

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS SISTEMÁTICA

DELIMITACIÓN MORFOLÓGICA Y MOLECULAR DE TRES ESPECIES DEL GÉNERO *Amblyomma* (IXODIDA: IXODIDAE) EN MÉXICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ANGEL EDUARDO HERRERA MARES

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARÍA DEL CARMEN GUZMÁN CORNEJO

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. TILA MARÍA PÉREZ ORTÍZ

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DR. HUGO HARLAN MEJÍA MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., NOVIEMBRE, 2019





UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS SISTEMÁTICA

DELIMITACIÓN MORFOLÓGICA Y MOLECULAR DE TRES ESPECIES DEL GÉNERO *Amblyomma* (IXODIDA: IXODIDAE) EN MÉXICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ANGEL EDUARDO HERRERA MARES

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARÍA DEL CARMEN GUZMÁN CORNEJO

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. TILA MARÍA PÉREZ ORTÍZ

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DR. HUGO HARLAN MEJÍA MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., NOVIEMBRE, 2019





UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

OFICIO FCIE/DAIP/0839/2019

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence Directora General de Administración Escolar, UNAM P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de agosto de 2019 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en el campo de conocimiento de Sistemática del alumno HERRERA MARES ANGEL EDUARDO con número de cuenta 310194383 con la tesis titulada "Delimitación morfológica y molecular de tres especies del género Amblyomma (Ixodida: Ixodidae) en México", realizada bajo la dirección de la DRA. MARIA DEL CARMEN GUZMÁN CORNEJO:

Presidente:

DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI

Vocal:

DR. GERARDO PÉREZ PONCE DE LEÓN

Secretario:

DRA. TILA MARÍA PÉREZ ORTIZ

Suplente:

DR. ALEJANDRO FRANCISCO OCEGUERA FIGUEROA

Suplente:

DRA. ROXANA ACOSTA GUTIÉRREZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE

"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 8 de octubre de 2019

DR. ADOLFO GERARDÓ NAVARRO SIGÜENZA COORDINADOR DEL PROGRAMA COORDINACIÓN

AGNS/VMVA/ASR/grf*

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, de la UNAM, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para cursar y concluir mis estudios de Maestría (CVU 850547). Al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP) por el apoyo económico otorