podría cumplir el papel de una CS putativa.

Los estudios métricos (véase 2.3.1.1 – 2.3.1.2) se aplicaron para ácaros semejantes entre sí, por lo cual se diferenciaron los morfotipos según el tamaño y características de las setas en la coxa I siguiendo el ejemplo previamente mencionado de Fonseca (1958). Se diferenció entre ácaros de mayor tamaño (860 – 1100  $\mu\text{m}$  del largo del idiosoma) y que presentaron en la coxa I la seta anteroventral espiniforme y la posteroventral larga, fina y setiforme (Figuras 3a, c, 4a, b). Además, estos se asociaban exclusivamente con especies de *Oligoryzomys*.

Los ácaros del segundo grupo fueron de un tamaño menor (555 – 773  $\mu\text{m}$ ) y presentaron, a diferencia del primer grupo, ambas setas de la coxa I espiniformes y se asociaron, además de con *Oligoryzomys* spp., con otros roedores (p. ej. *Holochilus* spp., *Scapteromys aquaticus* y *Nectomys squamipes*) (Figuras 3b, d, 4c-f). Para ácaros del segundo grupo se definió un complejo de especies que se denomina de aquí en más como *Laelaps manguinhos sensu lato*. A dicho complejo se asignaron otros lelápinos morfológicamente similares. Por otro lado, se proporcionó un concepto más estricto para una de las especies identificadas, *L. manguinhos*, i.e. *Laelaps manguinhos sensu stricto* (Figura 4c).



**Figura 4.** Morfotipos asignados según el tamaño y características de las setas en la coxa I. (a-b). Morfotipos de mayor tamaño, seta posteroventral setiforme de la coxa I; (c-f). Morfotipos de menor tamaño, seta posteroventral espiniforme de la coxa I: (c-f). *Laelaps manguinhos* *sensu lato*; (c) *Laelaps manguinhos sensu stricto*.

### 2.3.1.1 Delimitación entre especies mediante morfometría lineal

La morfometría lineal se aplicó para hembras del género *Laelaps*. El análisis se basó en medidas representativas de las diferentes regiones del cuerpo de los lelápinos (Gettinger 1992; Martins-Hatano y col. 2012; Lareschi y Galliari 2014). Para los morfotipos de mayor tamaño y con seta posteroventral setiforme se analizaron 104, de los cuales: 57 se asociaron con *O. nigripes* capturado en: Guaycolec, La Balandra, Las Palmas, Refugio Moconá, RP 19 San Cayetano, San Juan Poriahú, San Nicolás, Santa Inés, Santo Domingo. 33 se asociaron con *O. flavescens*, capturado en: Arana, Pereyra, San Cayetano, San se asociaron Juan Poriahú, San Nicolás, Santa Ana, Santa Inés, Santo Domingo 12 se asociaron con *O. fornesi* capturado en: Guaycolec, Las Palmas, RP 33, San Nicolás

Para *Laelaps manguinhos* *sensu lato* se analizaron 109 especímenes, de los cuales: 23 se asociaron con *H. chacarius* capturado en: Estancia El Cimarrón, Laguna Nainneck, San Nicolás 15 se asociaron con *H. brasiliensis* capturado en: Chascomús, A° Ana, 17 se asociaron con *O. flavescens* capturado en: Arana, Santa Ana, Piñalito, Santo Domingo 20 se asociaron con *O. nigripes* capturado en: Las Palmas, La Balandra, Santo Domingo, Uruguay. Nueve se asociaron con *O. fornesi* capturado en: San Juan Poriahú, Laguna Nainneck 13 se asociaron con *S. aquaticus* capturado en: Las Palmas, La Balandra 12 se asociaron con *N. squamipes* capturado en: Piñalito, Refugio Moconá.

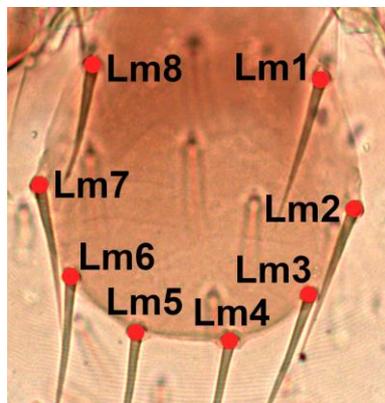
Se realizó un análisis de componentes principales (PCA; principal component analysis por sus letras en inglés) para reducir la multidimensionalidad de los datos morfométricos. Las variables se transformaron en *ln* para estandarizar los datos. Los eigenvalores se extrajeron de la matriz de varianza-covarianza. Para evaluar las diferencias estadísticas en las variaciones morfométricas se utilizaron los componentes principales (PC) 1, 2 y 3. Se realizó una prueba de normalidad Shapiro-Wilk test. Se ejecutó un Análisis Discriminante para visualizar la relación entre los grupos. Para evaluar diferencias estadísticas entre hospedadores en los componentes principales se realizó una prueba t de Student (para distribución normal) y un test de Kruskal Wallis (para datos no paramétricos), usando un alfa de 0.05. Los

análisis estadísticos se realizaron con el programa JMP7 (SAS Institute Inc), mientras que el test de Kruska Wallis se calculó en el programa InfoStat.

### 2.3.1.2 Delimitación entre especies mediante morfometría geométrica

Se consideró analizar la variación en la forma del escudo genital mediante una aproximación morfogeométrica (Benítez y Püschel 2014; Suppasat y Wongsiri 2018).

Se tomaron fotografías de cada espécimen con el mismo aumento, usando un microscopio óptico Leica DM2500 y una cámara acoplada (modelo DMC2900), mediante la aplicación Leica Application Suite software (LAS V.4.12). Se usó el programa tpsUtil versión 1.74 para obtener un archivo tps y digitalizar ocho landmarks tipo I manualmente en el escudo genital (Figura 5), con el programa tpsDIG2 (Adams y col. 2013; Rohlf 2015). Para representar la forma del escudo genital se eligieron los landmarks en las inserciones de cada seta (*gen*, *ZV1*, *JV1* y *JV2*). Mediante el paquete MORPHOJ (Klingenberg 2011), las coordenadas de referencia de los landmarks fueron alineadas y superpuestas usando la función Procrustes Fit para eliminar la variación debida a las diferencias de escala, posición y orientación de las coordenadas.



**Figura 5.** Ubicación y nomenclatura de los landmarks (Lm) utilizados en el análisis morfogeométrico del escudo genital.

Para los morfotipos de mayor tamaño y con seta posteroventral setiforme analizaron un total de 62 fotografías: 26 de *Laelaps paulistanensis* asociados a *Oligoryzomys nigripes*, 22 de *L. schatzi* asociados a *O. flavescens*, 14 de *O. fornesi* provenientes de los sitios de muestreo ya mencionadas para morfometría lineal (véase 2.3.1.1)

Para *L. manguinhos* *sensu lato* solo se incluyeron fotografías que corresponden a los especímenes asociados al género *Oligoryzomys*: 18 especímenes asociados con *O. flavescens*, nueve con *O. fornesi* y 21 con *O. nigripes*, provenientes de los sitios de muestreo ya mencionadas para morfometría lineal (véase 2.3.1.1). Para establecer un posible error de medición, se promediaron las coordenadas Procrustes de cada espécimen y del tamaño centroide. Para estimar efecto alométrico, se analizó la regresión de la distancia de Procrustes (variable dependiente) sobre el tamaño centroide (variable independiente) entre las especies y dentro de cada especie por separado. Para evaluar las diferencias de la forma entre las especies se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (CVA) únicamente usando los residuos de la regresión (sin el efecto del tamaño) (Klingenberg 2016). Los residuos de la regresión se sometieron a una prueba de validación cruzada en DFA basada en las distancias de Mahalanobis en una prueba de permutación con 10000 rondas para calcular los valores de p.

### **2.3.3 Estudios moleculares**

#### **2.3.3.1 Delimitación entre especies y especies crípticas putativas**

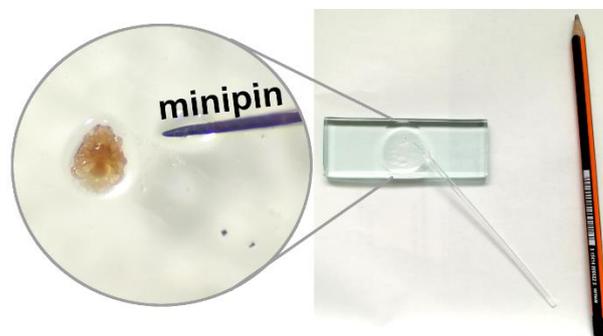
Los estudios moleculares para la delimitación de las especies se basaron en métodos de construcción de árboles filogenéticos y en las distancias genéticas entre y dentro de las unidades consideradas especies.

Las secuencias de ADN se obtuvieron simultáneamente y en la mayoría de los taxones en forma previa a los estudios morfológicos. De esta forma, se evaluó la congruencia entre los resultados obtenidos mediante los diferentes abordajes (i.e. taxonomía integrativa; Dayrat 2005; Padial y col. 2010).

Para la extracción de ADN de ácaros fijados en etanol de 96° se modificó el método de extracción no destructivo con Chelex® por primera vez para los Acari. En su mayoría el protocolo fue previamente utilizado, entre otros, para insectos (Konakandla y col. 2006; Per y Ercan 2015; Miura y col. 2017). Cada individuo fue perforado con un BioQuip® “minipin” de 0.15 mm de diámetro en el tegumento de la parte blanda del opistosoma (lateralmente, en la parte descubierta entre el escudo dorsal y el idiosoma) y se empujó levemente con otro pin un poco más grueso para liberar la mayor parte del material interno (Figura 6). Este proceso se llevó a cabo en

5µl de los 40 µl finales de la solución de Chelex®. Los 5µm con el individuo y el contenido interno del ácaro fueron transferidos con una punta de pipeta estéril directamente en el tubo microvial que contenía los restantes 35 µl de la solución Chelex. Para la digestión se agregaron 3 µm de proteinasa K y los tubos fueron incubados a 56°C durante 16 horas. Los pasos restantes fueron siguiendo el protocolo del fabricante de Chelex® con la excepción de la velocidad de centrifugación, que se ajustó a 13000 rpm para disminuir el efecto mecánico sobre el exosqueleto. Luego de la centrifugación, se recuperó la cutícula para el posterior montaje mediante Hoyer. El volumen final del ADN extraído fue 30 µl.

El ADN obtenido fue amplificado utilizando el método de PCR (Polymerase



**Figura 6.** Ilustración del BioQuip® "minipin" en el medio de Chelex®.

Chain Reaction) mediante los primers universales LCO1490 y HCO2198 (Folmer y col. 1994) para la región mitocondrial (~680bp) y los primers RhITS-F y AmITS-R (Roy y col. 2009) para los genes 18S, espacio intergénico 1 (ITS1), 5.8S, espacio intergénico 2 (ITS2) y 28S de la región nuclear (~480 bp). La PCR se realizó en un termociclador (Eppendorf® flexlid) usando GoTaq® Green Master Mix (Promega). El protocolo de PCR fue aplicable para ambos genes con una denaturación inicial de 10 min a 94°C, luego 34 ciclos de: denaturación por 30 segundos a 94°C, anclaje por 40 segundos a 51°C y extensión por 1 min a 72°C; luego se realizó una extensión final de 5 min a 72°C. En algunos casos optimizó disminuir la cantidad de los ciclos a 32 y la temperatura del anclaje a 49-50°C, aunque solo fue el caso de unas pocas muestras. Los productos de la PCR se resolvieron en geles de agarosa al 1%, se tñieron con bromuro de etidio y se visualizaron bajo un transiluminador UV. Cuando fue posible obtener una banda en el gel los productos de PCR fueron secuenciados mediante servicios de Macrogen (Seúl, República de Corea del Sur).

Las secuencias obtenidas fueron editadas y alineadas con el método MUSCLE (Edgar 2004), mediante el programa Geneious prime versión 2019. Las secuencias editadas fueron examinadas en búsqueda 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 on XSEDE” de una plataforma online (CIPRES Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research Project, Miller y col. 2010) para determinar el mejor modelo de sustitución de nucleótidos.

### **2.3.3.2 Estudios filogenéticos**

Los estudios filogenéticos se basaron en secuencias obtenidas para la delimitación entre especies y especies crípticas putativas (véase 2.3.3.1), exclusivamente de los marcadores nucleares. Por un lado, no se obtuvo suficientes secuencias para reconstruir árboles filogenéticos utilizando marcadores mitocondriales. Por el otro, las secuencias ITS se han utilizado con éxito no solamente para determinar el estatus de las especies, sino también para resolver muchas cuestiones filogenéticas en los Acari (Dabert 2006). En CIPRES se realizaron los árboles filogenéticos mediante Inferencia Bayesiana con el programa MrBayes 3.2.7 (Ronquist y Huelsenbeck 2003) con 1 millón de generaciones.

La convergencia se comprobó utilizando Tracer v1.6.1 (Suchard y col. 2018) y el comando del sumatorio en MrBayes 3.2.7. Todas las corridas alcanzaron la convergencia después de descartar (“burn-in”) el primer 25% de los árboles. El árbol fue visualizado mediante el programa FigTree v.1.4.3. (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>). El comando sumt en MrBayes se utilizó para obtener valores de apoyo estadístico para los nodos de los árboles. Las probabilidades posteriores bayesianas fueron transformadas a porcentaje.

Se compararon las relaciones filogenéticas de los ácaros lelapinos y de los roedores hospedadores con el fin de explorar si la filogenia del parásito refleja la de su hospedador como resultado de la coespeciación (i.e. regla de Fahrenholz; revisado en Brooks 1979). Si no hay congruencia, se pueden postular que la especiación sigue los cambios de hospedador, proceso denominado “host-switch”. De esta manera, se compararon ácaros lelapinos asociados a roedores *Oligoryzomys*, y por otro lado se analizó el género *Laelaps* en su vinculación con otros miembros de la tribu Oryzomyini

y Akodontini. Se incorporó en el análisis la especie *Laelaps echidninus* Berlese, 1887, que fue colectada en la ciudad de La Plata, Provincia de Buenos Aires (región Neotropical) de un roedor *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769). La especie se identificó según Coffee y Retief (1972): p. ej. presencia de pilus dentilis delgado y doblado en la punta, menor de 0.1mm; longitud del escudo dorsal menor de 1.1mm. Otras secuencias de los ácaros asociados a los roedores del Viejo Mundo (i.e. paleártico y paleotrópico) se obtuvieron del GenBank de *L. muricola* Trägårdh, 1910 (región mitocondrial: KU166786, KU166787; región nuclear: MF419347, MF419348;) y *L. giganteus* (Berlese, 1918) (región mitocondrial: KU166668, KU166669; región nuclear: MF419312, MF419313). Se utilizó *Androlaelaps marshalli* Berlese, 1903 (región mitocondrial: KF805856; región nuclear: MF419349;) como outgroup (Engelbrecht y col. 2014). Se realizó un análisis de distancias genéticas (número de sustituciones de bases por sitio) en MEGAX (Kumar y col. 2018) para evaluar la divergencia entre secuencias. El análisis fue realizado utilizando el modelo Maximum Composite Likelihood (Tamura y col. 2004), la tasa de variación entre sitios fue modelada con una distribución gamma.

### 2.3.4 Nuevas especies del género *Laelaps*

Con fines comparativos se examinó otro material disponible y que no formó parte del presente trabajo (excepto las muestras de Santa Inés y Villa Elisa) para verificar las identificaciones previas referidas a la asociación entre la especie *Laelaps paulistanensis* y los roedores *Oligoryzomys flavescens/O. nigripes* y entre la especie *L. manguinhosii* en asociación con los roedores *O. flavescens/O. nigripes*, *S. aquaticus* y *H. vulpinus*. Los especímenes de localidad La Balandra se refieren en ese caso al material colectado entre 1990-2001 y no al material colectado por la tesista y colaboradores en el macro de la presente tesis. El objetivo principal fue actualizar los límites geográficos y respectivas asociaciones parasito-hospedador según nuevas identificaciones aquí presentadas. Se revisaron los registros de la asociación entre *O. nigripes/O. flavescens* y *L. paulistanensis/L. manguinhosii* reportados en Argentina para las localidades Punta Lara 34°47'S; 58°01'W (citados en Lareschi 1996, 2006b; Lareschi y Krasnov 2010 para *O. flavescens*, ambos ácaros), Hudson 34°45'S; 58°06'W (citado en Lareschi y col. 2003b, ambos roedores, ambos ácaros), Ramallo 33°30'S; 59°52'W y Palo Blanco 34°53'S; 57°50'W, La Balandra 34°55'45"S; 57°42'

58°W (citado en Lareschi y Krasnov 2010 para *O. flavescens*), Villa Elisa 32° 07'16"W; 58° 27' 00"W (citado en Abba y col. 2001, ambos roedores).

En la última instancia del estudio taxonómico se describieron las especies nuevas detectadas para *Laelaps*, incluyendo una diagnosis de cada una. En todas las descripciones se indica el valor del holotipo seguido, entre paréntesis, del rango de valores. Las medidas y descripciones más extensas se brindan en el Anexo. Algunas muestras utilizadas para las descripciones se fotografiaron con un microscopio electrónico de barrido (SEM; modelo 6360 LV; JEOL, Tokio, Japón). Por último, se proporciona, por primera vez, una clave para la identificación de las hembras de *Laelaps* para la CP, que incluye a las especies nuevas para la ciencia aquí detectadas.

## **2.4 Descriptores cuantitativos y factores de distribución de los ácaros lelápinos en la CP**

### **2.4.1 Descriptores cuantitativos**

Se ha demostrado que los estudios parasitológicos de diez individuos hospedadores coespecíficos permiten estimar de forma confiable la riqueza y composición de las especies de ectoparásitos (Krasnov et. al 2005). No todos los sitios de muestreo cumplieron con esos requisitos ya que en algunas se capturó una menor cantidad de roedores (p. ej., Villa Elisa, Arroyo Ana; Tabla 3). Cuando fue posible se fusionaron los datos obtenidos de localidades de muestreo con características ambientales y fitogeográficas comunes y razonablemente próximas. Asimismo, se excluyeron sitios de muestreo cuando no fue posible fusionarlos. De esa manera se incluyeron en todos los análisis estadísticos 20 de 33 localidades de muestreo y 345 de 355 roedores capturados: 111 *Oligoryzomys flavescens*; 17 *O. fornesi*, y 217 *O. nigripes*.

Para aumentar la cantidad de los individuos de *O. flavescens* se unieron los datos de las localidades (5) y (6), tratadas como A°Ana, para *O. fornesi* las localidades (30) y (31), tratada como RP33 y para *O. nigripes* se unieron los datos de varias localidades de la Provincia Misiones: (18) con (19), tratada como RP2; (20) con (21), tratada como Refugio Moconá, (26) con (27), tratada como Uruzú (véase los nombres completos en la Tabla 1).

No se tuvieron en cuenta las ecorregiones representadas por menos de diez individuos coespecíficos en los análisis estadísticos, como fue el caso de los *O. fornesi* de la ecorregión Esteros del Iberá y *O. flavescens* de Chaco Húmedo, Espinal y Selva Paranense.

Dado que los datos no se ajustaron a una distribución normal, se aplicó estadística no paramétrica. Para evaluar las diferencias de abundancias medias de ácaros entre las distintas localidades (alfa 0.05) se realizó un test de Kruskal-Wallis mediante el programa InfoStat (versión 2020). Con el fin de evaluar las diferencias entre las abundancias e intensidades medias de las distintas especies de ácaros entre las distintas especies hospedadoras se utilizó un test de Bootstrap-t y para determinar las diferencias entre las prevalencias se utilizó un test exacto de Fisher. Estos análisis fueron realizados mediante el programa Quantitative Parasitology 3.0.

Se calculó la riqueza (S) y la diversidad mediante el índice de Shannon-Wiener (H') y Dominancia (D; número de ácaros de una especie determinada colectada de todos los hospedadores/número total de ácaros de todas las especies colectados de todos los hospedadores X 100) según Magurran (1988). El índice de diversidad (H') describe la composición de la comunidad en términos de la riqueza y la igualdad relativa de la distribución de las especies:

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

donde  $p_i$  es la abundancia relativa de la especie  $i$  en la muestra. Se analizó la similitud cuantitativa de las comunidades estudiadas mediante el empleo del Índice de Sørensen  $C_N$  (Magurran 1988):

$$C_N = \frac{2jN}{(aN + bN)}$$

donde  $jN$  es la suma de las abundancias más bajas registradas en las especies comunes a las comunidades  $a$  y  $b$ ,  $aN$  el número total de individuos en el sitio  $a$  y  $bN$  el número total de individuos en el sitio  $b$ .

Se estimaron la abundancia (AT; número total de ácaros de una especie particular en un individuo hospedador), la abundancia media de ácaros (AM; cantidad de ácaros en promedio por especie hospedadora), la intensidad media de ácaros (IM; cantidad de ácaros en promedio por hospedador parasitado) y la prevalencia (P; porcentaje de roedores parasitados por cada especie de ácaro) según Bush *et al.*,

(1997). Estos cálculos se hicieron con el programa Quantitative Parasitology 3.0. con un intervalo de confianza de 95%.

Debido a la gran cantidad de hembras (n = 5091, 98.8% de los datos) solo se trabajó con estas, excluyéndose machos y ninfas (1.2% de los datos) de los análisis estadísticos (p. ej. regresión logística), excepto para el cálculo de índices parasitológicos (*vide supra*). Sobre las frecuencias de las prevalencias (bimodalidad o trimodalidad) se evaluó la comunidad parasitaria (Bush y Holmes 1986) y, cuando fue posible, correlación con las AM (para representar la abundancia local). Este tipo de análisis permite diferenciar entre: especies “core” (= centrales) y satélite. La hipótesis central-satélite fue introducida en la ecología de los parásitos por Bush y Holmes (1986), que representaron la dispersión regional de los parásitos por la prevalencia y la abundancia local por la intensidad. Las especies central se refieren a especies regionalmente comunes y localmente abundantes. En cambio, las especies satélites tienden a parasitar pocos hospedadores y son poco numerosas. Además existe una tercera categoría de especies “secundarias” que cuentan con características intermedias (Bush y Holmes 1986). La hipótesis del central-satélite (Hanski 1982) expone dos patrones empíricos de distribución de las especies: (1) una correlación positiva entre la distribución y la AM y (2) una distribución bimodal de las especies dentro de una región geográfica. Esta hipótesis predice que las especies centrales, pero no las especies satélite, deberían estar bien dispersas en el espacio de nicho (Bush y col. 1997).

El índice de especificidad hospedatoria ( $S_i$ , Rohde, 1980) se calculó utilizando la IM como indicador de la intensidad de infección (estimador de la densidad):

$$S_i \text{ (densidad)} = \frac{\sum \frac{x_{ij}}{n_j h_{ij}}}{\sum \frac{x_{ij}}{n_j}}$$

donde ,  $S_i$  es el índice de especificidad del hospedador de la  $i$ -ésima especie de parásito,  $x_{ij}$  = número de individuos parásitos de la  $i$ -ésima especie de parásito en la  $j$ -ésima especie del hospedador,  $n_j$  = número de individuos del hospedador de la  $j$ -ésima especie examinada,  $h_{ij}$  = rango del hospedador especie  $j$  en función de la densidad de infección,  $x_{ij} \div n_j$  (mientras  $S_i$  sea más cercano a 1, el ácaro es más específico. Este índice es considerado mejor indicador del éxito de los parásitos en la

infección de hospedadores de diferentes especies y la medida más apropiada para el cálculo del índice de Rohde (Poulin 2007). En los análisis se incluyeron las tres especies de *Oligoryzomys*, excepto para *Laelaps* donde también se comparó el índice de especificidad entre otros roedores que formaron parte de los estudios taxonómicos (i.e. *Holochilus* spp., *Nectomys squamipes*, *Scapteromys aquaticus*).

#### **2.4.2 Distribución geográfica de los ácaros lelápinos en la CP Argentina**

Para visualizar la distribución geográfica de la AT de los ácaros y sus respectivos hospedadores, se construyeron tres mapas de todos los lelápinos asociados a cada población hospedadora (Bush et al., 1997) en cada sitio de muestreo, mediante el programa ArcMap® 10.1. Se comparó la distribución conocida de los *Oligoryzomys* spp. (Salazar-Bravo 2017b para *O. flavescens*; Pardiñas 2017a para *O. fornesi*; Salazar-Bravo 2017a para *O. nigripes*) y las AM de cada ácaro identificado en cada localidad de estudio según Tabla 3.

#### **2.4.3 Análisis de los factores que influirían la distribución de los ácaros**

Se analizaron las diferencias en las AT de cada especie de ácaro según factores bióticos como la especie y el sexo del hospedador y según factores ambientales. De *Oligoryzomys flavescens* se determinaron 64 machos y 49 hembras. Para *O. fornesi* se identificaron 13 machos y cinco hembras y para *O. nigripes* 121 machos y 96 hembras. Para la interpretación de factores ambientales se consideró la latitud (posición geográfica del hospedador) y la ecorregión. La latitud se utilizó como una estimación de la posición geográfica del hospedador, que implica variaciones en la temperatura global y la humedad relativa, factores considerados muy importantes para lelápinos (Tipton 1960). Las ecorregiones, tomadas aquí de acuerdo al criterio de Burkart y col. (1999), se basan en diversos aspectos como la geomorfología, hidrología, suelos, vegetación, clima, etc. Se evaluó la influencia de todos los factores del hospedador y del ambiente recientemente mencionados en forma conjunta, sobre la variable AT de las distintas especies de ácaros aplicando una regresión logística mediante el programa JMP 7.0.1 (SAS Institute Inc.). Se utilizó el  $R^2$  como un indicador de influencia de cada factor sobre AT de los ácaros.

Para evaluar las diferencias de AT/AM de ácaros de datos categóricas, no paramétricos (p. ej. la especie hospedadora, el sexo, la ecorregión y la distribución

local) se realizó un test de Kruskal-Walis. Estos análisis se aplicaron en el programa InfoStat (versión 2020).

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 Estudios taxonómicos

##### 3.1.1 Ácaros lelápinos determinados

De los 355 roedores del género *Oligoryzomys* se recolectaron 5154 lelápinos (Tablas 2 y 3). En la Tabla 3 se indican las categorías asignadas de la distribución local de los roedores. Todos los registros referidos a *Oligoryzomys fornesi* constituyen primeras menciones.

**Tabla 2.** Número total de ácaros por especie de cada hospedador. Abreviaturas: H = hembra, M = macho, N = ninfa.

	<i>Oligoryzomys flavescens</i> (n=119)	<i>Oligoryzomys fornesi</i> (n= 19) Ácaros H / M / N	<i>Oligoryzomys nigripes</i> (n=217)	Total
<i>Androlaelaps fahrenheitzi</i>	59 / - / -	15 / 2 / -	189 / 1 / -	263 / 3 / -
<i>Gigantolaelaps wolffsohni</i>	210 / 3 / -	27 / - / -	544 / 7 / -	781 / 10 / -
<i>Laelaps paulistanensis</i>	-----	-----	1502 / - / -	1502 / - / -
<i>Laelaps schatzi</i>	154 / - / -	44 / - / -	-----	198 / - / -
<i>Laelaps</i> sp. nov. 1	374 / 10 / 8	42 / 3 / -	168 / 14 / 7	584 / 27 / 15
<i>Mysolaelaps microspinosus</i>	576 / - / -	56 / - / -	31 / - / -	663 / - / -
<i>Mysolaelaps parvispinosus</i>	95 / - / -	45 / - / -	965 / - / -	1105 / - / -
Total	1468 / 13 / 8	229 / 5 / -	3399 / 22 / 7	5096 / 40 / 15

Del material adicional que fue utilizado para delimitar especies del género *Laelaps* se colectaron 55 especímenes (50 hembras y cinco machos) asociados a otros roedores en el área: *Holochilus brasiliensis*, *H. chacarius*, *Scapteromys aquaticus* y *Nectomys squamipes*. Para los tres roedores del género *Oligoryzomys* se identificaron las especies *Androlaelaps fahrenheitzi*, *Gigantolaelaps wolffsohni*, *Mysolaelaps microspinosus* y *M. parvispinosus* (Tabla 2). Se detectó la asociación entre *Laelaps paulistanensis* únicamente con *Oligoryzomys nigripes*. Para *O. flavescens* y *O. fornesi* se reportó una nueva especie: *Laelaps schatzi* Savchenko & Lareschi, 2019, que fue descrita en el marco de esta tesis.

**Tabla 3.** Número total de ácaros de cada especie colectado de cada especie hospedadora por sitio de muestreo. Las localidades presentan el nombre abreviado (véase Tabla 1 para el nombre completo). Abreviaturas: H = hembra, M = macho, N = ninfa, *Afah* = *Androlaelaps fahrenheitzi*, *Gwol* = *Gigantolaelaps wolffsohni*, *L* = *Laelaps*; *pau* = *paulistanensis*, *sch* = *schatzi*, *Mys* = *Mysolaelaps*; *mic* = *microspinosus*, *par* = *parvispinosus*, *O* = *Oligoryzomys*; *fla* = *flavescens*, *for* = *fornesi*, *nig* = *nigripes*; CH = Caco Húmedo, CM = Campos y Malezales, ES = Espinal, EI = Esteros del Iberá, PA = Pampa, SP = Selva Paranense.

Sitio del muestreo	Hosp.	(n)	<i>Afah</i>	<i>Gwol</i>	Lsp. nov.1	<i>Lpau</i>	<i>Lsch</i>	<i>Mmic</i>	<i>Mpar</i>
				(H/ M/ N)					
Chascomús (PA)	<i>Ofla</i>	27	8 / - / -	40 / - / -	144 / 6 / 5	-----	6 / - / -	72 / - / -	-----
Arana (PA)	<i>Ofla</i>	24	15 / - / -	42 / 1 / -	62 / - / -	-----	7 / - / -	195 / - / -	-----
La Balandra (PA)	<i>Ofla</i>	12	9 / - / -	22 / 2 / -	15 / - / -	-----	20 / - / -	21 / - / -	-----
La Balandra (PA)	<i>Onig</i>	14	9 / - / -	59 / 7 / -	65 / 1 / -	149 / - / -	-----	6 / - / -	-----
Pereyra (PA)	<i>Ofla</i>	19	10 / - / -	39 / - / -	17 / - / -	-----	27 / - / -	118 / - / -	-----
Villa Elisa (PA)	<i>Ofla</i>	2	1 / - / -	5 / - / -	-----	-----	-----	-----	-----
Arroyo Ana (PA)	<i>Ofla</i>	4	3 / - / -	15 / - / -	-----	-----	12 / - / -	15 / - / -	-----
Santa Ana (ES)	<i>Ofla</i>	3	4 / - / -	4 / - / -	6 / - / 2	-----	9 / - / -	53 / - / -	-----
Esquina (EI)	<i>Ofla</i>	2	-----	2 / - / -	-----	-----	1 / - / -	-----	1 / - / -
Santo Domingo (CM)	<i>Ofla</i>	2	-----	2 / - / -	35 / - / -	-----	1 / - / -	43 / - / -	-----
Santo Domingo (CM)	<i>Onig</i>	10	23 / 1 / -	21 / - / -	30 / 1 / 1	83 / - / -	-----	4 / - / -	16 / - / -
La Cruz (CM)	<i>Onig</i>	2	-----	6 / - / -	1 / - / -	7 / - / -	-----	-----	-----
Santo Tomé (CM)	<i>Ofla</i>	1	-----	1 / - / -	2 / 1 / -	-----	1 / - / -	2 / - / -	-----
Pariopá (CM)	<i>Onig</i>	2	-----	12 / - / -	1 / - / -	26 / - / -	-----	-----	25 / - / -
San Nicolás (EI)	<i>Ofla</i>	6	-----	11 / - / -	11 / 1 / -	-----	16 / - / -	25 / - / -	46 / - / -
San Nicolás (EI)	<i>Ofor</i>	1	-----	-----	-----	-----	4 / - / -	3 / - / -	4 / - / -
San Nicolás (EI)	<i>Onig</i>	22	19 / - / -	64 / - / -	-----	334 / - / -	-----	-----	1 / - / -
San Juan Poriahú (EI)	<i>Ofla</i>	3	4 / - / -	3 / - / -	28 / - / -	-----	30 / - / -	24 / - / -	22 / - / -
San Juan Poriahú (EI)	<i>Ofor</i>	1	-----	-----	16 / - / -	-----	-----	1 / - / -	2 / - / -
San Juan Poriahú (EI)	<i>Onig</i>	2	-----	7 / - / -	10 / - / -	9 / - / -	-----	-----	1 / - / -
RP 118 (EI)	<i>Onig</i>	1	-----	5 / - / -	-----	15 / - / -	-----	-----	6 / - / -
San Cayetano (CH)	<i>Ofla</i>	1	-----	3 / - / -	-----	-----	3 / - / -	-----	3 / - / -
San Cayetano (CH)	<i>Ofor</i>	1	-----	1 / - / -	-----	-----	1 / - / -	-----	1 / - / -
San Cayetano (CH)	<i>Onig</i>	1	2 / - / -	2 / - / -	1 / - / -	6 / - / -	-----	-----	4 / - / -
Santa Inés (CM)	<i>Ofla</i>	7	-----	6 / - / -	6 / - / -	-----	10 / - / -	1 / - / -	11 / - / -
Santa Inés (CM)	<i>Onig</i>	4	-----	10 / - / -	2 / - / -	43 / - / -	-----	-----	13 / - / -
El Paraíso (SP)	<i>Onig</i>	2	5 / - / -	6 / - / -	-----	4 / - / -	-----	-----	9 / - / -
RP2 (SP)	<i>Onig</i>	6	2 / - / -	11 / - / -	1 / - / -	18 / - / -	-----	-----	29 / - / -
PP Moconá (SP)	<i>Onig</i>	1	-----	-----	1 / - / -	3 / - / -	-----	-----	4 / - / -
Refugio Moconá (SP)	<i>Onig</i>	22	9 / - / -	43 / - / -	-----	66 / - / -	-----	10 / - / -	116 / - / -
Guaraní (SP)	<i>Onig</i>	14	1 / - / -	17 / - / -	3 / - / -	74 / - / -	-----	-----	119 / - / -
Piñalito (SP)	<i>Ofla</i>	3	3 / - / -	10 / - / -	36 / 2 / 1	-----	10 / - / -	7 / - / -	12 / - / -
Piñalito (SP)	<i>Onig</i>	25	19 / - / -	64 / - / -	6 / 5 / -	210 / - / -	-----	-----	117 / - / -
Campo Anexo (SP)	<i>Onig</i>	20	50 / - / -	34 / - / -	-----	77 / - / -	-----	-----	146 / - / -
Urugua-í (SP)	<i>Onig</i>	10	9 / - / -	21 / - / -	4 / - / -	21 / - / -	-----	-----	39 / - / -
RP 19 (SP)	<i>Onig</i>	4	3 / - / -	14 / - / -	7 / - / 5	20 / - / -	-----	-----	33 / - / -
Uruzú (SP)	<i>Onig</i>	15	16 / - / -	27 / - / -	28 / 5 / 1	70 / - / -	-----	11 / - / -	78 / - / -
Las Palmas (CH)	<i>Ofla</i>	1	2 / - / -	5 / - / -	12 / - / -	-----	1 / - / -	-----	-----
Las Palmas (CH)	<i>Ofor</i>	1	-----	1 / - / -	1 / - / -	-----	1 / - / -	-----	-----
Las Palmas (CH)	<i>Onig</i>	12	12 / - / -	36 / - / -	6 / - / -	83 / - / -	-----	-----	31 / - / -
5 km NW (CH)	<i>Onig</i>	1	-----	7 / - / -	1 / - / -	11 / - / -	-----	-----	-----
RP 33 (CH)	<i>Ofor</i>	6	2 / - / -	3 / - / -	1 / - / -	-----	7 / - / -	21 / - / -	1 / - / -
RP 48 (CH)	<i>Ofor</i>	1	1 / 2 / -	1 / - / -	2 / - / -	-----	3 / - / -	8 / - / -	1 / - / -
Guaycolec (CH)	<i>Ofor</i>	6	11 / - / -	16 / - / -	1 / 3 / -	-----	28 / - / -	21 / - / -	31 / - / -
Guaycolec (CH)	<i>Onig</i>	29	10 / - / -	78 / - / -	1 / 2 / -	173 / - / -	-----	-----	178 / - / -
Laguna Nainneck (CH)	<i>Ofor</i>	2	1 / - / -	5 / - / -	21 / - / -	-----	-----	2 / - / -	5 / - / -

Entre los roedores que se encontraron en las localidades muestreadas y que compartían según los registros previos a *Laelaps manguinhos*, solo se pudo confirmar dicha asociación con representantes de *Holochilus* spp. Para las especies de *Oligoryzomys*, *S. aquaticus* y *N. squamipes*, se identificaron y describieron tres del género *Laelaps*, nuevas para la ciencia.

Estas cuatro especies integran el complejo *Laelaps manguinhos sensu lato*, tal como se define en continuación.

La información de la Tabla 3 por cada especie hospedadora y cada sitio de muestreo, se utilizará para los estudios de descriptores cuantitativos y factores de distribución (véase 3.2). Para los estudios filogenéticos se identificaron las especies *Laelaps* sp. nov. 1 asociada a *Oligoryzomys* spp., *Laelaps* sp. nov. 2 asociada a *S. aquaticus* y *Laelaps* sp. nov. 3 asociada a *N. squamipes* (véase 2.3).

## I) Género *Laelaps*

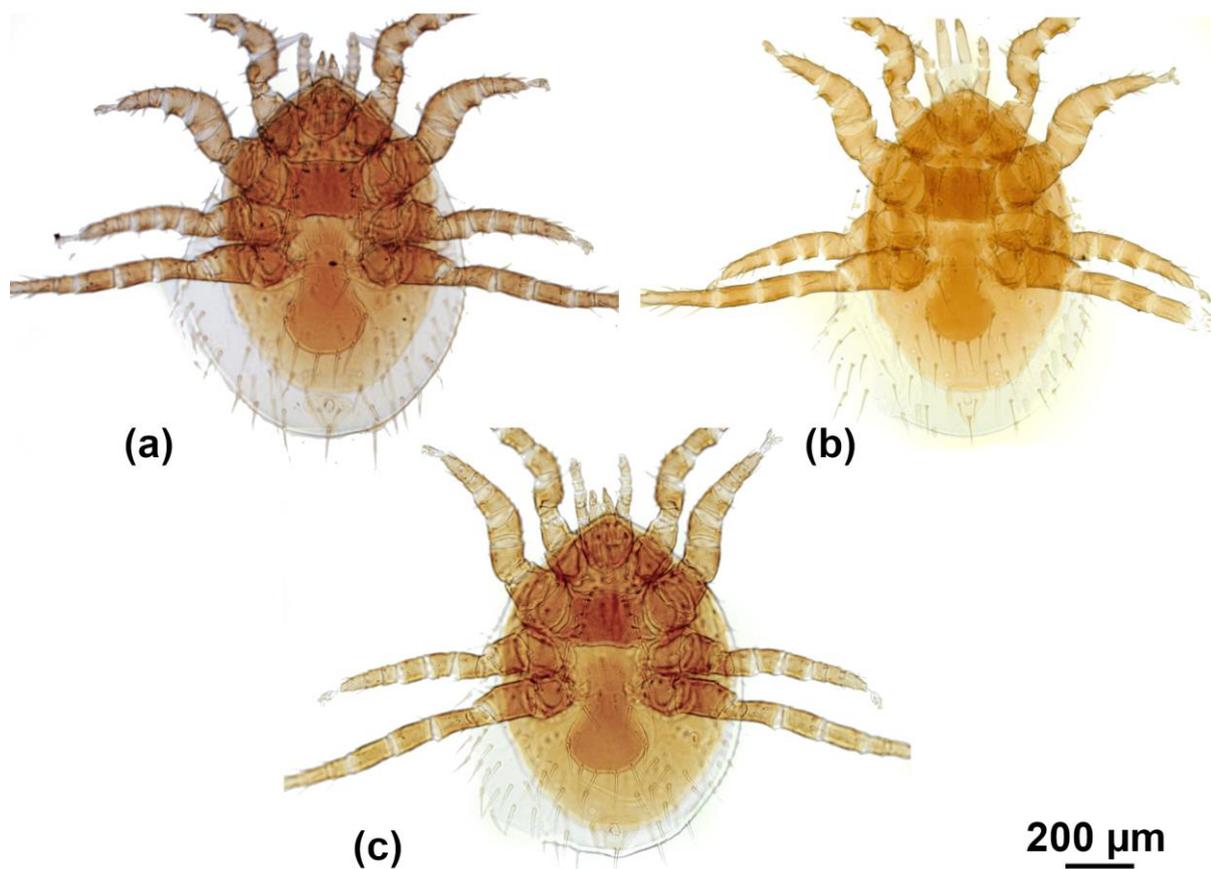
Las especies comprendidas en este estudio presentaron las características diagnósticas aquí mencionadas del género *Laelaps* (véase 1.4.2.1).

### **Grupo mayor, seta posteroventral setiforme (Figuras 4a, b, 7a-c, 8a-f, Anexos 1, 2)**

#### Material estudiado

Se estudiaron 1700 hembras, de las cuales 198 se identificaron y describieron como pertenecientes a una especie nueva, *Laelaps schatzi* Savchenko & Lareschi, 2019, en asociación con los roedores *Oligoryzomys flavescens* (154 ácaros estudiados) y *O. fornesi* (44 ácaros estudiados) (Figuras 4a, 7a, b, 8a, b, d, e, Anexos 1, 2). Los 1502 especímenes restantes se identificaron como *L. paulistanensis* en asociación con el roedor a *O. nigripes* (Figuras 4b, 7c, 8c, f, Anexos 1). No se identificaron machos ni inmaduros de ninguna de las dos especies.

Aproximadamente 25-30% de *L. paulistanensis* y de *L. schatzi* se encontraban con una única larva completamente desarrollada en su interior.



**Figura 7.** Vista general. (a-b) *Laelaps schatzzi*; (c) *Laelaps paulistanensis*. Hospedadores asociados: (a). *Oligoryzomys flavescens*, (b). *Oligoryzomys fornesi*, (c). *Oligoryzomys nigripes*.

#### Descripción del material estudiado

Se trata de ácaros con el escudo dorsal entre 874 – 943 μm de largo; el escudo esternal 0.7 – 0.8 veces más ancho que largo a nivel del segundo par de setas. La seta Z5 del escudo dorsal 2 – 2.9 veces más larga que la seta J5; la seta anteroventral de la coxa I espiniforme con punta roma (punta redondeada); la seta posterodorsal de coxa I entre 1.3 – 1.5 más larga que la proximal y setiforme.

#### Comentarios

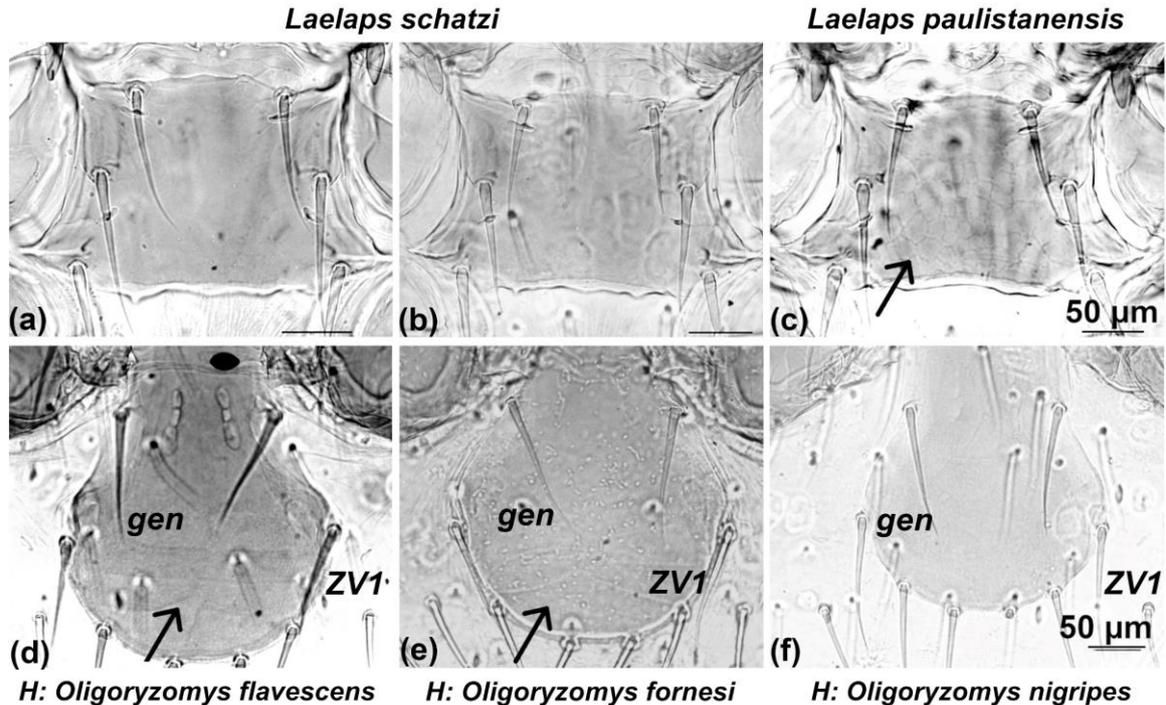
Se compararon los especímenes en estudio con dos cotipos de *Laelaps paulistanensis* (IBSP 264-1, IBSP 264-2) y dos cotipos de una especie cercana, *L. fonsecai* Gettinger, 1992 (IBSP 8369 y IBSP 8370). Se diferencia de *L. fonsecai* por tener las setas *j5* y *z5* 1.3 veces más largas que *J5* (vs. subiguales en *L. fonsecai*) y 39 pares de setas simples con 1-2 setas *Jx* adicionales en escudo dorsal (vs. 39 pares

en *L. fonsecai*). La morfología del material en estudio se correspondió con la descripción de *L. paulistanensis*, la ilustración del cotipo Fonseca (1958: 132) y con la redescrición y las fotos de ambos cotipos. Las medidas se brindan en el Anexo 1.. Algunas setas estaban ausentes en los cotipos, por lo cual no fue posible medirlas nuevamente. Las medidas proporcionadas por Fonseca (1936) son generalmente un poco mayores a los rangos indicados por Furman (1971b) (Anexo 1). Por las incongruencias entre la descripción original y los comentarios de los cotipos de la especie *L. paulistanensis* dados por Furman (1971) se brindan unas observaciones que se tomaron en cuenta para la correcta identificación de la especie.

Las nuevas mediciones de los cotipos en conjunto con los comentarios de Furman (1971) indican que la mayoría de las medidas en la descripción original se refieren al promedio de los dos cotipos (Anexo 1). Los cotipos muestran el escudo esternal rectangular, más ancho que largo. Las nuevas medidas de los cotipos muestran el largo entre 148 – 151  $\mu\text{m}$  y 186  $\mu\text{m}$  de ancho, en coincidencia con los especímenes aquí estudiados y con la medida propuesta por Furman (1971b: 144  $\mu\text{m}$ ). Las setas *j5* estaban destruidas en ambos cotipos y su largo no fue indicado en la descripción original (así como la distancia entre *j5-z5*), por lo cual se tomó el largo *j5* = 84  $\mu\text{m}$  presentado por Furman (1971). La distancia de *j5-z5* varió entre 76 – 85  $\mu\text{m}$ .

### **Diagnosis de *Laelaps schatzi***

Comparando todas las especies conocidas del género *Laelaps schatzi* muestra una alta similitud con *L. paulistanensis*, pero se diferencia de esta por la presencia de: **(1)** escudo esternal liso, sin una marcada reticulación (vs. reticulación del escudo esternal bien visible en forma de capas en *L. paulistanensis*) (Figura 8a-c); **(2)** una reticulación en el escudo genital de aproximadamente seis rectángulos, bien visibles, con líneas transversas (vs. sin reticulación o débil en *L. paulistanensis*) (Figura 7d-f), **(3)** largo de la seta genital  $\leq 115 \mu\text{m}$ , sin sobrepasar la inserción de ZV1 (mientras que esta seta en *L. paulistanensis* es larga,  $\geq 120 \mu\text{m}$ , y sobrepasa la inserción de las setas ZV1).



**Figura 8.** Detalles al microscopio óptico de *Laelaps schatzi* y *Laelaps paulistanensis*. Vista general al microscopio óptico; (a-c). Escudo externo; la flecha indica la reticulación del escudo externo. (d-f). Escudo genital; las flechas indican líneas transversales. Abreviaturas: H = hospedador asociado, seta genital (*gen*), seta mediolateral (*ZV1*).

## Delimitación de las especies *L. paulistanensis* y *L. schatzi* mediante técnicas morfométricas

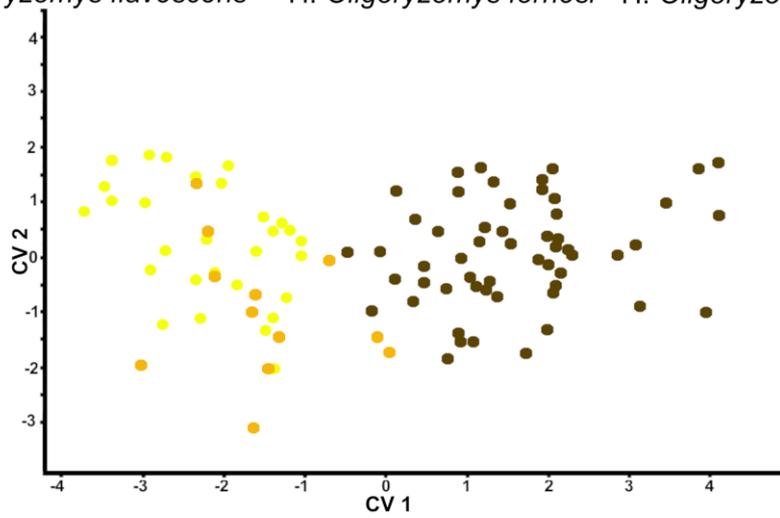
### Morfometría lineal

Mediante una prueba de normalidad Shapiro-Wilk se obtuvo que las variables cumplieron la distribución normal (PC1:  $p = 0.06$ ; PC2:  $p = 0.27$ ; PC3:  $p = 0.16$ ). El primer componente principal (PC1) explicó el 59% de la varianza. Los primeros tres componentes principales acumularon en total 73.5% de la varianza (PC2 = 8.2% y PC3 = 5.2%) de las 41 medidas analizadas (Anexo 3). Esta concentración sobre el PC1 es típica de series de datos donde la principal diferencia consiste en el tamaño. Los eigenvalores determinantes de PC1 con los valores más altos ( $\geq 0.4$ ) son el *WDS* (ancho escudo dorsal) seguido de *LDS* (largo escudo dorsal); para el PC2, *LDS* seguido de *WDS* (Anexo 3). En el caso del PC3, pesaron más la distancia entre las setas del escudo genital (*ZV1-ZV1*, *JV1-JV1*) y su largo *Lgs.gen* (desde borde posterior hasta el nivel de la genital seta). La distancia entre *ZV1-ZV1* indicó también

al ancho del escudo genital a nivel de las setas ZV1. Los tres coeficientes del PC3 se pueden interpretar como los representantes de la forma del escudo genital.

El análisis discriminante mostró una razonable separación entre *Laelaps paulistanensis* y *L. schatzi*. Las muestras de *L. schatzi* recuperadas tanto de *Oligoryzomys flavescens* y de *O. fornesi* resultaron superpuestas (Figura 9). Las diferencias de PC1 entre el grupo formado por *L. paulistanensis* y *L. schatzi* fueron

● Á: *Laelaps schatzi*      ● Á: *Laelaps schatzi*      ● Á: *Laelaps paulistanensis*  
 H: *Oligoryzomys flavescens*    H: *Oligoryzomys fornesi*    H: *Oligoryzomys nigripes*



**Figura 9.** Gráfico ilustrando las primeras dos variables canónicas del análisis discriminante de caracteres morfométricos de hembras de *Laelaps paulistanensis* y *Laelaps schatzi*. Abreviaturas: Á = ácaro, H = hospedador asociado.

significativas ( $p = 0.001$ ) independiente de su roedor hospedador (*O. flavescens* u *O. fornesi*). Asimismo, no se detectaron diferencias significativas dentro del grupo *L. schatzi* comparando entre especímenes asociados con *O. flavescens* y *O. fornesi* ( $p = 0.77$ ). Para el PC2 ninguna especie mostró diferencias significativas. Solo los valores promedios de PC3 se diferenciaron significativamente para los especímenes de *L. schatzi* asociados con *O. flavescens* de aquellos asociados con *O. fornesi* ( $p = 0.0003$ ). Los valores promedios de PC3 no se diferenciaron entre especímenes de *L. paulistanensis* ( $p = 0.0001$ ) y de *L. schatzi* (parasitando a *O. flavescens*) y tampoco entre *L. schatzi* asociado con *O. fornesi* ( $p = 0.22$ ). Los rangos de las medidas representados por los PC1-3 correspondientes a cada especie y el roedor asociado están resumidos en la Tabla 4.

### Morfometría geométrica

Los primeros tres componentes principales explicaron 66.8% de la variación de los datos (PC1=34.1; PC2=18,97%; PC3=13.76). La diferencia de forma de cada grupo en el espacio de forma se dispersó en los primeros dos ejes de variación canónica (CV1 y CV2). Las dos primeras variantes canónicas representaron juntas el 100% del total de la variabilidad (CV1 = 86.85%, CV2 = 13.14%). El gráfico de dispersión de CV1 y CV2 mostró que hay una agrupación donde se superponen los especímenes de *L. paulistanensis* con algunos especímenes de *L. schatzi* (Figura 10).

**Tabla 4.** Rangos de distancias representados por PC1-3 por cada especie hospedador, todas las medidas en micrómetros ( $\mu\text{m}$ ). Abreviaturas: O = *Oligoryzomys*, otras según Figura 1.

Hospedador	rango <i>LDS</i>	rango <i>WDS</i>	rango <i>Lgs.gen</i>	rango <i>JV1- JV1</i>	rango <i>ZV1- ZV1</i>
<i>O. flavescens</i>	812 - 898	553 - 640	170-206	121-161	199-234
<i>O. fornesi</i>	841 - 882	532- 607	164-196	121-157	189-222
<i>O. nigripes</i>	835 - 943	592-703	169-196	124-165	202-238

La segunda agrupación se encontró entre *L. schatzi* asociado a los roedores *O. flavescens* y *O. fornesi*, aunque se pudo observar una leve tendencia de *L. schatzi* asociada con *O. fornesi* a agruparse según valores positivos de CV.

Las distancias de Mahalanobis obtenidas mediante comparaciones por pares de los tres hospedadores revelaron diferencias altamente significativas, mientras que no fueron significativas dentro la de especie *L. schatzi* según la especie hospedadora (*Oligoryzomys flavescens* y *Oligoryzomys fornesi*  $p = 0.08$ ) (Tabla 5).

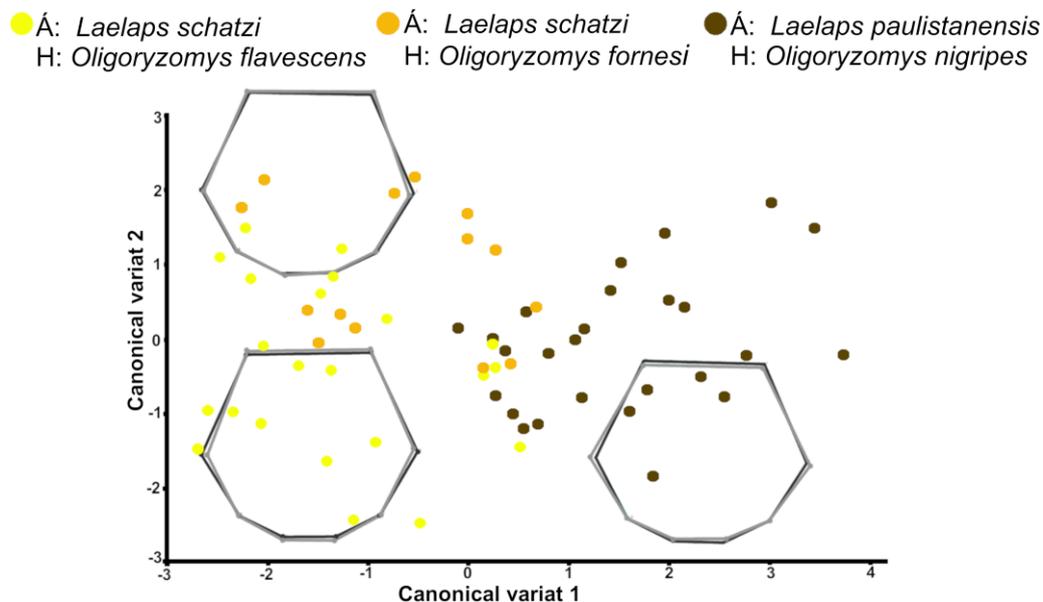
**Tabla 5.** Distancias de Mahalanobis del escudo genital de los ácaros *Laelaps schatzi* y *Laelaps paulistanensis*. En cursiva sobre la diagonal se muestran los valores de significancia (p) (10000 permutaciones).

Ácaro – (Hospedador)	1)	2)	3)
1) <i>L. schatzi</i> – ( <i>O. fornesi</i> )		<i>0.082</i>	<i>&lt;.0001</i>
2) <i>L. schatzi</i> – ( <i>O. flavescens</i> )	1.4879		<i>&lt;.0001</i>
3) <i>L. paulistanensis</i> – ( <i>O. nigripes</i> )	2.8601	2.4091	

Los dibujos del contorno deformado ilustraron los cambios de forma con respecto a la media general a lo largo del eje CV1 y CV2 (de color negro a gris, Figura 9). Así se pudo visualizar la forma hipotética del escudo genital de *L. schatzi* asociada con *Oligoryzomys flavescens/fornesi* usando el factor de escala -2.5 en el eje CV1 y la forma hipotética del escudo genito-ventral de *L. paulistanensis* asociado con *O. nigripes* usando el factor 2.5 en el eje CV1. En el eje CV2 se usó el factor de 2.5 para contrastar posible variación entre la forma de *L. schatzi* asociado con *O. fornesi*. Las diferencias entre ambos modelos hipotéticos ya eran apreciables a simple vista.

Los estudios morfométricos demostraron que dichas diferencias eran significativas y el escudo genital de la especie *L. schatzi* era alargado y más estrecho que el de *L. paulistanensis*.

### Comentarios



**Figura 10.** Gráfico ilustrando las primeras dos variables del análisis de variables canónicas en las variaciones morfológicas en el escudo genital de *Laelaps paulistanensis* y *Laelaps schatzi*. Se muestra la configuración promedio en líneas negras y en líneas grises el cambio en la forma del escudo genital. Abreviaturas: Á = ácaro, H = hospedador asociado.

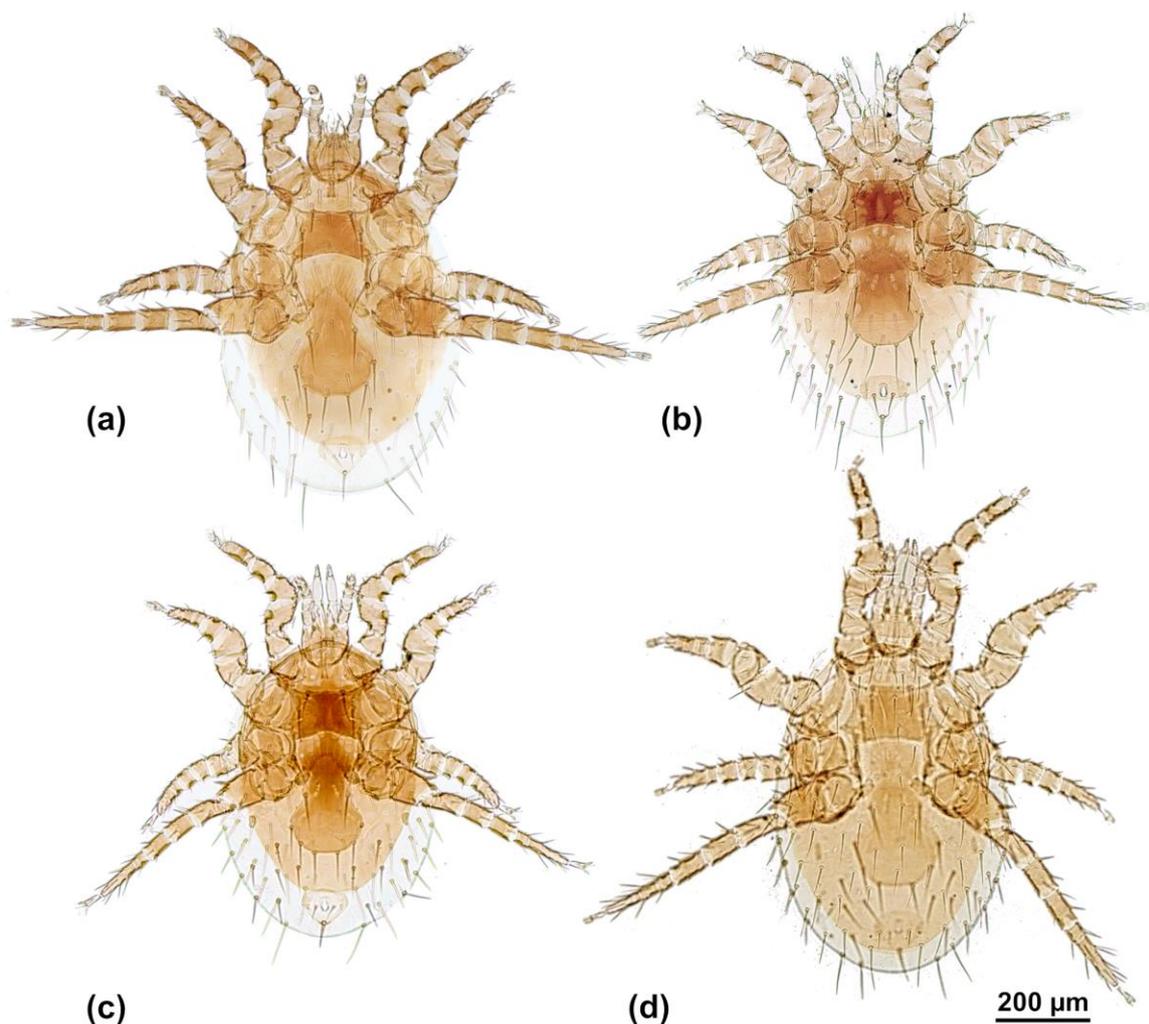
Los análisis multivariados de la morfometría lineal y geométrica mostraron una clara diferencia entre *Laelaps paulistanensis* (asociado con *Oligoryzomys nigripes*) y *L. schatzi* (asociada con *O. flavescens* y *O. fornesi*). Se determinó la especie *Laelaps paulistanensis sensu stricto* en asociación con el roedor *O. nigripes*. Si bien los ácaros

asociados a *O. fornesi* presentaron el escudo genital más alargado que los de *O. flavescens*, esta diferencia no fue significativa.

### Grupo menor, seta posteroventral espiniforme (Figura 4c-f)

#### Material estudiado

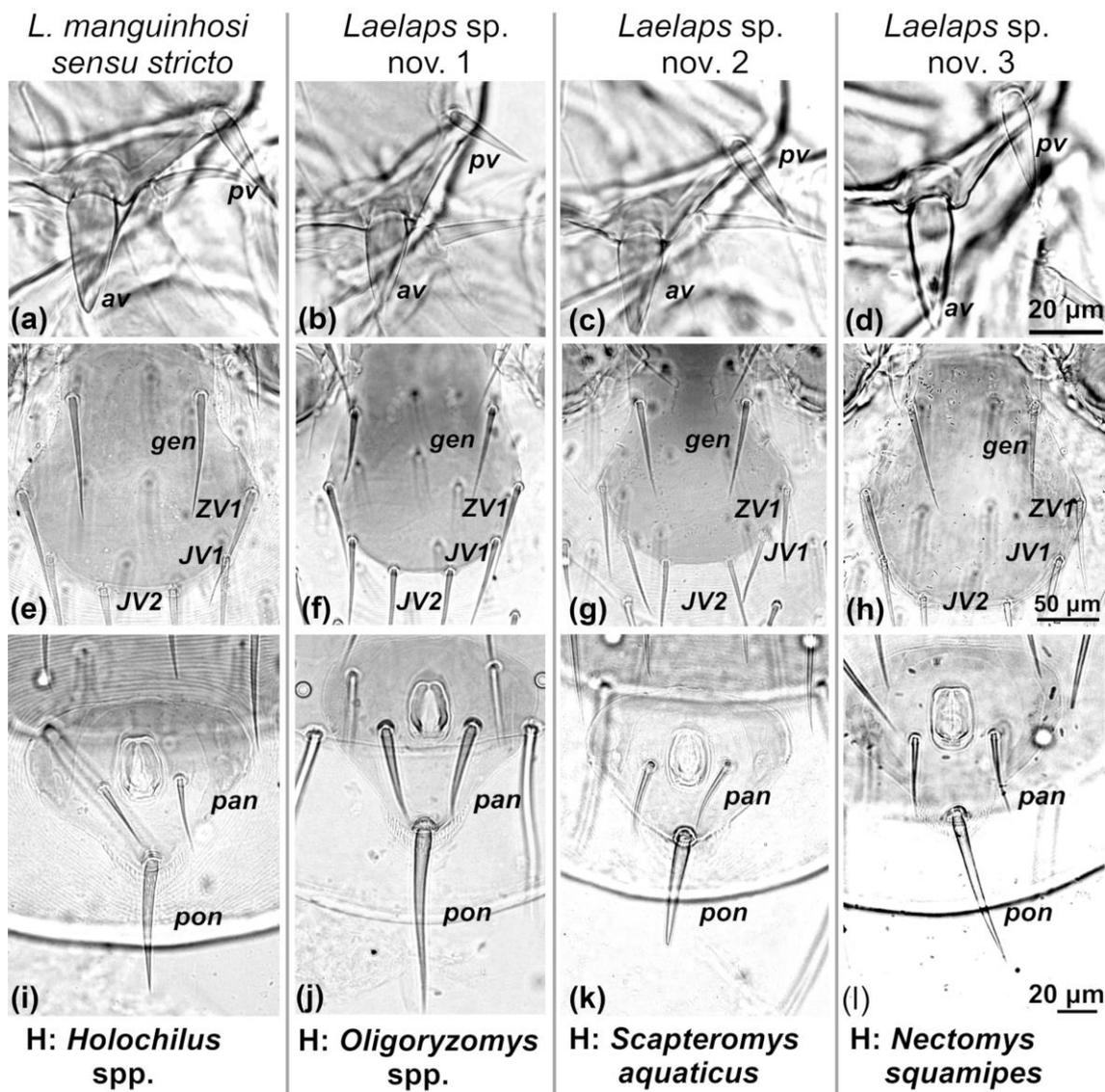
Se estudiaron en total 584 hembras parásitas de *Oligoryzomys* spp.: 360 de *Oligoryzomys flavescens*, 182 de *O. nigripes* y 42 de *O. fornesi*. Adicionalmente, se estudiaron 27 machos y 15 ninfas en asociación con *Oligoryzomys* spp. y cinco machos asociados con *Scapteromys aquaticus*.



**Figura 11.** Fotografías de los cuatro morfotipos al microscopio óptico: (a). *Laelaps manguinhos* *sensu stricto* asociado a *Holochilus* spp.; (b). *Laelaps* sp. nov. 1 asociado a *Oligoryzomys* spp.; (c). *Laelaps* sp. nov. 2 asociado a *Scapteromys aquaticus*; (d). *Laelaps* sp. nov. 3 asociado a *Nectomys squamipes*.

Descripción del material estudiado

Se identificaron cuatro morfotipos que se asociaron a diferentes especies o géneros de hospedador, independientemente de la localidad (Figura 11a-d). Los morfotipos fueron caracterizadas por una combinación única de caracteres morfológicos, que en general no concordaba con las especies conocidas de *Laelaps*, a excepción de los especímenes asociados con *Holochilus brasiliensis* y *H. chacarius*.



**Figura 12.** (a-l) Detalles al microscopio óptico de algunas estructuras que permiten la diferenciación de los cuatro morfotipos; (a-d). Coxa I: anteroventral (av), seta posteroventral (pv); (e-h). Escudo genital: seta genital (gen), seta ventral interna (JV1, JV2), seta ventral medio lateral (ZV1); (i-l). Escudo anal: seta paranal (pan), seta postanal (pon).

## Comentarios

Para cada morfotipo se encontraron diferencias relevantes, incluyendo el grosor de las setas posteroventrales de la coxa I, variación de la forma del escudo genital, el grosor de las setas postanales y paranales (Figura 12a-l).

Ácaros que fueron congruentes con el lectotipo de *L. manguinhos* (IBSP 18), con la descripción original de *L. manguinhos* (Fonseca 1936), la redesccripción y la ilustración realizada por el mismo autor (1958), las medidas y la diagnosis proporcionada para el lectotipo de *L. manguinhos* según Furman (1971) y asociados con el género *Holochilus* fueron referidos a *L. manguinhos sensu stricto* (Figuras 11a, 12a, e, i).

Los tres morfotipos restantes no coincidieron con la descripción de *L. manguinhos sensu stricto*, con la descripción de *L. m. calvescens* o con ninguna otra descripción conocida para especies de *Laelaps*. Para cada uno, resultó posible establecer un conjunto de caracteres cualitativos de valor diagnóstico. De acá en más se denomina *Laelaps* sp. nov. 1 al morfotipo que se asocia con las tres especies del género *Oligoryzomys* (hospedador tipo: *O. flavescens*) (Figuras 11b, 12 b, f, j, 13); como *Laelaps* sp. nov. 2 al morfotipo que se asocia con *Scapteromys aquaticus* (Figuras 11c, 12c, g, k, 14); y como *Laelaps* sp. nov. 3 al morfotipo que se asocia con *Nectomys squamipes* (Figuras 11c, 12d, h, i, 15). Las descripciones detalladas de estas especies nuevas se brindan en los Anexos 4 – 7. Los machos e inmaduros (Anexos 4 – 5) asociados con *Oligoryzomys* spp. fueron asignados a *Laelaps* sp. nov. 1 y machos asociados a *S. aquaticus* se asignaron a la especie *Laelaps* sp. nov. 2 (Anexos 4, 6). Ambos fueron incorporados en la diagnosis de las especies, que se propone en continuación.

## **Definición *Laelaps manguinhos sensu lato***

Se definió un complejo de especies, *L. manguinhos sensu lato*, por la combinación de los siguientes caracteres, que los diferencian de otras especies de *Laelaps*: (1) escudo dorsal con el largo máximo de 670  $\mu\text{m}$  y el ancho máximo de 443  $\mu\text{m}$ ; (2) setas hipostomales cortas, no llegando a la inserción de las setas palpcoxales; (3) escudo dorsal con condición holotriquia (entre 39 – 39.5 pares) con setas dorsales

setiformes, nunca fuertemente espiniformes; (4) región opistogástrica holotriquia, con un máximo de once pares de setas en la región descubierta (serie *r-R* no incluida); hembras con: (5) coxa I con ambas setas espiniformes; (6) distancia entre el primer par de setas del escudo genital (*gen-gen*) siempre mayor que la distancia entre el cuarto par de setas del escudo genital (*JV2-JV2*); (7) placa anal separada del escudo genital; (8) escudo genital convexo en el margen posterior, a nivel de las setas *JV2-JV2* (nunca cóncavo o recto); (9) escudo esternal rectangular con bordes laterales cóncavos, con la parte más angosta en la línea central.

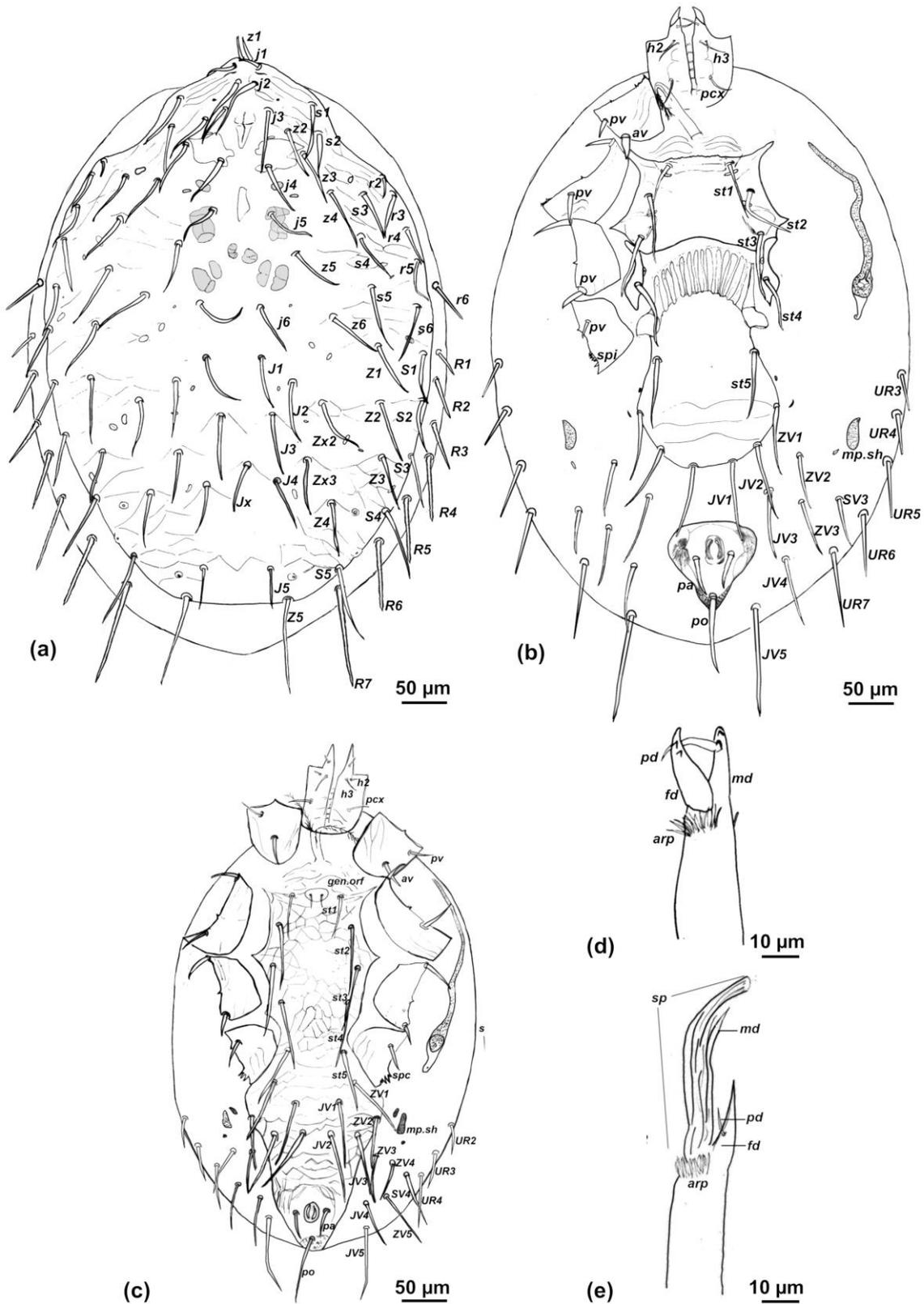
### **Diagnosis enmendada de *Laelaps manguinhos* sensu stricto**

*Laelaps manguinhos sensu stricto* (Figuras 11a, 12a, e, i) se caracteriza por la combinación de los siguientes caracteres: setas postanales y paranales setiformes, ambas se estrechan apicalmente (Figura 12a); escudo genital con bordes laterales cóncavos (a nivel entre las setas *gen* y *ZV1*), distancia entre *gen* setae 95-106  $\mu\text{m}$ , la parte posterior del escudo genital (a nivel de *ZV1* y *JV2*) transversalmente estirada (distancia *ZV1-ZV1*; 160-182  $\mu\text{m}$ ); escudo dorsal regularmente elíptico, con el margen posterior casi recto entre las setas *Z5-Z5*. *Laelaps manguinhos sensu stricto* se distingue de *L. m. calvescens* por: presencia de setas anteroventrales subiguales o ligeramente más largas que las posteroventrales en la coxa I (vs. setas anteroventrales 1/3 más largas que posteroventrales en la coxa I en *L. m. calvescens*); ápices de *gen* se sobrepasen la inserción de *ZV1* (vs. ápices de *gen* no sobrepasan la inserción de *ZV1* en *L. m. calvescens*); ausencia de la seta *Jx* en el escudo dorsal (vs. presencia en *L. m. calvescens*).

Se propone restringir *Laelaps manguinhos sensu stricto* únicamente a los ácaros asociados a los roedores del género *Holochilus*.

### **Diagnosis *Laelaps* sp. nov. 1 (Figura 13)**

*Laelaps* sp. nov. 1 se distingue de las restantes especies del complejo *L. manguinhos sensu lato* por la combinación de las siguientes características: larga seta palpcoxal (20 – 28  $\mu\text{m}$  vs. a 11 – 15  $\mu\text{m}$  en las otras especies), casi tan larga como la seta hipostomal interna *hyp3*, alcanzando el margen posterior del gnatosoma; prominentes espículas en la coxa IV, excepto en las protoninfas, pero especialmente fuertes en los machos.



**Figura 13.** Dibujo de *Laelaps* sp. nov. 1. (a). Vista dorsal, línea indica ornamentación similar a una escápula; (b). Vista ventral; (c). Vista ventral; (d, e) quelícero; (a, b, d). Hembra, (c, e). Macho. Abreviaturas y terminología según Figura 1.

Las hembras son únicas en tener: sigilas conspicuas entre las setas *j3-j6*; ornamentación similar a una escápula en la parte anterior de *j4* (Figura 13a); escudo anal ligeramente alargado, 3-20% más largo que ancho, nunca más ancho que largo (vs. escudo anal subigual o más ancho que largo); seta paranal muy fuerte, casi tan gruesa como la seta postanal; escudo genital ampliamente redondeado y casi en forma de bola posteriormente al nivel de las setas genitales, bordes laterales entre las seta gen y *ZV1* ligeramente convexos (vs. cóncavos o rectos en el resto de especies) (Figuras 11, 13a).

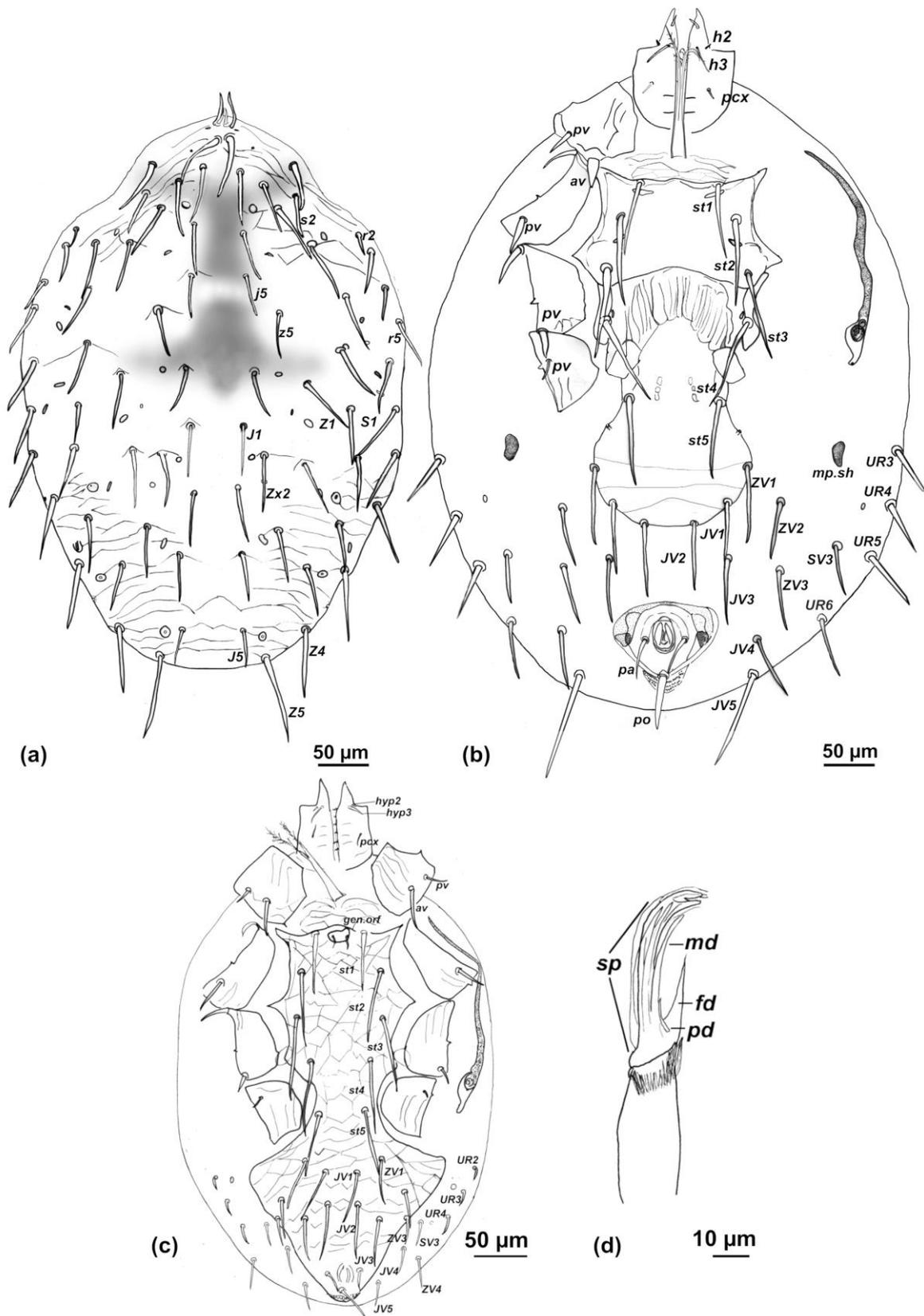
Los machos (Figura 13c, e, Anexo 5) se distinguen por la presencia del escudo holoventral estrecho, i.e. sin una marcada expansión lateral posterior a la coxa IV y el ancho máximo de 147-153  $\mu\text{m}$ ; el espermatodáctilo gira gradualmente, en el tercio apical; patrón particular de escudos metapodales, incluyendo uno más grande, similar en forma y tamaño al de la hembra, y dos placas más pequeñas anteromedialmente y posteriormente.

### **Diagnosis *Laelaps* sp. nov. 2 (Figura 14)**

Las hembras de *Laelaps* sp. nov. 2 se diferencian de las restantes especies del grupo *L. manguinhos* *sensu lato* por: la presencia de una fuerte quitinización a nivel de las setas dorsales *j3-j6* (Figura 14a), dejando esa zona más oscura (pareciera al número romano I) en los especímenes montados en portaobjetos y claramente visible antes del montaje, bajo un microscopio estereoscópico (tal nivel de quitinización ausente en las otras tres especies); presencia de cuatro pares de setas submarginales *UR* (vs. cinco pares en las restantes especies) (Figura 14b); seta postanal fuertemente espiniforme y apicalmente roma (vs. seta postanal setiforme y finamente afilada apicalmente en las restantes especies). *Laelaps* sp. nov. 2 comparte con *L. m. calvescens* la ausencia de la seta dorsal impar (presente en las restantes especies), pero difiere de esta subespecie por tener: setas *j5* 2 – 2.2 veces más largas, (40 – 50  $\mu\text{m}$  en *Laelaps* sp. nov. 2 vs 18 – 24  $\mu\text{m}$  en *L. m. calvescens*), las setas genitales sobrepasan la base de las setas *ZV1* (vs. las setas genitales no alcanzan las bases de las setas *ZV1* en *L. m. calvescens*), el largo del escudo genital  $\leq 127 \mu\text{m}$  (vs.  $\geq 156 \mu\text{m}$  de largo en *Laelaps manguinhos calvescens*). Escudo genital de *Laelaps* sp. nov. 2, (Figuras 11b, 14b) similar al de *Laelaps manguinhos sensu stricto* (Figura 10a), con bordes laterales cóncavos entre las setas *gen* y *ZV1*, pero

más pronunciados en *L. manguinhos*, lo que se refleja en la menor distancia entre las setas *gen*, 85-91  $\mu\text{m}$  en *Laelaps* sp. nov. 2 (vs. 95 – 106  $\mu\text{m}$  en *L. manguinhos sensu stricto*); la parte posterior a las setas *gen* es en ambas especies más es más aplanado que circular (como en *Laelaps* sp. nov. 1 y *Laelaps* sp. nov. 3) pero con una distancia ZV1-ZV1 más corta, 142 – 153  $\mu\text{m}$  de largo en *Laelaps* sp. nov. 2 comparado con la distancia de 160 – 182  $\mu\text{m}$  en *L. manguinhos sensu stricto*.

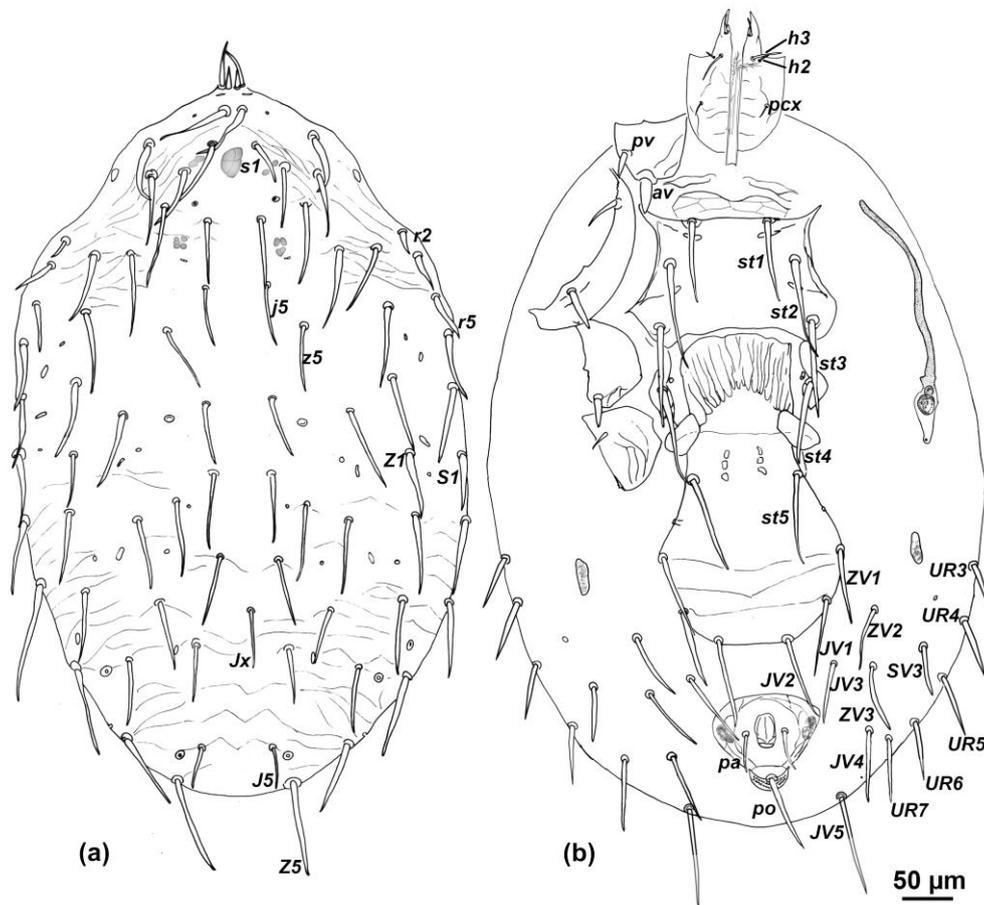
Los machos de *Laelaps* sp. nov. 2 (Figura 14c, Anexo 6) comparten con las hembras la falta de la seta dorsal impar *Jx*, y pueden distinguirse de los machos de *Laelaps* sp. nov. 1 (Figura 13c, Anexo 5) por su escudo holoventral ampliamente expandido en la parte posterior de la coxa IV con el ancho máximo de 175 – 199  $\mu\text{m}$  (vs. 147 – 153  $\mu\text{m}$  en *Laelaps* sp. nov. 1); espermatodáctilo abruptamente curvado en el quinto apical, formando casi un ángulo de 90° (vs. al espermatodáctilo de *Laelaps* sp. nov. 1 gradualmente curvado en su tercio apical); espículas en la coxa IV casi imperceptibles en *Laelaps* sp. nov. 2 (vs. prominentes espículas en la coxa IV en *Laelaps* sp. nov. 1); un pequeño par de placas metapodales flanqueando el escudo holoventral, escudos metapodales más grandes fusionados con el escudo holoventral (vs. 3 placas metapodales en *Laelaps* sp. nov. 1); setas postanales dos veces más cortas que en *Laelaps* sp. nov. 1; cutícula blanda con setas opistogástricas cortas y descubiertas en *Laelaps* sp. nov. 2, casi tan larga como la seta paranal, (vs. la cutícula blanda con todas las setas opistogástricas relativamente largas, casi tan largas como las setas postanales en *Laelaps* sp. nov. 1).



**Figura 14.** Dibujo de *Laelaps* sp. nov. 2. (a). Vista dorsal; (b, c). Vista ventral, (d). Quelícero, (a-b). Hembra; (c, d). Macho. Abreviaturas y terminología según Figura 1.

### Diagnosis *Laelaps* sp. nov. 3 (Figura 15)

Las hembras de *Laelaps* sp. nov. 3 son únicas en el género y comparten las características descritas para *L. manginhosii sensu lato* y la combinación de los siguientes caracteres: aspecto notablemente diferente del escudo genital (Figuras 11d, 15a), con la parte posterior del escudo, desde el nivel de *JV2* hasta el nivel de las setas *ZV1*, ligeramente más larga que la parte apical desde el nivel *ZV1* hasta las setas gen (vs. parte anterior subigual o más corta que la parte posterior en las especies restantes), más alargada (vs. forma de pelota o estirada transversalmente en las otras especies).



**Figura 15.** Dibujo de *Laelaps* sp. nov. 3, hembra. (a). Vista dorsal; (b). Vista ventral. Abreviaturas y terminología según Figura 1.

Mayor distancia de la longitud del escudo genital,  $Lgs.gen \geq 161 \mu m$  en *Laelaps* sp. nov. 3 (vs.  $\leq 138 \mu m$  en las demás especies) y  $Lgs.gen$  casi tan larga como el ancho del escudo genital a nivel de las setas *ZV1-ZV1* (vs. la distancia *ZV1-ZV1*  $\geq 17\%$  mayor que  $Lgs.gen$  en las demás especies); escudo dorsal uniforme y elíptico con el margen posterior bien redondeado a nivel de *Z5* (vs. casi recto en *Laelaps* sp.

nov. 1 y *Laelaps manguinhosi sensu stricto*, y sólo ligeramente redondeado en *Laelaps* sp. nov. 1); margen posterior del escudo esternal relativamente recto en su parte medial (vs. cóncavo en las especies restantes); coxa I con las setas posteroventrales más prominentes de las cuatro especies, de 6 – 8 µm de ancho, ligeramente más anchas que en las especies restantes, (4 – 6 µm); ácaro en general poco quitinizado, como indica la palidez de los escudos idiosómicos y las patas (Anexo 7).

### **Delimitación entre las especies del complejo *L. manguinhosi sensu lato* mediante morfometría lineal**

#### *Morfometría lineal*

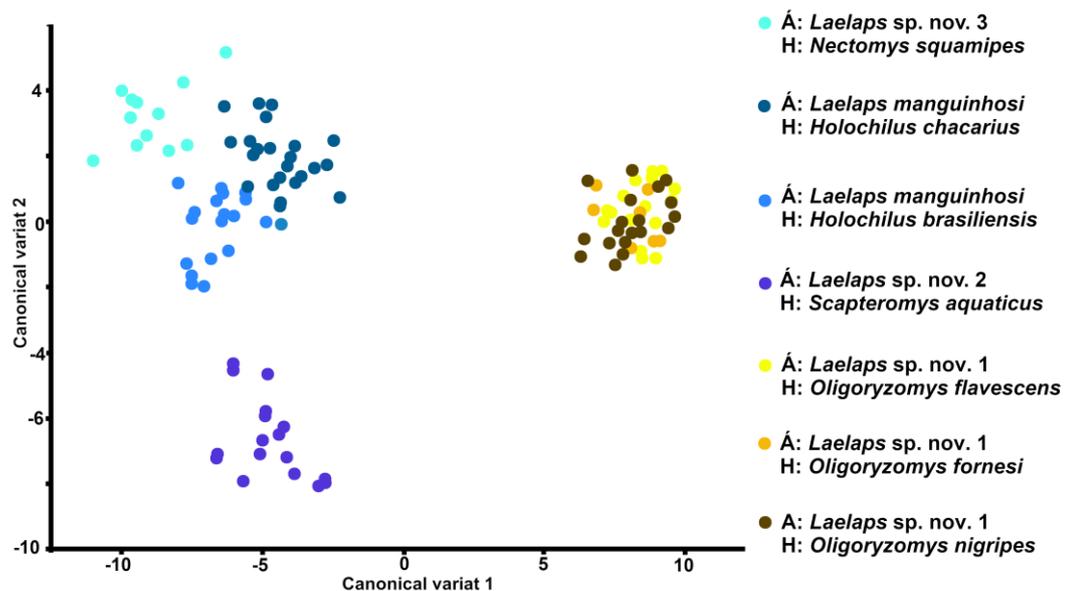
Para los 108 especímenes se establecieron 50 caracteres métricos para el análisis multivariado. Se realizó una prueba de normalidad Shapiro-Wilk que resultó que las variables no tenían un comportamiento normal, por lo que los análisis posteriores se hicieron mediante una prueba no paramétrica. La significación estadística se exploró mediante un test de Kruskal Wallis.

El PC1 explicó el 75.5% de la variabilidad entre los grupos (Anexo 8). Los primeros tres componentes principales acumularon el 86.4% de variación de los datos (CP2 con 6.24% y CP3 con 4.8%). Los eigenvalores de mayor impacto en el PC1 ( $\geq 0.4$ ) fueron el *LDS* (lago del escudo dorsal), mientras que el PC2, el *WDS* (ancho del escudo dorsal). El PC3 contó con el mayor valor en el largo de la seta postanal.

El análisis discriminante mostró una clara formación de tres grupos (Figura 16). Para el PC1 estas distancias resultaron altamente significativas con  $p < 0.0001$ . Las diferencias entre los grupos para el PC1 al nivel de especie del hospedador (entre ácaros asociado a *Holochilus* spp. y asociados a *Oligoryzomys* spp.) no fueron significativas. Tampoco lo fueron en el PC2 entre *L. manguinhosi sensu stricto* y *Laelaps* sp. nov. 1 asociada con *Oligoryzomys flavescens* y *O. nigripes*. Solo entre los especímenes parasitando *O. fornesi* en comparación con *Oligoryzomys flavescens/Oligoryzomys nigripes* se detectaron valores significativos, pero más bajos (*O. flavescens*  $p = 0.01$ ; *O. nigripes*  $p = 0.04$ ).

Los valores promedios de PC3 se diferenciaron significativamente entre la mayoría de los grupos; en particular fue visible el contraste de PC1 con el PC3 a pesar de tener un tamaño parecido entre los ácaros *Laelaps* sp. nov. 2 (asociado a *S.*

*aquaticus*) y *Laelaps* sp. nov. 1 (asociado a *Oligoryzomys* spp.). Para la especie *L. manguinhos* no se encontraron diferencias significativas entre el hospedador *Holochilus vulpinus* y *Holochilus chacarius* para los primeros PC, a pesar de que los ácaros de cada hospedador asociado no se superponían en el gráfico. Solo en el PC3 se encontraron diferencias significativas. Todos los especímenes asociados a *N. squamipes* resultaron altamente significativos para el PC1 ( $p < 0.0001$ ) en comparación con las restantes especies.



**Figura 16.** Gráfico ilustrando las primeras dos variables canónicas del análisis discriminante de los caracteres morfométricos de *Laelaps* spp. asociados al complejo *L. manguinhos sensu lato*. Abreviaturas: Á = ácaro, H = hospedador asociado.

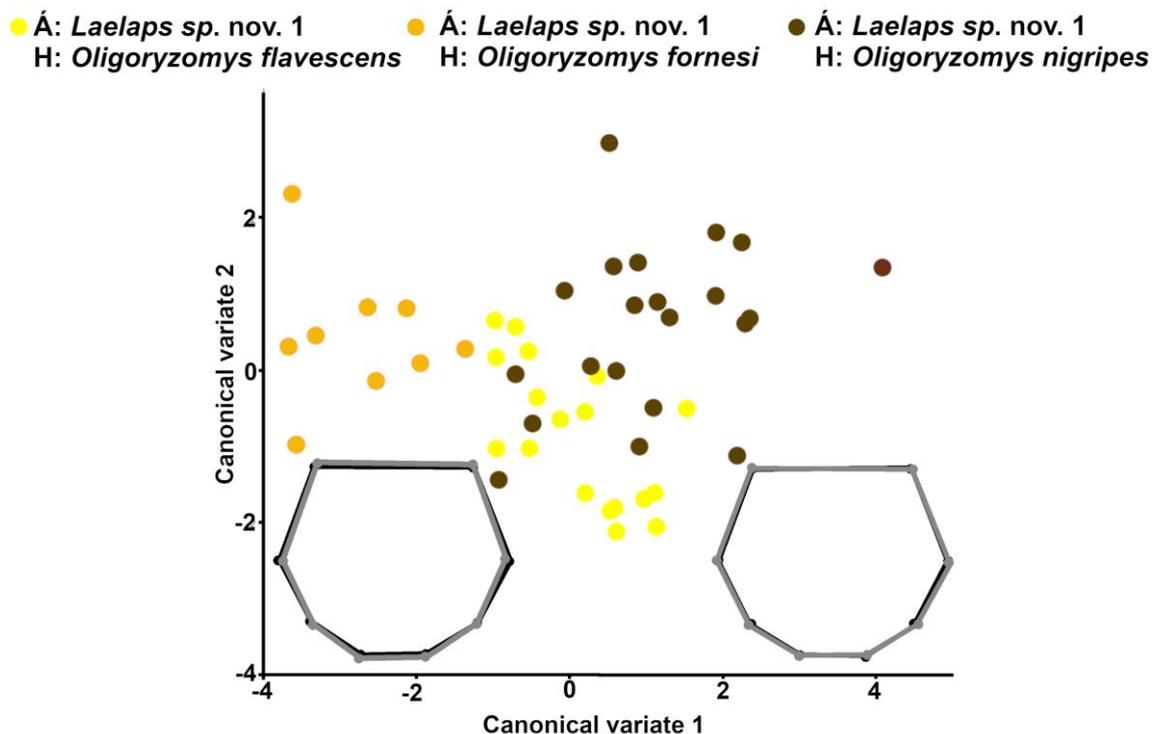
### Comentarios

Los datos morfométricos lineales indicaron diferencias significativas entre las especies *Laelaps* sp. nov. 1, *Laelaps* sp. nov. 2, *Laelaps* sp. nov. 3 y *Laelaps manguinhos sensu stricto*.

No se detectaron diferencias significativas según la especie hospedadora en los primeros dos componentes principales para la especie *Laelaps manguinhos sensu stricto* (*Holochilus* spp.). Por el contrario, se observaron diferencias significativas entre *Laelaps* sp. nov. 1 asociados a *O. fornesi* respecto de aquellos asociados con *O. flavescens* y *O. nigripes* para el PC2. Eso sugiere que *Laelaps* sp. nov. 1 podría tratarse de una putativa CS *sensu stricto* y debe confirmarse con otros estudios de delimitación, incluyendo estudios moleculares.

## Delimitación de una putativa *CS sensu stricto* *Laelaps* sp. nov. 1 mediante morfometría geométrica

En total se incluyeron 48 fotos de 18 especímenes asociados con *Oligoryzomys flavescens*, nueve con *O. fornesi* y de 21 con *O. nigripes*. Los primeros cuatro componentes principales explicaron el 69.12% de la variación de los datos (PC1=25.26%; PC2=20.12%; PC3=12.34%; PC4=11.4%). La diferencia de forma de cada grupo en el espacio se dispersó en los dos primeros ejes de variación canónica (CV1 y CV2). Las dos primeras variantes canónicas representaron el 100% del total de la varianza (CV1 = 81.6%, CV2 = 18.42%). El gráfico de dispersión de CV1 y CV2 (Figura 17) muestra que hay una agrupación de los especímenes que se asocian a *O. fornesi* y otra agrupación entre los especímenes que se asocian a *O. flavescens* y *O. nigripes*. Se pudo observar un subgrupo que se asocia a *O. flavescens* concentrado en el gráfico con factores <1 del eje CV2. Ese grupo estaba superpuesto con algunos individuos de *O. nigripes*.



**Figura 17.** Gráfico ilustrando las primeras dos variables del análisis de variables canónicas en las variaciones morfológicas en el escudo genital de *Laelaps* sp. nov. 1. Se muestra la configuración promedio en líneas negras y en líneas grises el cambio en la forma en el escudo genital. Abreviatura: Á = ácaro; H = hospedador asociado.

Las distancias de Mahalanobis sugieren la existencia de tres grupos con diferencias en la forma del escudo genital, cada uno correspondiente a una especie de hospedador. Los ácaros provenientes de *O. fornesi* presentan la mayor distancia con respecto a *O. flavescens* y *O. nigripes* (Tabla 6). Las distancias entre los grupos de ácaros correspondientes a *O. flavescens* y *O. nigripes* fueron también significativas ( $p = 0.0016$ ), aunque estas fueron menores que las encontradas con respecto a *O. fornesi* (Tabla 6).

**Tabla 6.** Distancias de Mahalanobis del escudo genital entre los tres roedores para la especie *Laelaps* sp. nov. 1. En cursiva sobre la diagonal se muestran los valores de ( $p$ ) sobre la diagonal (10000 rondas de permutación).

	1)	2)	3)
1) <i>Laelaps</i> sp. nova 1 – <i>O. fornesi</i>		<i>&lt;.0001</i>	<i>&lt;.0001</i>
2) <i>Laelaps</i> sp. nova 1 – <i>O. nigripes</i>	3.8455		<i>0.001</i>
3) <i>Laelaps</i> sp. nova 1 – <i>O. flavescens</i>	3.1411	1.7089	

Al largo del eje de CV1 se usó el factor -3 (mayor acumulación de *O. fornesi*) y 1.5 (en el eje la mayor acumulación *O. nigripes* – *O. flavescens*) para visualizar la forma hipotética del escudo genital entre los grupos (Figura 17, cambio de forma de color negro a gris). Al largo de eje de CV se usó el factor -2 y 2 para visualizar la forma hipotética del escudo genital entre el grupo *O. nigripes* – *O. flavescens*. Las diferencias en la forma en ambos ejes eran apenas visibles a simple vista.

### Comentarios

Los datos de morfometría geométrica permitieron poner en evidencia diferencias significativas entre el escudo genital de los especímenes colectados de *Oligoryzomys fornesi* de los ácaros asociados con *Oligoryzomys flavescens* – *Oligoryzomys nigripes*. Estas diferencias no son perceptibles a simple vista razón que hace difícil su empleo como rasgo diagnóstico sin recurrir al análisis morfogeométrico. Sin embargo, ambos abordajes muestran que pueden existir dos posibles linajes de *Laelaps* sp. nov. 1: uno asociado a los roedores *O. fornesi* y el otro asociado a los roedores *O. flavescens* – *O. nigripes*.

## II) Género *Mysolaelaps*

Las especies comprendidas en este estudio presentaron las características diagnósticas aquí mencionadas para el género (véase 1.4.2.2). Se identificaron dos especies: *M. microspinosus* y *M. parvispinosus* (Figuras 18 – 22). Estas especies se



**Figura 18.** Vista ventral de *Mysolaelaps parvispinosus* y *M. microspinosus* bajo microscopio binocular estereoscópico, colectados de un individuo *Oligoryzomys nigripes* en Piñalito, Provincia de Misiones.

encontraron presentes en más de una especie hospedadora y en algunos roedores se encontraron en forma simultánea.

### ***Mysolaelaps microspinosus* (Figuras 19, 20)**

#### Material estudiado

En total se estudiaron 663 hembras: 576 asociados a *Oligoryzomys flavescens*, 31 a *O. nigripes* y 56 a *O. fornesi*. No se identificaron machos ni inmaduros.

#### Descripción del material estudiado

*Mysolaelaps microspinosus* es la única especie del género que tiene las setas del escudo esternal, que son muy cortas, aproximadamente del mismo largo (Tabla 7). Los caracteres diagnósticos de los ácaros estudiados coinciden con los de los cotipos de *M. microspinosus* IBSP 12 (1/8) y IBSP 12 (7/8). (Figuras 19, 20). Se compararon medidas disponibles de la descripción original de Fonseca (1936) con las de once especímenes (seis asociados a *O. flavescens*, tres a *O. nigripes* y dos a *O. fornesi*) de estudio. Los rangos quedaron superpuestos (Tabla 7). Algunos valores que no estaban presentes en la descripción original de Fonseca (1936; p. 1598 –

1599: p.ej. largo de las setas esternales) se completaron con los del cotipo IBSP 12 (1/8), ya que este se encontraba en mejores condiciones que el cotipo IBSP 12 (7/8).

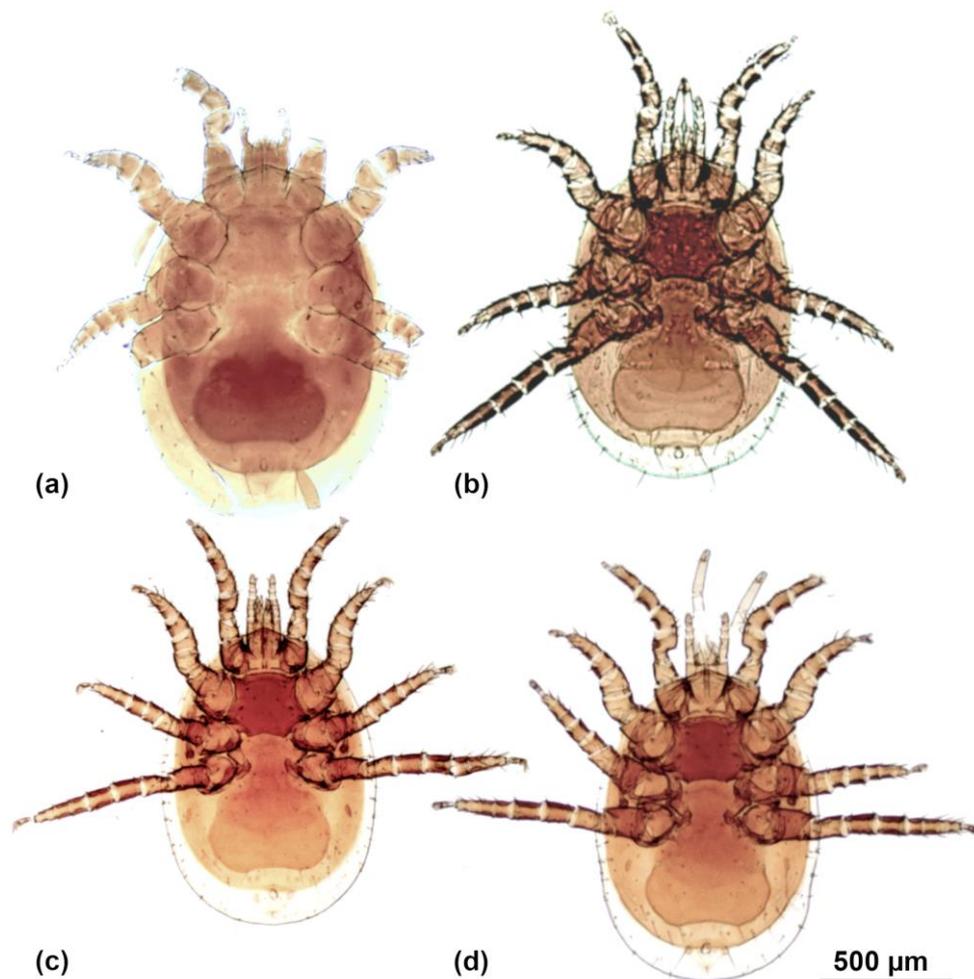
Se trata de una especie grande, con el largo total hasta 1424  $\mu\text{m}$  y el ancho de 765  $\mu\text{m}$  del idiosoma (Figura 19, Tabla 7); con tres pares de setas del escudo esternal aproximadamente iguales en tamaño, extremadamente cortas (Tabla 7); escudo genital ampliamente expandido, bordes laterales con una constricción a nivel de la inserción del segundo par de setas del escudo genital *ZV1* (Figura 20); el primer y el segundo par de setas genitales más cortas (parecidas a las setas del escudo esternal) y aproximadamente la mitad de la longitud del tercer y cuarto par de las setas genitales; las setas metaesternales son del mismo tipo como las setas esternales (extremadamente cortas); placas endopodales alargadas y dos pequeñas placas puntiformes al lado del escudo genital; el escudo dorsal con el margen posterior recto y setas cortas de largo similar a las del escudo esternal, las únicas setas más largas son las setas *Z5*.

**Tabla 7.** Medidas (expresadas en  $\mu\text{m}$ ) de la especie *M. microspinosus* (hembras). Se compararon las medidas de la descripción original de Fonseca 1936 (p. 1598 – 1599), medidas de lectotipo IBSP 12 (1/8) y del material estudiado de 11 especímenes. Se presenta promedio seguido el rango de valores mínimas y máximas en paréntesis: prom. = promedio

	Descripción original	Lectotipo IBSP12(1/8)	Material estudiado n = 11
<i>LID</i>	1245	1206	1174 (1114-1243)
<i>WID</i>	845	865	819 (783-884)
<i>LDS</i>	--	1057	1071 (1034-1090)
<i>WDS</i>	--	715	761 (736-789)
<i>LSS</i>	240	250	250 (238-258)
<i>WSS</i>	370	266	259 (241-272)
<i>LGS</i>	550	499	495 (487-526)
<i>WGS</i>	495	446	471 (453-495)
<i>LAS</i>	145	136	132 (122-142)
<i>WAS</i>	182	165	170 (161-177)
prom. <i>st1-st3</i>	22	19	20 (17-22)
<i>st1</i>	--	22	20 (16-23)
<i>st2</i>	--	15	20 (17-23)
<i>st3</i>	--	20	22 (19-24)

## Comentarios

La única diferencia observada con respecto a la descripción original fue el ancho del escudo esternal, 241 – 272  $\mu\text{m}$  de acuerdo a nuestra medición contra los 370  $\mu\text{m}$  reportados por Fonseca (1936). Por otro lado, Fonseca (1958) indicó para esta estructura 266  $\mu\text{m}$ , valor que concuerda con el material aquí estudiado incluyendo ambos cotipos (266 –271  $\mu\text{m}$ ). Además, la ilustración del cotipo (Fonseca, 1958: 144) muestra los bordes levemente cóncavos del escudo genital, como Fonseca (1936) los describió originalmente. Esta característica pudo observarse en

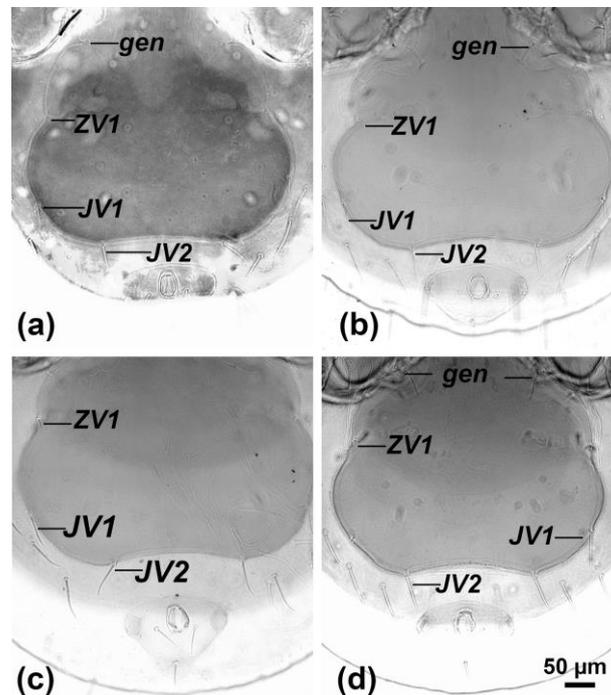


**Figura 19.** *Mysolaelaps microspinosus*, hembra, bajo microscopio óptico. (a). cótipo IBSP 12(1/8); (b). colectado de *Oligoryzomys flavescens*; (c). colectado de *Oligoryzomys fornesi*; (d). colectado de *Oligoryzomys nigripes*.

el material estudiado, pero con el grado de concavidad un poco mayor que en la ilustración de Fonseca (1958).

Sin embargo, comparando la morfología de esta estructura en los especímenes de distintas localidades y de ambos cotipos se consideró que un cierto grado de

variación de la concavidad integra la variación intraespecífica (Figura 20). No se detectaron ni diferencias morfológicas ni métricas entre los especímenes según la especie del roedor asociado.



**Figura 20.** Detalles al microscopio óptico del escudo genital de *Mysolaelaps microspinosus*, hembra. (a) cótipo IBSP 12(1/8); (b) colectado de *Oligoryzomys flavescens*; (c). Colectado de *Oligoryzomys fornesi*; (c). Colectado de *Oligoryzomys nigripes*. Abreviaturas y terminología según Figura 1.

## ***Mysolaelaps parvispinosus***

### Material estudiado

En total se estudiaron 1105 de hembras: 95 especímenes colectados de *O. flavescens*, 965 de *O. nigripes* y 45 especímenes de *O. fornesi*. No se identificaron machos ni inmaduros.

### Descripción del material estudiado

El material estudiado fue comparado con dos cotipos de *M. parvispinosus* IBSP 76 (1), IBSP 76 (2) (Figura 21). Los caracteres observados coinciden tanto con la descripción original como con ambos cotipos, aunque estos se encontraban algo deteriorado (Figura 21a).

Se midieron diez especímenes, cuatro asociados a *O. flavescens*, cuatro a *O. nigripes* y dos a *O. fornesi* y se compararon con las medidas de la descripción original (Fonseca 1936: 1597–1598). Las medidas no revelaron diferencias entre los ácaros según la especie hospedadora (Tabla 8). A pesar de que el cotipo IBSP 76 (1) mostraba mejores condiciones que el cotipo IBSP 76 (2), no fue posible re-medir algunas estructuras.

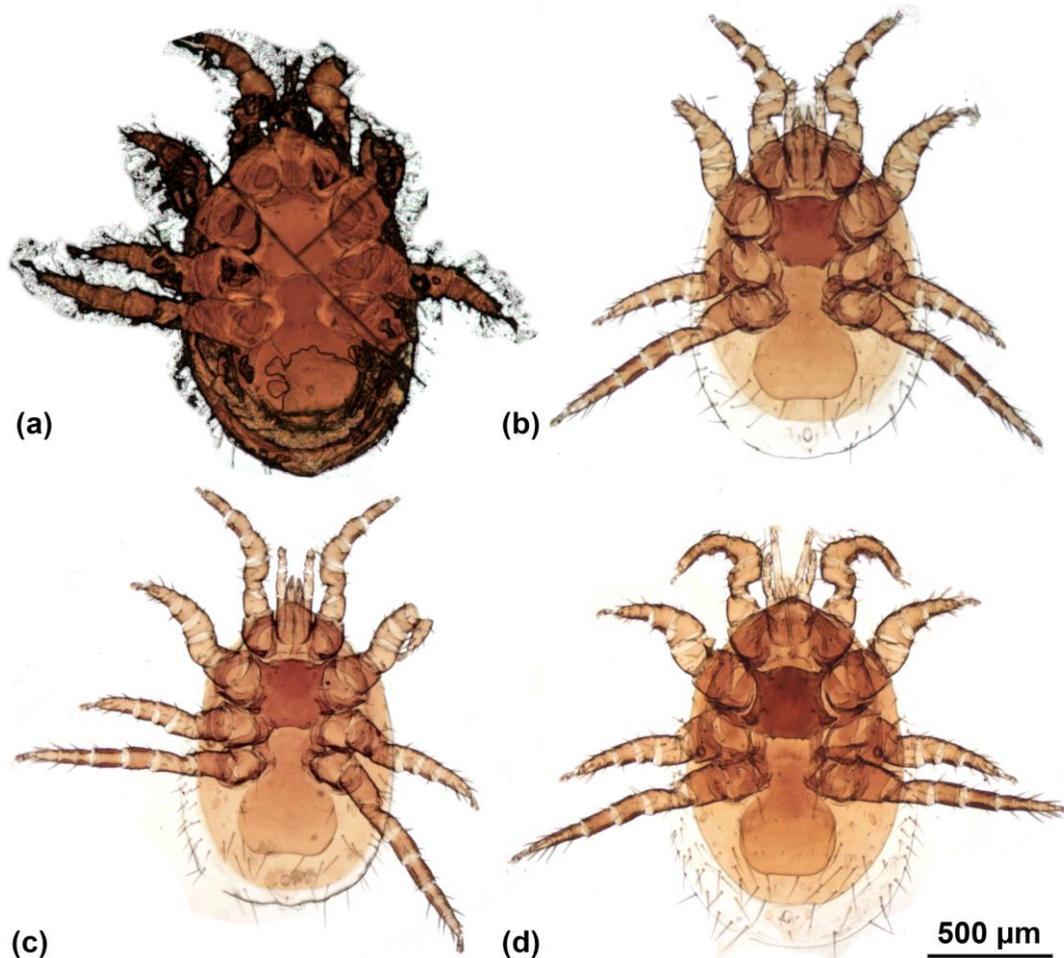
Se trata de una especie levemente más grande que *M. microspinosus* con el largo del idiosoma entre 1400-1450  $\mu\text{m}$  y el ancho 1000-1025  $\mu\text{m}$  (Tabla 8, Figura 21); el escudo esternal bien quitinizado con una reticulación prominente (Figura 21a-

**Tabla 8.** Medidas (expresadas en  $\mu\text{m}$ ) de la especie *M. parvispinosus* (hembras). Se compararon las medidas de la descripción original de Fonseca 1936 (p. 1597 – 1598), medidas de lectotipo IBSP 76 (1) y del material estudiado de 10 especímenes. Se presenta promedio seguido el rango de valores mínimas y máximas en paréntesis; -- medidas

	Descripción original	Lectotipo IBSP 76 (1)	Material estudiado n = 10
LID	1470	1472	1432 (1400-1472)
WID	1010	1013	1014 (1003-1025)
LDS	1290	//	1259 (1243-1275)
LSS	276	306	294 (280-306)
WSS	400	294	275 (266-294)
gen	110	114	114 (113-114)
Jv1-Zv1-Jv2	150	--	121 (121-121)
Jv1	--	--	111 (111-111)
Jv2	--	--	130 (130-130)
LGS	496	490	495 (490-500)
WGS	370	390	388 (380-395)
LAS	150	--	146 (135-153)
WAS	185	--	187 (180-195)
R7	115	--	119 (119-119)

d). Esa reticulación no fue mencionada en la descripción original, pero es bien visible en el cotipo IBSP76 (1) (Figura 22a). El segundo y el tercer par de setas del escudo esternal son más robustos con el largo más que el doble que el del primer par; el primer y segundo par de las setas del escudo genital son más de 1/2 del largo del 3° y 4° par de setas (Figura 22); el margen posterior del escudo genital es recto; el

escudo anal más ancho 180 – 195  $\mu\text{m}$  que largo 135 – 150  $\mu\text{m}$ ; setas paranales situadas a la altura de la mitad del ano; la seta posteroventral de la coxa 1 espiniforme.

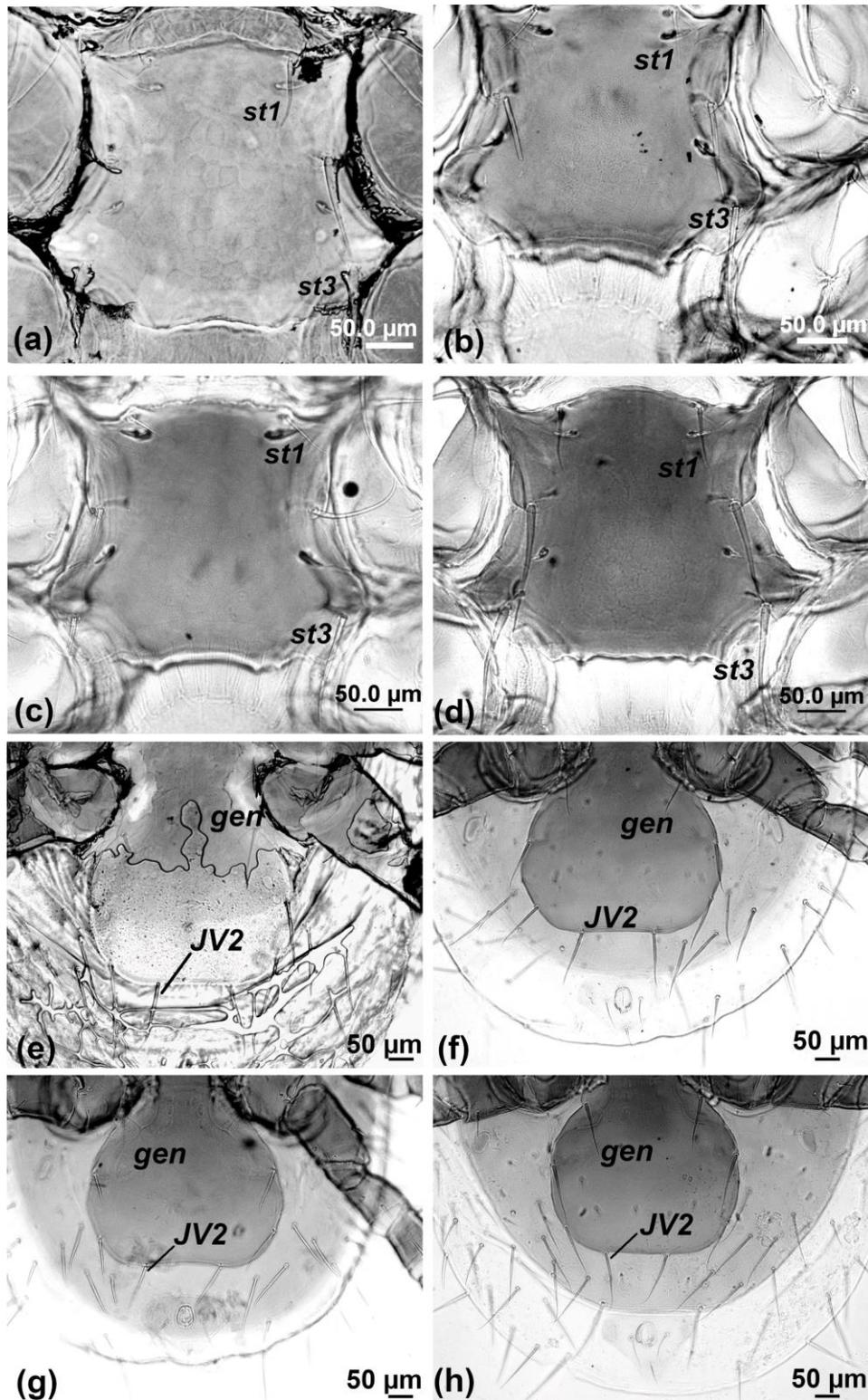


**Figura 21.** *Mysolaelaps parvispinosus* (hembra) bajo microscopio óptico. hembra. (a). Cótipo IBSP 76 (1); (b). Colectado de *Oligoryzomys flavescens*; (c) colectado de *Oligoryzomys fornesi*; (c). Colectado de *Oligoryzomys nigripes*. Abreviaturas y terminología de setas según Figura 1, H – hospedador asociado.

### Comentarios

No coincidieron las medidas del ancho (270 – 275  $\mu\text{m}$ ) y del largo (280-300  $\mu\text{m}$ ) del escudo externo del material estudiado, con las proporcionadas en la descripción original (400 del ancho y 276  $\mu\text{m}$  del largo (Fonseca, 1936). Fonseca (1958: 153) indicó otra medida, de 266  $\mu\text{m}$  del ancho y 294  $\mu\text{m}$  del largo para ambos cotipos de *M. parvispinosus*, valores que caen dentro del rango del material estudiado. Nuevas

medidas de ambos cotipos confirman que el escudo dorsal mide en promedio 268  $\mu\text{m}$  del ancho y 293  $\mu\text{m}$  del largo.



**Figura 22.** Detalles al microscopio óptico de *Mysolaelaps parvispinosus*, hembra: (a-d). Escudo externo; (e-h). Escudo genital; (a). Cótipo IBSP 76 (1). Colectado de: (b, f). *Oligoryzomys flavescens*; (c, g) *Oligoryzomys fornesi*; (d, h). *Oligoryzomys nigripes*. Abreviaturas y terminología de setas según Figura 1.

### III) Género *Gigantolaelaps*

Para el género *Gigantolaelaps* se determinó solo una especie, *Gigantolaelaps wolffsohni*. Algunas sinonimias propuestas de dicha especie se mencionan en continuación:

*Laelaps wolffsohni* Oudemans, 1910

*Gigantolaelaps wolffsohni* Morlan, 1951

*Macrolaelaps butantanensis* Fonseca 1936

*Gigantolaelaps butantanensis* Fonseca 1936, Furman 1971 [redefinió] – nueva sinonimia

*Gigantolaelaps cromatus* Fonseca 1939, Furman 1971 [redefinió] – nueva sinonimia

Material estudiado: Se estudiaron 781 hembras: 203 asociadas a *Oligoryzomys flavescens*, 551 a *O. nigripes* y 27 a *O. fornesi*; tres machos asociados con *O. flavescens* y siete con *O. nigripes*. No se identificaron ninfas.

#### Descripción del material estudiado

El material estudiado y medidas de 15 especímenes hembras (seis asociados a *O. nigripes*, cinco a *O. flavescens*, dos a *O. fornesi*) fueron comparadas con la redescrípción de la especie *G. wolffsohni* proporcionada Furman (1972) (Tabla 9). El material estudiado se identificó como *G. wolffsohni* por presentar los siguientes caracteres diagnósticos de la especie: el tarso II con espinas 3 veces más largas que anchas; el fémur I con la seta anterodorsal muy larga, entre 457 – 545  $\mu\text{m}$ , 4 – 5 veces más larga que la seta anteroventral de la coxa I. La seta posterior de la coxa II, más de 340  $\mu\text{m}$  de largo; la tibia IV con diez setas. La seta anteroventral de la coxa I espiniforme y distal setiforme. El surco deutosterno con diez de dentículos. Seta J5 larga, alrededor de 2/3 del largo de la seta Z5. Margen posterior del escudo dorsal con una prominente hendidura; setas submarginales 135 – 185  $\mu\text{m}$  de largo.

Para el macho de *G. wolffsohni* existen dos descripciones (ambos citados como *G. butantanensis*) (Fonseca 1939; Lee 1966). Lee (1966) postula que su descripción del macho de *G. wolffsohni* tiene prioridad, argumentando que la descripción del macho de Fonseca (1939) correspondía a la de *Tur lativentralis*. Sin embargo, Fonseca (1958) aclaró un error en su publicación previa indicando que si bien la ilustración

correspondía a *T. lativentralis*, la descripción era la del macho de *G. wolffsohni*. Por el artículo 23 – Principio de Prioridad ICZN (1999), corresponde a Fonseca (1939) la descripción más antigua del macho, que es la aquí empleada.

Entre los ácaros identificados como hembras de *G. wolffsohni*, asociados a diferentes especies hospedadoras (Figuras 23a-c, 24), no se detectaron diferencias

**Tabla 9.** Medidas (expresadas en  $\mu\text{m}$ ) *Gigantolaelaps wolffsohni* (hembras). Se compararon las medidas de la redesccripción del holotipo según Furman (1972a: p.17) y del material estudiado de 15 especímenes. Se presenta promedio seguido el rango de valores mínimas y máximas en paréntesis.

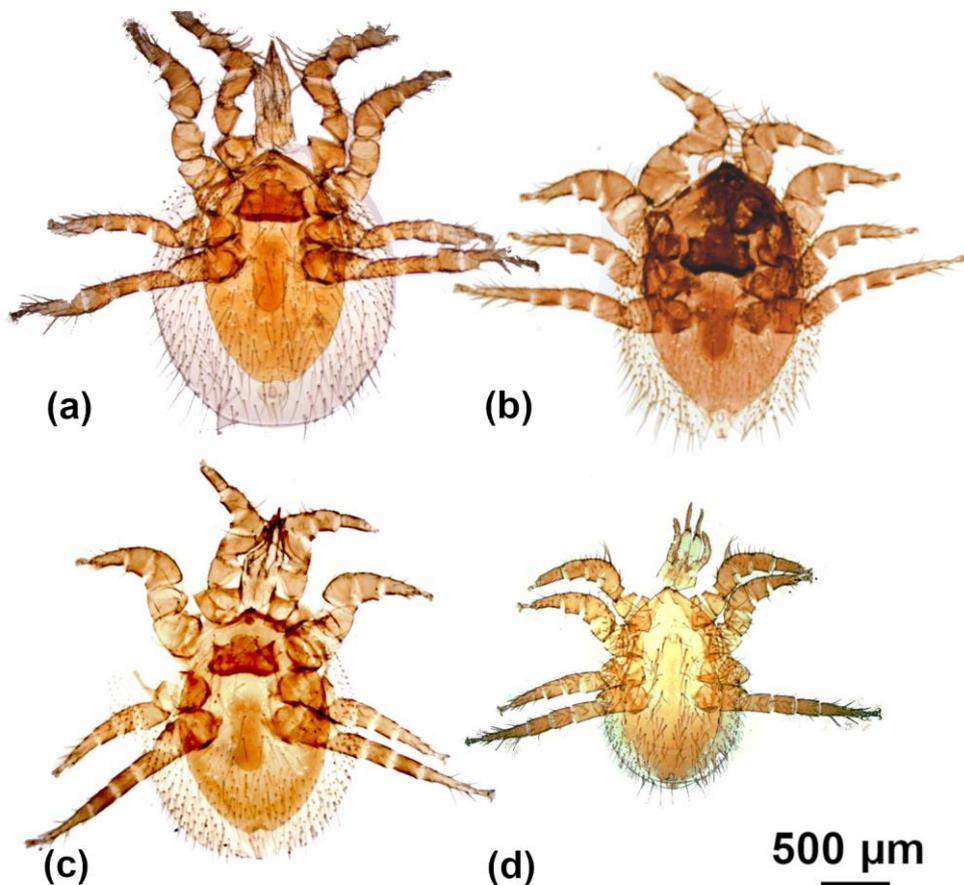
	Redesccripción del holotipo	Material estudiado n = 15
<i>LID</i>	1610	1952 (1824-2100)
<i>LDS</i>	1556	1656 (1573-1741)
<i>WID</i>	1100	1435 (1316-1677)
<i>WDS</i>	1000	1049 (980-1108)
<i>gen</i>	295	316 (278-363)
<i>LSS</i>	295	313 (288-330)
<i>LS1</i>	355	339 (316-366)
<i>st.3-st.3</i>	418	454 (413-490)
<i>st.1-st.1</i>	150	164 (150-186)
<i>WSS</i>	400	428 (351-447)
<i>Lj5</i>	242	241 (224-255)
<i>LAS</i>	280	251 (226-265)
<i>Lpan</i>	172	212 (188-252)
<i>Lpon</i>	301	335 (307-373)
<i>J5L</i>	166	154 (141-185)
<i>Z5L</i>	242	244 (214-269)
<i>Lprx Cxl</i>	110	108 (102-117)
<i>Ldst Cxl</i>	140	137 (116-149)
<i>WprxCi</i>	12	12 (10-14)
<i>LpstCxlI</i>	392	385 (326-418)

morfológicas. La única observación que se puede destacar son algunas medidas de especímenes asociados a *O. nigripes*, que presentaron mayores valores máximos con respecto a *O. flavescens* y *O. fornesi*. Estas fueron: el largo del idiosoma  $\geq 2100 \mu\text{m}$  vs.  $1981 \mu\text{m}$  en *O. flavescens* / *O. fornesi*, el largo del escudo dorsal  $1741 \mu\text{m}$  vs.  $1697 \mu\text{m}$  y el largo de las setas paranales de  $252 \mu\text{m}$  vs.  $225 \mu\text{m}$  *O. flavescens* / *O. fornesi*, respectivamente. Los valores mínimos de *G. wolffsohni* asociados a las tres especies hospedadoras se encontraron superpuestas. Por lo tanto, se determinó que esa diferencia no presentaba valor diagnóstico. Se resumieron los valores de 15 especímenes en la Tabla 9.

En la descripción original de *G. wolffsohni*, solamente fueron presentadas las siguientes medidas: largo total del idiosoma  $1700 \mu\text{m}$ , el ancho  $1100 \mu\text{m}$ , el largo  $1045 \mu\text{m}$  y ancho  $1000 \mu\text{m}$  del escudo dorsal de y el ancho del escudo esternal  $500 \mu\text{m}$ . En la redesccripción de *G. wolffsohni*, Furman (1972) señaló que el escudo dorsal del

holotipo medía 1556  $\mu\text{m}$  y el ancho del escudo esternal, 400  $\mu\text{m}$ . Estos valores se asemejan más a las medidas de los ejemplares estudiados de la CP (Tabla 9), que a las presentadas en la descripción original. Las otras medidas del holotipo presentadas por Furman (1972) están dentro del rango de variación del material aquí estudiado con la excepción del largo del idiosoma que varía entre 1824 – 2100  $\mu\text{m}$  (Tabla 9).

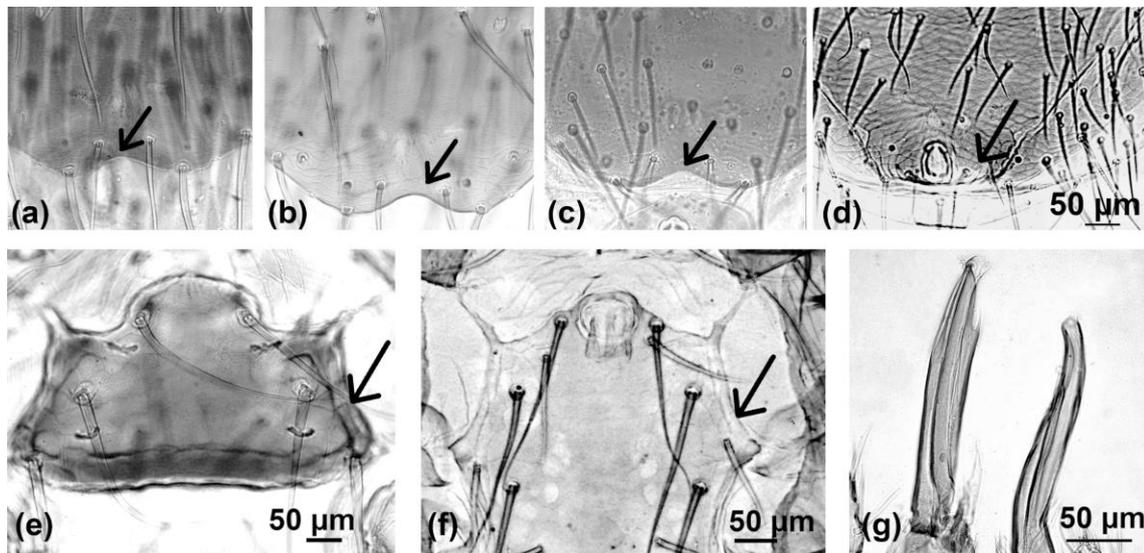
Solo se identificaron machos de *G. wolffsohni* asociados a *O. nigripes* y *O. flavescens* (Figuras 23d, 24f, g). Los valores proporcionados por Fonseca (1939: 47 – 49) en la descripción original resultaron similares con el material aquí estudiado. Estas fueron, por ejemplo: el largo del escudo dorsal 1471  $\mu\text{m}$ , el ancho 919  $\mu\text{m}$ , anterior seta esternal 221  $\mu\text{m}$ , seta metaesternal 224  $\mu\text{m}$ , genital seta 226  $\mu\text{m}$ .



**Figura 23.** Vista general *Gigantolaelaps wolffsohni* bajo microscopio óptico. (a-c). Hembra: (a). proveniente de *Oligoryzomys flavescens*, (b) proveniente de *Oligoryzomys fornesi*, (c) proveniente de *O. nigripes*; (d). Macho, proveniente de *Oligoryzomys flavescens*.

El escudo dorsal del macho cubre prácticamente todo el idiosoma con la prominente hendidura en la parte posterior ya mencionada para las hembras (Figura 24d). La zona ventral del escudo holoventral se expande directamente detrás de las patas del IV par, cubriendo toda la región hasta la zona inguinal y estrechándose

gradualmente hacia atrás hasta la región del escudo anal, con márgenes ondulados y con relieves, así como se describe en Fonseca (1939) (Figura 24d); machos y hembras con los márgenes laterales del escudo esternal gruesas con una membrana doble, pero en machos menos pronunciado (Figura 24e, f). El quelícero del macho como se ilustra en la Figura 24g.



**Figura 24.** *Gigantolaelaps wolffsohni* bajo microscopio óptico. (a-c). Hembra; (d). Macho; (a-d). Escudo genital: flecha indica hendidura prominente; (e-f). Escudo esternal: (e). Hembra; (f). Macho, flecha indica membrana doble; (g). Quelícero del macho.

### Comentarios

La ilustración de la descripción original de *G. butantanensis* proporcionada por Fonseca (1938: ilustración N°23) indica una hendidura prominente en el margen posterior del escudo dorsal, un carácter ausente en la ilustración original de *G. wolffsohni* ilustrada por Oudemans (1936: 49). Se ha podido confirmar la ausencia de dicha hendidura en *G. cromatus* del material aquí estudiado. Furman (1972) indicó una leve convexidad en el margen posterior del holotipo de *G. wolffsohni* y consideró, luego de comparar una amplia cantidad de especímenes congénéricos, que ese carácter muestra una variabilidad intraespecífica y no consideró dicha variación como un carácter importante. Consecuentemente, al no haber ningún carácter diferencial válido entre las especies *G. butantanensis*, *G. cromatus* y *G. wolffsohni*, fue planteada la sinonimia entre las mismas. Se siguió la identificación vigente de *G. wolffsohni* según Furman (1972) para el material estudiado.

#### IV) Género *Androlaelaps*

Para el género *Androlaelaps* de idéntico la especie *A. fahrenheitzi*. La especie comprendidas en este estudio presentó las características diagnosticas aquí mencionadas para el género (véase 1.4.2.4). Algunas sinonimias propuestas de dicha especie se mencionan en continuación:

*Laelaps (Haemolaelaps) fahrenheitzi* Berlese, 1911

*Laelaps glasgowi* Ewing, 1925

*Haemolaelaps glasgowi* Strandtmann, 1949; Samsinak, 1958: 188 [sinónimo de *H. fahrenheitzi*]

*Andorlaelaps glasgowi* Till, 1963

##### Material estudiado

Se estudiaron 263 hembras de *Androlaelaps fahrenheitzi*, de los cuales 59 fueron colectados de *O. flavescens*, 15 de *O. fornesi* y 189 de *O. nigripes*. Adicionalmente, se colectaron tres machos, de los cuales dos se asociaban con *O. flavescens*, uno con *O. nigripes*. No se identificaron ninfas.

##### Descripción del material estudiado

Las hembras de *A. fahrenheitzi* estudiadas se caracterizan por la presencia de un par de setas en el escudo genital, con setas simples en la parte ventral del fémur II; la seta anterodorsal del fémur I levemente alargada, menor que el ancho del fémur a nivel de esa seta; la seta *j5* del escudo dorsal es mediana un poco más larga que la mitad de la distancia entre *j5-z5*; el escudo dorsal es ampliamente redondeado en la parte posterior y ahí con una seta accesoria y confinada a la región *J2-J5*; las setas del escudo dorsal relativamente gruesas; las setas de coxa I son setiformes; el pilus dentilis es ampliamente inflado en la base. Esos caracteres morfológicos coincidieron con la redescrición de *A. fahrenheitzi* presentada por Strandtmann (1949): 342, 344) (Figura 25a-n). La descripción original de *Laelaps (Haemolaelaps) fahrenheitzi* Berlese, 1911 es relativamente corta y general, indicando el largo (600) y el ancho (400) del escudo dorsal pero también destacando la presencia del pilus dentilus inflado: “*appendicula digiti fixi basi valde lata, denique attenuata et incurva*” (Berlese 1911: 432).

Strandtmann (1949) proporcionó varios rangos de mediciones en la revisión de *A. fahrenheiti* según su hospedador. Estos se ajustan mejor para los roedores del género *Oryzomys* (Tabla 10). Se midieron 12 especímenes, dos asociados a *O. nigripes*, cinco a *O. flavescens*, y cuatro a *O. fornesi*. Las medidas no se diferenciaron entre los ácaros según la especie hospedadora, dado que los rangos se superponían entre sí. Se resumieron los valores de 12 especímenes en la Tabla 10.

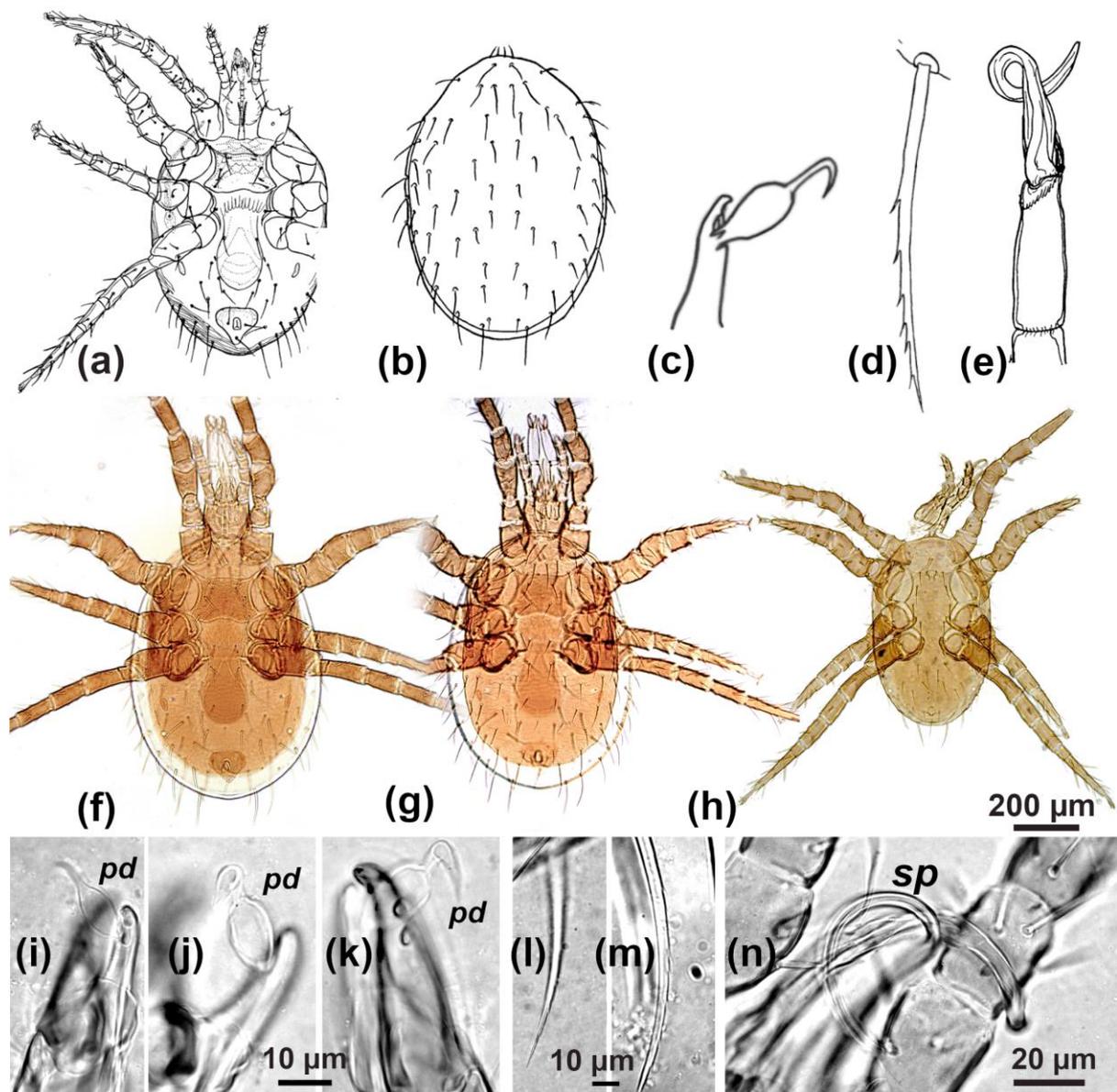
**Tabla 10.** Medidas (expresadas en  $\mu\text{m}$ ) de *Androlaelaps fahrenheiti* (hembras). Se compararon las medidas del material estudiado de 12 especímenes con medidas proporcionadas por Strandtmann (1949: p. 347) de *A. fahrenheiti* asociado a *Oryzomys* spp. Se presenta promedio seguido el rango de valores mínimas y máximas en paréntesis.

	Medidas según Standtmann (1949)	Material estudiado n = 12
<i>LID</i>	--	785 (723-821)
<i>WID</i>	--	532 (471-592)
<i>LDS</i>	729	734 (686-792)
<i>WDS</i>	460	499 (451-536)
<i>LSS</i>	103	119 (105-137)
<i>WSS</i>	148	155 (147-161)
<i>st2-st2</i>	147	155 (137-175)
<i>gen</i>	60	71 (62-76)
<i>WGEN</i>	144	136 (116-147)
<i>LAS</i>	103	110 (100-120)
<i>WAS</i>	119	115 (98-124)

Se puede observar el pilus dentilis ampliamente inflado en la base (Figura 25c, i – k) y la doble margen del escudo dorsal, con la excepción de tener una sola seta adicional (impar) en la región entre *J2* y *J4* en vez de 2 – 3 en todos los especímenes estudiados, independiente del roedor asociado; setas dorsales más posteriores aserradas, especialmente la *Z5* (Figura 25l, m).

Los machos de *A. fahrenheiti* fueron los únicos que mostraban un quelícero enrollado (Figura 25e, h, n), típico de la especie. Según Strandtmann (1949) se pueden asignar las hembras (y ninfas) por el pilus dentilus ampliamente inflado y el macho por el quelícero fuertemente curvado a *A. fahrenheiti*, como se ilustra en la

Figura 25h. Además, así como las hembras, los machos presentaron la seta Z5 del escudo dorsal aserrada (Figura 25l, m).



**Figura 25.** *Androlaelaps fahrenheitsi*: (a-e). Ilustración según Strandtmann (1949, p: 342); (a, f). Vista ventral; (b, g). Vista dorsal; (h). Vista general del macho; (c, i-k). Quelícero con pilus dentilis (*pd*) inflado, espécimen asociado a: (i). *Oligoryzomys flavescens*, (j) *O. nigripes*, (k). *O. fornesi*; (d, l, m). Seta Z5 aserrada, correspondiente a: (l). Hembra, (m) Macho; (n).

### Comentarios

En el marco de este trabajo no se observaron diferencias morfológicas diagnósticas entre los ácaros asociados a diferentes especies hospedadoras, así como el rango de las medidas se encontró en superposición para los tres roedores. A

pesar de variaciones morfológicas reportadas la especie se maneja como complejo *A. fahrenheiti* (Lareschi et al. 2013; Silva-de la Fuente et al. 2020). Esta posición taxonómica se adopta en este estudio.

### 3.1.2 Estudios moleculares

Según los resultados obtenidos se evaluó genéticamente la posibilidad de detectar CS para las especies determinadas como *Laelaps schatzi* (asociado a *O. flavescens* y *O. fornesi*), *Laelaps* sp. nov. 1 (asociado a *Oligoryzomys* spp.) y *L. manguinhos* *sensu stricto* (asociado a *Holochilus* spp.). Para aumentar la robustez de los análisis se agregaron las siguientes especies objeto de este estudio: *Gigantolaelaps wolffsohni*, *Mysolaelaps microspinosus*, *M. parvispinosus*, *L. manguinhos*, *Laelaps* sp. nov. 2 y *Laelaps* sp. nov. 3.

#### 3.1.2.1 Distancias genéticas basadas a genes mitocondriales

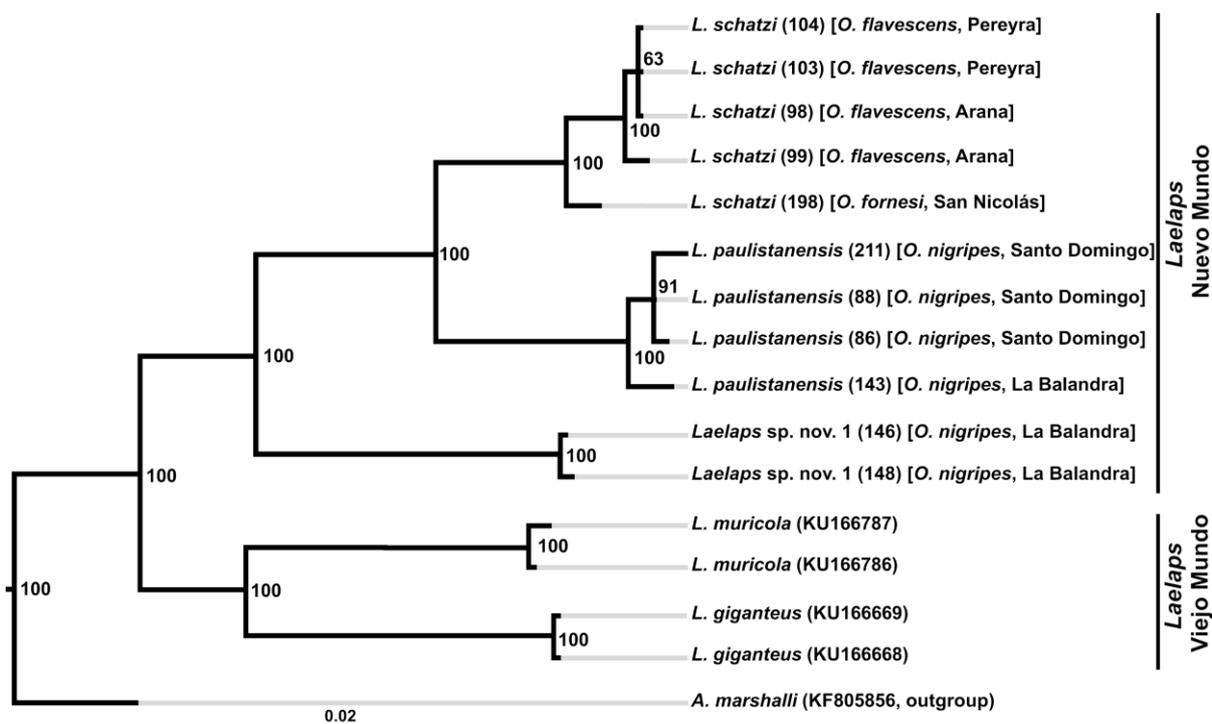
Se realizó extracción de ADN de 74 especímenes de distintos géneros utilizando marcadores mitocondriales, pero en casi la mitad de las extracciones no fue posible obtener una banda en el gel. En particular fue difícil obtener ADN de los géneros *Gigantolaelaps* y *Mysolaelaps*. De las 38 secuencias enviadas solo 12 resultaron legibles (ganancia total 31%). Por el contrario, con marcadores nucleares fue posible obtener 34 bandas en gel de 40 especímenes. De los 40 especímenes, se eligieron los mismos 38 de los cuales se obtuvo la banda para el COI, ya que eso indicaba principalmente una extracción exitosa de ADN. Se enviaron a secuenciar 30 muestras de las cuales 27 fueron legibles (ganancia 90%).

La digestión con la proteinasa K no afectó la cutícula, con la excepción de algunas setas del escudo dorsal, que se desprendieron. La mayoría de las características morfológicas y diagnósticas permanecieron intactas.

Se detectó como el mejor modelo de sustitución TIM3+I para la región mitocondrial y HKY+G para la región nuclear. Se analizaron un total de 562 pb para la región COI con 399 sitios invariantes y 152 sitios variables. De las 16 secuencias usadas se encontraron 13 haplotipos. Tres de las cuatro secuencias obtenidas de *L. schatzi* – *O. flavescens* de las localidades Arana y Pereyra fueron idénticas, así como las dos secuencias de *L. giganteus*.

La topología del árbol mostró una dicotomía entre el género *Laelaps* con las especies *L. muricola* y *L. giganteus*, parásitas de murinos (Murinae) del Viejo Mundo y las especies del género *Laelaps* estudiadas en el marco de este trabajo de tesis doctoral, todos provenientes del Nuevo Mundo (Figura 26). Ambos clados están bien soportados (BPP 100 %), asimismo la mayoría de los nodos en el árbol obtenido (Figura 26).

De la especie *Laelaps* sp. nov. 1 sólo se obtuvieron secuencias legibles de ácaros asociados a *Oligoryzomys nigripes*. Se formó un grupo de especímenes exclusivamente de *L. paulistanensis* colectados de *O. nigripes* y, el otro, con especímenes de *L. schatzi* provenientes de *O. flavescens* y *O. fornesi*. Las distancias p entre ambas especies de ácaros fue entre 8.1 – 8.3 %. La distancia genética entre *L. schatzi* asociado a *O. fornesi* y a *O. flavescens* fue de 1.6%. Casi la misma distancia genética (1.5%) se calculó entre los especímenes *L. paulistanensis* colectados en La Balandra (Provincia Buenos Aires) y los especímenes *L. paulistanensis* provenientes de Santo Domingo de la Provincia Corrientes. Eso se observó también dentro del grupo *L. paulistanensis* con una variación intraespecífica de 1% (Tabla 11). La distancia genética de 15% (s.d. 0.012) entre los *Laelaps* del Viejo Mundo y los *Laelaps*



**Figura 26.** Árbol filogenético del utilizando marcador mitocondrial. Números sobre las ramas indican las probabilidades bayesianas en porcentaje.

del Nuevo Mundo fue mayor que de la distancia media entre todos los taxones de 11% con s.d 1%.

**Tabla 11.** Estimaciones de la divergencia evolutiva en los pares de secuencias entre los grupos utilizando genes mitocondriales. Se muestra el número de diferencias de bases por sitio en % a partir del promedio de todos los pares de secuencias entre los grupos. La estimación del error estándar se muestra por encima de la diagonal. Este análisis incluyó 15 secuencias de nucleótidos. Abreviaturas: *O* = *Oligoryzomys*; *L* = *Laelaps*, muestras 1 – 5 provenientes de Argentina.

Ácaro	Hosp.	Loc.	1)	2)	3)	4)	5)	6)	7)
1) <i>L. schatzi</i>	<i>O. flavescens</i>	Arana/Pereyra		0.004	0.010	0.010	0.013	0.014	0.014
2) <i>L. schatzi</i>	<i>O. fornesi</i>	San Nicolás	1.6		0.010	0.010	0.013	0.014	0.014
3) <i>L. paulistanensis</i>	<i>O. nigripes</i>	Paso de los Libres	8.1	7.8		0.004	0.013	0.014	0.016
4) <i>L. paulistanensis</i>	<i>O. nigripes</i>	La Balandra	8.1	7.9	1.5		0.013	0.015	0.015
5) <i>Laelaps</i> sp. nov. 1	<i>O. nigripes</i>	La Balandra	12.6	12.4	12.2	12.2		0.015	0.015
6) <i>L. muricola</i>	<i>Rhabdomys</i> spp.	Africa Sur	14.2	14.0	14.8	14.7	14.6		0.013
7) <i>L. giganteus</i>	<i>Rhabdomys</i> spp.	Africa Sur	15.0	14.8	16.4	16.1	15.5	11.7	

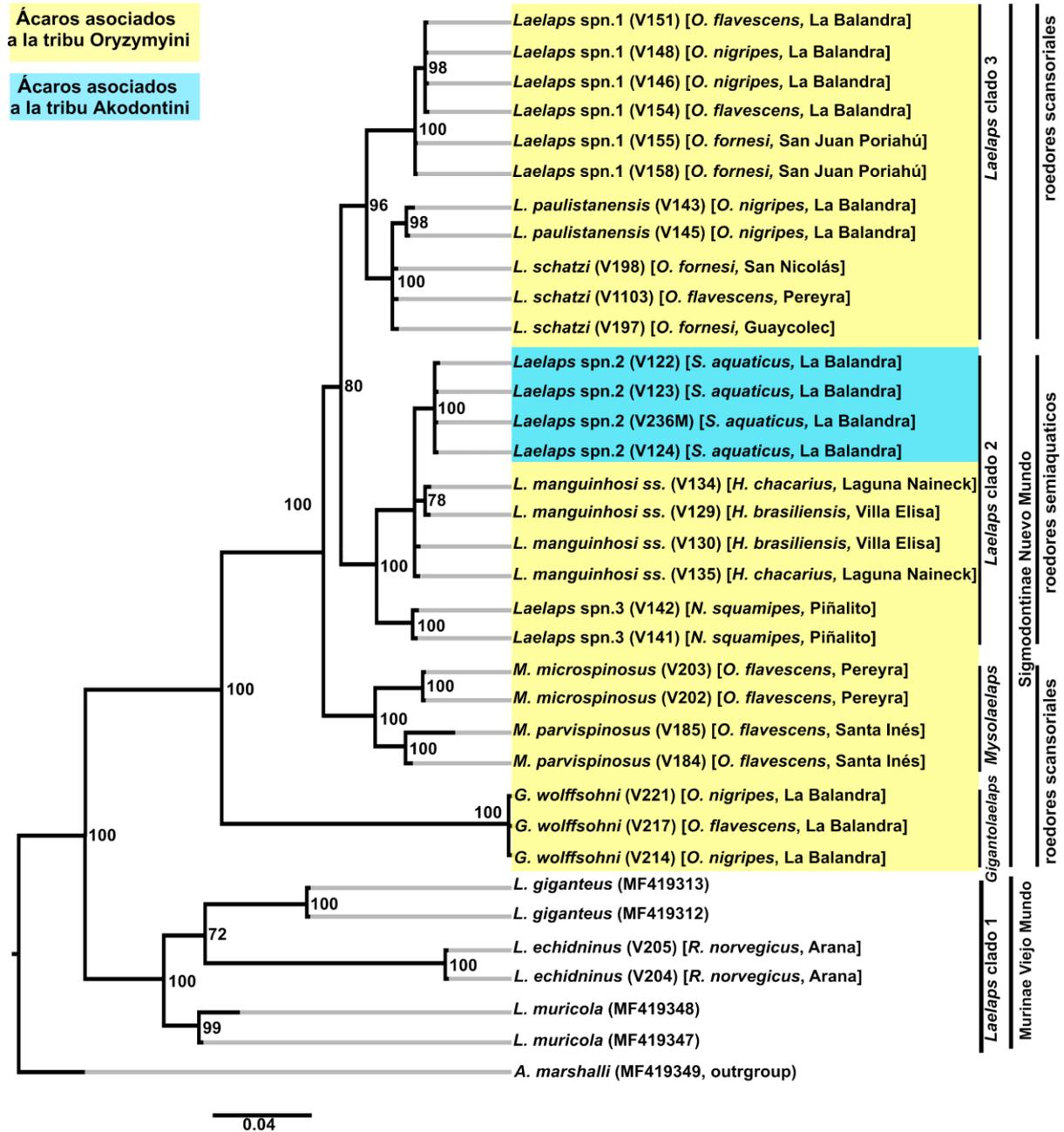
### 3.1.2.2 Distancias genéticas y árbol filogenético basado a genes nucleares

En este análisis se utilizaron 34 secuencias incluyendo el outgroup. La región de ITS presentó 401 pares de bases, de los cuales 259 fueron invariantes y 129 sitios variantes. La topología del árbol mostró, nuevamente, una dicotomía profunda en dos grandes clados (Figura 27). El primer clado abarcó especies de *Laelaps* que ocurren en murinos, mientras que el otro clado involucró las otras especies de *Laelaps* estudiadas, todas recuperadas de cricétidos americanos, pero también aquellas de los géneros de lelápinos. Los lelápinos asociados a cricétidos americanos se compusieron, estructuralmente, de los géneros *Gigantolaelaps*, *Mysolaelaps* y *Laelaps*, todos monofiléticos. El género *Laelaps* del Nuevo Mundo fue resuelto en dos subclados, formados por *Laelaps* clado 2 y *Laelaps* clado 3, respectivamente.

*Laelaps* clado 2 fue formado por especímenes colectados únicamente de roedores del género *Oligoryzomys* mientras *Laelaps* clado 3 incluyó especímenes que se asocian con otros roedores de estudio. *Laelaps* clado 2 constituyó *L. schatzi*, *L. paulistanensis* y *Laelaps* sp. nov. 1 parasitando a *Oligoryzomys* spp. Las secuencias de *Laelaps* sp. nov. 1 aislados de *O. fornesi* se encontraban en politomía, pero con un buen soporte del nodo (BPP 100%). No se detectó la distancia genética entre especímenes aislados de *O. flavescens* y *O. nigripes* de la localidad La Balandra,

pero todas indicaban distancia genética de 0.3% de los especímenes aislados de *O. fornesi* (Tabla 12). En el *Laelaps* clado 3 se reconocieron tres grupos, compuesto cada uno de ellos por una especie distinta de *Laelaps*: *Laelaps manguinhos* *sensu stricto* asociada a *Holochilus vulpinus* y a *H. chacarius*; *Laelaps* sp. nov. 2, a *Scapteromys aquaticus* y *Laelaps* sp. nov. 3 a *Nectomys squamipes*. La distancia genética entre los ácaros asociados a *H. chacarius* y *H. vulpinus* fue muy baja (0.1%). Aquellos se encontraron en politomía, por lo cual no estaba claro su relación filogenética con *Laelaps* sp. nov. 2 – *S. aquaticus*. El macho de *Laelaps* sp. nov. 2 no mostró distancias genéticas con las hembras de la misma especie (0.0%).

Entre los ácaros *G. wolffsohni*, asociados a *O. flavescens* y a *O. nigripes* la distancia genética fue 0% (Tabla 12). Las distancias genéticas alcanzaron a 3.6% entre *M. parvispinosus* y *M. microspinosus*. Solo se observó variación intraespecífica (dentro del grupo) para *M. parvispinosus* (1.8%) y *L. muricola* (1.5%), que también fue notable por el largo de la rama. La divergencia evolutiva a partir del promedio de todos los pares de secuencia fue de 9% (s.e. 0.01).



**Figura 27.** Árbol filogenético utilizando marcadores nucleares. Números sobre las ramas indican las probabilidades bayesianas en porcentaje. Abreviaturas: spn. = sp. nov.; ss = *sensu stricto*.

**Tabla.12** Estimaciones de la divergencia evolutiva en los pares de secuencias entre los grupos grupos utilizando genes nucleares. Se muestra el número de diferencias de bases por sitio en % a partir del promedio de todos los pares de secuencias entre los grupos. Este análisis incluyó 15 secuencias de nucleótidos. Abreviaturas: *H* = *Holochilus*: *bra* = *brasiliensis*, *cha* = *chacarius*; *Gwol* = *Gigantolaelaps wolffsohni*, *L* = *Laelaps*; *ech* = *echidninus*; *gig* = *giganteus*; *man* = *manguinhos*; *mur* = *muricola*; *pau* = *paulistanensis*; *sch* = *schatzi*; *spn.* = *sp. nov.*; *M* = *Mysolaelaps*; *mic* = *microspinosus*; *par* = *parvispinosus*; *Mca* = *Mastomys coucha*; *Nsq* = *Nectomys squamipes*; *O* = *Oligoryzomys*: *fl* = *flavescens*; *fo* = *fornesi*; *ni* = *nigripes*; *Rno* = *Rattus norvegicus*; *Rhd* = *Rhabdomys dilectus*; *Saq* = *Scapteromys aquaticus*.

Ácaro	Hosp	Localidad	1)	2)	3)	4)	5)	6)	7)	8)	9)	10)	11)	12)	13)	14)	15)	16)	17)	18)
1)	<i>Lspn.1</i>	<i>Oni</i>	La Balandra		0.00	0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
2)	<i>Lspn.1</i>	<i>Ofi</i>	La Balandra	0.0		0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
3)	<i>Lspn.1</i>	<i>Ofo</i>	San Juan Poriahú	<b>0.3</b>	<b>0.3</b>		0.0	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
4)	<i>Lpau</i>	<i>Oni</i>	La Balandra	<b>2.9</b>	<b>2.9</b>	<b>2.7</b>		0.00	0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
5)	<i>Lsch</i>	<i>Ofi</i>	Pereyra	<b>2.8</b>	<b>2.8</b>	<b>2.6</b>	<b>0.4</b>		0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
6)	<i>Lsch</i>	<i>Ofo</i>	Guaycolec	<b>2.8</b>	<b>2.8</b>	<b>2.6</b>	<b>0.4</b>	0.00		0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
7)	<i>Lsch</i>	<i>Ofo</i>	San Nicolás	<b>2.8</b>	<b>2.8</b>	<b>2.6</b>	<b>0.4</b>	0.00	0.00		0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
8)	<i>Lspn.2</i>	<i>Saq</i>	La Balandra	<b>5.4</b>	<b>5.4</b>	<b>5.1</b>	<b>4.0</b>	<b>3.6</b>	<b>3.6</b>	<b>3.6</b>		0.00	0.00	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
9)	<i>Lman</i>	<i>Hbr</i>	Villa Elisa	<b>5.0</b>	<b>5.0</b>	<b>4.7</b>	<b>3.7</b>	<b>3.3</b>	<b>3.3</b>	<b>3.3</b>	<b>0.6</b>		0.00	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
10)	<i>Lman</i>	<i>Hch</i>	Laguna Nainneck	<b>5.0</b>	<b>5.0</b>	<b>4.7</b>	<b>3.7</b>	<b>3.3</b>	<b>3.3</b>	<b>3.3</b>	<b>0.6</b>	0.1		0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
11)	<i>Lspn.3</i>	<i>Nsq</i>	PP Piñalito	<b>4.9</b>	<b>4.9</b>	<b>4.6</b>	<b>4.7</b>	<b>4.3</b>	<b>4.3</b>	<b>4.3</b>	<b>3.1</b>	<b>2.6</b>	<b>2.6</b>		0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.02
12)	<i>Mmic</i>	<i>Ofi</i>	Pereyra	<b>5.9</b>	<b>5.9</b>	<b>5.7</b>	<b>5.7</b>	<b>5.4</b>	<b>5.4</b>	<b>5.4</b>	<b>6.4</b>	<b>5.9</b>	<b>5.9</b>	<b>5.13</b>		0.01	0.02	0.02	0.02	0.02
13)	<i>Mpar</i>	<i>Ofi</i>	Santa Inés	<b>6.3</b>	<b>6.3</b>	<b>6.0</b>	<b>5.6</b>	<b>5.2</b>	<b>5.2</b>	<b>5.2</b>	<b>6.6</b>	<b>6.2</b>	<b>6.2</b>	<b>5.6</b>	<b>3.6</b>		0.02	0.02	0.02	0.02
14)	<i>Gwol</i>	<i>Oni</i>	La Balandra	<b>14.2</b>	<b>14.2</b>	<b>14.0</b>	<b>15.0</b>	<b>15.0</b>	<b>15.0</b>	<b>15.0</b>	<b>15.8</b>	<b>16.1</b>	<b>16.1</b>	<b>15.0</b>	<b>13.8</b>	<b>15.8</b>		0.00	0.02	0.02
15)	<i>Gwol</i>	<i>Ofi</i>	La Balandra	<b>14.2</b>	<b>14.2</b>	<b>14.0</b>	<b>15.0</b>	<b>15.0</b>	<b>15.0</b>	<b>15.0</b>	<b>15.8</b>	<b>16.1</b>	<b>16.1</b>	<b>15.0</b>	<b>13.8</b>	<b>15.8</b>	0.00		0.02	0.02
16)	<i>Lgig</i>	<i>Rhd</i>	Rietvlei (AS)	<b>14.1</b>	<b>14.1</b>	<b>14.1</b>	<b>14.2</b>	<b>13.8</b>	<b>13.8</b>	<b>13.8</b>	<b>15.1</b>	<b>14.7</b>	<b>14.7</b>	<b>13.3</b>	<b>13.8</b>	<b>14.2</b>	<b>16.9</b>	<b>16.9</b>		0.02
17)	<i>Lech</i>	<i>Rno</i>	Arana	<b>18.7</b>	<b>18.7</b>	<b>18.7</b>	<b>18.7</b>	<b>18.3</b>	<b>18.3</b>	<b>18.3</b>	<b>18.4</b>	<b>18.4</b>	<b>18.4</b>	<b>17.6</b>	<b>18.8</b>	<b>18.2</b>	<b>19.2</b>	<b>19.2</b>	<b>11.6</b>	
18)	<i>Lmur</i>	<i>Mca</i>	Mooinooi (AS)	<b>13.1</b>	<b>13.1</b>	<b>13.4</b>	<b>13.6</b>	<b>13.3</b>	<b>13.3</b>	<b>13.3</b>	<b>15.6</b>	<b>15.3</b>	<b>15.3</b>	<b>14.4</b>	<b>14.6</b>	<b>15.5</b>	<b>16.3</b>	<b>16.3</b>	<b>6.7</b>	<b>10.9</b>

### 3.1.2.3 Congruencia entre evidencia morfológica y genética

Los resultados obtenidos de los estudios morfológicos se encontraron en su mayoría congruentes con los resultados moleculares. En líneas generales, se pudieron distinguir cuatro grupos, denominados A, B, C y D (Tabla 13). La referencia de cada taxon en cada grupo corresponde en su mayoría a la información obtenida de genes nucleares. Las distancias genéticas se ubicaron en valores bajos pero con límites precisos entre grupos. En ambos casos de *CS sensu lato* (Grupo 1+2) fue posible proporcionar una diagnosis y describir especies nuevas para la ciencia. Para el Grupo 3 no se detectaron rasgos morfológicos de valor diagnóstico, pero se encontraron leves diferencias morfométricas (podría estar asociado a distancias geográficas) y menores diferencias genéticas, por lo cual se puede tratar de *CS sensu stricto* (p. ej. *Laelaps* sp. nov.1). Dentro del Grupo 4 se puede asumir que se trata de una única especie, independiente del hospedador o distancia geográfica entre los linajes.

**Tabla13.** Cuatro grupos definidos según los caracteres morfológicos en conjunto con distancias genéticas. Los límites del Grupo 3 aún no están claros.

MÉTODOS	GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4
	Distinguibles a simple vista	morfológicamente muy similares, pero aún distinguibles	Indistinguible	Indistinguible
<b>Morfología clásica</b>	=> caracteres diagnósticos	=> caracteres diagnósticos	=> <b>caracteres diagnósticos ausentes</b>	=> <b>caracteres diagnósticos ausentes</b>
<b>Morfometría lineal</b>	Diferencias significativas	Diferencias significativas	Diferencias significativas	Diferencias NO significativas
<b>Morfometría geométrica</b>	Diferencias significativas	Diferencias significativas	Diferencias significativas	Diferencias NO significativas
<b>Genes mitocondriales</b>	>8	>8	-----	≤1.5
<b>Genes nucleares</b>	≥ 0.5-19	≥ 0.4	0.3	< 0.1
<b>estado taxonómico</b>	especie(s) nominal(es) <i>CS sensu lato</i> flujo genético (no)	especie(s) nominal(es) <i>CS sensu lato</i> flujo genético (no)	*Linajes geográficos? <i>CS sensu stricto</i> flujo genético (posible?)	flujo genético (si)

### 3.1.3 Nuevas especies del género *Laelaps*

Se revisaron los registros de la asociación entre *Oligoryzomys nigripes*/*O. flavescens* y *Laelaps paulistanensis* / *L. manguinhos* *sensu stricto* reportados en Argentina para las localidades Punta Lara (citados en Lareschi 1996, 2006b; Lareschi y Krasnov 2010 para *O. flavescens*, ambos ácaros), Hudson (citado en Lareschi y col. 2003b, ambos roedores, ambos ácaros), Ramallo y Palo Blanco, La Balandra (citado en Lareschi y Krasnov 2010 para *O. flavescens*), Villa Elisa (citado en Abba y col. 2001, ambos roedores) (véase las coordenadas en 2.3.4.).

Se examinaron 54 ejemplares identificados preliminarmente como *L. paulistanensis*, colectados en asociación con *O. flavescens*. De acuerdo con las características diagnósticas de *L. schatzi*, todos fueron asignados a esta última (del material complementario: Hudson, n = 1, La Balandra, n = 6, Punta Lara, n = 20, Ramallo n = 5 y del material de la presente tesis: Villa Elisa, n = 12 y Santa Inés, n = 10).

Por otro lado, se sostuvo la asociación *L. paulistanensis* – *O. nigripes* en todas las muestras examinadas: (Hudson n = 97, Santa Inés = 43). Además, se revisaron 11 muestras provenientes de Uruguay: cuatro especímenes colectados de *O. flavescens* asignados *L. schatzi* y siete especímenes colectados de *O. nigripes* identificados como *L. paulistanensis*.

En estudios previos se reportaron las asociaciones de *L. manguinhos sensu stricto* con los roedores *O. flavescens* y *O. nigripes* incluyendo La Balandra.

Considerando ahora las características diagnósticas que diferencian a *L. manguinhos sensu stricto* de las nuevas especies aquí descritas, dichos registros no corresponden a este ácaro. Por el contrario, 626 ácaros asociados a estos roedores en 33 localidades (incluyendo La Balandra) corresponden a *Laelaps* sp. nov. 1. El total de 260 ejemplares colectadas de 21 *S. aquaticus* de la localidad La Balandra se identificaron como *Laelaps* sp. nov. 2. Se confirmó la asociación entre 15 ejemplares de *L. manguinhos* en dos individuos de *Holochilus brasiliensis* capturados en Villa Elisa.

Con fines comparativos se estudió el material complementario de otras localidades de la CP de Argentina. 50 ejemplares previamente identificados como *L. manguinhos sensu stricto*, con los límites de esta especie aquí identificados y considerando las características diagnósticas de las nuevas especies, corresponden

ahora 15 ejemplares a *Laelaps* sp. nov. 1 en asociación con *O. flavescens* (Hudson: n = 3, Punta Lara: n = 10, Ramallo: n = 2) y en asociación con *O. nigripes* (Hudson: n = 6); y 27 ejemplares a *Laelaps* sp. nov. 2 asociados a *S. aquaticus* (Hudson: n = 15, La Balandra: n = 6, Punta Lara: n = 6). También se identificaron dos especímenes como *Laelaps* sp. nov. 1 de dos roedores, *O. flavescens* y *O. nigripes*, provenientes de Uruguay.

A continuación, se brinda una clave para la identificación de las hembras de *Laelaps* reportadas para la CP de Argentina:

1	Marcada hipertriquia en el escudo dorsal con más de 60 pares de setas; seta anteroventral y posteroventral de la coxa I setiforme, larga, más gruesa en la base y con punta fina	..... <i>mazzai</i> Fonseca 1939
	Escudo dorsal con no más de 40 pares de setas y 1-2 setas <i>Jx</i> impares; al menos una de las setas de la coxa I espiniforme	.....2
2	Escudo dorsal más de 1000 µm de largo; escudo genital con una fuerte concavidad en el margen posterior rodeando parcialmente el escudo anal; escudo esternal cuadrado o más largo que ancho; coxa I con seta posteroventral espiniforme; pilus dentilis recto, delgado y doblado en la punta	( <i>Echinolaelaps</i> ) <i>echidninus</i> , Berlese 1887
	Escudo dorsal menos de 1000 µm de largo; escudo genital con el margen posterior convexo que no rodea el escudo anal; escudo esternal rectangular, más ancho que largo; pilus dentilis ensanchado en la base terminando con una punta fina	.....3
3	Coxa I con seta anteroventral setiforme; la distancia entre <i>Jv2</i> setas igual o mayor que la distancia entre las setas genitales	..... <i>nuttali</i> Hirst 1915
	Coxa I con seta anteroventral espiniforme; la distancia entre <i>Jv2</i> setas 1.5-3.3 veces menor que la distancia entre setas genitales	.....4
4	Seta posteroventral de coxa I espiniforme, pero más delgada que la anteroventral	.....5
	Seta posteroventral de coxa I setiforme, larga y fina, nunca espiniforme	.....8

- 5 Escudo dorsal con 39 pares de setas (*Jx* seta ausente); cuatro pares de setas submarginales (*UR*); seta postanal fuerte y espiniforme; marcada quitinización en el escudo dorsal entre las setas *j3* y *j6* ..... *Laelaps* sp. nov. 2  
Hosp.: *Scapteromys aquaticus*
- Escudo dorsal con más de 39.5 pares de setas (seta *Jx* presente); cinco o más pares de setas submarginales (*UR*); seta postanal setiforme; escudo dorsal con quitinización uniforme .....6
- 6 seta palpcoxal larga,  $\geq 24 \mu\text{m}$ , llegando al margen anterior del gnatosoma, seta paranal espiniforme con el grosor similar al de las setas del opistosoma (*JV4-JV5*, *ZV2-ZV3*, *SV3*). ..... *Laelaps* sp. nov. 1  
Hosp.: *Oligoryzomys* spp.
- seta palpcoxal corta,  $\leq 18 \mu\text{m}$ , no alcanzando el margen posterior del gnatosoma, seta paranal setiforme con el grosor la mitad de las setas del opistosoma (*JV4-JV5*, *ZV2-ZV3*, *SV3*) .....7
- 7 Escudo dorsal con el margen posterior redondeado (convexo) a nivel de las setas *Z5*, margen anterior del escudo esternal levemente cóncavo o recto; escudo genital alargado, *Lgs.gen*  $> 160 \mu\text{m}$ , seta posteroventral de la coxa I entre 4 – 4.2 veces más larga que ancha .....*Laelaps* sp. nov. 3  
Hosp.: *Nectomys squamipes*
- Escudo dorsal con margen posterior recto a nivel de las setas *Z5*; margen anterior del escudo esternal cóncavo; escudo genital no alargado, *Lgs.gen*  $\leq 148 \mu\text{m}$ , seta posteroventral de la coxa I entre 5.6 – 6 veces más larga que ancha .....*manguinhos*, Fonseca 1936
- 8 Punta de la seta anteroventral de la coxa I fina y aguda, 39 pares de setas en el escudo dorsal; seta dorsal anterior del fémur I  $\leq 43 \mu\text{m}$  de largo, seta dorsal posterior del genu I  $\leq 36 \mu\text{m}$  de largo ..... *furmani*, Gettinger 1992
- Punta de la seta anteroventral de la coxa I roma o redondeada, 39.5 – 40 pares de setas en el escudo dorsal; seta dorsal anterior del fémur I y la seta dorsal posterior del genu I, ambos  $\geq 72 \mu\text{m}$  de largo .....9

9 Escudo genital sin una reticulación o solo apenas visible, seta genito-ventral larga  $\geq 120 \mu\text{m}$ , alcanzando la inserción de la seta *Zv1*, escudo esternal con una reticulación visible en forma de capas .....*paulistanensis*, Fonseca 1936

Escudo genital con una reticulación bien visible, seta genito-ventral corta  $\leq 115 \mu\text{m}$  no alcanzando la inserción de la seta *Zv1*, escudo esternal sin una reticulación .....*schatzi*, Savchenko & Lareschi 2019

### 3.2 Descriptores cuantitativos y factores asociados a la distribución de los ácaros lelápinos en la CP

#### 3.2.1 Descriptores cuantitativos

La riqueza específica de lelápinos para *Oligoryzomys* fue de  $S = 7$ , mientras la riqueza específica para cada especie hospedadora fue de 6. El coeficiente de Sørensen indicó una similitud del 100% entre la comunidad componente de *Oligoryzomys flavescens* y *O. fornesi* y una similitud del 83% para ambos roedores en comparación con *O. nigripes*. Las diferencias entre las tres especies hospedadoras en la comunidad componente estuvo dado por las especies *Laelaps schatzi* y *L. paulistanensis*. Contra esto, compartieron las especies *Androlaelaps fahrenheitzi*, *Gigantolaelaps wolffsohni*, *Mysolaelaps microspinosus* y *M. parvispinosus*, diferenciándose en la mayoría de los casos en los índices parasitológicos según la especie hospedadora. Los índices parasitológicos con prevalencias y abundancias medias e intensidad media para cada especie de lelápino asociado a los roedores *Oligoryzomys* spp. e independiente de la localidad de muestreo, están indicados en la Tabla 14 con sus respectivos valores de significancia.

### 3.2.1.1 Ácaros lelápinos en asociación con *Oligoryzomys flavescens* y *O. fornesi*

La mayoría de los índices parasitológicos para *Oligoryzomys flavescens* y *O. fornesi* fueron similares (Tabla 14). Solo la P de *M. parvispinosus* fue significativamente diferente para cada hospedador ( $p = 0.000$ ), siendo mayor en *O. fornesi* con  $P = 65\%$  que en *O. flavescens* con  $P = 13\%$ . También *L. schatzi* fue más prevalente y más abundante en *O. fornesi*. Las diferencias de IM no fueron significativas para casi ninguna especie excepto para *A. fahrenheitzi* en asociación con *O. flavescens* y *O. nigripes* (Tabla 14). La AM de todos los lelápinos considerados en conjunto asociados a *O. flavescens* fue de 16.8 y de 17.2 para *O. fornesi*, no habiendo diferencias significativas entre ambos. El índice de diversidad de los lelápinos para *O. flavescens* fue de 0.66 y para *O. fornesi* de 0.76.

**Tabla 14.** Índices parasitológicos para las especies de ácaros asociadas de *Oligoryzomys flavescens*, *O. fornesi* y *O. nigripes*. Abreviaturas: HP = hospedadores parasitados, AM = abundancia media, IM = intensidad media, P (%) = prevalencia, n = número de roedores. Entre paréntesis se indican los intervalos con 95% de confianza. Significancia de las prevalencias (P en %) y de la intensidad media (ID)

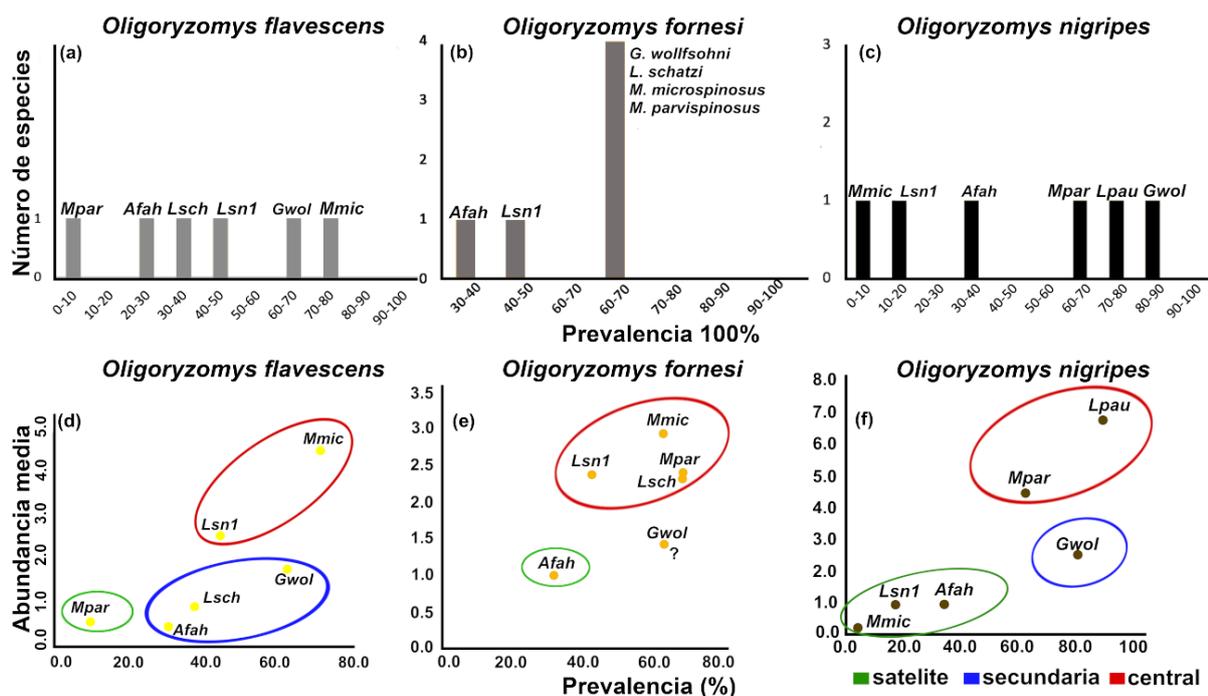
Ácaro	Hospedador	P (%)	valores p (P)		AM	valores p (AM)		IM	valores p (IM)	
<i>Androlaelaps fahrenheitzi</i>	1) <i>O. flavescens</i>	30.6	1)	2)	0.46	1)	2)	1.5	1)	2)
	2) <i>O. fornesi</i>	35.3	0.78		1.12	0.34		3.2	0.35	
	3) <i>O. nigripes</i>	32.3	0.8	0.79	0.88	<b>0.01</b>	0.79	2.7	<b>0</b>	0.768
<i>Gigantolaelaps wolffsohni</i>	1) <i>O. flavescens</i>	63.1	1)	2)	1.7	1)	2)	2.7	1)	2)
	2) <i>O. fornesi</i>	70.6	0.6		1.59	0.76		2.3	0.32	
	3) <i>O. nigripes</i>	80.6	<b>0.001</b>	0.35	2.53	<b>0.0015</b>	<b>0.04</b>	3.1	0.12	0.07
<i>Mysolaelaps microspinosus</i>	1) <i>O. flavescens</i>	69.4	1)	2)	4.65	1)	2)	6.7	1)	2)
	2) <i>O. fornesi</i>	58.8	0.41		3.06	0.14		5.2	0.25	
	3) <i>O. nigripes</i>	3.7	<b>0</b>	<b>0</b>	0.14	<b>0</b>	<b>0.02</b>	3.9	0.06	0.40
<i>Mysolaelaps parvispinosus</i>	1) <i>O. flavescens</i>	12.6	1)	2)	0.72	1)	2)	5.7	1)	2)
	2) <i>O. fornesi</i>	64.7	<b>0</b>		2.29	0.33		3.5	0.35	
	3) <i>O. nigripes</i>	62.7	<b>0</b>	0.63	4.4	<b>0</b>	0.16	7.2	0.32	0.11
<i>Laelaps</i> sp. nov. 1	1) <i>O. flavescens</i>	46.8	1)	2)	3	1)	2)	6.4	1)	2)
	2) <i>O. fornesi</i>	41.2	0.80		1.7	0.219		4.1	1	
	3) <i>O. nigripes</i>	18.0	<b>0</b>	<b>0.013</b>	0.87	<b>0.0025</b>	0.22	4.8	0.4	0.915
<i>Laelaps schatzi</i>	1) <i>O. flavescens</i>	41.4	1)	2)	1.18	1)	2)	2.8	1)	2)
	2) <i>O. fornesi</i>	70.6	<b>0.035</b>		2.3	<b>0.043</b>		3.3	0.44	

Los valores obtenidos mediante el empleo de la prueba de correlación de Spearman, indican que existe correlación positiva entre P y AM de las distintas especies parásitas para *O. flavescens* ( $r_s = 0.89$ ;  $p = 0.04$ ). La distribución de frecuencias de las P de la comunidad componente de los ácaros lelápinos asociados

con *O. flavescens* mostró trimodalidad (Figura 28a). La barra de la derecha corresponde a las dos especies de ácaros con mayores P para *O. flavescens* (*G. wolffsohni* y *M. microspinosus*), la barra de la izquierda representa a *M. parvispinosus*, la especie con menor ocurrencia y las barras centrales representan a las especies con características intermedias *A. fahrenheitzi*, *L. schatzi*, y probablemente *Laelaps* sp. nov. 1. *Mysolaelaps microspinosus* y *Laelaps* sp. nov. 1 fueron las especies dominantes asociadas a *O. flavescens* con D = 39.6 % y 26%, respectivamente. Los valores de P y AM más altos podrían indicar especies centrales para *O. flavescens* (Figura 28d). Las especies *G. wolffsohni* (D = 14.7 %), *L. schatzi* (D = 10.1%) y *A. fahrenheitzi* (D = 4%) contaron con una P > 31%. Si bien *G. wolffsohni* registró una P = 63%, la AM = 1.7 fue baja (p. ej. vs AM 4.6 para *M. microspinosus* del mismo roedor). A partir de estos valores podría inferirse que se trata de especies secundarias. La única especie que registró una P < 13% fue *M. parvispinosus*, pudiendo tratarse de una especie satélite a pesar de tener una alta AM, en particular por su distribución desigual en la región.

Los lelapinos asociados a *O. fornesi* indicaron una distribución bimodal de las prevalencias de los taxones. (Figura 28b). En este caso todos los taxones indicaban P > 35%.

La correlación entre la AM y la P de para cada especie de lelapino no fue significativa ( $r_s = 0.5$ ;  $p = 0.3$ ), por lo cual solo se puede asumir los grupos de especies centrales, secundarias y satélites (Figura 28e). En el gráfico de AM sobre P ninguno de los taxones representa especies satélites para *O. fornesi*. Probablemente, las especies de los géneros *Laelaps* y *Mysolaelaps* se podrían considerar centrales teniendo en cuenta las elevadas P y AM. Las especies más dominantes entre los lelapinos asociados a *O. fornesi* fueron *L. schatzi* (D = 19.4%) y ambas *Mysolaelaps* spp. (D = 18.9 – 25%). *Androlaelaps fahrenheitzi* (D = 9.9%) fue la única especie que presentó una P < 40% y una AM = 1.2, pudiendo tratarse de una especie secundaria junto con *G. wolffsohni*.



**Figura 28.** (a-c). Frecuencia de distribución de prevalencias de los lelapinos asociados a los *Oligoryzomys* spp.; (d-f). Gráfico de especies dominantes, satélites y secundarias basadas en AM y. Abreviaturas: Afa = *Androlaelaps fahrenheitzi*; Gwol = *Gigantolaelaps wolffsohni*; M = *Mysolaelaps*: p = *parvispinosus*; m = *microspinosus*; L = *Laelaps*: sn1 = sp. nov. 1; sch = *schatzi*; pau = *paulistanensis*.

### 3.2.1.2 Ácaros lelapinos en asociación con *Oligoryzomys nigripes*

Los índices parasitológicos registrados para *O. nigripes* se diferenciaron significativamente ( $p < 0.008$ ) de los de *O. flavescens*, a excepción de la P de la especie *A. fahrenheitzi* (Tabla 14). Fue notable la menor AM y P de *M. microspinosus* con AM = 4 y *Laelaps* sp. nov.1 con AM = 0.87 en asociación con *O. nigripes* en comparación con los otros dos *Oligoryzomys* spp., cuyas diferencias fueron significativas. Por otro lado, se diferenciaron los índices parasitológicos de *G. wolffsohni* asociada a *O. nigripes* significativamente de los restantes roedores estudiados, presentando mayor P = 81% y AM = 2.5 (Tabla 14).

Los valores obtenidos mediante la prueba de correlación de Spearman, indican que existe correlación positiva entre la P y la AM de las distintas especies parásitas para el roedor *O. nigripes* ( $r_s = 1$   $p < 0.0001$ ).

La distribución de las P de los taxones lelapinos asociados con *O. nigripes* mostró trimodalidad (Figura 28c). Las especies *L. paulistanensis* (D = 43.6 %) y *M. parvispinosus* (D = 28.7%) registraron las mayores P y AM, pudiendo estos caracteres

condicionar a las especies centrales (Figura 28f). A pesar de la alta P de *G. wolffsohni*, su AM = 2.5 fue menor que la de *M. parvispinosus* con AM = 4.4, pudiendo asumirse que *G. wolffsohni* es una especie secundaria. Por otro lado, las P más bajas fueron registradas para *M. microspinosus* con P = 3.7%, *Laelaps* sp. nov.1 con P = 16.9% y *A. fahrenheitzi* con P=32%, por lo cual se podrían considerar especies satélites. En el caso de *M. microspinosus* asociada a *O. nigripes*, la baja P registrada y dominancia de 0.9% puede ser indicativo de una asociación accidental. El índice de diversidad de la comunidad componente de los taxones lelápinos en la población de *O. nigripes* fue 0.48, menor que en los restantes *Oligoryzomys* spp.

### 3.2.1.3 Índice de especificidad

Las diferencias entre los índices de especificidad no fueron significativas ( $p = 0.437$ ), posiblemente porque estos se basan en las IM que tampoco lo fueron, con la excepción de la IM de *A. fahrenheitzi* asociado a *O. nigripes* y *O. flavescens* (Tabla 14). Por lo tanto, los índices de especificidad detallados a continuación (que se basan en las IM) deben ser considerados una aproximación al estudio parasitológico. *Laelaps paulistanensis* se asoció únicamente con el roedor *O. nigripes*, reflejado en el índice de especificidad de 1. El índice de *L. schatzi* fue de  $S_i = 1.3$  parasitando dos roedores *O. flavescens* y *O. fornesi*.

Es importante destacar que los roedores *Oligoryzomys* analizados en este estudio, en cada localidad, integraban comunidades con otras especies de roedores, que tenían sus propios ectoparásitos y que no formaron parte de la presente tesis. La excepción se hizo para los roedores *Holochilus* spp., *Scapteromys aquaticus* y *Nectomys squamipes*, cuyos lelápinos se incluyeron en estudios comparativos de especificidad y co-evolución del género *Laelaps*. Dentro del complejo *L. manguinhos* *sensu lato*, el índice de especificidad de *Laelaps* sp. nov. 1 fue de  $S_i = 1.6$  parasitando 3 especies del género *Oligoryzomys* y ausente en otros roedores examinados. *Laelaps manguinhos sensu stricto* parasitó dos especies del género *Holochilus*; el índice de especificidad  $S_i = 1.32$  indica especificidad genérica. Ambas especies nuevas, *Laelaps* sp. nov. 2 y *Laelaps* sp. nov. 3, con índices  $S_i = 1.0$  se colectaron de un solo hospedador.

Por último, se observó que *A. fahrenheitzi* también parasitó a otros roedores simpátricos y en altas abundancias y P, en particular de la tribu Akodontini, p. ej.

*Akodon azarae* (Fischer, 1829), *Oxymycterus rufus* (Fischer, 1814). Sin embargo, no se estudió la diversidad morfológica/genética de *A. fahrenheitzi*, aspecto que impide discutir si se trata de una única especie o de un complejo de especies. De la misma manera se observaron algunos especímenes de *Gigantolaelaps* en asociación con *H. vulpinus*, pero estos no se determinaron a nivel específico. Por lo tanto, los índices de especificidad para *G. wolffsohni* y *A. fahrenheitzi* analizados para *Oligoryzomys* spp. fueron  $S_i = 1.25$  y  $S_i = 1.36$ , respectivamente.

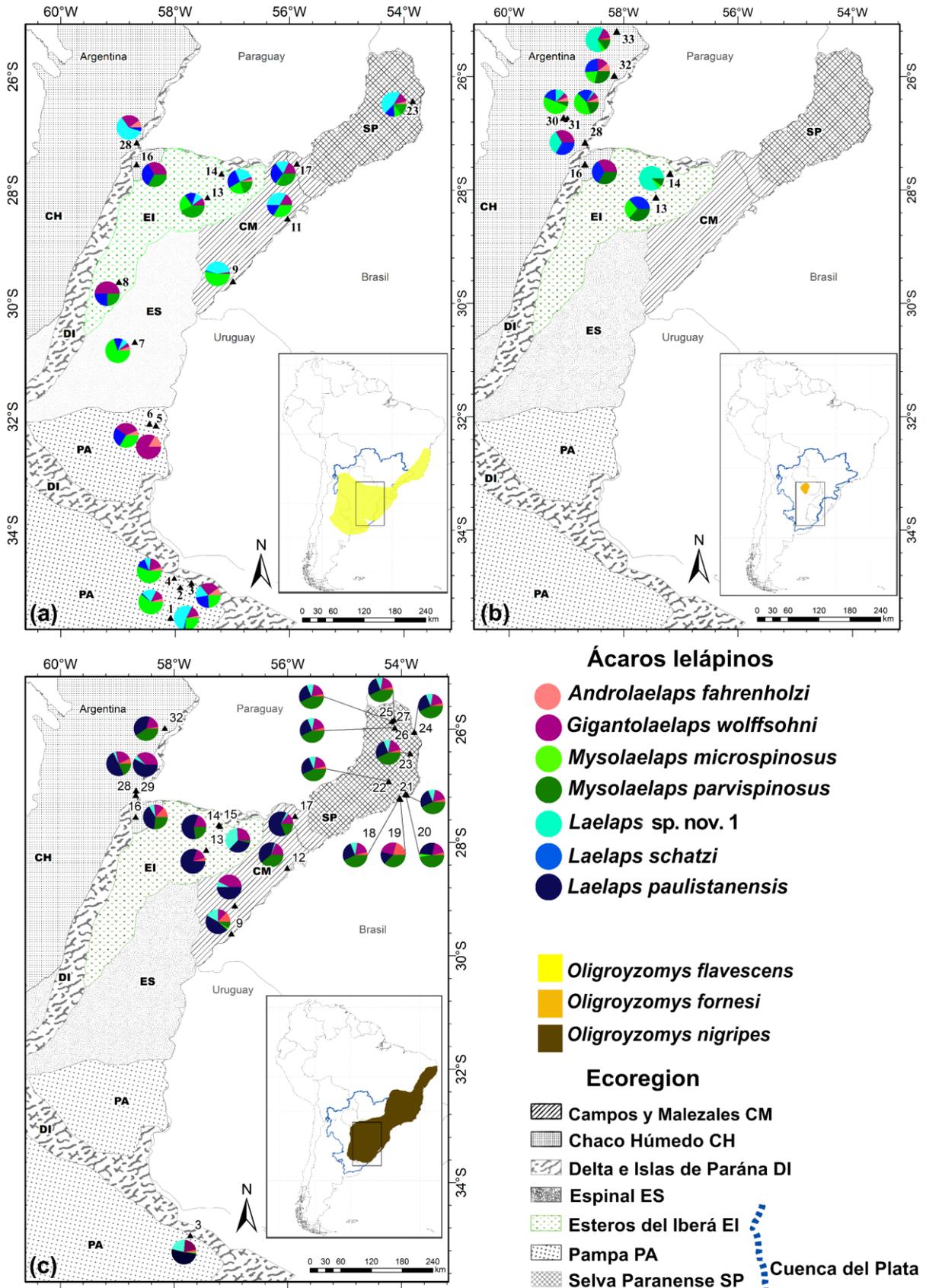
Por otro lado, se colectaron *Mysolaelaps* spp. asociados únicamente a *Oligoryzomys*. Dado que ambos ácaros son relativamente grandes y visibles, se pudo descartar su registro en otros roedores previamente mencionados y examinados para esta tesis p. ej. *Calomys laucha*, (Fischer, 1814), *Necromys lasiurus* (Lund, 1840), *Rattus norvegicus*, *Thaptomys nigrita* (Lichtenstein, 1830). La ausencia de las especies *M. parvispinosus* y *M. microspinosus* en todos otros géneros de roedores, excepto *Oligoryzomys*, indica una especificidad a nivel genérico, a pesar de que no se calculó la significancia. Los índices de especificidad para *Mysolaelaps microspinosus* y *M. parvispinosus* fueron  $S_i = 1.78$  y  $S_i = 1.75$ , respectivamente.

### 3.2.2 Distribución geográfica de los ácaros lelápinos en la CP de Argentina

La información taxonómica que se presenta en esta tesis y las nuevas asociaciones parásito-hospedador permiten redefinir los rangos geográficos de las especies de ácaros estudiadas. Siguiendo la información presentada en la Tabla 3 se proyectaron los valores de la comunidad compuesta de ácaros lelápinos asociada a cada población hospedadora del género *Oligoryzomys* en las diferentes ubicaciones geográficas (Figura 29).

#### ***Laelaps schatzi***

Solo se asoció con *O. flavescens* y *O. fornesi* (Figura 29a, b). Estos roedores fueron capturados en 24 sitios de muestreos, de los cuales *L. schatzi* estuvo presente en el 95.8 %. Mientras *L. schatzi* cubrió el 75 % de la distribución de *O. fornesi*, la asociación con *O. flavescens* se mantuvo en el 94% de los sitios de muestreos. Las diferencias en la AM fueron significativas entre: Guaycolec con AM = 4.67 y San Juan Poriahú con AM = 0.0 ( $p = 0.05$ ) y entre RP-33 con AM = 1.4 y Laguna Nainneck con AM = 0.0 ( $p = 0.01$ ).



**Figura 29.** Distribución geográfica de la AT de los ácaros Ielápinos en los hospedadores: (a). *Oligoryzomys flavescens*; (b) *Oligoryzomys fornesi*; (c) *Oligoryzomys nigripes*. La numeración (1– 33) se corresponde con la empleada en Tabla 1.

## ***Laelaps paulistanensis***

Se asoció únicamente con *O. nigripes* y su distribución coincidió con la del hospedador (Tabla 3, Figura 29c). La AM varió entre 2.0 – 14.9 entre las localidades, cuyas diferencias fueron altamente significativas ( $p < 0.0001$ ). Las mayores AM se observaron en las ecorregiones Pampa (AM = 12.4,  $p = 0.0034$ ) y Esteros del Iberá (AM = 14.2,  $p < 0.0001$ ), cuyas diferencias fueron significativas en comparación con Selva Paranense, donde se registró la menor AM = 4.7.

### ***Nuevos registros***

Todos los registros de *L. schatzi* resultan novedosos, toda vez que esta especie es producto de la presente investigación doctoral. Hasta la fecha, la distribución de *L. schatzi* en asociación con *O. fornesi* y *O. flavescens* estaba restringida a Argentina. La misma tiene como límite austral Chascomús y, como límite boreal Laguna Naineck y Uruzú. Solamente en asociación con *O. flavescens*, *L. schatzi* se registró para Uruguay, siendo este su límite oriental de la asociación.

*Laelaps paulistanensis* es conocida por tener una distribución neotropical y es probable que se distribuya ampliamente en Brasil, donde se reportó la asociación con *O. nigripes* (Fonseca 1958b; Nieri-Bastos y col. 2004; Saraiva y col. 2012). El material determinado como *L. paulistanensis* en esta tesis amplió la distribución conocida de este ácaro en la CP de Argentina cubriendo la ecorregión Selva Paranense y con límite en el noroeste en la ecorregión Chaco Húmedo (provincias de Chaco y Formosa), donde se registró la especie por primera vez. Además, para la Provincia de Corrientes, la asociación entre *L. paulistanensis* – *O. nigripes* se verificó para seis nuevas localidades, abarcando las ecorregiones Campos y Malezales y Esteros del Iberá.

## ***Laelaps manguinhosi sensu lato***

Solamente se analizaron las AM de *Laelaps* sp. nov. 1 del complejo *L. manguinhosi sensu lato*. *Laelaps* sp. nov. 1 fue la única del género asociada con los tres roedores del estudio (Figura 29a-c). En promedio, estuvo presente en el 76% de las localidades donde se capturaron (75% de los roedores *O. flavescens* y *O. fornesi*, 77 % de *O. nigripes*). No se detectaron diferencias de AM entre las diferentes ecorregiones para la asociación *Laelaps*. sp. nov. 1 – *O. flavescens* ( $p = 0.3$ ). La AM

de *Laelaps* sp. nov. 1 fue mayor en asociación con *O. fornesi* (AM = 0 – 15.9) en las distintas localidades de la ecorregión Chacho Húmedo, pero estas diferencias no fueron significativas.

Por otro lado, el roedor *O. nigripes* presentó una AM = 5.7, significativamente menor en el nordeste y noroeste (en 10 de 13 sitios de muestreo) con  $AM \leq 1.0$  ( $p = 0.01 - 0.0001$ ) en comparación con la zona central (Campos y Malezales). La AM fue mayor en la Pampa, pero la diferencia no fue significativa (AM = 5.5,  $p = 0.11$ )

### Nuevos registros

En Table 3 se señalan los registros de *Laelaps* sp. nov. 1. La especie presentó una distribución amplia en correspondencia con las tres especies de *Oligoryzomys* prospectadas. Su rango geográfico tiene su límite austral en la ecorregión Pampa en Chascomús, mientras que el boreal es en la ecorregión Selva Paranense y con registros en las ecorregiones Espinal, Campos y Malezales. En la noroeste incluye en su distribución las ecorregiones Esteros del Iberá y Chaco Húmedo en las provincias de Corrientes, Formosa y Chaco.

*Laelaps* sp. nov. 2 asociado con *Scapteromys aquaticus* se registró en las localidades de La Balandra y Las Palmas. *Laelaps* sp. nov. 3 asociado con *Nectomys squamipes* se reportó en las localidades de Refugio Moconá y Piñalito. El registro de *L. manguinhosi sensu stricto* se limitó a ejemplares de *Holochilus brasiliensis* capturados en localidades de Villa Elisa, Chascomús y de *H. chacarius*, capturados en Laguna Blanca, San Nicolás y Estancia El Cimarrón, en la Provincia de Corrientes. La última localidad no formó parte de la presente tesis, dado que no se capturaron allí *Oligoryzomys*. Se asume que *S. aquaticus* se asocia con *Laelaps* sp. nov. 2 y *N. squamipes* con *Laelaps* sp. nov. 3 en la CP y la distribución de ambas especies se corresponde con la distribución de sus correspondientes hospedadores, aunque esto último requiere ser corroborado.

### ***Gigantolaelaps wolffsohni***

La distribución de *G. wolffsohni* cubrió la totalidad de la distribución de *O. flavescens*, el 75% de *O. fornesi* y el 95% de *O. nigripes* (Figura 29a-c). Las AM

variaron para la asociación *G. wolffsohni* - *O. flavescens*/*O. fornesi* entre 0.9 – 3.3 en las diferentes localidades, cuyas diferencias no fueron significativas.

La asociación *O. nigripes* - *G. wolffsohni* reveló diferencias significativas ( $p = 0.0003$ ) en la AM de las distintas ecorregiones. La mayor AM fue en la zona sur, correspondiente a la ecorregión Pampa (AM = 5.5) y la menor en la Selva Paranense (AM = 2), con un  $p = 0.0034$  y Esteros del Iberá (AM = 3.3), con un  $p = 0.01$ .

### Nuevos registros

Este lelápino fue registrado en Brasil (Fonseca, 1939, 1958b; Barros *et al.*, 1993), Venezuela (Furman, 1972a), Chile (Lareschi & González-Acuña, 2010), Uruguay (Lareschi *et al.*, 2006b) y Panamá (Tipton, 1960), generalmente asociado con roedores orizominos (Fonseca 1958a; Furman 1972b). En Argentina, los registros indican una asociación con *O. flavescens* y *O. nigripes* en la Provincia Buenos Aires. Otros registros aislados asocian *G. wolffsohni* - *O. flavescens* en Villa Elisa, Provincia de Entre Ríos (Abba *et al.*, 2001) y en San Juan Poriahú, Provincia de Corrientes (Lareschi *et al.*, 2006a). El límite austral de *G. wolffsohni* fue registrado en Miramar, Provincia de Buenos Aires colectado de *O. flavescens* (Mauri, 1965). Otros registros de *G. wolffsohni* en asociación con *Oligoryzomys* spp. se reportaron para el noroeste de Argentina en la Provincia de Tucumán, colectado de *O. brendae* (Autino *et al.*, 2003).

A partir de esta tesis, el límite norte en la CP de *G. wolffsohni* en asociación con *O. nigripes* y *O. flavescens* se extendió unos 300 km (hasta Uruzú, Provincia de Misiones), cubriendo la ecorregión Selva Paranense. También se amplió la distribución en la Provincia de Corrientes a seis nuevas localidades de las ecorregiones Campos y Malezales, Esteros del Iberá y Chaco Húmedo. La asociación con *O. fornesi* se registró aquí por primera vez.

### ***Mysolaelaps parvispinosus***

Fue la única especie que mostró una distribución concentrada en el norte de la CP, restringida entre 27° 09' 24"S y 29° 37' 00" de latitud S y 53° 54' 10" y 58° 59' 00"

de longitud W (Figura 29a-c). Esta especie implicó prácticamente toda la distribución de *O. nigripes* en la zona del noreste y noroeste, representada por las ecorregiones Campos y Malezales, Chaco Húmedo, Esteros del Iberá y Selva Paranense. La localidad más austral donde se detectó *M. parvispinosus* es Santo Domingo (Figura 29c). Hacia el noroeste, este ácaro se identificó asociado con *O. fornesi* (Figura 29b).

Solo en el 38% de las localidades de estudio donde se capturó el roedor *O. flavescens* se detectó la especie *M. parvispinosus*. Eso se reflejó también en las abundancias totales, distribuidas de una forma desigual entre las localidades para esa asociación (Tabla 3). La mayor diferencia entre las AM fue entre Esteros de Iberá (AM = 4.3) y Pampa (AM = 0) con un  $p = 0.0008$ .

Por el contrario, en las localidades donde se capturaron *O. nigripes* y *O. fornesi* la especie estuvo representada en un 83% y 88%, respectivamente. Las diferencias de las AM en las diferentes localidades solo fueron significativas para la asociación con *O. nigripes*. Se obtuvieron las mayores AM en las ecorregiones Selva Paranense (AM = 5.8) y Chaco Húmedo (AM = 4.95). En contraste, en la ecorregión Pampa no se colectó este ácaro. Las diferencias en la AM entre todas ecorregiones fueron altamente significativas ( $p < 0.0001$ ).

### Nuevos registros

*Mysolaelaps parvispinosus* está principalmente asociada con *Oligoryzomys* spp. y algunas otras especies de orizominos (p. ej. Furman, 1972a; Botelho & Williams, 1980; Nieri-Bastos *et al.*, 2004; Lareschi & Velazco, 2013). Su distribución conocida se extiende desde el noreste de Argentina (Mauri 1982) al noreste del Brasil (Fonseca, 1958b; Nieri-Bastos *et al.*, 2004; Cruz *et al.*, 2012), norte del Perú (Lareschi & Velazco, 2013), Venezuela (Furman, 1972a) y Panamá (Tipton *et al.*, 1966). En Brasil, uno de los principales hospedadores reportados es *O. nigripes* (p. ej. Fonseca, 1958b; Botelho & Williams, 1980; Linardi *et al.*, 1991a). En Venezuela, se registró la asociación entre *M. parvispinosus* y diversos orizominos, pero en su mayoría con *Oligoryzomys fulvescens* (Saussure, 1860) (Furman, 1972a). En Perú, *M. parvispinosus* fue colectado de *Oligoryzomys destructor* (Lareschi & Velazco, 2013). En Argentina, *M. parvispinosus* se registró por primera vez en la Provincia de Misiones asociado con *Oryzomys* sp. (Mauri, 1982; hoy día, esta referencia a *Oryzomys* debe ser entendida a favor de los géneros *Euryoryzomys* Weksler, Percequillo et Voss,

2006 o *Sooretamys*). Posteriormente, se registró en San Juan Poriahú, Provincia de Corrientes asociado con *O. flavescens* (Lareschi *et al.*, 2006a).

Aquí es el primer reporte de la asociación entre *M. parvispinosus* y *O. fornesi*, así como el primer registro de este parásito en la ecorregión Chaco Húmedo de las Provincias Formosa y Chaco. Se registra por primera vez la asociación con *O. nigripes* en la Provincia de Formosa. Además, se registra una amplia distribución de *M. parvispinosus* asociado con *O. flavescens* y *O. nigripes* para la ecorregión Selva Paranense y tres nuevas localidades para la Provincia de Corrientes (i.e. Santo Domingo, Pariopá y San Nicolás) que amplían su distribución conocida en dicha provincia (Lareschi *et al.* 2006b). El nuevo límite en el norte de Argentina de la relación *O. nigripes* - *M. parvispinosus* es Urugua-í, mientras que hacia el sur es Santo Domingo (ecorregión Campos y Malezales en la Provincia de Corrientes).

*Mysolaelaps parvispinosus* es la única especie de las estudiadas, cuya distribución se interrumpe en 29°36'20" grados de latitud Sur.

### ***Mysolaelaps microspinosus***

La distribución de esta especie mostró un patrón contrastante con aquel descrito para *M. parvispinosus*: se asocia a gran parte la distribución de *O. flavescens* y *O. fornesi* al sur y noroeste de la CP (Figura 29a, b). En particular fue notable la ausencia de *M. microspinosus* en aquellas localidades donde solamente se capturó *O. nigripes*, con la excepción de las localidades Refugio Moconá y Urugua-í (Figura 29c). Por otro lado, se registró este ácaro en la localidad Piñalito asociado solo a *O. flavescens*, a pesar de que *O. nigripes* también fue capturado allí. Por lo tanto, *M. microspinosus* cubrió el 75% de la distribución de ambos roedores *O. flavescens* y *O. fornesi* y el 18% de la distribución de *O. nigripes*.

No se registraron diferencias significativas en las AM entre los roedores de diferente especie en ninguna de las ecorregiones analizadas.

### **Nuevos registros**

Las asociaciones entre *M. microspinosus* – *O. nigripes* y *M. microspinosus* – *O. flavescens* fueron previamente reportadas en el centro de la Argentina, en la Provincia

de Buenos Aires con el límite sur en Miramar (Mauri 1965; Lareschi y Mauri 1998; Lareschi y col. 2003b). Además, estas asociaciones fueron registradas en Villa Elisa, Provincia de Entre Ríos (Abba et al. 2001). En Brasil, *M. microspinosus* fue principalmente reportado en asociación con *O. nigripes* y *O. mottogrosensis* (Fonseca, 1958b; Lopes et al., 1989; Linardi et al., 1991b). También se reportó *M. microspinosus* colectado de *O. nigripes* y *O. flavescens* en Uruguay (Lareschi et al., 2006b). Los resultados aquí presentados apoyan la fuerte asociación observada entre *M. microspinosus* con el género *Oligoryzomys*, a pesar la especie se distribuye al norte de Venezuela está asociada con otros Oryzomyines (Furman 1972)

En esta tesis se registró por primera vez *M. microspinosus* asociado a *O. flavescens* y *O. nigripes* en las ecorregiones Campos y Malezales y Esteros del Iberá (Provincia de Corrientes) y en la ecorregión Selva Paranense (Provincia de Misiones). La asociación entre *M. microspinosus* y *O. fornesi* se reportó por primera vez en las Provincias de Corrientes, Chaco y Formosa, siempre correspondiendo a la ecorregión Chaco Húmedo. Estos registros extendieron unos 300 km la distribución conocida de *M. microspinosus* en Argentina.

### ***Androlaelaps fahrenheitzi***

Estuvo representada en el 73% de las localidades analizadas, aunque ausente en la zona central de la CP entre los 27° 04' 45" y 30° 40' 50" de latitud Sur (Figura 29). En cuanto a su asociación con las tres especies de roedores hospedadores, *A. fahrenheitzi* cubrió el 56% de la distribución de *O. flavescens*, el 50 % de la distribución de *O. fornesi* y el 68 % de la distribución de *O. nigripes*. La AM fue baja (0.8 – 1.8) en las distintas localidades para la asociación entre *A. fahrenheitzi* y los hospedadores *O. flavescens/O. fornesi*. Las diferencias entre los sitios de muestreo no fueron significativas. Esto indica que aproximadamente la mitad de los roedores de los taxones *O. flavescens/O. fornesi* no fueron parasitados por *A. fahrenheitzi* o, en todo caso, la frecuencia de infestación fue baja.

No se registraron diferencias significativas en la AM de las especies hospedadoras entre las diferentes ecorregiones.

### **Nuevos registros**

Se han reportado asociaciones con *O. nigripes* en el sur del Brasil (Foz do Iguaçu; Barros *et al.*, 1993) y Uruguay (Lareschi *et al.*, 2006b) y con *O. fulvescens* en Panamá (Saussure, 1860) (Tipton *et al.*, 1966). En Argentina se registró *A. fahrenheitzi* en asociación con *O. flavescens* y *O. nigripes*, en las provincias de Buenos Aires y Entre Ríos (Mauri, 1965; Abba *et al.*, 2001; Lareschi *et al.*, 2003). El límite sur de *A. fahrenheitzi* se encuentra en Miramar asociado a una variedad de hospedadores, entre ellos *O. flavescens* (Mauri, 1965). En este estudio se presentan por primera vez los registros entre *A. fahrenheitzi* con *O. flavescens* y *O. nigripes* en la ecorregión Selva Paranense, con el límite en el norte en Uruzú. Hacia el noroeste, llegando hasta la ecorregión Chaco Húmedo en las Provincias de Chaco y Formosa, donde se registra *A. fahrenheitzi* por primera vez, además, con un nuevo hospedador, *O. fornesi*.

Los nuevos registros ampliaron la distribución conocida de la asociación *A. fahrenheitzi* – *O. nigripes* desde el noreste de la región pampeana en la Provincia de Buenos Aires, hasta el noreste de la ecorregión Selva Paranense, Campos y Malezales, Esteros del Ibera y Chaco Húmedo. Sin embargo, la prevalencia de este ácaro en Campos y Malezales fue relativamente baja. La distribución fue similar para la asociación *A. fahrenheitzi* – *O. flavescens*, incluyendo la ecorregión Espinal en la Provincia de Entre Ríos y ausente en la ecorregión Campos y Malezales. Los registros en el Chaco Húmedo y los Esteros del Iberá fueron escasos. La distribución conocida de *A. fahrenheitzi* en Argentina se amplió más al noroeste para la ecorregión Chaco Húmedo a través de la asociación con *O. fornesi* y *O. nigripes*.

### **3.2.3 Análisis de los factores que influirían la distribución de los ácaros**

#### **3.2.3.1 Regresión logística de factores bióticos y abióticos**

El análisis de la regresión logística mostró que, entre los factores comparados, los factores especie hospedadora (excepto para *A. fahrenheitzi*) y posición geográfica influyeron significativamente sobre la AT de los ácaros (Tabla 15). El efecto de la especie hospedadora fue relativamente mayor que el de la posición geográfica para las especies *G. wolffsohni*, *L. paulistanensis*, *L. schatzi* y *M. microspinus*. Para esta especie la variable ecorregión fue el factor más influyente (Tabla 15). Para las especies *A. fahrenheitzi*, *G. wolffsohni* y *Laelaps* sp. nov. 1 ningún factor pudo explicar más del 6% de la variación de la AM. Por el contrario, la especie hospedadora afectó la abundancia de *L. paulistanensis* ( $R^2 = 0.58$ ,  $p < 0.0001$ ), mientras que la posición

geográfica permitió explicar el 11% de la variación de los datos. También fue notable el efecto de la especie hospedadora para las especies *M. microspinosus* y *L. schatzi* (> 20%) en comparación con otros factores (Tabla 15). La ecorregión no tuvo un efecto significativo sobre las AT para las especies *A. fahrenheiti* y *G. wolffsohni*.

Se observó que las especies *A. fahrenheiti*, *Laelaps* sp. nov. 1 y *L. paulistanensis* fueron las únicas donde el sexo del hospedador afectó significativamente las AT, aunque ese efecto tuvo una incidencia baja, como ya se mencionó previamente ( $R^2 = 0.02 - 0.04$ ,  $p < 0.$ ).

Tabla 15. Regresión logística basada en factores bióticos asociados al hospedador y factores abióticos sobre la variación de AT de los ácaros lelapinos en 20 sitios del muestreo. En gris se indican factores no significativos, en rojo  $R^2$  valores que explicaron mayor de 10 % de variación de AT. Abreviaciones: *A* = *Androlaelaps*; *G* = *Gigantolaelaps*; *L* = *Laelaps*; *M* = *Mysolaelaps*.; spn. = sp. nov.

	Factores bióticos				Factores abióticos			
	Especie hospedador		Sexo del hospedador		Posición geográfica del hospedador		Ecorregión	
Especie ácaro	$R^2$	p	$R^2$	p	$R^2$	p	$R^2$	p
<i>A. fahrenheiti</i>	0.01	0.0580	<b>0.02</b>	<b>0.0029</b>	<b>0.02</b>	<b>0.0104</b>	0.01	0.1527
<i>G. wolffsohni</i>	0.03	0.0007	0.01	0.0535	<b>0.02</b>	<b>0.0237</b>	0.00	0.4324
<i>Laelaps</i> spn. 1	0.03	0.0000	<b>0.04</b>	<b>&lt;0.0001*</b>	<b>0.06</b>	<b>&lt;0.0001*</b>	<b>0.03</b>	<b>&lt;0.0001*</b>
<i>L. paulistanensis</i>	<b>0.58</b>	<b>&lt;0.0001*</b>	0.01	0.048	<b>0.11</b>	<b>&lt;0.0001*</b>	<b>0.05</b>	<b>&lt;0.0001*</b>
<i>L. schatzi</i>	<b>0.25</b>	<b>&lt;0.0001*</b>	0.00	0.7800	<b>0.05</b>	<b>&lt;0.0001*</b>	<b>0.06</b>	<b>&lt;0.0001*</b>
<i>M. microspinosus</i>	<b>0.27</b>	<b>&lt;0.0001*</b>	0.00	0.3103	<b>0.08</b>	<b>&lt;0.0001*</b>	<b>0.08</b>	<b>&lt;0.0001*</b>
<i>M. parvispinosus</i>	<b>0.11</b>	<b>&lt;0.0001*</b>	0.00	0.381	<b>0.11</b>	<b>&lt;0.0001*</b>	<b>0.18</b>	<b>&lt;0.0001*</b>

### 3.2.3.2 Efecto del sexo de los hospedadores sobre la AM de ácaros en la CP

Según los análisis de (3.2.3.1) se detectó una influencia, aunque baja, del sexo del hospedador sobre las AT de las especies *A. fahrenheiti*, *Laelaps* sp. nov. 1. Para evaluar en más detalle cómo influye el sexo del roedor se analizó la variación de las AM de ácaros.

Mediante la prueba de Kruskal Wallis mostraron los resultados para *Oligoryzomys flavescens* una variación de las AM solamente de *Laelaps* sp. nov. 1 según el sexo del hospedador, registrando mayor AM en asociación con los machos

(AM = 4.25) en comparación con las hembras (AM = 1.4) con un  $p = 0.04$ . En el caso de *O. fornesi* no variaron las AM de ninguna especie de ácaro según el sexo del hospedador.

En relación con el sexo de en *O. nigripes* varió únicamente la AM de *A. fahrenheitzi* significativamente registrando mayores AM en asociación con los machos (AM = 1.2) en comparación con las hembras (AM = 0.8) con un  $p = 0.03$ . El sexo de *O. nigripes* no influyó sobre la variación de la AM de ninguna otra especie de ácaro.

## **4 DISCUSIÓN**

### **4.1 Diversidad de especies de ácaros lelapinos**

#### **4.1.1 Identificación taxonómica**

El empleo de distintas técnicas de análisis taxonómico promovió la detección de nuevas especies y la determinación de otras ya descritas. Por primera vez se combina la información morfológica con marcadores genéticos para distintas especies neotropicales de Laelapidae de vida ectoparásita. La integración de datos morfológicos (variación cualitativa y métrica) y moleculares han resultado en hipótesis taxonómicas rigurosas y congruentes.

Seis especies de lelapinos han sido reconocidas para las especies de cricétidos *Oligoryzomys flavescens* y *O. nigripes* en sus poblaciones de la CP (véase 1.4.2). En esta investigación doctoral, sobre la base de 5149 ácaros se identificaron cuatro especies comunes a ambos hospedadores: *Androlaelaps fahrenheitzi*, *Gigantolaelaps wolffsohni*, *Mysolaelaps microspinosus* y *M. parvispinosus*. Este estudio también determinó como necesario actualizar las asociaciones reportadas en la CP (Argentina) que involucran a *Laelaps*, ya que varios registros fueron revisados y se encontraron discordancias. El desacuerdo con respecto a la literatura se refirió a las especies *Laelaps paulistanensis* y *L. manguinhos* (véase 1.4.2).

Se confirmó la asociación reportada entre *L. paulistanensis sensu stricto* y *O. nigripes* para la CP. Esta asociación se encontró también en hospedadores de Uruguay. Además, se revisaron especímenes recolectados de *O. flavescens* que habían sido originalmente identificados como *L. paulistanensis* (p. ej. Lareschi y col.

2019), pero luego referidos a *L. schatzi*. En consecuencia, se estableció la relación entre *L. schatzi* y *O. flavescens/O. fornesi*.

Por otro lado, la mayor diferencia entre la descripción original de *L. paulistanensis* y ambos cotipos se detectó para el escudo esternal. Fonseca (1936) lo describe cuadrangular, midiendo 184  $\mu\text{m}$  tanto de largo como de ancho. La revisión de ambos cotipos mostró un escudo esternal rectangular, más ancho que largo. Adicionalmente, no se indicaron las medidas de la seta genital en la descripción original (Fonseca, 1936), lo que resultó en la presente tesis un carácter importante para diferenciar entre *L. paulistanensis* y *L. schatzi*. Fonseca (1936) indicó la longitud de todas las setas genitales de 330  $\mu\text{m}$ , aunque el largo total del escudo genital es de 295  $\mu\text{m}$ . Resulta poco probable que las setas genitales sean más largas que el largo total del escudo genital. Se tomaron las medidas propuestas por Furman (1971), considerando el largo de la seta genital 124  $\mu\text{m}$ , siendo esta la seta más larga. Las medidas restantes fueron coherentes entre aquellos valores proporcionados por Furman (1971b) y los cotipos remedidos aquí. En conclusión, se propone para la correcta identificación de *L. paulistanensis* seguir las medidas propuestas por Furman (1971b).

Otra especie de lelápino, *L. manguinhos*, había sido frecuentemente citada en relación con *Oligoryzomys* spp. y otros roedores de ocurrencia simpátrica (*Scapteromys aquaticus*, *Holochilus brasiliensis*) (p. ej. Lareschi y Krasnov 2010). Esa asociación solo se pudo confirmar para *H. brasiliensis* y *H. chacarius*. *Laelaps manguinhos* fue originalmente descrita en asociación con el orizomino *H. sciureus* (véase Prado y col. 2021; citado en su momento como *H. vulpinus*) de Porto Joffre, Matto Grosso, Brasil. Furman (1972a) distinguió entre *L. manguinhos manguinhos* y *L. m. calvescens* Furman 1972, último siendo con hospedador tipo *Daptomys venezuelae* Anthony, 1929, un ictiomino. *Laelaps oryzomydis* Pratt & Lane 1963, fue descrita para roedores del género *Oryzomys*, como se refleja en el epíteto específico; posteriormente fue considerada sinónimo de *L. manguinhos* Furman (1972a). *Laelaps oryzomydis* fue reevaluada y reportada como una especie plena, principalmente asociada con *Oryzomys* spp. (Estébanes-González y col. 2011; Light y col. 2020). Hasta esta tesis, *L. manguinhos* se distinguía de otras especies de *Laelaps* por su menor tamaño, sus cortas setas palpcoxales y su coxa I con ambas setas espiniformes, subiguales en longitud (Fonseca 1958b; Furman 1972a). Aquí se

ha destacado que dichos caracteres resultaron inespecíficos, por lo cual se proporcionaron nuevos límites morfológicos de *Laelaps manguinhos* *sensu stricto*.

Asimismo, se describieron tres especies nuevas para la ciencia de los roedores estudiados: *Laelaps* sp. nov. 1 de *Oligoryzomys* spp., *Laelaps* sp. nov. 2 de *S. aquaticus* y *Laelaps* sp. nov. 3 de *Nectomys squamipes*. Para este último hospedador no se hallaron registros previos de *L. manguinhos* en Argentina, pero sí en Brasil (Gettinger y col. 2011). A partir del aporte a nivel morfológico y ecológico (en este caso, según el género de la especie hospedadora), se propuso un nuevo concepto para *L. manguinhos sensu stricto*. Ese tiene el fin de delimitar dicha especie de otras semejantes, todas -incluyendo las aquí descritas- asignadas al complejo *L. manguinhos sensu lato*.

Sin embargo, otras especies aquí identificadas como *A. fahrenheitzi* y *G. wolffsohni* requieren una revisión más amplia, debido a los límites intraespecíficos aún no completamente resueltos (Tipton y col. 1966; Furman 1972a; Silva-de la Fuente y col. 2020). Por ejemplo, Lee (1966) estudió 1431 especímenes de 16 especies del género *Gigantolaelaps* en el marco de su tesis doctoral y postuló que *G. wolffsohni* cuenta con la mayor variación morfológica intraespecífica, especialmente en la cantidad y el largo de las setas submarginales y el margen posterior del escudo dorsal. También, Furman y Tipton 1961 y Tipton y col. 1966 resaltaron la gran variación intraespecífica de *G. wolffsohni* y la necesidad de una revisión de la especie. Pocos años después, fueron asignados varios especímenes de Venezuela que habían sido identificados como *G. wolffsohni*, al concepto modificado de *G. peruviana*, y otros a una nueva especie, *G. intermedia*, luego de una revisión profunda Furman (1971a). La ilustración de la descripción original de *G. butantanensis* proporcionada por Fonseca (1938: ilustración N°23) indicó una hendidura prominente en el margen posterior del escudo dorsal, un carácter ausente en la ilustración original de *G. wolffsohni* ilustrada por Oudemans (1936: 49). Fonseca (1939) consideró la presencia de la hendidura convexa de *G. butantanensis* y la ausencia de la misma en *G. cromatus* como un carácter diferencial entre las dos especies. Se ha podido confirmar la ausencia de dicha hendidura en *G. cromatus* del material aquí estudiado. Sin embargo, Furman (1972) indicó una leve convexidad en el margen posterior del holotipo de *G. wolffsohni* y consideró, luego de comparar una amplia cantidad de especímenes congénéricos, que ese carácter muestra una variabilidad intraespecífica

y no consideró dicha variación como un carácter importante. Consecuentemente, al no haber ningún carácter diferencial válido entre las especies *G. butantanensis*, *G. cromatus* y *G. wolffsohni*, fue planteada la sinonimia entre las mismas.

Asimismo, si bien se reportaron variaciones morfológicas de *A. fahrenheiti* y es probable que algunos morfotipos se traten de especies distintas aún no descritas (Tipton y col. 1966; Furman 1972a), hasta el presente se maneja como complejo (Lareschi et al. 2013; Silva-de la Fuente et al. 2020). Por encima se considera *A. fahrenheiti* un ácaro cosmopolita que presenta una gran variedad de asociaciones con roedores (Muridae, Cricetidae, Heteromyidae, Echimyidae, Sciuridae), marsupiales (Didelphidae) y aves (Strandtmann & Wharton, 1958; Tipton *et al.*, 1966; Furman, 1972a).

Teniendo en cuenta la incertidumbre de los límites intraespecíficos aquí mencionados requieren ambos lelépinos una revisión profunda, que involucre especímenes colectados de una gran cantidad de especies hospedadoras de varios rangos taxonómicos, lo que excede el límite de este trabajo de tesis doctoral.

#### **4.1.2 Delimitación entre las especies del género *Laelaps***

Existen pocos trabajos sobre la genética de los ácaros de la familia Laelapidae (p. ej. Walter y Campbell 2003; Anderson y Morgan 2007; Suppasat y Wongsiri 2018). Son aún más escasas las contribuciones con respecto a la identificación y/o delimitación de especies basándose en estudios moleculares (pero véase Engelbrecht y col. 2014). En consecuencia, los límites de la variación genética para los ácaros lelépinos resultan virtualmente desconocidos. De acuerdo a los datos aquí obtenidos, se propone un primer abordaje sobre los límites de los dos marcadores, uno mitocondrial y otro nuclear. Sin embargo, el rendimiento de la información genética basada en la región mitocondrial fue bajo en comparación con la nuclear. Esto se podría explicar por el uso de primers universales en la región mitocondrial (Folmer y col. 1994) y el uso de primers específicos en los ácaros de la subfamilia Dermanssoidea para la región nuclear (Roy y col. 2009). El hecho de aplicar primers específicos podría explicar también, el mayor rendimiento en la obtención de información genética. La interpretación de los datos que sigue se basa, sobre todo,

en la información de genes nucleares, de los cuales se cuenta con una casuística mayor.

Se propuso un umbral aproximado de 3% para el marcador COI, empleado como límite interespecífico en varios grupos (Hebert y col. 2003). El promedio obtenido de 11% de divergencia de las secuencias aquí estudiadas, coincidió con los valores de la divergencia media reportada en más de 13000 comparaciones de secuencias de pares de especies congénicas de varios animales (Hebert y col. 2003). Las distancias genéticas en la presente tesis variaron de 7.8% a 16.7% entre las especies y de 0.1% a 0.7% dentro de las especies (a excepción de *L. muricola* que presentó una variación intraespecífica de 4.7%) para los genes mitocondriales. Estos rangos están dentro de los valores reportados para la mayoría de los ácaros (Anderson y Morgan 2007; Skoracka y Dabert 2010; Tixier y col. 2010).

Las distancias entre los genes nucleares aquí obtenidas variaron de 0 a 15.5% entre las especies y de 0 a 0.02% dentro de las especies, en coincidencia con los rangos previamente reportados para ácaros (p. ej. Navajas y col. 1998; Ben-David y col. 2007). Las menores divergencias se conocen para *Mononychellus progresivus* Doreste, 1981 (Trombidiformes: Tetranychidae) y representan solo un 0.25% entre los linajes conspecíficos. Sin embargo, los experimentos de cruce y la esterilidad híbrida sugieren la ausencia de flujo génico.

Los resultados obtenidos sobre datos morfológicos se encontraron en su mayoría congruentes con los datos moleculares. La afinidad observada demostró que, a grandes rasgos, se puede distinguir cuatro grupos (que fueron identificados por las letras A-D). Los ácaros de los grupos A y B poseen caracteres diagnósticos y, además, los datos moleculares apoyan la separación entre las especies. El grupo B incluye a *L. schatzi* y *L. paulistanensis*. La variación morfológica es perceptible bajo microscopio entre *L. paulistanensis* – *O. nigripes* y *L. schatzi* – *O. flavescens/fornesi*, aunque resulta sutil. Las diferencias como la expansión o cambio de la forma eran muy pequeñas, pero constantes (en el caso de *L. paulistanensis* y *L. schatzi* según la especie hospedadora). Esa constancia se comprobó estadísticamente aplicando estudios morfométricos, lo cual es también coherente con un buen soporte de los estudios moleculares. La distancia  $\geq 7.8\%$  entre *L. paulistanensis* y *L. schatzi* supera el umbral propuesto de 3% (Hebert y col. 2003). Esto refuerza la propuesta de una

separación entre ambas, a la vez que confirma los datos obtenidos en los estudios morfológicos y morfométricos.

Teniendo en cuenta el buen soporte de la distancia genética para los genes mitocondriales  $\geq 7.8\%$  entre *L. schatzi* – *O. flavescens* y *L. paulistanensis* – *O. nigripes* colectados en una misma área, se podría asumir que la distancia  $\geq 0.4\%$  de los genes nucleares estaría indicando un umbral de corte del flujo genético. Los transcritos ITS2 son un buen candidato para detectar especies "biológicas" con un grado de compatibilidad sexual altamente conservado, de manera que se puede predecir la capacidad de cruce, es decir, si es significativa o no es posible (Coleman 2009). Esta fue también la distancia más baja entre ácaros morfológicamente distintos que poseen caracteres diagnósticos en el grupo B. No se obtuvieron distancias genéticas para los genes mitocondriales del complejo *L. manguinhos* *sensu lato* pero las distancias de genes nucleares superan un umbral de corte del flujo genético aquí propuesto. La delimitación entre todas las especies del complejo se apoya por caracteres diagnósticos. Además, los estadios prematuros de *Laelaps* sp. nov. 1 (colectados *O. flavescens* y *O. nigripes*), el macho descrito para la misma especie, el macho descrito y colectado de *S. aquaticus* (*Laelaps* sp. nov. 2) y las larvas completamente desarrolladas en el tracto reproductivo sugieren, para la mayoría de las especies, una actividad reproductiva y relaciones estrechas con el hospedador (Gettinger 1992).

*Laelaps* sp. nov. 1 solo se diferenció en base a morfometría geométrica entre la población colectada de *O. fornesi* y los restantes *Oligoryzomys* spp. y presentó una distancia genética de 0.03 %. A pesar de estas diferencias no se pudieron discretizar caracteres diagnósticos. Se desconoce si con una distancia genética de 0.03 se podría esperar un flujo genético.

Hasta el presente solo fue posible obtener pocos datos de poblaciones geográficamente distantes de *Laelaps* sp. nov. 1. Estas fueron aisladas de *O. flavescens* y *O. nigripes*, ambos roedores provenientes de la localidad La Balandra y de *O. fornesi*, colectada en San Juan Poriahú. Mientras los especímenes de ácaros colectados en La Balandra no indicaban distancias entre sí, aquellas se diferenciaron de la población de colectada en San Juan Poriahú. La hipótesis de poblaciones geográficas encuentra apoyo al comparar las similitudes de los resultados para *L. paulistanensis*, colectada en La Balandra y en Santo Domingo, ambas de *O. nigripes*, con una distancia genética  $\leq 1.5\%$ . Para poner a prueba la potencial existencia de

linajes geográficos se deben realizar estudios filogeográficos (p. ej. Avise 2001), incluyendo análisis de haplotipos (véase para *Laelaps*, Engelbrecht y col. 2016), quedando esto fuera del alcance de la presente tesis.

De todas maneras, se debe profundizar el estudio de *Laelaps* sp. nov. 1 agregando más secuencias de roedores simpátricos con *O. fornesi* y datos de los marcadores mitocondriales, ya que no fue posible obtener esa información en la presente tesis a pesar de numerosos intentos.

La distancia genética de *L. schatzi* – *O. flavescens* y *O. fornesi* fue nula, lo que podría señalar a un flujo génico. Además, ninguno de los análisis morfológicos mostró diferencias significativas entre las muestras de *L. schatzi* obtenidas a partir de diferentes hospedadores (i.e. *O. flavescens*, *O. fornesi*), lo que corresponde al Grupo D. La distancia genética entre *L. schatzi* – *O. flavescens* (La Balandra) y *L. schatzi* – *O. fornesi* (San Nicolás) fue de  $\leq 1.6\%$ . Probablemente, estas diferencias genómicas indican la distancia geográfica entre la población de la Balandra (de ambos roedores) y la población en Guaycolec (de *O. fornesi* o de *O. flavescens*). Considerando los umbrales previamente mencionados para COI y la imposibilidad de detectar rasgos diagnósticos a nivel poblacional, resulta poco probable que *L. schatzi* se trate de *CS sensu stricto*. En base a esto se postula que *L. schatzi* fue la única especie nominal en el estudio. De la misma manera no se diferenció genéticamente *L. manguinhos* *sensu stricto* entre la población colectada de *H. brasiliensis* de la población colectada de *H. chacarius*, por lo cual se asume que se trató de la misma especie.

En este punto es importante destacar la coherencia entre los datos genéticos y los estudios de la morfometría geométrica. Karanovic y col. (2016) postulan que la morfometría geométrica es equivalente, en su resolución, con los estudios genéticos, para detectar especies crípticas, por ejemplo, de pequeños animales con tegumento duro o caparazón. La morfometría geométrica constituye un método eficaz para detectar con precisión variaciones de estructuras, sobre todo para evitar la apreciación subjetiva inherente a los estudios cualitativos clásicos. La combinación de ambos enfoques – morfogeométrico y genético- resulta una herramienta poderosa para la delimitación entre especies morfológicamente muy similares o entre especies crípticas.

Integrando varias líneas de evidencia, los caracteres diagnósticos, datos de variación métrica y moleculares, sumado a los aspectos biológicos de los ácaros, se

consideran *L. schatzi*, *L. paulistanensis*, *Laelaps* sp. nov. 1, *Laelaps* sp. nov. 2, *Laelaps* sp. nov. 3 y *L. manguinhos* *sensu stricto* como especies distintas. La definición y redefinición de este conjunto de especies resulta, a nivel metodológico, un ejemplo de lo que se ha dado en llamar “taxonomía integrativa” (Dayrat 2005).

#### **4.2 Distribución geográfica de ácaros lelápinos y patrones y factores de la asociación parásito-hospedador**

La mayoría de las comunidades componente de ácaros no se diferenciaron en su composición taxonómica en términos geográficos, dado que se distribuyeron en todo el gradiente geográfico prospectado, mostrando una distribución amplia en correspondencia con las tres especies de *Oligoryzomys* analizadas. Dicho resultado apoya la idea que cada especie hospedadora alberga un conjunto de ácaros de una composición determinada, independientemente del área geográfica, en coincidencia con los ácaros gamasidos parásitos del Paleártico asociados a pequeños mamíferos, estudiados por Krasnov y col. (2008). Una excepción parece ser *Mysolaelaps parvispinosus*, el cual estuvo ausente al sur de 29°36'20"S, en las ecorregiones Espinal y Pampa, a pesar de la presencia de posibles hospedadores asociados. Por otra parte, especie, *Androlaelaps fahrenheitzi*, presentó a una distribución aleatoria sin un patrón particular de la distribución. Esta especie de ácaro posee una distribución cosmopolita con un amplio rango hospedatorio (Strandtmann y Wharton 1958; Tipton y col. 1966). Los registros aquí obtenidos apoyan lo sugerido, aunque su estado taxonómico no está claro ya que se puede tratar de un complejo de especies (Lareschi y col. 2013; Silva-de la Fuente y col. 2020). Si se tratara de más de una especie, se determinará de forma más precisa su rango geográfico y hospedatorio mediante futuros estudios. A diferencia de estas dos especies mostraron las especies restantes del género *Laelaps* en el estudio un amplio gradiente geográfico, cubriendo la distribución de los respectivos hospedadores.

Los factores analizados con respecto a la abundancia de ácaros fueron coherentes con patrones de distribución e índices parasitológicos. Sin embargo, los resultados obtenidos mostraron que los ácaros lelápinos no se distribuyeron homogéneamente en términos cuantitativos, es decir entre los roedores y en el gradiente geográfico. A partir de la investigación de esta tesis se pudo destacar la taxocenosis parcialmente diferencial entre los roedores *O. flavescens* y *O. fornesi* de

*O. nigripes* y la similitud de esta entre *O. flavescens* y *O. fornesi*. Las diferencias del ensamble taxonómico de lelápinos confirman la hipótesis de que una parte de la comunidad de parásitos observada en un hospedador se debe a la identidad de este último. Esto concuerda con Bush y Kennedy (1994), quienes postulan que la taxocenosis de los parásitos son el resultado directo de la historia co-filogenética de los hospedadores y sus parásitos, así como del entorno del hospedador.

En la presente tesis fue evidente que la identidad del hospedador es un determinante importante de la estructura de la comunidad de una gran parte de los parásitos, incluyendo la composición de las especies, la abundancia y la diversidad, pero no un factor único en coincidencia con otros estudios (p. ej. Vinarski y col. 2007; Lareschi y Krasnov 2010; Krasnov y col. 2019b). De hecho, se ha demostrado que los factores que conforman los patrones geográficos de diversidad de los ectoparásitos difieren entre los parásitos con diferentes niveles de especificidad al hospedador (Krasnov y col. 2010b). Esto se reflejó, por ejemplo, en los resultados obtenidos de una especie altamente específica en este estudio como lo es *L. paulistanensis*, en comparación con una especie considerada generalista como *A. fahrenheiti* (Strandtmann 1949; Lareschi y col. 2013). Justamente, la estrechez de la asociación entre un parásito y la exposición del hospedador frente al ambiente externo parece tener una importancia fundamental en la manifestación de cualquier patrón ecológico (Krasnov y col. 2008; Krasnov y col. 2019b).

Una interacción similar se reportó en Argentina para localidades relativamente cercanas en la región pampeana: mientras las abundancias de algunos ectoparásitos (ácaros y pulgas) estuvieron determinadas únicamente por el hospedador, para otros fue influyente la localidad y/o la época del año (Lareschi y Krasnov 2010). También se reportaron diferencias en Brasil con respecto a la abundancia relativa entre los hospedadores, que podrían reflejar sensibilidades y/o preferencias por los factores ambientales de los ácaros o sus diferentes grados de especificidad hacia los hospedadores (Linardi y Krasnov 2013). En la región Paleártica se encontró que los gamásidos fueron altamente sensibles a condiciones ambientales y a la composición de la comunidad hospedadora (Vinarski y col. 2007). Un estudio reciente sobre la diversidad beta de ácaros Mesostigmata y pulgas mostró que el patrón de los efectos relativos de los factores ambientales, que están asociados al hospedador y el espacio no biótico, dependen del enfoque del estudio y de los taxones afines (Krasnov y col.

2019a). Estas respuestas idiosincráticas sugieren que las evaluaciones se deberían hacerse de forma individual o, a lo sumo, definiendo grupos con respuestas similares. A pesar de que se siguen buscando patrones generales en la ecología de los parásitos (Krasnov y col. 2008; Cassin Sackett 2018; Krasnov y col. 2019b), los resultados aquí presentados corroboran que no parece existir un determinante universal de la diversidad de los parásitos (Korallo y col. 2007).

#### **4.2.1 Lelápinos asociados a *Oligoryzomys flavescens* y *O. fornesi***

El 28% de los ácaros lelápinos se colectó de *O. flavescens*. La muestra disponible para *O. fornesi* fue mucho menor y solo hace al 4% de los ácaros colectados. La mayoría de los análisis estadísticos no resultaron significativos para este último hospedador, situación que seguramente refleja a la baja cantidad de muestras. La interpretación de los datos resulta, por lo tanto, preliminar y se requiere una mayor cantidad de *O. fornesi* y sus lelápinos para futuros estudios ecológicos (Southwood y Henderson 2000).

*Oligoryzomys fornesi* compartió la diversidad específica ( $S = 6$ ) y la taxocenosis de lelápinos con *O. flavescens*. La abundancia y prevalencia de las especies lelápinas fue muy cercana, a grandes rasgos, para estos dos roedores, excepto en los casos de *M. parvispinosus* y *L. schatzi*, que presentaron mayor abundancias y P en asociación con *O. fornesi*. Los índices parasitológicos de *A. fahrenheitzi*, *G. wolffsohni*, *M. microspinosus* y *Laelaps* sp. nov. 1 en asociación con *O. flavescens* y *O. fornesi* presentaron valores muy similares, cuyas diferencias no fueron significativas.

Un aspecto importante para considerar en el caso de *O. fornesi*, más allá del bajo número de muestras aquí estudiado, es su estatus taxonómico. Se ha discutido si se trata de una especie diferente o si se puede considerar una subespecie de *O. flavescens* (Rivera y col. 2018). Recientemente, con el empleo de métodos de delimitación unilocales, se propuso que *O. fornesi* es conespecífica (y, por lo tanto, sinónimo junior) de *O. flavescens* (Hurtado y D'Elía 2019a). Massoia (1973) destacó, en la descripción original, que *O. fornesi* tiene una estrecha semejanza morfológica con *O. flavescens*. Sin embargo, la mayor parte de las especies descritas para este género de orizomino, se caracterizan por una marcada sinmorfía.

El hábitat que comparten *O. flavescens* y *O. fornesi* hace a pastizales del Chaco Húmedo salpicados por isletas forestales (González-Iltig y col. 2010). Sin embargo, muy pocas colecciones han intentado la obtención de topotipos de *O. fornesi*, como para estudiar, de manera rigurosa, su taxonomía. De hecho, un único trabajo de campo procuró la ubicación concreta de su localidad típica (que es un pequeño bananal, aún conservado, en inmediaciones de Ceibo 13; Massoia, 1973), pero falló en trampear animales allí (U. Pardiñas, comunicación personal).

Desde el punto de vista parasitológico, la taxocenosis de lelápinos aquí descrita sugiere una estrecha relación de los dos hospedadores. En síntesis, la similitud morfológica, ecológica y genética entre *O. flavescens* y *O. fornesi* y los factores microambientales que se asocian con ambos, podrían explicar la identidad de la taxocenosis lelápina.

Si, por el contrario, se tratara a *O. fornesi* como sinónimo junior de *O. flavescens*, algunas de las afirmaciones de esta tesis deberían ser modificadas. *Oligoryzomys flavescens* sería el único hospedador asociado con *L. schatzi*, situación que aumentaría el grado de especificidad de ese ácaro. También, los posibles linajes geográficos propuestos de *L. schatzi sensu stricto* corresponderían únicamente a la distancia geográfica entre *L. schatzi* colectado en Arana y Pereyra de *L. schatzi* colectado en Guaycolec, sin implicar un papel de importancia al hospedador.

Se conocen otros registros de *M. microspinosus* asociados a roedores del género *Oligoryzomys*. Por ejemplo, en la Provincia de Tucumán asociado a *O. flavescens* y *O. brendae* (Mauri 1965; Autino et al. 2003) y en la Provincia de La Rioja, asociado a *O. brendae* (López Berrizbeitia et al., 2013). También se ha reportado *M. microspinosus* colectado de *O. longicaudatus* en el centro y sur de Chile (Lareschi & González-Acuña, 2010). A pesar de unos registros de la especie en el norte de Venezuela en asociación con otros orizominos, (Furman 1972), apoyan los resultados aquí presentados una fuerte asociación entre *M. microspinosus* con el género *Oligoryzomys*. Esto sugiere, que *M. microspinosus* no fue hallado en otros roedores, que fueron capturados en el área, lo que indica una especificidad a nivel genérico.

Por otro lado, parasitó *Mysolaelaps microspinosus* a los tres roedores estudiados aquí, pero los índices parasitológicos y la evaluación de los factores destacan que dichas abundancias están principalmente asociadas con *O. flavescens*

y *O. fornesi*. Probablemente, son las características propias de ambos y ambientes como pastizales los más favorables para el desarrollo de *M. microspinus*. La asociación entre *M. microspinus* – *O. nigripes* podría ser accidental, favorecida por simpatrias entre especies del género. Esto sugiere que en mayoría de las asociaciones identificadas entre *M. microspinus* – *O. nigripes*, el ratón fue capturado en zonas transitorias, en particular donde *O. nigripes* en la misma transecta que *O. flavescens*. Un patrón similar se constató para *M. parvispinus* – *O. flavescens*, cuyos registros aumentaron mayores, cuando dicho hospedador estaba en simpatria con *O. nigripes*.

La presencia de otros hospedadores del género *Oligoryzomys* en el mismo hábitat puede tener un efecto sobre la distribución de las especies del género *Mysolaelaps* y un “reparto” entre las especies. Una mayor densidad de hospedadores podría provocar un aumento de la frecuencia de contactos intra e interespecíficos, promoviendo así el cambio de hospedador de los ectoparásitos y dando lugar a la presencia de especies similares de ectoparásitos en diferentes individuos hospedadores (Arneberg y col. 1998; Fernandes y col. 2021). Esta hipótesis se refuerza con respecto a las dos especies de *Mysolaelaps* que fueron colectadas, simultáneamente, en el mismo ejemplar de *Oligoryzomys* spp. Por otro lado, ese ejemplo muestra también la alta especificidad de *L. schatzi* y *L. paulistanensis*. A pesar de que en varios muestreos se capturaron, alternativamente, los roedores *O. nigripes* y *O. flavescens* en la misma transecta, los ácaros se mantuvieron fieles al hospedador.

Por último, no está claro si *Laelaps* sp. nov. 1 es una especie central o, más probablemente, la especie secundaria para *O. flavescens* y *O. fornesi*. De todas maneras, está asociado únicamente con *Oligoryzomys*, situación que sugiere especificidad a nivel genérico. También se encontraron machos y ninfas para esa especie, indicando una actividad reproductiva y relaciones más estrechas con el hospedador (Gettinger 1992).

#### **4.2.2 Leleápinos asociados a *O. nigripes***

*Oligoryzomys nigripes* muestra preferencia por los ambientes boscosos, como los de la Selva Atlántica Interior, pero también los bosques de galería, las “isletas” o

parches forestales típicos de Mesopotamia y los bosques artificiales (Massoia 1973; Weksler y Bonvicino 2005; Salazar-Bravo 2017a).

Este roedor fue el más parasitado en este estudio, asociado al 67% de los ácaros colectados. Su taxocenosis se caracterizó por la ausencia de *L. schatzi* y la presencia de *L. paulistanensis*. *Oligoryzomys nigripes* comparte cinco especies de ácaros con *O. flavescens* y *O. fornesi*, pero los índices parasitológicos difieren significativamente para cuatro, siendo la excepción *A. fahrenheitzi* con una P de 31-35% y una AM (0.5 – 1.1) en los tres roedores.

Teniendo en cuenta las nuevas identificaciones (véase 3.1.3), las prevalencias y abundancias se encontraron en concordancia con las referidas previamente para roedores de la CP (p. ej. Lareschi y col. 2003b; 2007; 2019). Entre estas, la alta prevalencia de *L. paulistanensis* en asociación con *O. nigripes* o una mayor AM y P de *G. wolffsohni* en asociación con *O. nigripes* (Lareschi y col. 2003b).

Se ha propuesto que *M. parvispinosus* y *L. paulistanensis* podrían ser especies centrales de *O. nigripes*. Los datos obtenidos por Fernandes y col. (2015) en Brasil reflejan altas P y AM en asociación con *O. nigripes* para las dos especies mencionadas, hallazgo que robustece el planteo. Además de la alta P y AM de *M. parvispinosus*, resulta característica la baja AM y P de *Laelaps* sp. nov. 1 y de *M. microspinosus* y una AM y P levemente mayor de *G. wolffsohni* (al contrario de lo que ocurre en *O. flavescens* y *O. fornesi*). Los índices parasitológicos mostraron que los ácaros tuvieron ciertas preferencias hacia su hospedador, excepto *A. fahrenheitzi*.

#### **4.2.3 Efecto de la especie hospedadora (distribución geográfica)**

El análisis de la regresión logística para los ácaros de este estudio reveló que la variable especie hospedadora influye significativamente sobre la AM de casi todas las especies, excepto para *A. fahrenheitzi*. Estos resultados apoyan estudios previos sobre el efecto de la especie hospedadora en la estructura de la comunidad de parásitos (Guo 1999; Carney y Dick 2000; Lareschi y Krasnov 2010). Lareschi y Krasnov 2010 postularon que la abundancia y riqueza de algunos ectoparásitos está determinada, principalmente por la identidad taxonómica de la especie hospedadora, lo cual es consistente con seis de las siete especies de ácaros aquí estudiadas.

El nivel de influencia de la especie del hospedador en la AM no fue homogéneo en todas las especies de ácaros analizadas. En el caso de *L. paulistanensis*, *L. schatzi* y *M. microspinosus*, la especie hospedadora se puede considerar el factor principal, destacándose notablemente respecto a otras variables analizadas. Esta observación coincide con el trabajo de Lareschi y Krasnov (2010). Por otro lado, los resultados de dicho estudio requieren una nueva interpretación sobre el rol de la especie hospedadora para el ácaro citado como *L. manguinhos* en asociación con *O. flavescens* y *S. aquaticus*. En el estudio de Lareschi y Krasnov (2010) las AM de *L. manguinhos* variaron significativamente entre distintas localidades, asumiendo que el efecto de la localidad influyó sobre la variación de las AM. Con los nuevos límites taxonómicos aquí propuestos se puede decir que en el estudio de Lareschi y Krasnov (2010) se trató de las especies *Laelaps* sp. nov. 1 y *Laelaps* sp. nov. 2 en asociación con *O. flavescens* y *S. aquaticus*, respectivamente. Esa diferencia entre los roedores asociados puede haber causado las fluctuaciones observadas en las AM entre las distintas localidades.

El factor especie hospedadora también influyó sobre las AM de *G. wolffsohni*, *Laelaps* sp. nov. 1 y *M. parvispinosus*, aunque en un grado menor respecto a las tres especies mencionadas previamente. *Mysolaelaps parvispinosus* desempeñó una posición especial en el estudio, ya que es la única en la cual la ecorregión fue el factor más influyente, seguido por la posición geográfica y la especie hospedadora. A pesar de que en *G. wolffsohni* y *Laelaps* sp. nov. 1 también se encontró una influencia marcada de otros factores bióticos del hospedador como el sexo, ninguno destaca como principal. *Androlaelaps fahrenheitzi* tiene en común con las *G. wolffsohni*, *Laelaps* sp. nov. 1 que todos o la mayoría de los factores estudiados tuvieron una influencia significativa, pero ninguno decisiva.

La distribución de *L. paulistanensis* y *L. schatzi* fue determinada por la asociación con la especie hospedadora. El hecho de que esta condición también ocurrió con *M. microspinosus* resulta relativamente inesperado, ya que dicha especie fue reportada tanto para *O. nigripes* como para *O. flavescens* (p. ej. Lopes y col. 1989; Abba y col. 2001; Lareschi y col. 2003b). Como fue discutido previamente, *M. microspinosus* posee una preferencia hacia los roedores *O. flavescens* y *O. fornesi* y una escasa asociación con *O. nigripes*. Fonseca y Trindade (1958) observaron la ausencia de *M. microspinosus* y la presencia de *M. parvispinosus* en el noreste de

Brasil, incluso después de una amplia revisión en el área y restringieron la distribución de *M. microspinosus* a la región del sudeste del país (con límite boreal en Ouro Preto, Minas Gerais). Esa restricción parece sólida, ya que no se encontraron otros registros de *M. microspinosus* para el noreste y se han confirmado para la región sur, principalmente de *O. mattogrosensis* (Lopes y col. 1989). Ese corté en el noreste de Brasil parece coincidir con el límite geográfico de *O. flavescens* (Weksler y Bonvicino 2015a), mientras que la distribución de *O. nigripes* alcanza más al norte, con registros en Pernambuco (Weksler y Bonvicino 2015a), en coincidencia con *M. parvispinosus* (Fonseca y Trindade 1958). Sin embargo, el límite de *M. parvispinosus* en las ecorregiones Espinal y Pampa no se puede atribuir solo a la distribución de *O. nigripes*. Por el contrario, la de *M. microspinosus* es coherente con del rango de *O. flavescens*, incluso con registros en Uruguay (Lareschi y col. 2006), donde también se encuentra esta especie (Salazar-Bravo 2017b).

#### **4.2.4 Efecto del sexo del hospedador**

Numerosos estudios sugieren que los machos de los mamíferos pequeños tienden a tener mayores tasas de infestación que las hembras (Krasnov y col. 2005; 2011; Kowalski y col. 2015). Solamente la AM de *A. fahrenheitzi* fue significativamente variable en relación con el hospedador *O. nigripes*. Adicionalmente, la AM de *Laelaps* sp. nov. 1 varió en relación con el hospedador *O. flavescens*, registrando en ambos mayores AM en asociación con los machos. El efecto del sexo del hospedador sobre la AM se observó solamente para dos especies de ácaros en este estudio, siendo congruente con otros trabajos similares. Por ejemplo, en Punta Lara, se observaron mayores prevalencias de ácaros en machos de *O. flavescens*, pero ninguna variación significativa de las AM (Lareschi 2010). Mientras la mayoría de los ácaros mostraron una tendencia hacia *O. flavescens* machos, no se observó ningún tipo de preferencia para los ácaros *G. wolffsohni* y *L. schatzi* (citado como *L. paulistanensis*: Lareschi 2010). Ese patrón se observó para *Laelaps* sp. nov. 2 (citada como *L. manguinhos*) colectada en Punta Lara de *S. aquaticus*, con mayores prevalencias en machos pero sin variación significativa de las AM (Lareschi 2006b).

Fernandes y col. (2015) no encontraron ningún efecto del sexo de *O. nigripes* sobre la AM de *A. fahrenheitzi*, como si ocurrió en la presente tesis. Esta diferencia se puede explicar por la proveniencia de los datos. Los datos de Fernandes y col. (2015)

provenían de dos localidades cercanas geográficamente. En un área más amplia sería más probable observar diferencias en el comportamiento de los machos de *O. nigripes*, mostrando mayor tasa de movimiento y actividad que las hembras y aumentando el contacto con otros roedores en el área. Las áreas de distribución y los movimientos de los cricétidos varían sustancialmente en tamaño, lo que refleja su diversidad de hábitats y estilos de vida (Pardiñas y col. 2017). Las especies con tamaños corporales mayores suelen tener áreas de distribución más amplias y las áreas de distribución de los machos de estas suelen ser más grandes (Pardiñas y col. 2017). Áreas de distribución más grandes de los mamíferos machos originan frecuencias más altas de desplazamiento y mayor contacto con otros individuos, debido a actividades competitivas o a la reproducción (Geenwood, 1980). Se han reportado áreas de distribución más grandes para el macho de *O. nigripes* que para las hembras (Püttker y col. 2006; Salazar-Bravo 2017a).

La densidad y diversidad de especies de roedores en las distintas localidades puede afectar la abundancia de los parásitos, aumentando las posibilidades de transmisión entre individuos intraespecíficos (Lareschi 2004; Krasnov y col. 2006). Como se mencionó, los machos más grandes son más activos durante la época reproductiva, debido a la búsqueda de las hembras, y esto haría que sean más susceptibles a encontrarse con parásitos (Folstad y Karter 1992). En la presente tesis se observó que *A. fahrenheiti* parasitó otros roedores en la CP, como *Akodon azarae* y *Oxymycterus rufus* y con mayores AM y P. En la localidad Campo Anexo, la muestra obtenida de *Oligoryzomys* spp. fue baja, pero también se capturaron 80 individuos de *Akodon montensis* y 2 de *Thaptomys nigrita*, ambos akodontinos. La presencia de estos pudo haber influido en la alta cantidad de especímenes de *A. fahrenheiti* (n = 50) asociado con *Oligoryzomys* spp. en comparación con otras localidades. La mayor distribución de los machos de *O. nigripes* podría aumentar la cercanía con otros cricétidos y facilitar la dispersión de *A. fahrenheiti*. Lareschi y col. (2007) postularon que las abundancias de *A. fahrenheiti* parecen estar asociadas a la abundancia de *O. rufus*. Adicionalmente, otros estudios demuestran abundancias y prevalencias de *A. fahrenheiti* mucho mayores para roedores akodontinos en comparación con roedores orizominos (p.ej. Lareschi, 1996; Abba *et al.*, 2001; Navone *et al.*, 2009)

Por lo tanto, es probable que el factor más influyente en la AM de *A. fahrenheiti* sea la presencia de otros roedores en el área y contactos interespecíficos e

intergenéricos, particularmente para un ácaro generalista (Strandtmann 1949; Lareschi y col. 2013; Silva-de la Fuente y col. 2020). La mayor AM asociada con machos de *O. nigripes*, con mayores movimientos en el área, apoyan esta hipótesis. Asimismo, Maroli y col. (2020) destacaron una disminución del tamaño del área de distribución de *O. flavescens* de ambos sexos con la densidad de *O. rufus*, proponiendo que el roedor evita a este último. Esto podría haber afectado a las AM de *A. fahrenheitzi*, que resultaron menores en comparación con aquella de *O. nigripes*.

La distribución de *O. flavescens* parece ser distinta a la de *O. nigripes*. La información disponible para *O. flavescens* resulta variable. Gorosito y col. (2020) observaron áreas de distribución más grandes para las hembras, que en la temporada de cría superan el home range de los machos y viceversa. Sumado a esto, Maroli y col. (2020) señalaron un mayor desplazamiento diario en los machos. Un rol importante podría jugar la expansión del home range de las hembras de *O. flavescens* en la época de cría, aumentando el gasto metabólico y causando una disminución de la inmunocompetencia (Zuk y McKean 1996). Si las hembras de *O. flavescens* son más activas en esa época es posible que se encuentren en un estado de estrés fisiológico que comprometa al sistema inmune, causando mayores AM de los ácaros. Dado que los roedores fueron capturados durante distintas épocas del año, es posible que las posibles fluctuaciones de AM de los ácaros entre machos y hembras hospedadoras se equilibraron entre sí, por lo cual no se detectó una variación significativa en la AM, con excepción de *Laelaps* sp. nov. 1.

#### **4.2.5 Efecto ambiental**

Lareschi y Krasnov (2010) mencionaron la influencia de la localidad sobre la de la AM en algunas especies de ácaros y pulgas, pero las abundancias de *G. wolffsohni*, *L. schatzi* (citado como *L. paulistanensis*) y *M. microspinosus* (especies también halladas en la presente tesis), fueron similares entre las localidades ubicadas en los humedales del Río de la Plata. En cambio, en el estudio aquí realizado, en una escala geográfica mayor que abarca diferentes ecorregiones con distintas estructuras ambientales, se observó que las tres especies mencionadas, junto con *M. parvispinosus* y *L. paulistanensis sensu stricto*, presentaron variación significativa de las AM en distintos sitios del muestreo.

A diferencia de las especies de vida libre, los ectoparásitos enfrentan un entorno dual que incluye factores exógenos al hospedador (p. ej. clima, vegetación) y factores endógenos (Morand & Krasnov 2010; Krasnov *et al.* 2019a). Sin embargo, la importancia de los factores relacionados con el hospedador disminuye en un gradiente geográfico, donde los cambios climáticos actuarían como un factor independiente. Incluso ectoparásitos permanentes (que tiene al hospedador como hábitat definitivo), como los piojos, pueden estar influenciados por factores ambientales (Stanko y col. 2015). En relación a esto, se demostró que varios taxones ectoparásitos tienen una alta sensibilidad a la temperatura ambiental y a la humedad relativa e incluso que los factores ambientales pueden afectar la reproducción y el desarrollo de los ácaros (Cross y Wharton 1966; Marshal 1981; Kozlova 1983).

Las AM fueron mayores en la ecorregión Esteros del Iberá para las especies *G. wolffsohni*, *L. paulistanensis* (en asociación con *O. nigripes*) y *L. schatzi* y *M. parvispinosus* (en asociación con *O. flavescens*). La AM de *M. parvispinosus* (en asociación con *O. nigripes*) fue mayor en la ecorregión Selva Paranense. Es probable que las condiciones óptimas para las especies mencionadas se encuentran en la franja climática subtropical, la cual posee una temperatura media anual de 22°C (SNM, 1981-2010), una precipitación anual media de 1400 mm y con una humedad relativa de 70 a 75% (Neiff y Neiff 2013). Esa observación coincide con la literatura previa donde otros autores reportaron preferencias de *Laelaps* y *Mysolaelaps* hacia roedores que habitan ambientes húmedos (Tipton 1960; Lareschi y Mauri 1998). No se conocen las preferencias ambientales de *G. wolffsohni*. Carmichael y col. (2007) reportaron sobre una fluctuación significativa de las abundancias de *G. mattogrosensis* asociado a *Oryzomys palustris* (Oryzomyini), siendo la humedad y las precipitaciones las variables más influyentes para explicar dichos resultados.

En la Selva Paranense, aunque los parámetros climáticos se asemejan con los de Esteros del Iberá, la elevada precipitación puede explicar una menor AM, ya que una posible inundación de los refugios de los hospedadores causaría una disminución drástica en las poblaciones de la mayoría de las especies hospedadoras y parasitas, especialmente para especies nidícolas (Linardi y Krasnov 2013). A pesar de los escasos estudios, se asume que las especies de *Gigantolaelaps* son parásitos nidícolas (Carmichael y col. 2007). La mayores AM de *G. wolffsohni* se detectaron en la región pampeana y las menores, en el noreste de las Provincias de Corrientes y

Misiones. Ambas zonas presentan frecuentes precipitaciones, en particular en las sierras de Misiones (Gentile y col. 2020). Así, es probable que lluvias abundantes sean responsables de una reducción de AM de *G. wolffsohni* en la zona norteña de CP.

Evaluando los factores en conjunto (posición geográfica y la ecorregión) *M. parvispinosus* presentó un comportamiento particular, ya que es la única especie de ácaro en la cual la ecorregión fue el factor más influyente, explicando 18 % de la variación de la AM. Por dicha razón se concluye que el ambiente influyó sobre la AM de las especies restantes, pero con un impacto menor en comparación con el caso de *M. parvispinosus*. En particular fue evidente el corte geográfico más austral de 29°36'20" de latitud Sur de *M. parvispinosus*, que podría explicarse por el cambio climático que se produce en el norte de la ecorregión Espinal y la parte austral de Campos y Malezales. Los cambios que se observan desde la zona climática cálida a la zona climática templada según la clasificación de Köppen, reflejan una disminución abrupta de la precipitación entre 30°S y 40°S hacia el oeste y una reducción de la temperatura en el sentido este-oeste en toda Argentina, con mayores valores en el norte (Bustos y col. 2018). Es posible que este cambio marcado sea responsable de la ausencia de *M. parvispinosus* y no de las especies restantes, ya que no todos los ectoparásitos poseen las mismas preferencias y/o tolerancias a un determinado rango de temperaturas y niveles de humedad (Krasnov y col. 2001; Kreppel y col. 2016; Cassin Sackett 2018).

#### **4.3 Relaciones filogenéticas de ácaros lelápidos y procesos co-evolutivos**

Los estudios de parentesco de los ácaros lelápidos fueron originalmente estudiadas mediante fenogramas en base a rasgos morfológicos cualitativas (Casanueva 1993). En unas pocas contribuciones se emplearon marcadores moleculares para analizar las relaciones entre familias de Dermanyssoidea (Dowling y OConnor 2010b, 2010a) y solo algunos estudios han combinado ambos tipos de evidencia (p. ej. Walter y Campbell 2003; Anderson y Morgan 2007; Suppasat y Wongsiri 2018). Dentro de los lelápidos solo se aplicaron estudios moleculares y morfométricos (lineales) entre un complejo de CS *Laelaps muricola* y *L. giganteus* en la región de Sudáfrica (Engelbrecht y col. 2014). Hasta la fecha fue ese estudio el único, donde se realizó un análisis multivariado de los caracteres morfológicos en

combinación con los datos moleculares de lelápinos, incluyendo morfometría lineal y geométrica.

El rendimiento de las secuencias basadas en genes mitocondriales en comparación con secuencias nucleares fue bajo en la presente tesis. Eso podría explicarse dado que para genes nucleares se usaron amplificadores específicos para ácaros de la familia Dermanyssidae (Dermanyssoidea) según Roy y col. (2009), mientras que los amplificadores mitocondriales universales usados eran comunes para diversos invertebrados metazoos (Folmer y col. 1994). Es posible que dichos amplificadores resultaron demasiado inespecíficos para iniciar una amplificación de ADN para los miembros de la superfamilia Dermanyssoidea en comparación con marcadores mitocondriales especialmente diseñadas para este grupo (p. ej. Roy y col. 2009).

La hipótesis filogenética aquí obtenida sobre secuencias nucleares resolvió a *Laelaps* como polifilético. El clado asociado con roedores sigmodontinos resultó más cercanamente emparentado a *Mysolaelaps* y *Gigantolaelaps*, que con el grupo congénico asociado a múridos. La topología obtenida mostró dos grupos principales de *Laelaps*, caracterizados por su neto control geográfico: uno parasitando roedores del Viejo Mundo (Murinae) y otro del Nuevo Mundo (Sigmodontinae). Resultados similares fueron reportados por Dowling y OConnor (2010b). Estos autores reconocen un clado de lelápinos restringidos a roedores arvicolininos (Arvicolinae) con distribución holártica (Gromow y Polyakov 1977).

Para explorar las relaciones filogenéticas de *Laelaps* se incorporó, por primera vez, a *Laelaps echidninus* colectada en la localidad de Arana (Buenos Aires) de *Rattus norvegicus* (Murinae). Esta especie resultó asociada a otros ácaros de roedores del Viejo Mundo. Estos resultados, si bien puntuales, sugieren que el mayor control en estas relaciones es el filogenético del hospedador. Dowling y OConnor (2010b) proponen unir los *Laelaps* del Viejo Mundo, junto con *Echinolaelaps* y *Tricholaelaps* en un mismo género. Los resultados de esta tesis permiten una hipótesis similar para las especies de *Laelaps* americanas: deberían ser ubicadas en un nuevo género específico de roedores Sigmodontinae.

El clado de los *Laelaps* americanas presentó dos subclados, uno con miembros que parasitaron exclusivamente a orizominos *Oligoryzomys* spp., mientras que

aquellos del otro subclado, lo hacían sobre orizominos *Holochilus* spp., y *Nectomys* (véase Brito et al., 2020 para una filogenia reciente de esta tribu de roedores). Sin embargo, esta concordancia filogenética es parcial, toda vez que *Laelaps* sp. nov. 3, está asociado al akodontino *Scapteromys*. Esto contrasta negativamente la regla de Fahrenholz (Brooks 1979), es decir, que los parásitos colectados de roedores filogenéticamente más cercanos están también genéticamente más relacionados. La división de las especies americanas de *Laelaps* en dos subclados podría estar generada con factores ecológicos, a pesar de que la reconstrucción filogenética espeja el parentesco entre los roedores estudiados (D'Elía 2003; Brito y col. 2022). Mientras que las especies *Laelaps* sp. nov. 1, *L. schatzi* y *L. paulistanensis* se asocian con cricétidos escansoriales (*Oligoryzomys* spp.), las del otro subclado de *Laelaps*, lo hacen con formas nadadoras o semi-acuáticas (*Holochilus*, *Scapteromys*, *Nectomys*). Como se argumentó anteriormente (véase 4.2.5), para *Laelaps* la temperatura y un alto contenido de humedad del sustrato parecen ser factores relevantes. Previamente, Lareschi y Mauri (1998) habían destacado que *L. manguinhos* *sensu stricto* y *Laelaps* sp. nov. 2 (citada como *L. manguinhos*) tienen preferencia por los hospedadores asociados a hábitats higrófilos, lo que podría ser un factor relevante para esta agrupación entre los ácaros.

En la radiación de los sigmodontinos, la especialización hacia un modo de vida semi-acuático está restringida, al menos entre las formas vivientes, a los miembros de Ichthyomyini (Voss 1988) y a algunos representantes de los Oryzomyini, en particular aquellos del clado D (p. ej. *Holochilus*, *Nectomys*) (Weksler 2006). *Oligoryzomys flavescens* y *O. nigripes* tienen habilidad de nadar y bucear (Massoia y Fornes 1964b), a pesar de que la construcción de los nidos y los datos generales de trampeo sugieren que es una especie escansorial, que prefiere los lugares elevados lejos del agua (Udrizar Sauthier y col. 2010). *Scapteromys aquaticus* también posee habilidades acuáticas más o menos desarrolladas, que se traducen en algunos rasgos morfológicos y es considerado como un excelente nadador (Massoia y Fornes 1964a; Hershkovitz 1966).

Uno de los rasgos destacados de las especies semi-acuáticas es la impermeabilidad de sus pelajes (Voss 1988; Santori 2008). Justamente, los roedores sigmodontinos terrestres carecen de esta adaptación y su pelaje absorbe el agua, por lo cual un roedor como *Oxymycterus rufus* sale del agua completamente mojado

(Massoia y Fornes 1964a). Massoia & Fornes (1964a) observaron la semejanza de la adaptación del hábito acuático entre *H. brasiliensis* y *S. aquaticus*, destacando que este último tiene un pelaje repelente al agua y estudios posteriores confirmaron también la impermeabilidad del pelaje de *N. squamipes* (Voss 1988, Fish 1993a, Santori et al. 2008).

Estos aspectos auto-ecológicos pueden tener su implicancia en las parasitosis estudiadas. Magalhães y col. (2007) detectaron formación de razas en Acari según hospedadores asociados, postulando que dicha formación depende más de las características de los hospedadores y de las de la asociación (es decir, del tiempo que el hospedador y el parásito han estado en contacto), que de características de los propios parásitos. Su hipótesis fue concordante con algunas observaciones para los ácaros del género *Laelaps* en la presente tesis. Las asociaciones ácaro-hospedador presentadas aquí, formaron probablemente razas de hospedadores, que eventualmente llevaron a la especiación, como se han documentado en numerosos organismos parásitos y herbívoros (Berlocher y Feder 2002; Funk y col. 2002). Así por ejemplo observaron Bertram y col. (1946), que ácaros Macronyssidae morían rápidamente cuando quedaban atrapados en la humedad de condensación y sólo sobrevivían unos cinco días flotando libremente en la superficie del agua. *Laelaps* spp. asociados a roedores semi-acuáticos podrían estar aprovechando el pelaje hidrofóbico mencionado para *H. brasiliensis* y *S. aquaticus* (Massoia 1976; Torres y col. 2020) y de otros roedores como *N. squamipes*, que muestran esta adaptación (Voss 1988; Santori 2008).

La hipótesis de un host-switch entre orizominos y akodontinos parece la más probable a juzgar por la evidencia disponible. La mayor parte de las especies americanas de *Laelaps* está asociada a orizominos y filotinos, no así con akodontinos (p. ej. Fonseca 1958a; Furman 1972b; Gettinger 1992). Lareschi (1996, 2006b) observó que *S. aquaticus* mostraba la capacidad de hospedar varios ectoparásitos de otros roedores de la zona, sugiriendo que este puede actuar como un hospedador alternativo. Esto se infirió debido a los mayores índices parasitológicos y la riqueza específica de ectoparásitos de *S. aquaticus* en comparación con otros roedores que habitan en los humedales de la Provincia de Buenos Aires (Lareschi 2006a). Sin embargo, en el presente estudio *S. aquaticus* solo se encontró asociado a *A. fahrenheitzi* y a *Laelaps* sp. nov. 2 con muy altas AM y P.

El bajo grado de divergencia entre *Laelaps* sp. nov. 2 y *L. manguinhos* *sensu stricto* puede sugerir una especiación muy reciente, como se ha propuesto en otros Acari (p. ej. Navajas y col. 1998; Skoracka y Dabert 2010; Skoracka y col. 2012). Skoracka y Dabert (2010) discriminaron una especie de ácaro Eriophyidae con bajas divergencias genéticas, conocida por ser una importante plaga de los pastos, en tres poblaciones asociadas al hospedador, indicando un probable escenario de cambio reciente. Además, puede generar una especiación reciente CS, que carecen de diferencias morfológicas notables debido a un factor temporal. Como ya se argumentó (véase 4.1.3) es probable que *Laelaps* sp. nov. 1 y *L. schatzi* (asociado a *O. flavescens* y *O. fornesi*, colectada en dos localidades lejanas) sean CS *sensu stricto* o que, por lo menos, conformen linajes geográficos. Teniendo en cuenta la importante diversificación pleistocénica propuesta para *Oligoryzomys* (Hurtado y D'Elía 2022), es posible hipotetizar también una especiación reciente de *Laelaps* spp. Se ha sugerido a el Chaco como el centro de diversificación de *Oligoryzomys* spp. a partir de cual ocurrió una colonización rápida de nuevas áreas (Hurtado y D'Elía 2022). Este proceso de colonización podría haber facilitado un evento de vicarianza seguida de especiación (Crisci 2001), siendo la barrera geográfica para los *Laelaps* spp. el hospedador. *Laelaps* es altamente específico, monoxeno para la mayoría de las especies, como se ha demostrado en esta investigación (véase, además, Gettinger 1992a; 2011). En base a las relaciones filogenéticas se puede postular la hipótesis de que la asociación del parasito-hospedador se debe a procesos coevolutivos. La única excepción es la relación entre *Laelaps* sp. nov. 2 y *S. aquaticus*, ya que es probable que su asociación se deba al proceso de host-switch.

Gettinger y col. (2011) proporcionaron fenogramas del complejo *L. manguinhos* basadas en datos morfométricos, incluyendo hospedadores asociados *H. chacarius*, *S. aquaticus* y *N. squamipes*, que fueron parte de la presente tesis. Otros ácaros del complejo *L. manguinhos* en dicho estudio fueron reportados en asociación con otros orizominos, *Sooretamys angouya* y *Pseudoryzomys simplex*. En dicho trabajo se agruparon poblaciones de ácaros según la especie hospedadora, equivalente a los resultados de la presente tesis. Por las importantes diferencias morfométricas, dichos autores asumieron que las poblaciones simpátricas de ácaros están aisladas reproductivamente y que la especificidad del hospedador se mantiene mediante una barrera ecológica consistente para la dispersión entre diferentes especies de los

roedores. Gettinger y col. (2011) destacaron la necesidad de datos genéticos, experimentos de cruzamiento o estudiar los machos con el fin de testear dichas hipótesis.

Los datos genéticos de la presente tesis corroboraron la primera predicción, sugiriendo un aislamiento reproductivo entre especies del complejo asociados a *Holochilus* spp., *S. aquaticus* y *N. squamipes*. Aunque *Oligoryzomys* spp. no fue un roedor mencionado en el estudio de Gettinger y col. (2011), las distancias genéticas aquí obtenidas entre el ácaro asociado a *Laelaps* sp. nov. 1 y las especies restantes, refuerzan la hipótesis del aislamiento reproductivo, ya que todas aquellas se asignaron al complejo *Laelaps manguinhos* *sensu lato*. A esto se suma que se identificaron distintos machos: uno correspondiente a *Laelaps* sp. nov. 1 y el otro se asignó a *Laelaps* sp. nov. 2, asociado a *S. aquaticus*.

Para testear la segunda predicción de Gettinger y col. (2011) se podrían complementar los datos genéticos obtenidos de presente tesis con la información genética de los *Laelaps* asociados a *P. simplex* y *S. angouya*. Si las relaciones filogenéticas corresponden más a las barreras ecológicas que al parentesco entre los roedores, los futuros estudios moleculares deberían mostrar una agrupación entre *Laelaps* sp. nov. 1 y una población de ácaros asociados a *S. angouya* dentro de un clado, al ser otro roedor escansorial y moderadamente arbóreo (Pardiñas 2017b).

Como se mencionó previamente, otro subclado de *Laelaps* spp. está integrado por asociados a roedores con habilidades acuáticas. *Pseudoryzomys simplex* posee una discreta membrana interdigital que podría sugerir adaptaciones acuáticas (Pardiñas 2017a). Se caracteriza por habitar tierras bajas tropicales y subtropicales y ambientes inundables (p. ej. Voss y Myers 1991; Pardiñas y col. 2004; do Prado y Percequillo 2013; Wolf y col. 2016). Sin embargo, hasta el momento su historia natural es poco conocida (Bonvicino y col. 2002; Pardiñas y col. 2004; Wolf y col. 2016). No obstante, *P. simplex* fue capturado en trampas colocadas en el suelo en pastizales húmedos junto con especímenes de *H. chacarius* y *S. aquaticus* (Pardiñas y col. 2004; D'Elía y col. 2008) lo que indicaría, por lo menos, una cercanía física entre estos roedores. De la misma manera se reportó una coexistencia entre *H. brasiliensis* y *S. aquaticus* (Massoia y Fornes 1964a) lo que puede haber facilitado el host-switch del ácaro entre un orizomino y un akodontino, derivando en la separación entre *L.*

*manguinhos* *sensu stricto* y *Laelaps* sp. nov. 2. Por dicha razón se podría esperar una agrupación de la población de ácaros asociados a *P. simplex* dentro del clado con los miembros *L. manguinhos sensu stricto*, *Laelaps* sp. nov. 2 y *Laelaps* sp. nov. 3.

## 5 Conclusiones y perspectivas

El objetivo general de esta tesis fue determinar la distribución geográfica de los ácaros lelápinos en asociación con algunos hospedadores y analizar determinados factores que pudieran ser considerados responsables primarios de la misma. Todos los factores analizados –tanto intrínsecos como extrínsecos- influyeron, en mayor o menor medida, en los rangos de distribución e índices parasitológicos relevados. El factor especie hospedadora fue el de mayor gravitación para la mayor parte de las especies estudiadas (p. ej. *Laelaps paulistanensis*, *L. schatzi*, *Mysolaelaps microspinosus*). Los resultados aquí presentados abonaron la premisa destacada en estudios previos de que no existe un único factor común a todos los ácaros lelapinos de la CP. Contra esto, la responsabilidad descansó en múltiples factores, que habrían actuado en forma combinada (y hasta quizás sinérgica), parcialmente dependientes del contexto y los taxones afines.

Los estudios integrando evidencias morfológicas y moleculares contribuyeron enormemente al desarrollo del objetivo general, para el que resulta crítico una rigurosa discriminación taxómica. En particular se abordó al género *Laelaps*. Los nuevos conceptos morfológicos aquí expuestos indican que *L. paulistanensis* no parasitó el roedor *Oligoryzomys flavescens* en la CP, mientras que en su lugar lo hizo *Laelaps schatzi*. Además, *Laelaps manguinhos sensu stricto* no resultó infestante de *Scapteromys aquaticus*, *O. flavescens*, *O. nigripes* y *Holochilus brasiliensis*, sino restringido a este último género en el área de muestreo. Así se describieron cuatro especies nuevas para la ciencia y se construyó una clave dicotómica para la determinación específica de *Laelaps* para Argentina. Esta novedosa diversidad implica un incremento, a nivel nacional, de cinco (i.e., *L. echidnida*, *L. manguinhos*, *L. mazzai*, *L. nuttali* y *L. paulistanensis*) a nueve especies. A la par, las nuevas asociaciones parásito-hospedador detectadas permitieron reinterpretar el grado de especificidad de *Laelaps*.

Los patrones de la asociación parásito-hospedador se mantuvieron a lo largo de la distribución geográfica de los hospedadores para la mayoría de las especies (i.e. cinco de siete especies estudiadas). Las excepciones fueron *Androlaelaps fahrenheiti* y *M. parvispinosus*. Aproximadamente, la mitad de *Oligoryzomys* spp. no fueron parasitados por *A. fahrenheiti* o, en forma alternativa, la frecuencia de infestación fue baja. Esta especie no fue hallada en la zona central de la CP entre 27° 04' 45" y 30° 40' 50" de latitud Sur, sugiriendo una distribución aleatoria. Por lo tanto, es probable que el factor más influyente en la AM de *A. fahrenheiti* sea la presencia de otros roedores en el área y la posibilidad de contactos interespecíficos e intergenéricos, particularmente considerando que se trata de un ácaro generalista. Los bajos índices parasitológicos y la mayor AM asociada con machos de *O. nigripes*, con mayores movimientos en el área, apoyan esta hipótesis. *Mysolaelaps parvispinosus* fue la única especie que mostró un patrón geográfico de distribución concentrado en el norte de CP y ausente en la parte sur a pesar de la presencia de los roedores asociados. Se llegó a la conclusión que la distribución de *Gigantolaelaps wolffsohni*, *L. schatzi*, *L. paulistanensis* y *M. microspinosus* parece estar determinada por factores bióticos, principalmente asociados al hospedador. Excepto para *G. wolffsohni*, fue la especie hospedadora también el factor principal que gravitó sobre la variación de las AM en el gradiente geográfico de la CP.

Independiente de la distribución geográfica se comprobó para cada población de la especie hospedadora, que el factor especie hospedador tuvo la mayor influencia en la taxocenosis de los ácaros lelapinos y en sus parámetros parasitológicos (p. ej. abundancia, prevalencia, diversidad específica). En particular se destacó la similitud del ensamble taxonómico de ácaros entre roedores con aspectos genéticos, morfológicos y ecológicamente similares (i.e. *O. flavescens* y *O. fornesi*) y se pusieron de manifiesto diferencias en la taxocenosis de *O. nigripes*.

La mayoría de las especies de ácaros resultó altamente específica (p. ej. *L. paulistanensis*, *Laelaps* sp. nov. 2, *Laelaps* sp. nov. 3) y otras específicas a nivel genérico (p. ej. *L. manguinhosi sensu stricto*, *L. schatzi*, *Laelaps* sp. nov. 1). En el caso de *Laelaps* sp. nov. 1 es importante destacar el papel indispensable de la especie hospedadora en la distribución de este ácaro, dado que no se encontró otro factor. El ectoparásito mostró una distribución amplia en correspondencia con las tres especies de *Oligoryzomys* prospectadas y quedó restringida a dicho género, a pesar

de encontrarse con otros hospedadores en el área. Esa relación no solo fue confirmada por los índices parasitológicos, sino también mediante una extensa revisión taxonómica de otros ácaros del género *Laelaps* en el área de estudio. En síntesis, es esperable que *Laelaps* sp. nov. 1 solo sea encontrado cuando especies del género *Oligoryzomys* habiten en una determinada área de estudio.

Los estudios efectuados sobre otros sigmodontinos, más allá de *Oligoryzomys*, solo se enfocaron en los miembros de *Laelaps*. En ese contexto reductivo, las interpretaciones deben tomarse con cautela. *Mysolaelaps* no fue hallado en otros roedores, que fueron capturados en el área, situación que sugiere especificidad a nivel genérico. *Androlaelaps fahrenheitzi* se detectó en asociación con otros roedores en el área, especialmente de la tribu Akodontini, nuevamente un indicio que se puede tratar de un ácaro generalista o un complejo de especies aún no descritas.

Los estudios moleculares apoyaron la hipótesis sobre alta especificidad de *Laelaps*, ya que las asociaciones parásito-hospedador entre ácaros y roedores habrían respondido mayoritariamente a procesos coevolutivos. Solo la asociación entre especie *Laelaps* sp. nov. 2 y *S. aquaticus* podría reflejar a un escenario de host-switch. En este, un ancestro con adaptaciones a roedores orizominos semiacuáticos podría también haber colonizado akodontinos de tendencia acuática, seguido de una especiación reciente.

Los estudios filogenéticos con base molecular resolvieron a *Laelaps* como polifilético. La topología obtenida mostró una profunda dicotomía entre *Laelaps* asociados a roedores paleárticos, con respecto a aquellos americanos. Esto últimos estuvieron más cercanamente relacionados a especies de *Mysolaelaps* y *Gigantolaelaps*, que se asociaron exclusivamente con roedores sigmodontinos, antes que a otros congénicos. Esa división fue independiente de la distancia geográfica entre los ácaros colectados. La evidencia obtenida sugiere una larga historia coevolutiva entre parásitos y hospedadores, reflejando una importante división taxonómica entre las familias de roedores Muridae y Cricetidae. Las especies americanas de *Laelaps*, hasta ahora exclusivas de roedores Sigmodontinae, deberían ser ubicadas en un género diferente a *Laelaps*.

Dentro de los *Laelaps* americanos se observaron dos subclados. Esa división podría estar relacionada con factores ecológicos de los roedores hospedadores. Un

subclado constituyo estuvo integrado exclusivamente por parásitos asociados a sigmodontinos terrestres y escansoriales del género *Oligoryzomys*. En el otro, los ácaros parasitaron a orizominos y a un akodontino con habilidades semiacuáticas (o nadadoras).

En cuanto a las perspectivas futuras, debe ser la identidad taxonómica, ya sea del parásito u hospedador, el fundamento para cualquier estudio subsecuente. Por dicha razón se sugiere una revisión de las asociaciones parásito-hospedador, que involucre a las especies previamente mencionadas (p. ej. *L. paulistanensis*, *L. manguinhos*) en otros países (p. ej. Brasil, Paraguay, Uruguay, Venezuela), pero aplicando los límites específicos novedosos definidos en esta tesis. Teniendo en cuenta que los diversos estudios aplicados a especies del género *Laelaps* no se volcaron con la misma profundidad hacia otros géneros, quedará pendiente abordar con dichas técnicas esas formas (p. ej. *A. fahrenheiti*, *G. wolffsohni*).

Adicionalmente, resulta crucial, a la luz de los resultados preliminares de esta tesis, una revisión taxonómica integral de Laelapidae con adecuada cobertura taxonómica, ya que existen indicios que se puede tratar de una familia polifilética.

A pesar de que se siguen buscando patrones generales en la ecología de los parásitos se propone, para futuros estudios, tener en cuenta la individualidad de los taxones o, a lo sumo, definir grupos de ácaros con respuestas similares. Asimismo, se deben profundizar en las particularidades de cada hospedador asociado, incluyendo el comportamiento y sus rasgos ecológicos.

## Referencias

- Abba, A.M., Udrizar Sauthier, D.E., Bender, J.B. & Lareschi, M. (2001) Mites (Acari: Laelapidae) associated with Sigmodontinae rodents in Entre Ríos Province, Argentina. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96, 1171–1172.
- Adams, D.C., Rohlf, F.J. & Slice, D.E. (2013) A field comes of age: Geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix*, 24.
- Agapow, P.-M., Bininda-Emonds, O.R., Crandall, K.A., Gittleman, J.L., Mace, G.M., Marshall, J.C. & Purvis, A. (2004) The impact of species concept on biodiversity studies. *The Quarterly review of biology*, 79, 161–179.
- Allred, D.M. (1969) Mites of the genus *Laelaps* of New Guinea (Acari: Mesostigmata: Laelapidae). *Journal of Medical Entomology*, 6, 337–385.

- Anderson, D.L. & Morgan, M.J. (2007) Genetic and morphological variation of bee-parasitic *Tropilaelaps* mites (Acari: Laelapidae): New and re-defined species. *Experimental and Applied Acarology*, 43, 1–24.
- Anthony, N.M., Ribic, C.A., Bautz, R. & Garland, T. (2005) Comparative effectiveness of Longworth and Sherman live traps. *Wildlife Society Bulletin*, 33, 1018–1026.
- Arneberg, P., Skorping, A., Grenfell, B. & Read, A.F. (1998) Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265, 1283–1289.
- Avise, J.C. (2001) *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 447 pp.
- Bautista-Hernández, C.E., Monks, S., Pulido-Flores, G. & Rodríguez-Ibarra, A.E. (2015) Revisión bibliográfica de algunos términos ecológicos usados en parasitología, y su aplicación en estudios de caso. *Estudios en Biodiversidad Volumen I*, 11–19.
- Beaulieu, F., Dowling, A.P., Klompen, H., Moraes, G. de & Walter, D.E. (2011) Superorder Parasitiformes Reuter, 1909. In: Zhang, Z.-Q. (Ed.). *Animal biodiversity outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. Magnolia Press, pp. 123–129.
- Ben-David, T., Melamed, S., Gerson, U. & Morin, S. (2007) ITS2 sequences as barcodes for identifying and analyzing spider mites (Acari: Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology*, 41, 169–181.
- Benítez, H.A. & Püschel, T.A. (2014) Modelando la varianza de la forma: Morfometría geométrica aplicaciones en biología evolutiva. *International Journal of Morphology*, 32, 998–1008.
- Berlese, A. (1892) Acari myriopoda et scorpiones, hucusque in Italia reperta: Ordo Mesostigmata (Gamasidae). *Sumptibus auctoris*.
- Berlese, A. (1911) Acarorum species novae quindecim. *Redia*, 7, 429–435.
- Berlocher, S.H. & Feder, J.L. (2002) Sympatric speciation in phytophagous insects: Moving Beyond Controversy? *Annu. Rev. Entomol.*, 773–815.
- Bertram, D.S., Unsworth, K. & Gordon, R.M. (1946) The biology and maintenance of *Liponyssus bacoti* Hirst, 1913, and an investigation into its role as a vector of *Litomosoides carinii* to cotton rats and white rats, together with some observations on the infection in the white rats. *Annals of tropical medicine and parasitology*, 40, 228–254.
- Bickford, D., Lohman, D.J., Sodhi, N.S., Ng, P.K., Meier, R., Winker, K., Ingram, K.K. & Das, I. (2007) Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in ecology & evolution*, 22, 148–155.
- Bonvicino, C.R., Lindbergh, S.M. & Maroja, L.S. (2002) Small non-flying mammals from conserved and altered areas of Atlantic forest and Cerrado: comments on their potential use for monitoring environment. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia*, 62, 765–774.
- Bonvicino, C.R. & Weksler, M. (1998) A new species of *Oligoryzomys* (Rodentia, Sigmodontinae) from northeastern and central Brazil. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 63, 90–103.
- Bregetova, N.G. (1956) *Gamasoid Mites (Gamasoidea)*. Publishing House, Moskow and Leningrad, 247 pp.
- Brito, J., Tinoco, N., Pinto, C.M., García, R., Koch, C., Fernandez, V., Burneo, S. & Pardiñas, U.F.J. (2022) Unlocking Andean sigmodontine diversity: five new species of *Chilomys* (Rodentia: Cricetidae) from the montane forests of Ecuador. *PeerJ*, 10, e13211.
- Brooks, D.R. (1979) Testing the context and extent of host-parasite coevolution. *Systematic Zoology*, 28, 299.
- Burkart, R., Omar Bárbaro, N., Omar Sánchez, R. & Aldo Gómez, D. (1999) *Eco-Regiones de la Argentina*. Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires, 42 pp.

- Bush, A.O. & Holmes, J.C. (1986) Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. *Canadian Journal of Zoology*, 64, 132–141.
- Bush, A.O. & Kennedy, C.R. (1994) Host fragmentation and helminth parasites: Hedging your bets against extinction. *International Journal for Parasitology*, 24, 1333–1343.
- Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M. & Shostak, A.W. (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology*, 83, 575.
- Bustos, M.L., Ferrelli, F. & Piccolo, M.C. (2018) Comparative study of three climatic models applied to Argentina. *Anuário IGEO UFRJ*, 40, 34–43.
- Carmichael, J.A., Strauss, R.E. & McIntyre, N.E. (2007) Seasonal variation of North American form of *Gigantolaelaps mattogrossensis* (Acari: Laelapidae) on marsh rice rat in southern coastal Texas. *Journal of Medical Entomology*, 44, 80–84.
- Carney, J.P. & Dick, T.A. (2000) Helminth communities of yellow perch (*Perca flavescens* (Mitchill)): determinants of pattern. *Canadian Journal of Zoology*, 78, 538–555.
- Casanueva, M.E. (1993) Phylogenetic studies of the free-living and arthropod associated Laelapidae (Acari: Mesostigmata). *Gayana Zool*, 57, 21–46.
- Cassin Sackett, L. (2018) Does the host matter? Variable influence of host traits on parasitism rates. *International Journal for Parasitology*, 48, 27–39.
- Cazzaniga, N.J., Cañón, C. & Pardiñas, U.F.J. (2019) The availability, authorships and dates of tribal names in the Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae) current classification. *Bionomina*, 15, 37–50.
- Chenuil, A., Cahill, A.E., Délémontey, N., Du Salliant Luc, E. & Fanton, H. (2019) Problems and questions posed by cryptic species. A Framework to guide future studies. In: Casetta, E., Da Marques Silva, J. & Vecchi, D. (Eds.). *From Assessing to Conserving Biodiversity*. Springer International Publishing, Cham, pp. 77–106.
- Coffee, G.M. & Retief, L.A. (1972) The *Laelaps muricola* complex in the Ethiopian region; description of a new species and a new subspecies (Acarina: Mesostigmata). *Journal of Medical Entomology*, 9, 417–424.
- Coleman, A.W. (2009) Is there a molecular key to the level of "biological species" in eukaryotes? A DNA guide. *Molecular phylogenetics and evolution*, 50, 197–203.
- Colombo, V.C., Brignone, J., Sen, C., Previtali, M.A., Martin, M.L., Levis, S., Monje, L., González-Iltig, R. & Beldomenico, P.M. (2019) Orthohantavirus genotype Lechiguanas in *Oligoryzomys nigripes* (Rodentia: Cricetidae): New evidence of host-switching. *Acta Tropica*, 191, 133–138.
- Combes, C. (2001) *Parasitism: The Ecology and Evolution of Intimate Interactions*. University of Chicago Press.
- Crisci, J.V. (2001) The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 28, 157–168.
- Cross, H.F. & Wharton, G.W. (1966) Feeding tests with several species of mites on different kinds of blood and blood components. *Annals of The Entomological Society of America*, 59, 182–185.
- D'Elía, G. (2003) Phylogenetics of sigmodontinae (Rodentia, Muroidea, Cricetidae), with special reference to the akodont group, and with additional comments on historical biogeography. *Cladistics*, 19, 307–323.
- D'Elía, G., Mora, I., Myers, P. & Owen, R.D. (2008) New and noteworthy records of Rodentia (Erethizontidae, Sciuridae, and Cricetidae) from Paraguay. *Zootaxa*, 1784, 39.
- D'Elía, G. & Pardiñas, U.F.J. (2015) Subfamily Sigmodontinae Wagner, 1843. *Mammals of South America*, 2, 63–70.
- Dabert, M. (2006) DNA markers in the phylogenetics of the Acari. *Biological letters*, 3, 97–107.

- Dayrat, B. (2005) Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85, 407–415.
- do Prado, J.R. & Percequillo, A.R. (2013) Geographic distribution of the genera of the tribe Oryzomyini (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in South America: patterns of distribution and diversity. *Arquivos de Zoologia*, 44, 1–120.
- Dowling, A. (2015) The evolution of parasitism and host associations in mites. In: Morand, S., Krasnov, B.R. & Littlewood, D. (Eds.). *Parasite Diversity and Diversification: Evolutionary Ecology Meets Phylogenetics*. Cambridge University Press, pp. 265–288.
- Dowling, A.P. & OConnor, B.M. (2010a) Phylogenetic relationships within the suborder Dermanyssina (Acari: Parasitiformes) and a test of dermanyssoid monophyly. *International Journal of Acarology*, 36, 299–312.
- Dowling, A.P. & OConnor, B.M. (2010b) Phylogeny of dermanyssoidea (Acari: Parasitiformes) suggests multiple origins of parasitism. *Acarologia*, 50, 113–129.
- Edgar, R.C. (2004) MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic acids research*, 32, 1792–1797.
- Eme, D., Zagmajster, M., Delić, T., Fišer, C., Flot, J.-F., Konecny-Dupré, L., Pálsson, S., Stoch, F., Zakšek, V., Douady, C.J. & Malard, F. (2018) Do cryptic species matter in macroecology? Sequencing European groundwater crustaceans yields smaller ranges but does not challenge biodiversity determinants. *Ecography*, 41, 424–436.
- 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.
- 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*. *Molecular ecology*, 25, 1006–1021.
- Estébanes-González, M.L., Sánchez-Hernández, C., Romero-Almaraz, M.d.L. & Schnell, G.D. (2011) Ácaros parásitos de roedores de Playa de Oro, Colima, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 27.
- Evans, G.O. & Till, W.M. (1965) Studies on the British Dermanyssidae (Acari: Mesostigmata) Part I External Morphology. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 13, 249–294.
- Evans, G.O. & Till, W.M. (1966) Studies on the british Dermanyssidae (Acari: Mesostigmata) Part II Classification. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 14, 109–370.
- Evans, G.O. & Till, W.M. (1979) Mesostigmatic mites of Britain and Ireland (Chelicerata: Acari-Parasitiformes). An introduction to their external morphology and classification. *The Zoological Society of London*, 35, 139–270.
- Fernandes, F.R., Cruz, L.D., Linhares, A.X. & Zuben, C.J. von (2015) Effect of body size on the abundance of ectoparasitic mites on the wild rodent *Oligoryzomys nigripes*. *Acta Parasitologica*, 60, 515–524.
- Fernandes, F.R., Da Silva Abreu, S. & Cruz, L.D. (2021) Transmission networks and ectoparasite mite burdens in *Oecomys paricola* (Rodentia: Cricetidae). *Parasitology*, 148, 443–450.
- Fišer, C., Robinson, C.T. & Malard, F. (2018) Cryptic species as a window into the paradigm shift of the species concept. *Molecular ecology*, 27, 613–635.
- 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. *Molecular marine biology and biotechnology*, 3, 294–299.
- Folstad, I. & Karter, A.J. (1992) Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *The American Naturalist*, 139, 603–622.
- Fonseca, F. da (1936) Notas de Acareologia - XX. Especies novas de acarianos do genero *Laelaps*, parasitas de ratos do Brasil (Acari, Laelaptidae). *Memórias do Instituto Butantan*, 10, 33–37.

- Fonseca, F. da (1958a) Memorias do Instituto Butantan Tomo 28, 1957-1958. *Memorias do Instituto de Butantan*, 28, 275.
- Fonseca, F. da (1958b) Notas de Acarologia - XLIV. Inquérito sobre a fauna acarológica de parasitos no nordeste do Brasil. *Memorias do Instituto Butantan*, 28, 99–186.
- Fonseca, F. da & Trindade, G. (1958) Notas de Acarologia - XLIII. Fauna acarológica de roedores em Ouro Preto. *Memorias do Instituto Butantan*, 28, 59–66.
- Francés, J. & D'Elía, G. (2006) *Oligoryzomys delticola* es sinónimo de *O. nigripes* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Mastozoología Neotropical*, 13, 123–131.
- Funk, D.J., Filchak, K.E. & Feder, J.L. (2002) Herbivorous insects: model systems for the comparative study of speciation ecology. *Genetics of mate choice: From sexual selection to sexual isolation*, 251–267.
- Furman, D.P. (1971a) New species of *Gigantolaelaps* (Acarina: Laelapidae) from Venezuela. *Journal of Medical Entomology*, 8, 707–712.
- Furman, D.P. (1971b) Observations on some laelapid and macronyssid mites in the Fonseca collection (Acari: Mesostigmata). *Papeis Avulsos de Zoologia*, 25, 69–88.
- Furman, D.P. (1972a) Mites of the family Laelapidae in Venezuela (Acarina: Laelapidae). *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series*, 17, 1–58.
- Furman, D.P. (1972b) New species of *Laelaps* (Acarina: Laelapidae) from Venezuela. *Journal of Medical Entomology*, 9, 35–46.
- Furman, D.P. & Tipton, V.J. (1961) Ácaros parásitos Laelaptine (Acarina Laelaptidae) de Venezuela. *Memorias de la Sociedad de Ciencias La Salle*, 21, 166–212.
- Galliaro, C. & Pardiñas, U.F.J. (2021) Roedores sigmodontinos de la Provincia de Misiones (Argentina): Síntesis de datos en una década de muestreos esporádicos. *Ecología en Bolivia*, 56, 42–64.
- Gentile, E., Martín, P. & Gatti, I. (2020) Argentina físico-natural. Instituto Geográfico Nacional de la República Argentina, 34 pp.
- Gettinger, D. (1987) Host associations of *Gigantolaelaps* (Acari: Laelapidae) in the Cerrado Province of Central Brazil. *Journal of Medical Entomology*, 24, 559–565.
- Gettinger, D. (1992) Host specificity of *Laelaps* (Acari: Laelapidae) in central Brazil. *Journal of Medical Entomology*, 29, 71–77.
- Gettinger, D. & Ernest, K.A. (1995) Small-mammal community structure and the specificity of ectoparasite associations in central Brazil. *Revista brasileira de biologia*, 55, 331–341.
- Gettinger, D. & Gardner, S.L. (2015) A new species of neotropical Laelapine mite (Acari: Mesostigmata: Laelapidae) from *Delomys*, an endemic rodent from the Southeastern Atlantic Forest region. *Comparative Parasitology*, 82, 244–247.
- Gettinger, D. & Gardner, S.L. (2017) Ectoparasitic mites of the genus *Gigantolaelaps* (Acari: Mesostigmata: Laelapidae) associated with small mammals of the genus *Nephelomys* (Rodentia: Sigmodontinae), including two new species from Peru.
- Gettinger, D.D., Dick, C.W. & Owen, R.D. (2011) Host associations between laelapine mites (Mesostigmata: Laelapidae) and palustrine rodents in Paraguay: a study of host specificity and cryptic species. *Systematic and Applied Acarology*, 16, 145–159.
- Gettinger, D.D. & Owen, R.D. (2016) Laelapine mite (Acari: Laelapidae) morphometric analysis reflects taxonomic and geographic clusters of south american Oryzomyines (Rodentia: Sigmodontinae). *MANTER: Journal of Parasite Biodiversity*, 1–20.
- Giannoni, S.M., Sierra, R.M., Brengio, S. & Baigorria, L.J. (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-Iltig, R.E., Salazar-Bravo, J., Barquez, R.M. & Gardenal, C.N. (2010) Phylogenetic relationships among species of the genus *Oligoryzomys* (Rodentia, Cricetidae) from Central and South America. *Zoologica Scripta*, 39, 511–526.

- Gorosito, I., Benítez, A. & Busch, M. (2020) Home range variability, spatial aggregation, and excursions of *Akodon azarae* and *Oligoryzomys flavescens* in Pampean agroecosystems. *Integrative zoology*, 15, 401–415.
- Gromow, I.M. & Polyakov, I. (1977) Voles (Microtinae), Fauna of the USSR, Washington, D.C.
- Guo, X. (1999) Clusters of ectoparasitic gamasid mites and their small mammal hosts in different habitat regions in western Yunnan. *Systematic and Applied Acarology*, 4, 39.
- Hanski, I. (1982) Dynamics of regional distribution: The core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38, 210–221.
- Hebert, P.D., Cywinska, A., Ball, S.L. & DeWaard, J.R. (2003) Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings. Biological sciences*, 270, 313–321.
- Hershkovitz, P. (1966) South American swamp and fossorial rats of the scapteromyine group (Cricetinae, Muridae) with comments on the glans penis in murid taxonomy. Verlag Paul Parey.
- Hulme, M. (1999) Climate Change Scenarios for Brazil. Climatic Research Unit, University of East Anglia: Norwich, UK.
- Hurtado, N. & D'Elía, G. (2019a) An assessment of species limits of the South American mouse genus *Oligoryzomys* (Rodentia, Cricetidae) using unilocus delimitation methods. *Zoologica Scripta*, 48, 557–570.
- Hurtado, N. & D'Elía, G. (2019b) Taxonomy of the long-tailed mouse *Oligoryzomys destructor* (Sigmodontinae: Oryzomyini) with the designation of neotypes for *Hesperomys destructor* Tschudi, 1844 and *Hesperomys melanostoma* Tschudi, 1844. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 57, 127–144.
- Hurtado, N. & D'Elía, G. (2022) Historical biogeography of a rapid and geographically wide diversification in Neotropical mammals. *Journal of Biogeography*, 49, 781–793.
- ICZN (1999) International Code of Zoological Nomenclature. The International Trust for Zoological Nomenclature, London UK, 306 pp.
- Jörger, K.M. & Schrödl, M. (2013) How to describe a cryptic species? Practical challenges of molecular taxonomy. *Frontiers in zoology*, 10.
- Karanovic, T., Djuracic, M. & Eberhard, S.M. (2016) Cryptic species or inadequate taxonomy? Implementation of 2D geometric morphometrics based on integumental organs as landmarks for delimitation and description of copepod taxa. *Systematic biology*, 65, 304–327.
- Klingenberg, C.P. (2011) MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11, 353–357.
- Klingenberg, C.P. (2016) Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution*, 226, 113–137.
- Konakandla, B., Park, Y. & Margolies, D. (2006) Whole genome amplification of Chelex-extracted DNA from a single mite: A method for studying genetics of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*. *Experimental and Applied Acarology*, 40, 241–247.
- Korallo, N.P., Vinarski, M.V., Krasnov, B.R., Shenbrot, G.I., Mouillot, D. & Poulin, R. (2007) Are there general rules governing parasite diversity? Small mammalian hosts and gamasid mite assemblages. *Diversity and Distributions*, 13, 353–360.
- Kowalski, K., Bogdziewicz, M., Eichert, U. & Rychlik, L. (2015) Sex differences in flea infections among rodent hosts: is there a male bias? *Parasitology Research*, 114, 337–341.
- Kozlova, R. (1983) The effect of air moisture on development, survival and behaviour of the mite *Haemogamasus nidi* (Gamasoidea, Haemogamasidae). *Parazitologiya*, 17, 293–298.
- Krasnov, B., Stanko, M., Miklisová, D. & Morand, S. (2006) Habitat variation in species composition of flea assemblages on small mammals in central Europe. *Ecological Research*, 21, 460–469.

- Krasnov, B.R., Khokhlova, I.S., Fielden, L.J. & Burdelova, N.V. (2001) Effect of air temperature and humidity on the survival of pre-imaginal stages of two flea species (Siphonaptera: Pulicidae). *Journal of Medical Entomology*, 38, 629–637.
- Krasnov, B.R., Korralo-Vinarskaya, N.P., Vinarski, M.V. & Lareschi, M. (2010a) Prediction of prevalence from mean abundance via a simple epidemiological model in mesostigmatid mites from two geographical regions. *Parasitology*, 137, 1227–1237.
- Krasnov, B.R., Korralo-Vinarskaya, N.P., Vinarski, M.V., Shenbrot, G.I., Mouillot, D. & Poulin, R. (2008) Searching for general patterns in parasite ecology: Host identity versus environmental influence on gamasid mite assemblages in small mammals. *Parasitology*, 135, 229–242.
- Krasnov, B.R., Morand, S., Hawlena, H., Khokhlova, I.S. & Shenbrot, G.I. (2005) Sex-biased parasitism, seasonality and sexual size dimorphism in desert rodents. *Oecologia*, 146, 209–217.
- Krasnov, B.R., Mouillot, D., Shenbrot, G.I., Khokhlova, I.S., Vinarski, M.V., Korralo-Vinarskaya, N.P. & Poulin, R. (2010b) Similarity in ectoparasite faunas of Palaearctic rodents as a function of host phylogenetic, geographic or environmental distances: Which matters the most? *International Journal for Parasitology*, 40, 807–817.
- Krasnov, B.R., Shenbrot, G.I., Korralo-Vinarskaya, N.P., Vinarski, M.V., Warburton, E.M. & Khokhlova, I.S. (2019a) The effects of environment, hosts and space on compositional, phylogenetic and functional beta-diversity in two taxa of arthropod ectoparasites. *Parasitology Research*, 118, 2107–2120.
- Krasnov, B.R., Shenbrot, G.I., Warburton, E.M., van der Mescht, L., Surkova, E.N., Medvedev, S.G., Pechnikova, N., Ermolova, N., Kotti, B.K. & Khokhlova, I.S. (2019b) Species and site contributions to  $\beta$ -diversity in fleas parasitic on the Palearctic small mammals: ecology, geography and host species composition matter the most. *Parasitology*, 146, 653–661.
- Krasnov, B.R., Stanko, M., Matthee, S., Laudisoit, A., Leirs, H., Khokhlova, I.S., Korralo-Vinarskaya, N.P., Vinarski, M.V. & Morand, S. (2011) Male hosts drive infracommunity structure of ectoparasites. *Oecologia*, 166, 1099–1110.
- Kreppel, K.S., Telfer, S., Rajerison, M., Morse, A. & Baylis, M. (2016) Effect of temperature and relative humidity on the development times and survival of *Synopsyllus fonquerniei* and *Xenopsylla cheopis*, the flea vectors of plague in Madagascar. *Parasites and Vectors*, 9.
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C. & Tamura, K. (2018) MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35, 1547–1549.
- Lareschi, M. (1996) Estudio preliminar de la comunidad de roedores (Rodentia: Muridae) y sus ectoparásitos (Acari, Phthiraptera y Siphonaptera) en Punta Lara (Buenos Aires). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 55, 113–120.
- Lareschi, M. (2004) Ectoparásitos asociados a machos y hembras de *Oxymycterus rufus* (Rodentia: Muridae): estudio comparativo en la Selva Marginal del río de La Plata, Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 63, 39–44.
- Lareschi, M. (2006a) Seasonal occurrence of ectoparasites associated with the water rat *Scapteromys aquaticus* (Muridae, Sigmodontinae) from Punta Lara, Argentina. In: Morales-Malacara, J.B., Behan-Pelletier, V., Ueckermann, E.A., Pérez, T.M., Estrada, E., Gispert, C. & Badii, M. (Eds.). *Acarology XI: Proceedings of the International Congress*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), pp. 37–44.
- Lareschi, M. (2006b) The relationship of sex and ectoparasite infestation in the water rat *Scapteromys aquaticus* (Rodentia: Cricetidae) in La Plata, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 54, 673–679.
- Lareschi, M. (2010) Ectoparasite Occurrence Associated with Males and Females of Wild Rodents *Oligoryzomys flavescens* (Waterhouse) and *Akodon azarae* (Fischer) (Rodentia:

- Cricetidae: Sigmodontinae) in the Punta Lara Wetlands, Argentina. *Neotropical Entomology*, 39.
- Lareschi, M., Abba, A.M., Udrizar, D.E., Bender, J.B. & Nava, S. (2001) Nuevas citas de *Laelaps manguihosi* (Acari: Parasitiformes: Laelapidae) en la Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 60, 255–256.
- Lareschi, M., Autino, A.G., Díaz, M.M. & Barquez, R.M. (2003a) New host and locality records for mites and fleas associated with wild rodents from northwestern Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 62, 60–64.
- 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. *Experimental and Applied Acarology*, 64, 479–499.
- Lareschi, M., Gettinger, D., Venzal, J.M., Arzua, M., Nieri-Bastos, F.A., Barros-Battesti, D.M. & Gonzalez, E.M. (2006) First report of mites (Gamasida: Laelapidae) parasitic on wild rodents in Uruguay, with new host records. *Neotropical Entomology*, 35, 596–601.
- Lareschi, M. & Krasnov, B.R. (2010) Determinants of ectoparasite assemblage structure on rodent hosts from South American marshlands: The effect of host species, locality and season. *Medical and Veterinary Entomology*, 24, 284–292.
- Lareschi, M., Literak, I., Capek, M. & Sychra, O. (2013) Specific association between the mites *Androlaelaps fahrenheiti* (Acari: Laelapidae) and birds *Premnoplex brunnescens* in Costa Rica: Possible evidence of a recent host switch. *Experimental and Applied Acarology*, 60, 281–287.
- Lareschi, M. & Mauri, R.A. (1998) Acari: Dermanssoidea (ácaros ectoparásitos de vertebrados). In: Morrone, J.J. & Coscarón, S. (Eds.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonomica*. Ediciones Sur, La Plata, pp. 581–590.
- Lareschi, M., Notarnicola, J., Nava, S. & Navone, G. (2007) Parasite community (Arthropods and Filarioids) associated with wild rodents from the marshes of La Plata River, Argentina. *Comparative Parasitology*, 74, 141–147.
- Lareschi, M., Notarnicola, J., Navone, G. & Linardi, P.M. (2003b) Arthropod and filarioid parasites associated with wild rodents in the northeast marshes of Buenos Aires, Argentina. *Memorias do Instituto 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.M. (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). *Journal of Parasitology*, 99, 189–193.
- Lee, D. (1966) The Neotropical Mite Genus *Gigantolaelaps* Fonseca, 1939. A Thesis in Zoology, Texas, 122 pp.
- Leite, R.N., Kolokotronis, S.O., Almeida, F.C., Werneck, F.P., Rogers, D.S. & Weksler, M. (2014) In the wake of invasion: Tracing the historical biogeography of the South American cricetid radiation (Rodentia, Sigmodontinae). *PLoS ONE*, 9.
- Light, J.E., Durden, L.A. & OConnor, B.M. (2020) Checklist of ectoparasites of cricetid and heteromyid rodents in México. *Therya*, 11, 79–136.
- Linardi, P.M., Botelho, J.R., Rafael, J.A., Calle, C.M.C., Cunha, A. & Machado, P.A.R. (1991) Ectoparasites of small mammals in the Ilha de Maracá, Roraima, Brazil. I. Ectoparasite fauna and geographical and host records. *Acta Amazonica*, 21, 131–140.

- Linardi, P.M. & Krasnov, B.R. (2012) Patterns of diversity and abundance of fleas and mites in the Neotropics: Host-related, parasite-related and environment-related factors. *Medical and Veterinary Entomology*, 27, 49–58.
- Linardi, P.M. & Krasnov, B.R. (2013) Patterns of diversity and abundance of fleas and mites in the Neotropics: host-related, parasite-related and environment-related factors. *Medical and Veterinary Entomology*, 27, 49–58.
- Lindquist, E.E. & Evans, G.O. (1965) Taxonomic concepts in the Ascidae, with a modified detal nomenclature for the idiosoma of the Gamasina (Acarina: Mesostigmata). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 97, 1–66.
- Lindquist, E.E., Krantz, G.W. & Evans Walter, D. (2009) Order Mesostigmata. In: Krantz, G.W. & Walter, D.E. (Eds.). *A Manual of Acarology*. Texas Tech University Press, pp. 124–232.
- Lopes, C.M.L., Linardi, P.M. & Botelho, J.R. (1989) Ectoparasitos de roedores do município de Tiradentes, Minas Gerais: I. Ectoparasitofauna. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 84, 333–334.
- Lovera, R., Fernández, M.S., Jacob, J., Lucero, N., Morici, G., Brihuega, B., Farace, M.I., Caracostantogolo, J. & Cavia, R. (2017) Intrinsic and extrinsic factors related to pathogen infection in wild small mammals in intensive milk cattle and swine production systems. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 11, 1–20.
- Magalhães, S., Forbes, M.R., Skoracka, A., Osakabe, M., Chevillon, C. & McCoy, K.D. (2007) Host race formation in the Acari. *Experimental and Applied Acarology*, 42, 225–238.
- Magurran, A.E. (1988) Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press.
- Maroli, M., Crosignani, B., Piña, C.I., Coelho, R., Martínez, V.P. & Gómez Villafañe, I.E. (2020) New data about home range and movements of *Oligoryzomys flavescens* (Rodentia: Cricetidae) help to understand the spread and transmission of Andes virus that causes Hantavirus Pulmonary Syndrome. *Zoonoses and Public Health*, 67, 308–317.
- Marshal, A. (1981) The Ecology of Ectoparasitic Insects. Academic Press, New York, 459 pp.
- Martínez-López, O. (2015) La taxonomía integral y su importancia para la conservación. *Ciencia & Conservación*, 6, 54–65.
- Martins-Hatano, F., Gettinger, D., Manhães, M. & Bergallo, H. (2012) Morphometric variations of laelapine mite (Acari: Mesostigmata) populations infesting small mammals (Mammalia) in Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 72, 595–603.
- Massoia, E. (1973) Descripción de *Oryzomys fornesi*, nueva especie y nuevos datos sobre algunas especies y subespecies argentinas del subgénero *Oryzomys* (*Oligoryzomys*) (Mammalia - Rodentia - Cricetidae). *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 10, 21–37.
- Massoia, E. (1976) Mammalia. In: Ringuelet, R. (Ed.). *Fauna de agua dulce de la República Argentina*. FECIC, Buenos Aires, pp. 1–44.
- Massoia, E. & Fornes, A. (1964a) Notas sobre el género *Scapteromys* (Rodentia-Cricetidae). IV. Presencia y rasgos etoecológicos de *S. tumidus aquaticus* Thomas, en el partido de Castelli, provincia de Buenos Aires. *Physis*, 25, 332.
- Massoia, E. & Fornes, A. (1964b) Nuevos datos sistemáticos, biológicos y etoecológicos de *Oryzomys* (*Oligoryzomys*) *delticola* Thomas (Rodentia-Cricetidae). *Delta del Paraná, Investigaciones Agrícolas*, 4, 34–47.
- Mauri, R.A. (1965) Ácaros laelaptidos parásitos de vertebrados. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 27, 15–18.
- Mauri, R.A. (1982) Acaros parásitos nuevos para la fauna Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 41, 139–140.
- Mayden, R.L. (1997) A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: Claridge, M.F., Dawah, H.A. & Wilson, M.R. (Eds.). *Species. The units of biodiversity*. Chapman & Hall Ltd., London, pp. 382–424.

- Miller, M.A., Pfeiffer, W. & Schwartz, T. (2010) Creating the CIPRES science gateway for inference of large phylogenetic trees. *2010 Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*. Ieee, pp. 1–8.
- Miura, K., Higashiura, Y. & Maeto, K. (2017) Evaluation of easy, non-destructive methods of DNA extraction from minute insects. *Applied Entomology and Zoology*, 52, 349–352.
- Morand, S., Krasnov, B.R. & Littlewood, D. (Eds.) (2015) Parasite Diversity and Diversification: Evolutionary Ecology Meets Phylogenetics. Cambridge University Press.
- Naomi, S.I. (2011) On the integrated frameworks of species concepts: Mayden's hierarchy of species concepts and de Queiroz's unified concept of species. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 49, 177–184.
- Navajas, M., Lagnel, J., Gutierrez, J. & Boursot, P. (1998) Species-wide homogeneity of nuclear ribosomal ITS2 sequences in the spider mite *Tetranychus urticae* contrasts with extensive mitochondrial COI polymorphism. *Heredity*, 80, 742–752.
- Neiff, J.J. & Neiff, M. (2013) Evaluación de los impactos del cambio climático sobre el ecosistema natural y la biodiversidad. *1564-4189*.
- Nieri-Bastos, F.A., Barros-Battesti, D.M., Linardi, P.M., Amaku, M., Marcili, A., Favorito, S.E. & Pinto-da-Rocha, R. (2004) Ectoparasites of wild rodents from Parque Estadual Da Cantareira (Pedra Grande Nuclei ), São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, 13, 29–35.
- Oliveira, J.A. de & Franco, S.M. (2005) A coleção de mamíferos do Serviço Nacional de Peste. *Arquivos do Museu Nacional*, 63, 13–20.
- Oliveira, R.C., Teixeira, B.R., Mello, F.C., Pereira, A.P., Duarte, A.S., Bonaldo, M.C., Bonvicino, C.R., D'Andrea, P.S. & Lemos, E.R. (2009) Genetic characterization of a Juquitiba-like viral lineage in *Oligoryzomys nigripes* in Rio de Janeiro, Brazil. *Acta Tropica*, 112, 212–218.
- Oliveira, R.C. de, Padula, P.J., Gomes, R., Martinez, V.P., Bellomo, C., Bonvicino, C.R., E Lima, Danúbia Inês Freire, Bragagnolo, C., Caldas, A.C.S., D'Andrea, P.S. & Lemos, E.R. de (2011) Genetic characterization of hantaviruses associated with sigmodontine rodents in an endemic area for hantavirus pulmonary syndrome in southern Brazil. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 11, 301–314.
- Padial, J.M., Miralles, A., La Riva, I. de & Vences, M. (2010) The integrative future of taxonomy. *Frontiers in zoology*, 7, 1–15.
- Padula, P., Martinez, V.P., Bellomo, C., Maidana, S., San Juan, J., Tagliaferri, P., Bargardi, S., Vazquez, C., Colucci, N., Estévez, J. & Almiron, M. (2007) Pathogenic hantaviruses, northeastern Argentina and eastern Paraguay. *Emerging Infectious Diseases*, 13, 1211–1214.
- Pante, E., Schoelink, C. & Puillandre, N. (2015) From integrative taxonomy to species description: One step beyond. *Systematic biology*, 64, 152–160.
- Pardinãs, U.F. (2017a) Brazilian False Rice Rat *Pseudoryzomys simplex*. In: Wilson, D.E., Lacher, T. & Mittermeier, R.A. (Eds.). *Handbook of the Mammals of the World. Rodents II*. Lynx Edicions, Barcelona, Spain.
- Pardinãs, U.F. (2017b) Paraguayan Rice Rat *Sooretamys angouya*. In: Wilson, D.E., Lacher, T. & Mittermeier, R.A. (Eds.). *Handbook of the Mammals of the World. Rodents II*. Lynx Edicions, Barcelona, Spain.
- Pardiñas, U.F.J. (2017a) Fornes's Pygmy Rice Rat *Oligoryzomys fornesi*. In: Wilson, D.E., Lacher, T.E., JR & Mittermeier, R.A. (Eds.). *Handbook of the Mammals of the World. Rodents II*. Lynx Edicions, Barcelona, Spain, p. 157.
- Pardiñas, U.F.J. (2017b) Tschudi's Pygmy Rice Rat *Oligoryzomys destructor*. In: Wilson, D.E., Lacher, T. & Mittermeier, R.A. (Eds.). *Handbook of the Mammals of the World. Rodents II*. Lynx Edicions, Barcelona, Spain, p. 154.

- Pardiñas, U.F.J., Cirignoli, S. & Galliari, C.A. (2004) Distribución de *Pseudoryzomys simplex* (Rodentia: Sigmodontinae) en la Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 11, 105–108.
- 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). *Handbook of the Mammals of the World*, 7, 204–279.
- Per, S. & Ercan, F.S. (2015) Comparison of three methods of DNA extraction from *Parachipteria willmanni* (Acari: Oribatida) collected in Turkey. *Journal of Biotechnology Research*, 1, 16–20.
- Por, F.D. (2012) The Pantanal of Mato Grosso (Brazil): world's largest wetlands. Springer Science & Business Media.
- Poulin, R. Quantifying parasite diversity. In S. Morand, B. Krasnov, & D. Littlewood (Eds.), *Parasite Diversity and Diversification: Evolutionary Ecology Meets Phylogenetics* (pp. 9–26). Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9781139794749.004. *Parasite Diversity and Diversification: Evolutionary*, pp. 9–26.
- Poulin, R. (2007) Evolutionary ecology of parasites. Princeton University Press, Princeton N.J., x, 332.
- Poulin, R. (2015) Quantifying parasite diversity. In: Morand, S., Krantz, G.W. & Littlewood, D. (Eds.). *Parasite diversity and diversification: Evolutionary ecology meets phylogenetics*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 9–26.
- Prado, J.R.d., Knowles, L.L. & Percequillo, A.R. (2021) New species boundaries and the diversification history of marsh rat taxa clarify historical connections among ecologically and geographically distinct wetlands of South America. *Molecular phylogenetics and evolution*, 155, 106992.
- Püttker, T., Meyer-Lucht & Simone, S. (2006) Movement distances of five rodent and two marsupial species in forest fragment of the coastal atlantic rainforest, Brazil. *Ecotropica*, 12, 131–139.
- Queiroz, K. de (2007) Species concepts and species delimitation. *Systematic biology*, 56, 879–886.
- Radovsky, F.J. (1969) Adaptive radiation in the parasitic Mesostigmata. *Acarologia*, 11, 450–483.
- Radovsky, F.J. (1985) Evolution of Mammalian Mesostigmata Mites. In: Kim, K.C. (Ed.). *Coevolution of Parasitic Arthropods and Mammal*. Wiley & Sons, New York Chichester Brisbane Toronto Singapore, pp. 441–504.
- Radovsky, F.J. (1994) The evolution of parasitism and the distribution of some dermanyssoid mites (Mesostigmata) on Vertebrate Hosts. In: Houck, M.A. (Ed.). *Mites: ecological and evolutionary analyses of life-history patterns*. Springer Science & Business Media, pp. 186–217.
- 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.
- Reeves, R.R. (2003) Dolphins, whales and porpoises: 2002-2010 conservation action plan for the world's cetaceans. IUCN.
- Rivera, P.C., González-Iltig, R.E., Robainas Barcia, A., Trimarchi, L.I., Levis, S., Calderón, G.E. & Gardenal, C.N. (2018) Molecular phylogenetics and environmental niche modeling reveal a cryptic species in the *Oligoryzomys flavescens* complex (Rodentia, Cricetidae). *Journal of Mammalogy*, 99, 363–376.
- Rohlf, F.J. (2015) The TPS series of software. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 26, 9–12.

- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J.P. (2003) MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19, 1572–1574.
- Roy, L., Dowling, A.P., Chauve, C.M. & Buronfosse, T. (2009) Delimiting species boundaries within *Dermanyssus Dugès*, 1834 (Acari:Dermanyssidae) using a total evidence approach. *Molecular phylogenetics and evolution*, 50, 446–470.
- Salazar-Bravo, J. (2017a) Black-footed Pygmy Rice Rat *Oligoryzomys nigripes*. In: Wilson, D.E., Lacher, T. & Mittermeier, R.A. (Eds.). *Handbook of the Mammals of the World. Rodents II*. Lynx Edicions, Barcelona, Spain, p. 156.
- Salazar-Bravo, J. (2017b) Yellow Pygmy Rice Rat *Oligoryzomys flavescens*. In: Wilson, D.E., Lacher, T. & Mittermeier, R.A. (Eds.). *Handbook of the Mammals of the World. Rodents II*. Lynx Edicions, Barcelona, Spain, p. 158.
- Samadi, S. & Barberousse, A. (2006) The tree, the network, and the species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 89, 509–521.
- Santori, R.T. (2008) Water absorption of the fur and swimming behavior of semiaquatic and terrestrial oryzomine rodents. *Journal of Mammalogy*.
- Saraiva, D., Da Silva Rocha Fournier, G., Pimenta de Oliveira, S., Ogrzewalska, M., Valadares Calaca Camara, Edeltrudes Maria, Guimaraes Costa, C. & Botelho, J.R. (2012) Ectoparasites from small mammals from the Cerrado region in the Minas Gerais state, Brazil. *UNED Research Journal*, 4, 21–29.
- Schlick-Steiner, B.C., Steiner, F.M., Seifert, B., Stauffer, C., Christian, E. & Crozier, R.H. (2010) Integrative taxonomy: A multisource approach to exploring biodiversity. *Annual review of entomology*, 55, 421–438.
- Silva-de la Fuente, M., 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. *Experimental and Applied Acarology*, 81, 135–148.
- Skoracka, A. & Dabert, M. (2010) The cereal rust mite *Abacarus hystrix* (Acari: Eriophyoidea) is a complex of species: evidence from mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Bulletin of Entomological Research*, 100, 263–272.
- Skoracka, A., Kuczyski, L., Santos De Mendonça, R., Dabert, M., Szydło, W., Knihinicki, D., Truol, G. & Navia, D. (2012) Cryptic species within the wheat curl mite *Aceria tosichella* (Keifer) (Acari: Eriophyoidea), revealed by mitochondrial, nuclear and morphometric data. *Invertebrate Systematics*, 26, 417–433.
- Southwood, T.R.E. & Henderson, P.A. (2000) *Ecological Methods*, Third Edition. Blackwell Science Ltd, 594 pp.
- Stanko, M., Fričová, J., Miklišová, D., Khokhlova, I.S. & Krasnov, B.R. (2015) Environment-related and host-related factors affecting the occurrence of lice on rodents in Central Europe. *Parasitology*, 142, 938–947.
- Steppan, S.J., Adkins, R.M. & Anderson, J. (2004) Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Systematic biology*, 53, 533–553.
- Strandtmann, R.W. (1949) The Blood-Sucking Mites of the Genus *Haemolaelaps* (Acarina: Laelaptidae) in the United States. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 35, 325–352.
- Strandtmann, R.W. & Wharton, G.W. (1958) *A manual of Mesostigmatid mites parasitic on vertebrates*. Institute of Acarology, Maryland, U. S. A., 330 pp.
- Struck, T.H. & Cerca, J. (2019) Cryptic species and their evolutionary significance. *eLS*, 1–9.
- Struck, T.H., Feder, J.L., Bendiksby, M., Birkeland, S., Cerca, J., Gusarov, V.I., Kistenich, S., Larsson, K.-H., Liow, L.H., Nowak, M.D., Stedje, B., Bachmann, L. & Dimitrov, D. (2018)

- Cryptic Species - more than terminological chaos: a reply to Heethoff. *Trends in ecology & evolution*, 33, 310–312.
- Suchard, M.A., Lemey, P., Baele, G., Ayres, D.L., Drummond, A.J. & Rambaut, A. (2018) Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus Evolution*, 4, 1–5.
- Suppasat, T. & Wongsiri, S. (2018) Morphometric and genetic variation of *Tropilaelaps* mites infesting *Apis dorsata* and *A. mellifera* in Thailand. *Journal of Apiculture*, 33, 227–237.
- Suzuki, A., Bisordi, I., Levis, S., Garcia, J., Pereira, L.E., Souza, R.P., Sugahara, T.K.N., Pini, N., Enria, D. & Souza, L.T.M. (2004) Identifying rodent hantavirus reservoirs, Brazil. *Emerging Infectious Diseases*, 10, 2127.
- Tamura, K., Nei, M. & Kumar, S. (2004) Prospects for inferring very large phylogenies by using the neighbor-joining method. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 11030–11035.
- Teta, P., Jayat, J.P., Ortiz, P.E. & D'Elía, G. (2013) The taxonomic status of *Oligoryzomys brendae* Massoia, 1998 (Rodentia, Cricetidae), with comments on the availability of this name. *Zootaxa*, 3641, 433–447.
- Till, W.M. (1963) Ethiopina mites of the genus *Androlaelaps* Berlese s. lat. (Acari: Mesostigmata). *Bulletin of the British Museum of Natural History Zoology Srieese*, 10, 3–104.
- Tipton, V.J. (1960) The Genus *Laelaps*. With a Review of the Laelaptinae and a New Subfamily Alphalaelaptinae (Acarina: Laelaptidae). University of California Press, Berkeley and Los Angeles, 233-356.
- Tipton, V.J., Altman, R.M. & Keenan, C.M. (1966) Mites of the subfamily Laelaptinae in Panama. In: Wenzel, R.L. & Tipton, V.J. (Eds.). *Ectoparasites of Panama*. Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, pp. 23–82.
- Tixier, M.S., Okassa, M., Liguori, M., Poinso, A., Salerno, B. & Kreiter, S. (2010) Voucher specimens for dna sequences of phytoseiid mites (Acari: Mesostigmata). *Acarologia*, 50, 487–494.
- Torres, J., Santori, R.T., Rocha-Barbosa, O., Candela, A.M. & Pardiñas, U.F. (2020) Swimming behavior and performance of the marsh rat *Holochilus vulpinus* (Brants, 1827) (Cricetidae, Sigmodontinae). *Mammalia*.
- Trägårdh, I. (1904) Monographie der arktischen Acariden. Gustav Fischer.
- Udrizar, D.E., Abba, A.M., Pagano, L.G. & Pardiñas, U.F. (2005) Ingreso de micromamíferos brasílicos en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 12, 91–95.
- Udrizar Sauthier, W.O., Abba, A.M. & Udrizar Sauthier, D.E. (2010) Nests of *Oligoryzomys* sp. AND *Holochilus brasiliensis* (Rodentia, Cricetidae) in Eastern entre Ríos province, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 17, 207–211.
- Vieira, A.S., Di Azevedo, M.I.N., D'Andrea, P.S., do Val Vilela, R. & Lilenbaum, W. (2019) Neotropical wild rodents *Akodon* and *Oligoryzomys* (Cricetidae: Sigmodontinae) as important carriers of pathogenic renal *Leptospira* in the Atlantic forest, in Brazil. *Research in Veterinary Science*, 124, 280–283.
- Vinarski, M.V., Korallo, N.P., Krasnov, B.R., Shenbrot, G.I. & Poulin, R. (2007) Decay of similarity of gamasid mite assemblages parasitic on Palaearctic small mammals: Geographic distance, host-species composition or environment. *Journal of Biogeography*, 34, 1691–1700.
- Vinarski, M.V. & Korallo-Vinarskaya, N.P. (2016) An annotated catalogue of the gamasid mites associated with small mammals in asiatic Russia. The family laelapidae s. str. (acari: Mesostigmata: gamasina). *Zootaxa*, 4111, 223–245.

- Vitzthum, H. (1943) Acarina. In: Bronns, H. (Ed.). *Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 5. Band 5: Arthropoda. IV.* Becker & Erler, Leipzig, pp. 481–800.
- Voss, R.S. (1988) Systematics and ecology of ichthyomyine rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 188, 259–493.
- Voss, R.S., Gómez-Laverde, M. & Pacheco, V. (2002) A New Genus for *Aepeomys fuscatus* Allen, 1912, and *Oryzomys intectus* Thomas, 1921: Enigmatic murid rodents from Andean Cloud Forests. *American Museum Novitates*, 3373, 1–42.
- Voss, R.S. & Myers, P. (1991) *Pseudoryzomys simplex* (Rodentia, Muridae) and the significance of Lund collections from the caves of Lagoa-Santa, Brazil. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 414–432.
- Wägele, H., Klusmann-Kolb, A., Kuhlmann, M., Haszprunar, G., Lindberg, D., Koch, A. & Wägele, J.W. (2011) The taxonomist - an endangered race. A practical proposal for its survival. *Frontiers in zoology*, 8, 25.
- Walter, D.E. & Campbell, N.J. (2003) Exotic vs endemic biocontrol agents: Would the real *Stratiolaelaps miles* (Berlese) (Acari: Mesostigmata: Laelapidae), please stand up? *Biological Control*, 26, 253–269.
- Walter, D.E. & Krantz, G.W. (2009) Collecting, rearing, and preparing specimens. In: Krantz, G.W. & Walter, D.E. (Eds.). *A Manual of Acarology*. Texas Tech University Press, pp. 83–96.
- Weksler, M. (2006) Phylogenetic relationships of oryzomine rodents (Muroidea: Sigmodontinae): separate and combined analyses of morphological and molecular data. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 296, 1–149.
- Weksler, M. & Bonvicino, C.R. (2005) Taxonomy of pigmy rice rats genus *Oligoryzomys* Bangs, 1900 (Rodentia, Sigmodontinae) of the Brazilian Cerrado, with the description of two new species. *Arquivos do Museu Nacional*, 63, 113–130.
- Weksler, M. & Bonvicino, C.R. (2015a) Genus *Oligoryzomys* Bangs, 1900. In: Patton, J.L., Pardiñas, U.F.J. & D'Elía, G. (Eds.). *Mammals of South America, Volume 2*. University of Chicago Press, pp. 417–437.
- Weksler, M. & Bonvicino, C.R. (2015b) Genus *Oligoryzomys* Bangs, 1900. *Mammals of South America*, 2, 417–437.
- Weksler, M., Bonvicino, C.R., D'Andrea, P.S. & Lemos, E.M.S. (2017) The taxonomic status of *Oligoryzomys mottogrossae* (Allen 1916) (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae), reservoir of Anajatuba Hantavirus. *American Museum Novitates*, 32.
- Wheeler, Q. (2020) A taxonomic renaissance in three acts. *MT*, 1, 4–8.
- Wolf, R.W., Rossi, R.V., Aragona, M. & Aguiar, D.M. (2016) First record of *Pseudoryzomys simplex* (Cricetidae, Sigmodontinae) in a flooded area of the Pantanal, Brazil. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia*, 76, 1054–1057.
- Wong, C.M., Williams, C.E., Pittock, J., Collier, U. & Schelle, P. (2007) World's top 10 rivers at risk. WWF International, Gland, Switzerland.
- Zachvatkin, A.A. (1948) Organization of the genus *Laelaps* (Acarina, Parasitiformes) and the question of its epidemiological significance. *Parazitologicheskii Sbornik*, 10, 50–75.
- Zuk, M. & McKean, K.A. (1996) Sex differences in parasite infections: patterns and processes. *International Journal for Parasitology*, 26, 1009–1024.
- 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. *Parasitology*, 40, 298–303.
- Zumpt, F. & Patterson, M. (1951) Further notes on laelaptid mites parasitic on vertebrates. A preliminary study to the Ethiopian fauna. *Journal ent. Soc. S. Africa*, XIV.

## 6. ANEXOS 1-9

**Anexo 1.** Medidas de *Laelaps paulistanensis* y *L. schatzi*. Las medidas se expresan en micrómetros ( $\mu\text{m}$ ). Se presenta el valor del holotipo, seguido del promedio indicado, el (rango) de valores mínimas y máximas en paréntesis.

Medidas	<i>Laelaps paulistanensis</i>				<i>Laelaps schatzi</i>	
	Fonseca, 1936	Furman (1971)	IBSP 264 (1)	IBSP 264 (2)	hospedador: <i>O. nigripes</i> Localidad: La Balandra (n=10)	hospedador: <i>O. flavescens</i> Localidad: Pereyra (n=15)
	valores de la descripción original	valores proporcionados para ambos cotipos	medido nueva-mente	medido nueva-mente		
<i>LID</i>	1030	1002-1005	1071	997	1038 (874-943)	971;930 (835-975)
<i>LDS</i>		914	936	906	902 (982-110)	850;859 (812-898)
<i>WID</i>	735		786	711	712 (653-776)	624;632 (606-691)
<i>WDS</i>			679	636	662 (591-703)	561;594 (559-636)
<i>Lgs</i>	295		327	302	313 (298-327)	299;301 (290-315)
<i>Lgs.gen</i>		189	202	195	184 (175-194)	183;190 (183-206)
<i>j5-j5</i>			83	78	76 (68-80)	73;76 (72-81)
<i>z5-z5</i>			186	167	164 (135-174)	154;161 (154-174)
<i>j5-z5</i>		72	86	75	75 (61-89)	68;75 (67-81)
<i>Lj5</i>		84	roto	roto	91 (91)	70;76 (70-79)
<i>Lz5</i>			roto	roto	98 (93-102)	80;84 (80-88)
<i>Lssh</i>	184	144	152	149	165 (150-175)	151;152 (143-165)
<i>Lst1</i>		120	122	108	124 (118-132)	107;107 (95-114)
<i>Lst2</i>			144		150 (142-160)	128;129 (125-135)
<i>Lst3</i>		138	125	122	157 (149-162)	132;134 (129-140)
<i>Lst4</i>			113	113	152 (144-169)	130;128 (123-132)
<i>gen</i>		124	128	--	127 (123-132)	112;110 (104-115)
<i>LZv1</i>			122	112	123 (116-132)	108;113 (106-118)
<i>LJv1</i>			108	114	125 (118-132)	117;117 (110-125)
<i>LJv2</i>			104	110	128 (123-139)	117;117 (109-123)
<i>LAS</i>	130		133	120	135 (131-139)	128;123 (110-130)
<i>Pst-edge</i>			98	99	112 (107-116)	105;100 (90-108)
<i>Lpan</i>		72	80	73	87 (78-97)	74;69 (60-74)
<i>Lpon</i>		120	139	125	136 (127-148)	114;121 (106-131)
<i>Par-par</i>			59	56	56 (52-66)	54;55 (51-58)
<i>WAS</i>	130		130	130	134 (129-146)	125;126 (121-137)
<i>Z5-Z5</i>			152	152	159 (149-171)	142;146 (138-153)
<i>J5-J5</i>			107	105	100 (92-108)	93;97 (91-104)
<i>J5L</i>			52	70	61 (56-63)	50;53 (48-59)
<i>Z5L</i>			125	128	147 (130-154)	133;131 (120-142)
<i>Jv2-Jv2</i>		48	46	38	60 (53-74)	62;56 (43-68)
<i>Jv1-Jv1</i>			142	146	148 (132-165)	153;148 (134-161)
<i>Zv1-Zv1</i>		205	217	209	229 (219-238)	207;218 (205-234)
<i>Wgs</i>	220	232	227	212	235 (224-247)	207;220 (207-234)
<i>gen-gen</i>			127	125	129 (126-140)	129;124 (113-131)
<i>st4-st4</i>			202	201	211 (199-233)	191;188 (174-209)
<i>st3-st3</i>		189	204	206	209 (201-218)	198;198 (188-205)
<i>st2-st2</i>			169	161	169 (164-176)	157;163 (155-173)
<i>st1-st1</i>		95	96	102	106 (102-110)	100;99 (93-105)
<i>Wsh</i>	184		185	186	208 (203-213)	195;200 (190-208)
<i>lj1</i>					42 (39-46)	--;42 (36-52)
<i>z11</i>					63 (54-70)	55;60 (55-67)
<i>pcx-pcx</i>			82	79	71 (67-83)	81;78 (74-81)
<i>Lpcx</i>		37	34	?	35 (32-36)	31;34 (31-36)
<i>pcx-hyp3</i>			76	72	72 (69-75)	66;70 (66-73)
<i>Lhyp3</i>		57	66	60	61 (55-66)	54;56 (52-59)
<i>Lhyp1</i>					37 (32-41)	43;39 (35-43)
<i>Ladfl</i>		84			86 (82-92)	76;82 (76-86)
<i>Lpdgl</i>					85 (80-89)	72;82 (72-88)
<i>Lavcl</i>		36	39	33	36 (32-38)	30;33 (30-36)
<i>Lpvcl</i>		43	45	44	48 (32-52)	40;42 (38-46)
<i>Wpvcl</i>		16	16	12	12 (11-14)	12;13 (12-15)
<i>LpvclI</i>					69 (57-77)	61;64 (58-72)
<i>LpvclII</i>				35	35 (33-38)	31;32 (30-36)
<i>WpvclII</i>					10 (9-11)	11;11 (10-13)
<i>LpvclIV</i>			--	31	38 (31-44)	32;34 (30-37)

## Anexo 2. Descripción de *Laelaps schatzi*

**Material tipo:** Holotipo (MLP–CNP 6316/M7) y 14 paratipos colectados de individuos de *O. flavescens* de la localidad tipo (MLP–CNP 6314/M1–M5, MLP CNP 6315/M6, MLP CNP6316/M8, MLP CNP6318/M09–10, MLP CNP6311/M11–12, MLP CNP6312/M12–13, MLP CNP6313/M14, MLP CNP6317/M15) se encuentran en la colección de la División de Entomología, Museo de La Plata (MLP), La Plata, Argentina.

### Descripción de la hembra

**Dorsal idiosoma:** Escudo dorsal 1.4–1.5 más largo que ancho *Ldsh* 850 (812–898); *Wdsh* 561 (559–636), cubriendo alrededor del 85–90% del total del idiosoma *LID* 971 (835–975); *WID* 624 (606–691), en su mayor parte los estrechos márgenes laterales y posteriores descubiertos; fijación muscular presente entre las setas *j5* a *j6*; ligera reticulación en el margen anterior y en el margen posterior cubriendo un parte de los lados laterales; margen anterior del escudo dorsal más angular que redondeado; margen posterior recto; treinta y nueve pares de setas simples y con 2 setas no apareadas *Jx* entre las series *J* (normalmente con 2); series *j/J* y *z/Z* completas; serie *s/S* con 10 pares, incluyendo las setas apareadas *Zx2–3*, 4 pares de la serie *r*. Las setas centrales de la región podonotal son ligeramente más largas que las del opistonoto; la seta *j5* 70 (70–79) alcanzando a la inserción de las setas *z5* (80 (80–88)); la seta *z5* aproximadamente un 10–16% más larga que la seta *j5*, y un 33–40% más larga que la seta *J5* (50 (48–59)); la distancia entre las setas *j5–z5* casi igual a la longitud de la seta *j5*; la distancia entre las setas *Z5–Z5* (142 (138–153)) 1.4–1.6 mayor que la de las setas *J5–J5* 93 (90–104); *Z5* es la seta más larga *LZ5* 133 (120–142). La distancia entre las setas *z5* 2–2.3 veces mayor que la distancia *j5–j5*. Con 22 pares de poros glandulares como se ilustra. Idiosoma ovoide, de aproximadamente 1.5–1.6 de largo que de ancho; margen posterior redondeado. **Ventral idiosoma:** El peritremia se extiende hacia adelante entre el margen anterior de la coxa II y el margen posterior de la coxa I; el estigma es redondo y notorio, de unos 24 de diámetro, escudo peritremático bien esclerotizado, extendiéndose 36–40 posterior al estigma; cutícula blanda con nueve pares de setas opistogástricas. **Escudo esternal:** con placas preesternales débilmente esclerotizadas y ornamentadas con líneas transversales escudo esternal rectangular, bien quitinizado, más ancho que largo 151 (143–165) / 195 (190–208), relación largo/ancho entre 0.7–0.8; margen anterior ligeramente convexo, margen posterior cóncavo; márgenes laterales cóncavos con proyección entre las coxas I y II, y las coxas II y III; tres pares de setas (*st1–st3*) y dos pares de fisuras liriformes, la seta *st1* 107 (95–114) insertada en el borde anterior, más corta y débil que las *st2* y *st3*; *st1* sobrepasa aproximadamente el 45% de la inserción de las *st2* y a la fisura liriforme; *st2* 128 (125–135) insertada en tubérculos débilmente elevados, sobrepasando aproximadamente el 45% de la inserción de la seta *st3*; las *st3* 132 (129–140) insertada en tubérculos notables cerca del borde posterior del escudo esternal; muy largas, su ápice sobrepasa el margen anterior de la coxa IV. Escudos metaesternales con setas metaesternales *st4* 130 (123–132), alcanzan la inserción de la seta genital; escudos metapodales elípticos y granulados, 1.3–1.5 veces más largos que anchos. **Escudo genital:** bien quitinizado con notable reticulación desde el nivel de las setas ventrales medio laterales *Zv1* 106 (106–118) hasta el margen posterior del escudo; marcada expansión posterior a nivel de *Zv1*. Setas genitales cortas (*gen*), 112 (104–114), su ápice alcanza la inserción de *Zv1*; las setas de *Zv1* sobrepasan aproximadamente el 35–37% de la inserción de las setas ventrales internas *Jv1* 117 (110–125); las setas de *Jv1* y *Jv2* 117 (109–123) son casi del mismo tamaño y ligeramente más largas que *Zv1*; las setas de *Jv1* no alcanzan el ápice de las setas *Jv2*. La longitud del escudo genital a nivel de las setas genitales *Lgsh.gen*, 183 (183–206), entre un 37% y un 47% más larga que la longitud de la seta genital; la distancia entre las setas *Zv1* entre 3.3 y 4.8 veces más larga que la distancia entre las setas *Jv2*, y entre 1.4 y 1.6 veces más larga que las setas *Jv1*. **Escudo anal:** piriforme, subigual o ligeramente más ancho que largo *Wash* 125 (121–137); *Lash* 128 (110–130); reticulado en los márgenes anterior y lateral; márgenes laterales con áreas puntuadas; paranal setas insertadas antero-lateralmente al nivel posterior del ano; setas paranal (*pan*) más cortas 74 (60–74), 0.5–0.6 de longitud de la seta postanal (*pon*); *pon* más larga y fuerte, *Lpon* 114 (106–131); cribrum con 3 filas de denticulos. **Gnatosoma:** 1.3–1.4 más largo que ancho; gnatosoma típico para el género; las setas hipostomáticas posteriores internas (*hyp3*) 54 (52–59) un 40% más largas que las setas palpcoxales (*pcx*) 31 (31–36), sin llegar a su inserción; el resto de los caracteres del gnatosoma y el quelícero típico para el género (quelados–dentados); dígito móvil y fijo con un diente prominente y un diente apical ganchudo; dígito fijo con pocas esculturas pequeñas; pilus–dentili (*pd*) bien desarrollado, setiforme, acuminado y ligeramente inflado en la base y curvado en sentido distal; corona artrodial notable (*arp*) con procesos grandes; surco deuterosternal con 6 filas de 3–4 dientes hipognáticos; corniculios con forma de cuerno. El labrum se extiende por delante de los corniculios. **Patas:** con la patas IV más larga; patas II más robustas, coxa I con setas antero-ventrales espiniformes *Lavcl*, 30 (29–36) de forma cónica y punta roma, subiguales o ligeramente más cortas que las postero-dorsales, setiformes *LpvcI*, 40 (38–46). Seta postero-dorsal larga y fuerte en la coxa II 61 (58–72). Coxa III con espina prominente, casi de la misma longitud que la antero-ventral de la coxa I, pero más delgado. Fémur I setas apicodorsales *Ldrs Fel*, 76 (76–86) larga y fuertes, así como setas proximodorsales del genu I, 72 (72–88).

**Anexo 3. Eigenvalores y porcentaje de varianza acumulada para los componentes principales (PC) 1, 2 y 3 de variables morfométricas de *Laelaps paulistanensis* y *Laelaps schatzi*. Los valores con mayor carga en la variable están marcados en negrita ( $\geq 0.4$ ).**

Caracteres	PC1	PC2	PC3
1 <i>LDS</i>	<b>0.46</b>	<b>0.74</b>	-0.01
2 <i>WDS</i>	<b>0.69</b>	<b>-0.61</b>	0.16
3 <i>Lgs.gen</i>	-0.02	0.05	<b>0.40</b>
4 <i>j5-j5</i>	0.01	0.04	0.05
5 <i>z5-z5</i>	0.07	0.10	-0.08
6 <i>j5-z5</i>	0.03	0.04	-0.03
7 <i>LSS</i>	0.10	0.09	0.01
8 <i>LS2</i>	<b>0.47</b>	0.01	-0.11
9 <i>LS3</i>	0.15	0.00	-0.11
10 <i>LS4</i>	0.19	-0.03	-0.31
11 <i>gen</i>	0.14	0.00	-0.16
12 <i>LZV1</i>	0.13	0.02	-0.03
13 <i>LJV1</i>	0.09	0.02	-0.02
14 <i>LJV2</i>	0.11	0.02	0.00



**Anexo 4.** Medidas (expresadas en  $\mu\text{m}$ ) de la especie identificadas como *Laelaps manguihosi sensu stricto* y de las tres nuevas especies, considerando hembras, machos y ninfas cuando estaban disponibles. Para las tres nuevas especies, el valor del holotipo (o del macho) va seguido de la media, el (rango de los valores mínimos y máximos entre paréntesis. Pn = protoninfa, dn = deutoninfa, w = ancho, l = longitud, cl-IV = coxa I-IV.

	<i>Laelaps manguihosi sensu stricto</i>		<i>Laelaps sp. nov. 1</i>			<i>Laelaps sp. nov. 2</i>		<i>Laelaps sp. nov. 3</i>
	Hosp.: <i>H. vulpinus</i> Loc.: Villa Elisa n=10		Hosp.: <i>O. flavescens</i> Loc.: Chascomús			Hosp.: <i>S. aquaticus</i> Loc.: La Balandra		Host: <i>N. squamipes</i> Loc.: Refugio Moconá
	Loc.: Villa Elisa n=10	Loc.: Arana hembras n=10	machos n=5	pn n=1	dn n=2	hembras n=10	machos n=5	Hembras n=9
<i>LID</i>	676 (622-708)	607; 621 (601-643)	460; 461 (453-469)	456	523 (511-536)	616; 588 (555-628)	434; 437 (430-447)	679; 700 (679-717)
<i>Lgsh</i>	220 (210-229)	205; 205 (200-208)				202; 204 (192-214)	277; 279 (272-285)	252; 246 (230-257)
<i>LDS</i>	606 (596-615)	543; 540 (520-549)	442; 447 (438-455)			524; 526 (508-540)	419; 429 (419-440)	631; 646 (631-667)
<i>Wdsh</i>	414 (382-449)	389; 380 (364-398)	309; 301 (284-310)		312 (294-330)	371; 372 (339-415)	100; 99 (96-100)	404; 423 (403-443)
<i>j5-j5</i>	57 (53-60)	57; 58 (56-60)	50; 52 (50-55)	48	50 (49-51)	55; 58 (54-62)	51; 51 (49-53)	55; 55 (53-57)
<i>z5-z5</i>	125 (123-127)	118; 119 (113-125)	104; 107 (104-110)	95	103 (102-104)	119; 118 (114-121)	43; 45 (43-46)	121; 121 (117-125)
<i>j5-z5</i>	54 (53-56)	45; 49 (45-52)	44; 48 (44-52)	48	49 (49-49)	49; 49 (45-52)	45; 43 (40-45)	55; 54 (50-58)
<i>Lz5</i>	59 (53-64)	54; 52 (49-56)	47; 43 (40-47)	15	26 (25-26)	49; 47 (40-50)	42; 41 (39-42)	60; 61 (60-64)
<i>Lj5</i>	52 (50-53)	43; 48 (43-54)	--; 35 (33-36)	15	24 (22-25)	41; 44 (40-50)		--; 53 (52-54)
<i>LSS</i>	94 (90-102)	94; 90 (84-94)				87; 87 (81-90)	57; 57 (56-58)	109; 110 (102-115)
<i>Lst1</i>	79 (76-81)	66; 65 (61-69)	49; 50 (47-56)	26	43 (40-45)	75; 70 (65-75)		82; 86 (82-88)
<i>Lst2</i>	91 (87-95)	84; 80 (76-87)		27	51 (50-52)	88; 85 (81-91)	74; 73 (69-78)	100; 101 (96-105)
<i>Lst3</i>	95 (92-102)	79; 87 (79-94)	81; 74 (70-81)	28	55 (54-56)	89; 87 (82-91)	74; 74 (70-76)	105; 104 (100-109)
<i>Lst4</i>	96 (92-102)	88; 91 (87-96)	79; 75 (69-81)		41 (39-42)	92; 87 (83-93)	65; 65 (63-66)	95; 95 (90-98)
<i>gen</i>	91 (89-95)	81; 82 (80-87)	76; 71 (62-76)		46 (45-48)	79; 81 (79-84)		91; 92 (86-96)
<i>Lgsh. gen</i>	134 (131-138)	123; 120 (116-123)				121; 124 (121-127)		166; 161 (161-168)
<i>LZV1</i>	86 (80-91)	80; 80 (70-86)	69 (64-75)		40 (37-42)	73; 73 (70-77)	46; 51 (46-56)	83; 83 (79-87)
<i>LJV1</i>	85 (80-90)	84; 80 (71-84)			49 (48-49)	71; 71 (65-74)		80; 80 (73-84)
<i>LJV2</i>	82 (79-88)	85; 83 (78-85)	77; 72 (71-80)		50 (50-50)	76; 74 (71-78)	55; 57 (54-60)	80; 82 (79-87)
<i>LAS</i>	94 (86-108)	99; 96 (86-102)	72 (72-72)	57	80 (79-80)	90; 85 (79-90)	--; 51 (51-51)	94; 97 (93-105)
<i>Pst-edge</i>	77 (70-83)	89; 86 (83-89)	58; 59 (56-64)		70 (67-73)	73; 70 (67-73)	--; 42 (42-42)	84; 83 (80-88)
<i>Lpan</i>	40 (36-45)	43; 45 (39-49)	31; 31 (28-36)	18	24 (23-24)	40; 38 (35-40)	23; 27 (23-30)	41; 41 (36-44)
<i>Lpon</i>	71 (65-76)	89; 81 (72-89)	72; 75 (72-81)	18	41 (41-41)	54; 57 (54-63)	37; 35 (33-38)	76; 74 (71-76)
<i>J5L</i>	42 (41-43)	40; 41 (39-44)	58; 52 (44-58)	14	26 (25-27)	37; 36 (32-38)	25; 26 (25-27)	44; 44 (40-48)
<i>Z5L</i>	92 (84-99)	100; 100 (95-106)	103; 100 (85-112)	31	61 (59-63)	86; 81 (68-89)	59; 61 (59-62)	91; 93 (89-98)
<i>Z5-Z5</i>	114 (107-121)	102; 103 (98-109)	82; 81 (77-84)	52	68 (67-69)	104; 100 (95-104)	80; 76 (71-80)	106; 109 (105-113)
<i>J5-J5</i>	73 (71-76)	66; 68 (64-75)	56; 55 (51-58)	37	50 (49-51)	62; 62 (60-64)	52; 53 (46-67)	65; 65 (63-70)
<i>Par-par</i>	38 (36-41)	41; 41 (33-45)	33; 33 (31-34)	23	34 (34-34)	37; 36 (34-38)	30; 31 (30-33)	39; 40 (37-45)
<i>WAS</i>	111 (102-119)	89; 85 (79-90)	66; 68 (64-73)	48	81 (81-81)	98; 98 (91-104)	62; 65 (57-70)	104; 104 (99-108)
<i>JV2-JV2</i>	48 (42-58)	36; 41 (35-50)				48; 48 (42-54)		69; 62 (58-69)
<i>JV1-JV1</i>	128 (120-137)	110; 110 (105-114)				112; 113 (105-124)		142; 137 (129-147)
<i>ZV1-ZV1</i>	171 (160-182)	158; 154 (150-162)				147; 147 (142-153)		173; 167 (161-175)
<i>gen-gen</i>	100 (95-106)	113; 110 (107-116)			81 (74-88)	88; 87 (85-91)		102; 101 (97-109)
<i>st4-st4</i>	150 (140-159)	146; 147 (139-153)			82 (82-82)	137; 137 (130-143)		149; 145 (136-154)
<i>st3-st3</i>	153 (145-160)	138; 138 (131-144)		75	103(100-106)	139; 139 (136-142)		152; 152 (147-155)
<i>st2-st2</i>	122 (117-126)	117; 116 (114-120)		92	103 (103-104)	112; 114 (110-118)		126; 125 (122-128)
<i>st1-st1</i>	79 (74-81)	71; 70 (66-72)		55	65 (65-66)	75; 74 (68-79)		77; 78 (75-85)
<i>Wssh</i>	158 (153-167)	148; 141 (135-148)			109 (108-110)	147; 144 (138-148)		161; 160 (154-165)
<i>pcx-pcx</i>	66 (63-73)	45; 45 (40-49)	43; 43 (40-44)	41	47 (46-47)	55; 56 (52-58)	45; 45 (43-47)	65; 66 (65-72)
<i>Lpx</i>	14 (14-15)	25; 26 (24-28)	26; 22 (20-26)	19	24 (24-25)	13; 12 (11-14)	12; 13 (12-14)	13; 13 (12-14)
<i>pcx-hyp3</i>	50 (49-52)	43; 43 (41-46)	35; 33 (32-35)		36 (32-40)	43; 43 (42-45)	29; 30 (29-32)	53; 51 (50-53)
<i>Lhyp3</i>	34 (32-38)	29; 31 (26-33)	20; 20 (20-20)		25 (24-25)	28; 29 (27-32)	19; 20 (18-22)	26; 30 (26-34)
<i>avcI</i>	32 (29-36)	27; 27 (26-30)	31; 31 (28-33)	23	26 (21-32)	29; 28 (25-31)	31; 33 (31-35)	35; 36 (34-37)
<i>pvscl</i>	31 (28-35)	26; 24 (21-27)	27; 26 (25-28)	21	25 (24-25)	29; 28 (25-29)	19; 22 (19-25)	28; 28 (25-30)
<i>WaveI</i>	12 (11-13)	9; 10 (9-11)				10; 11 (10-11)		12; 11 (10-12)
<i>WpvcI</i>	6 (5-6)	4; 4 (4-4)				5; 5 (4-5)		7; 7 (6-8)
<i>LpvcII</i>	46 (43-50)	37; 36 (34-38)	36; 36 (34-37)	25	36 (35-37)	39; 37 (34-40)	35; 35 (33-37)	42; 46 (41-49)
<i>LpvcIII</i>	29 (23-31)	26; 24 (20-27)	24; 22 (18-24)	18	22 (21-24)	28; 26 (24-28)	20; 20 (20-21)	29; 30 (27-32)
<i>WpvcIII</i>	7 (6-8)	6; 5 (5-6)	4; 4 (3-4)			7; 7 (6-8)	3; 3 (3-4)	7; 7 (6-8)
<i>LvcIV</i>	24 (22-26)	25; 24 (21-27)	27; 27 (25-28)	17	23 (23-23)	20; 19 (18-21)	21; 20 (17-21)	21; 21 (18-23)
<i>Lhsh</i>			374; 370 (361-381)				337; 339 (334-347)	
<i>Lsp</i>			53; 51 (46-56)				45; 45 (41-48)	

## Anexo 5. Descripción de *Laelaps sp. nov. 1*

### Descripción de la hembra (n=10)

**Dorsal idiosoma:** El largo del escudo dorsal 543 (520–549), ancho 380 (364–398), 1.4–1.5 veces más largo que ancho, ca. 10% del idiosoma expuesto a lo largo del margen posterior; el mayor ancho se encuentra aproximadamente a nivel de las coxas III–IV; condición holotriquia del escudo dorsal con 39 pares de seta y una seta no apareada *Jx*; margen anterior del escudo dorsal con proyección anterior subtriangular, con hombros prominentes a nivel de las setas *s1* y *r2*, margen posterior casi recto entre las setas *Z5* (ligeramente redondeado en algunos ejemplares); huellas musculares (cicatrices sigilares) conspicuas, situadas simétricamente a nivel de *j4*, *j5*, *z5*; ornamentación similar a la de la escápula que rodea a *j4*; setas dorsales delgadas y flexibles; la seta *j5* 43 (43–54) alcanza la inserción de la seta *z5* ligeramente más larga 54 (49–56), con la distancia *j5*–*z5* 49 (45–52),

casi igual del largo de *z5*; la distancia entre las setas *Z5–Z5* es mayor que la de las setas *J5–J5*; la distancia *z5–z5* de las setas es aproximadamente el doble del largo que la distancia *j5–j5*, 21 estructuras similares a poros (12 podonotales y 9 opistonotales); idiosoma ovoide, aproximadamente 1.5 veces más largo que ancho. **Ventral idiosoma:** Peritrema se extiende hacia adelante entre el margen anterior de la coxa III hasta el margen posterior de la coxa II; estigma redondo, de unas 20 de diámetro; cutícula blanda descubierta con 6 pares de setas opistogástricas (*JV3–JV5*, *ZV2–ZV3*, *SV3*), 5 pares de setas submarginales (*UR3–UR7*), 8 pares de setas marginales (*r6*, *R1–R7*), ilustradas en vista dorsal del idiosoma; escudos metapodales (*mp.sh*) subovalados, 2.8–3.8 veces más largos que anchos; otro par de placas diminutas posteriores a *mp.sh*. **Escudo esternal:** con placas preesternales débilmente esclerotizadas y transversalmente lineadas; escudo bien esclerotizado, subrectangular, 94 (8–94) y 148 (135–148) de ancho; relación largo/ancho 0.6–0.7, margen anterior casi recto; margen posterior cóncavo; setas *st1* 66 (61–69) insertadas en el borde anterior, más cortas y débiles que *st2*, *st3*; *st1* sobrepasa la inserción de las setas *st2* en aproximadamente 38–40%; *st2* 84 (76–87) insertadas en tubérculos débiles, sobrepasando la inserción de la seta *st3* en aproximadamente 38–40%; *st3* 79 (79–94) insertado en tubérculos prominentes cerca del borde posterior de la placa esternal; *st3* muy largo, el ápice sobrepasa el margen anterior de la coxa IV; escudo endopodal con la seta metaesternal *st4* 88 (87–96), *st4* no alcanza la inserción de la seta *gen*. seta, Escudo genital con tres líneas transversales desde el nivel de las setae *ZV1*, 80 (70–86) desde el margen posterior del escudo; escudo expandido y ampliamente redondeado posteriormente. Las cuatro setas genito-ventrales (*gen*, *ZV1*, *JV1–JV2*) son subiguales en longitud; el ápice de la seta *gen* 81 (80–87) pasa por la inserción de *ZV1*; las setas *ZV1* sobrepasan aproximadamente el 45% de las setas ventrales internas (*JV1*); las setas *JV1* no llegan al ápice de la seta ventral interna *JV2* 85 (78–85); longitud del escudo genital a nivel de las setas *gen*. *Lgsh.gen* 123 (116–123), 1.4–1.6 veces la longitud de las setas *gen*.; distancia entre las setas *ZV1* 158 (150–162), 3.5–4.3 veces mayor que la distancia entre las setas *JV2* 36 (35–50); 1. 3–1.5 veces mayor que la distancia entre las setas *JV1* 110 (105–114); escudo anal 99 (86–102) de largo, 89 (79–90) de ancho, 11–23% más largo que ancho; setas paranal insertadas postero-lateralmente desde el nivel del ano; setas pan fuertes, 43 (39–49) de largo, tan gruesas como algunas setas ventrales opistogástricas o más gruesas; setas postanal (*pon*) 89 (72–89) de largo, 1. 3–1.7 veces más gruesas, 1.7–1.8 veces más largas que las setas paranales; cribrum con 3–4 filas de denticulos. **Gnathosoma:** Típico para el género; setas palpcoxales (*pcx*) 25 (24–28) largas, casi tan largas como las setas hipostomales posteriores internas 29 (26–33); setas *pcx* relativamente cercanas entre sí 45 (40–49), corona artrodial queliceral corta, simple; quelíceros quelados-dentados; Dígito móvil con dos dientes prominentes y un gancho apical fuerte; dígito fijo con dos dientes subapicales pequeños y un diente a nivel de la inserción del pilus dentilis (*pd*); *pd* bien desarrollado; seta dorsal acuminada, inflada en la base, ligeramente curvada distalmente. **Patatas:** La quetotaxia es típica para el género como se indica en Furman (1972b), genu IV con 10 setas; pata IV más larga 426 (354–428); pata II 303 (257–303) y más robusta, ligeramente más corta que la pata I 312 (256–312); coxa I con seta antero-ventral (*av*) fuertemente espinosa, largo 27 (26–30) y ancho 10 (9–11), ligeramente más larga y 2.4 – 3. 4 veces más ancha que (*pv*) con el largo 26 (21–27) y ancho 4 (4), setas postero-dorsales (*pd*) en la coxa III largas y fuertes 37 (34–38), en forma de espina, similares a las de *pv* en la coxa I 24 (20–27); espiculas prominentes en la coxa IV; setas apicodorsales (*ad1*) largas y fuertes, ligeramente más largas que *ad3* en el genu I, la mayoría de las setas de las patas I y II son más bien delgadas y setiformes, mientras que la mayoría de las setas de las patas III, IV son más fuertes y espiniformes.

#### Descripción del macho (n= 5)

**Dorsal idiosoma:** escudo dorsal de largo 460 (438–455), ancho 309 (284–310); idiosoma cubierto prácticamente en su totalidad, reticulación similar a la de la hembra pero sin huellas cuticulares pronunciadas de inserciones musculares, misma quetotaxia que en la hembra con seta *Jx* no apareada, serie *r–R* como se ilustra para la hembra de *Laelaps* sp. nov. 1.; seta *j5* (33–36) larga, *z5* 47 (40–47) con la distancia *j5–z5* subigual que la hembra 44 (44–52); longitud del idiosoma 461 (453–469), ancho 317 (312–324). **Ventral idiosoma:** Largo total del escudo holovenral 374 (361–381); marcada reticulación en todo el escudo, orificio genital anterior visible; cuatro pares habituales de setas esternales (*st1–st4*); un par de setas genitales, cinco pares de setas opistogástricas (*ZV3–ZV4*, *JV4–JV5*, *Sv4*) y tres pares de setas submarginales (*UR2–UR4*), probablemente se presentan más setas submarginales pero no se ven debido a la preparación de la diapositiva; todos los ápices de las setas sobrepasan la inserción de las siguientes, el primer par *st1* 49 (47–56) más corto y débil que los demás; ligera expansión lateral del escudo holovenral posterior a la coxa IV, ancho máximo entre 141–146. Escudo anal fusionado, pero fácilmente distinguible conservando su forma y reticulación típicas, seta postanal 72 (72–81) casi del mismo tamaño que en la hembra, más larga que la seta paranal 31 (28–36); peritrema similar al de la hembra; escudo metapodal (*mp.sh*) en la misma posición que en la hembra, alargado, tres veces más largo que ancho; cerca del *mp.sh* otras dos placas diminutas, una directamente por encima y otra directamente por debajo del *mp.sh*. **Gnathosoma** como en la hembra, con la típica seta palpcoxal (*pcx*) larga 26 (20–26), distancias cortas entre *pcx–pcx* 43 (40–44); quelíceros con espermatodáctilo tubular bien desarrollado 54 (46–56) de largo, de forma ligeramente sinuosa, suavemente curvado en el último 28–20% de la parte apical; Dígito móvil (*md*) largo 53 (46–

56), se extiende 4/5 de la longitud del espermatodáctilo, dígito fijo reducido, cerca de 1/3 de la longitud del espermatodáctilo, con dentilos pilosos finalmente cónicos y diminutos en la mitad basal del dígito; membrana artrodial normal, bordeada por procesos artrodiales con franjas poco desarrollados que subtienden la base del espermatodáctilo. **Patatas:** como en la hembra; pata IV más larga (402–433), pata I más robusta (253–313), ligeramente más corta que la pata I (326–346), sólo coxa III con seta anterior espiniforme, coxas I, II, IV con seta setiforme; setas antero-ventrales de la coxa I fuertes 31 (28–33), como en la hembra más prominentes y largas que las setas postero-dorsales 27 (25–28) pero setiformes; espículas muy fuertes y denticulados de la coxa IV, similares a las espinas.

#### Descripción de la protoninfa (n=1)

**Dorsal idiosoma:** Esclerotización típica de la protoninfa del género *Laelaps*: escudos podonotal, mesonotal y pigidial separados; la mayoría de las setas dorsales son más cortas que en la hembra adulta, la deutoninfa y el macho; la distancia entre  $j5-j5$ ,  $z5-z5$ ,  $j5-z5$  es casi la misma para todos los estadios y ambos sexos; largo del idiosoma 456, ancho 304. **Dorsal idiosoma:** Escudo preesternal presente, poco esclerotizado como en la hembra; escudo esternogenital con extremos posteriores angulados, con tres pares de seta  $st1-st3$ , seta esternal 1/3 del tamaño de la hembra adulta y aproximadamente 1/2 tamaño de la deutoninfa; peritrema corto, longitud total 35, no se extiende posterior al estigma, seta ventral  $JV1$ ,  $ZV1$  presente, seta  $JV2$  no visible, escudo anal presente, no completamente desarrollado, claramente más pequeño en tamaño (aproximadamente 1/2 de ancho y longitud que la hembra adulta); setas post y paranales cortas (ambas 18). **Gnathosoma:** como en la hembra; setas  $pcx$  largas (19) pero un poco más pequeñas que en las hembras, distancia corta (41) entre estas setas (relación distancia/longitud 1.9); setas hipostomales no vistas en la diapositiva; palpal trocánter con una seta; quelíceros similares, pero más pequeños que en la hembra, pilus dentilis bien desarrollados, ligeramente inflados en la base. **Patatas:** como en la hembra adulta, pero más cortas, primer y segundo par robustos. Pata I, con el largo de 256; pata II, 218; pata III, 213; y pata IV, 276, la más larga. Presenta procesos artrodiales en la coxa IV, pero no tan fuertes como en la deutoninfa, la hembra adulta o el macho.

#### Descripción de la deutoninfa (n=2)

**Dorsal idiosoma:** Esclerotización típica para una deutoninfa del género, escudo esquizodorsal con una incisión lateral;  $Jx$  seta presente; Escaras sigilares no visibles entre  $j3-j6$ , resto del escudo como en las hembras adultas, margen posterior casi recto entre  $Z5$ , reticulación similar a la de las hembras adultas pero menos esclerotizada, casi todas las setas dorsales aproximadamente 1/2 del tamaño de la hembra, distancia entre las setas  $j5-j5$ ,  $j5-z5$  como en las hembras adultas, distancia entre las setas  $z5-z5$  como en el macho; largo del idiosoma 523 (511–536), ancho 333 (327–340). **Ventral idiosoma:** escudo preesternal presente, como en la hembra poco esclerotizado; escudo externo-genital y genital fusionados, con cuatro pares de setas  $st1-st4$ , margen posterior redondeado, setas genitales fuera del margen del escudo genital, escudo anal desarrollado pero no tan largo como en la hembra, post 41 y paranal 24 (23–24) setas de 1/2 tamaño como en la hembra; peritrema bien esclerotizado, no se extiende posteriormente al estigma, terminando entre las coxas I–II; ligera formación del escudo genital en forma de corazón, con setas  $ZV1$ ,  $JV1$ ,  $JV2$ ; setas ventrales  $JV3-JV5$  y  $ZV2$ . **Gnathosoma:** como en la hembra, largos segmentos palpcoxales  $pcx$  24 (24–25), casi de igual tamaño que los segmentos hip3 25 (24–25), corta distancia entre estos segmentos 47 (46–47) como en las hembras (relación distancia/longitud 1.8–1.9), ambos caracteres típicos de la especie; palpal trocánter con dos segmentos. Los quelíceros son similares, pero más pequeños que en las hembras. **Patatas:** como en las hembras, primer y segundo par robustos; pata IV, (295–299) más larga, pata III, 245; pata II (225–271) ligeramente más corta que la pata I (368–373); espículas en la coxa IV presente, pero no tan fuertes como en la hembra y el macho.

### Anexo 6. Descripción de *Laelaps* sp. nov. 2

#### Descripción de la hembra (n=10)

**Dorsal idiosoma:** Largo del escudo dorsal 524 (508–540); ancho 371 (339–415), 1.3–1.5 veces más largo que ancho; ca. 10% y cerca del 15% del idiosoma expuesto a lo largo del margen lateral y posterior, respectivamente; mayor expansión entre las patas III y IV, recordando una forma trapezoidal; propodosoma triangulado, margen anterior con hombros pronunciados a nivel de  $s1-r2$ ; margen posterior del escudo dorsal ligeramente redondeado entre las setas  $Z5$ ; condición holotriquia del escudo dorsal de 39 pares de setas, seta de  $Jx$  ausentes, serie  $r-R$  como se ilustra para *Laelaps* sp. nov. 1. (Figura 13), cicatrices sigilares simétricas observadas a nivel entre las setas de  $z5$  como se ilustra para *Laelaps* sp. nov. 1. pero menos pronunciadas; la seta  $j5$  37 (32–38) alcanza la inserción de la seta  $z5$  86 (68–89); la seta  $z5$  es aproximadamente 9–13% más larga que la seta  $j5$ , 22–27% más larga que la seta  $J5$  37 (32–38); la distancia entre la seta  $j5-z5$  es casi igual al largo de  $z5$ ; la distancia entre las setas  $Z5-Z5$  es 104 (95–104), aproximadamente 1.6 veces mayor que entre las setas  $J5-J5$ , esas 62 (60–64); distancia  $z5-z6$  setas aproximadamente dos veces más larga que la distancia  $j5-j5$ ; 21 estructuras similares a

poros (12 podonotales y 9 opistonotales), ; idiosoma ovoide, aproximadamente 1.5 veces más largo que ancho. **Ventral idiosoma:** el peritrema se extiende hacia delante entre el margen posterior de la coxa III, llegando casi al margen posterior de la coxa I; estigma redondeado, 15–16 del ancho, 18–20 del largo; cutícula blanda con seis pares de setas ophistogástricas descubiertas (*JV3–JV5*, *ZV2–ZV3*, *SV3*), cuatro pares de setas submarginales (*UR3–UR6*); escudos metapodales en forma de judía, cóncavos, 2.1 veces más largos que anchos; otro par de placas diminutas posteriores a las placas metapodales, cerca del margen lateral ophistosómico: fuerte quitinización en el escudo dorsal a nivel entre las setas *j3* y *j6* recordando a el número I romero, dejando esa zona más oscura en la preparación. Esta quitinización es particularmente bien visible bajo microscopía binocular estereoscópica (antes de la preparación de la diapositiva). Escudo esternal bien quitinizado, 87 (81–90) de largo y 147 (138–148) de ancho, relación largo/ancho 0.6; margen anterior casi recto con ligera proyección triangular a nivel de la base del tritosternum, margen posterior cóncavo; setas *st1* 75 (65–75) insertadas en el margen anterior, más cortas y débiles que las *st2–st4*; *st1* sobrepasa la inserción de las setas *st2* en aproximadamente 30–35%, *st2* 88 (81–91); Las setas *st3* 89 (82–91) se insertan en tubérculos notables cerca del borde posterior del escudo esternal; escudo endopotal con largas setas metaesternales (*st4*) 92 (83–93), *st4* alcanza la inserción de la seta genital, subigual o ligeramente más larga que las setas *st2*, *st3*. Escudo genital bien quitinizado con tres líneas transversales desde el nivel de las setas ventrales medio–laterales *ZV1* hasta el margen posterior del escudo; bordes laterales cóncavos a nivel entre las setas genitales y *ZV1*, parte posterior redondeada (en la zona entre las setas *ZV1* y *JV2*); el ápice de las setas gen 79 (79–84) pasa la inserción de *ZV1*; *ZV1* 73 (70–77) sobrepasa aproximadamente el 60% de la seta ventral interna *JV1* 71 (65–74); seta *JV1*, *JV2* y *ZV1* aproximadamente del mismo tamaño; seta *gen* aproximadamente 4–15% más larga que *JV1*, *JV3* y *ZV1*; la seta *JV1* no alcanza el ápice de la seta ventral interna *JV2*; largo del escudo genital a nivel de la seta *gen* 121 (121–127), 1.5–1.6 veces mayor que el largo de las setas *gen*; distancia entre las setas *ZV1* 65–71% mayor que la distancia entre las setas *JV2*, 11–26% mayor que la distancia entre las setas *JV1*. Escudo anal largo 90 (79–90), ancho 98 (91–104), 7–21% más ancho que largo, seta paranal 40 (35–40) insertada postero–lateralmente en el tercio posterior del ano, 2.3–2.9 veces más corta que la seta postanal (*pon*) 54 (54–63); seta *pon* fuertemente espiniforme, abruptamente afilada y con punta roma o redondeada, ancho entre 6.2–7 en el punto más ancho entre 37–44% más ancho que las setas *pan*. **Gnathosoma:** Típico para el género; largo de las setas hipostomales posteriores internas 28 (27–32), 2.1–2.5 veces mayor que las setas palpcoxales 13 (11–14), sin llegar a su inserción; quelíceros como se describe para *Laelaps sp. nov. 1*. **Patatas:** Quetotaxia como en *Laelaps sp. nov. 1*: pata IV más larga 461 (413–461), pata II 314 (283–314) y más robusta, ligeramente más corta que la pata I, 316 (312–336); coxa I con fuertes y prominentes setas antero–ventrales espiniformes, anchas 10 (10–11), 2.2–2.4 veces más anchas que las setas postero–dorsales espiniformes 5 (4–5), subiguales del largo 28 (25–29); setas postero–dorsales (*pd*) en la coxa II largas y fuertes; *pd* en la coxa III espiniforme, 1.3–1.6 veces más ancha que *pv* en la coxa I.

### Descripción del macho (n = 5)

**Dorsal idiosoma:** Largo del escudo dorsal 419 (419–440), ancho 277 (272–285), cubriendo todo el idiosoma, reticulación similar a la de la hembra, pero menos quitinizada; misma quetotaxia que la hembra con 39 pares, seta *Jx* ausente; largo de la seta *j5* 42 (39–42), *z5* 45 (40–45), distancia *j5–z5* 43 (43–46) aproximadamente subigual que en la hembra. **Ventral idiosoma:** Largo total del escudo holovertral 337 (334–347); marcada reticulación en todo el escudo, con el orificio genital anterior; cuatro pares de setas esternales habituales, un par de setas genitales; todos los ápices de las setas sobrepasando la inserción del siguiente seta, primer par *st1* con setas más cortas 57 (56–58), seta *st3* 74 (69–78) subigual del largo con seta *st4* 74 (70–76), cinco pares de setas opistogástricas descubiertas (*JV4–JV5*, *ZV3–ZV4*, *Sv3*) y tres pares de setas submarginales pequeños (*UR3–UR5*); todas las setas opistogástricas son ligeramente más cortas y algo más delicadas que las esternales y metaesternales; amplia expansión lateral del escudo holovertral directamente posterior de la coxa IV con el ancho máximo de 184 (171–195), estrechándose hasta el extremo posterior incluyendo la zona del escudo anal. Escudo anal fusionado pero fácilmente distinguible conservando su forma y típica reticulación, seta postanal de 37 (33–38) del largo, 1.2–1.5 veces más larga que la seta paranal 27 (23–30), no espiniforme como en la hembra pero también corta o incluso más corta como en la hembra, el aspecto del escudo anal es similar para ambos sexos; peritrema similar al de la hembra; cantidad y límites de los escudos metapodales no claramente visibles, probablemente cubiertos por la amplia expansión del escudo holovertral, una placa diminuta a nivel de las setas *ZV2*.

**Gnatosoma:** con seta palpcoxal corta 12 (12–14) como en la hembra; quelíceros con espermatozóito (*sp*) tubular bien desarrollado, de 45 (41–48) del largo, de forma ligeramente sinuosa y suavemente curvado en el último 17–18% de la parte apical; dígito móvil largo, se extiende 0.7 veces del largo de *sp* 33 (30–36); dígito fijo (*fd*) reducido, aproximadamente 0.6 veces más corto que el *sp*, con punta atenuada; diminuto pilus dentilus en la parte basal del *fd*; membrana artrodial como en *Laelaps sp. nov. 1*. **Patatas:** pata IV más larga 423–428, pata II robusta como en la

hembra con el largo 423–428, ligeramente más corta que la pata I, 322–354; coxa I con setas antero–ventrales setiformes pero fuertes, 35 (33–37) de largo, más prominentes y más largas que las setas postero–dorsales 20 (20–21); coxa III con setas anteriores espiniformes *av*; coxas I, II, IV con setas *av* setiformes.

## Anexo 7. Descripción de *Laelaps* sp. nov. 3

### Descripción de la hembra (n=9)

**Dorsal idiosoma:** Escudo dorsal de 631 (631–667) del largo, 404 (403–443) del ancho, 1.5–1.6 veces más largo que ancho, de forma ovalada, dejando aproximadamente el 5% del total del idiosoma expuesto; margen posterior bien redondeado a nivel de las setas *Z5*; ; condición holotriquia del escudo dorsal con 39 setas emparejadas y una no emparejada *Jx*, serie *r–R* como se ilustra para *Laelaps* sp. nov. 1, setas dorsales delgadas, que se estrechan gradualmente hasta una punta delgada y afilada; poco quitinizadas, cicatrices sigilares apenas visibles, algunos pares simétricos visibles a nivel de las setas *j3*, *j3–z2*, *j4*; ligera reticulación lineal en el margen anterior y posterior que cubre los lados laterales; proyección anterior del escudo dorsal triangular, alargada, hombros poco pronunciados entre las setas *s1* y *r2*; las setas *j5* (52–54) alcanzan la inserción de las setas *z5* 60 (60–64); distancia entre las setas *j5–z5* 49 (45–52); las setas *z5* aproximadamente 12–14% más largas que las *j5*, *z5* 28–33% más largas que las *J5* 37 (32–38); distancia entre las setas *Z5–Z5* 104 (95–104) mayor que la de las *J5–J5* 62 (60–64); distancia *z5–z5* aproximadamente 2.2–2.4 veces más larga que la distancia *j5–j5*; 21 estructuras parecidas a poros (12 podonotales y 9 opistonotales), patrón de los poros esencialmente igual al de *Laelaps* sp. nov. 1; idiosoma ovoide, aproximadamente 1.5 veces más largo que ancho. **Ventral idiosoma:** el peritrema se extiende hacia delante entre el margen posterior de la coxa III y el margen anterior de la coxa II; estigma ovalado, de unas 15–16 de ancho, 20–21 de largo, escudo peritremal con un pequeño poro posterior bien esclerotizado, que se extiende 22–25 después del estigma redondeado; setas opistogástricas descubiertas como descritas para *Laelaps* sp. nov. 1. Escudos metapodiales alargados, 3.1 veces más largos que anchos, casi ovalados y granulares. Escudo esternal con placas preesternales débilmente esclerotizadas y ornamentadas con líneas transversales, rectangulares, 109 (102–115) de largo, 161 (154–165) de ancho, más anchas que largas, relación largo/ancho 0.7; margen anterior recto y margen posterior recto a ligeramente cóncavo; setas *st1* 82 (82–88) insertadas en el margen anterior, 10–12% más cortas y débiles que *st2* y *st3*; *st1* se superpone a la inserción de *st2* en aproximadamente 50–58%; *st2* 100 (96–105) insertado en tubérculos débilmente elevados, sobrepasando la inserción de *st3* alrededor de 41–42%; *st3* 105 (100–109) insertado en tubérculos prominentes cerca del borde posterior del escudo esternal, el ápice de *st3* sobrepasa el margen anterior de la coxa IV; escudo endopodal con setas metaesternales *st4* sobrepasando alrededor de 8–10% de las setas genitales; *gen* 91 (86–96) de largo, el ápice apenas alcanza la inserción de *ZV1*; otros tres pares de setas en el escudo genital (*ZV1*, *JV1*, *JV2*) del mismo tamaño; las setas de *ZV1* 83 (79–87) exceden aproximadamente el 40% de la inserción de las setas ventrales internas *JV1*; las setas de *JV1* no alcanzan el ápice de las setas ventrales internas *JV2*; la distancia entre las setas de *ZV1* 2.6–3.6 veces más larga que la distancia entre las setas *JV2* y 1.1–1.2 veces más larga que *JV1–JV1*. Escudo genital con tres líneas transversales desde el nivel de las setas ventrales medio–laterales *ZV1* hasta el margen posterior del escudo; expansión posterior moderada a nivel de *ZV1* y generalmente alargada, más bien ovalada que esférica; escudo genital a nivel de las setas *gen* hasta el margen posterior *Lgsh.gen* 166 (161–168) de largo, casi tan largo como la anchura entre las setas *ZV1–ZV1* 173 (161–175); relación *Lgsh.gen/ZV1–ZV1* de 1, parte posterior (desde *ZV1* hasta el nivel de *JV2*) ligeramente más larga que la parte apical del escudo genital (desde *ZV1* hasta el nivel de *gen*). Escudo anal piriforme, subigual o ligeramente más ancho que largo; reticulado en los márgenes anterior y lateral; márgenes laterales con zonas reticuladas y circulares; setas paranales (*pan*) 41 (36–44) de largo, insertadas posterior o casi posterior al ano; *pan* 1.8 veces más corto que las setas postanales 74 (71–76). **Gnathosoma:** setas hipostomales posteriores internas 26 (26–34) largas, 2.3 veces más largas que las setas palpcoxales 13 (12–14), sin llegar a su inserción; otros caracteres y la palpo–quetotaxia normales para el género; quelíceros como se describen para *Laelaps* sp. nov. 1. **Patas:** Quetotaxia como se describe para *Laelaps* sp. nov. 1.; pata IV más larga 584 (544–584), pata II 390 (330–391) y más robusta, pata I 413 (400–422), estirada, ligeramente más larga que la pata II; coxa I con fuertes setas espiniformes *av* y *pv*: setas *av* 35 (34–37) de largo, 12 (12–13) de ancho; 2.7–3 veces más largas que anchas, aproximadamente 1.6–1.9 veces más anchas que las setas *pv*; setas *pv* 28 (25–30) largas, fuertes, 7 (7–8) anchas; 3.4–4.4 veces más anchas que largas; setas *pv* en coxa II setiformes, largas y fuertes; coxa III con setas *av* prominente espiniforme 7 (6–8), ligeramente más cortas y aproximadamente del mismo ancho que las setas *pv* de coxa I

**Anexo 8.** Eigenvalores y porcentaje de varianza acumulada para los componentes principales (PC) 1, 2 y 3 de variables morfométricas de *Laelaps* spp. del Grupo II. Los valores con mayor carga en la variable están marcados en negrita ( $\geq 0.4$ ).

Caracteres	PC1	PC2	PC3
1 LDS	<b>0.68</b>	-0.19	0.36
2 WDS	0.39	<b>0.71</b>	-0.30
3 j5-j5	-0.01	0.02	-0.02
4 z5-z5	0.06	0.01	-0.08
5 j5-z5	0.04	-0.02	-0.01
6 LSS	0.10	-0.10	0.10
7 LS1	0.13	-0.14	-0.03
8 LS2	0.11	-0.09	-0.02
9 LS3	0.10	-0.12	0.08
10 LS4	0.07	0.03	0.07
11 st4-st4	0.04	0.24	-0.01
12 st3-st3	0.12	0.02	-0.07
13 st2-st2	0.07	0.01	0.03
14 WSS	0.13	0.09	-0.12
15 st1-st1	0.06	-0.02	-0.07
16 LGS	0.23	-0.16	0.10
17 Lgs-gen	0.21	-0.24	0.04
18 gen	0.10	-0.03	0.00
19 LZv1	0.07	0.06	0.09
20 LJv1	0.05	0.10	0.15
21 LJv2	0.02	0.12	0.18
22 Jv2-Jv2	0.08	-0.14	-0.02
23 Jv1-Jv1	0.17	-0.15	-0.10
24 Zv1-Zv1	0.14	0.06	-0.10
25 WES	0.16	0.05	-0.12
26 gen-gen	0.00	0.20	0.26
27 Pst-edge	0.00	0.18	0.24
28 Lpan	-0.01	0.04	0.13
29 Lpon	-0.02	0.20	<b>0.45</b>
30 Par-par	-0.01	0.03	0.11
31 WAS	0.15	-0.01	-0.23
32 J5L	0.04	0.03	0.10
33 Z5L	-0.01	0.14	0.25
34 Z5-Z5	0.11	0.00	-0.07
35 J5-J5	0.05	0.08	0.02
36 lj1	0.04	0.00	0.06
37 z1	0.04	0.02	0.06
38 pcx-pcx	0.15	-0.06	-0.20
39 Lpcx	-0.07	0.14	0.22
40 pcx-hyp3	0.06	-0.01	0.00
41 Lhyp3	0.02	0.03	0.01
42 Ldrs Fel	0.07	0.02	0.00
43 Ldsr Gen	0.05	-0.04	-0.08
44 Lprx CxI	0.04	-0.02	-0.02
45 Ldst CxI	0.04	-0.02	-0.11
46 WprxCxI	0.01	0.01	-0.02
47 WdstCxI	0.02	-0.02	-0.01
48 LpstCxII	0.08	0.01	-0.08
49 Lpst CxIII	0.03	0.00	-0.03
50 Lpst CXIV	0.00	0.05	0.05
<b>Varianza acumulada (%)</b>	<b>75.7</b>	<b>82.2</b>	<b>86.4</b>

**Anexo 9:** Trabajo publicados en el transcurso de la presente tesis

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

Melis, M., Espinoza–Carniglia, M., Savchenko, E., Nava, S. & Lareschi, M. (2020) Molecular detection and identification of *Rickettsia felis* in *Polygenis* (Siphonaptera, Rhopalopsyllidae, Rhopalopsyllinae) associated with cricetid rodents in a rural area from central Argentina. *Veterinary Parasitology: Regional Studies and Reports*, 21, 100445.

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 Tropica*, 199, 105146.

Savchenko, E., Melis, M. & Lareschi, M. (2021) Laelapid mites (Mesostigmata) ectoparasites of *Oligoryzomys* (Rodentia: Cricetidae) in north–eastern and central Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 28 (1)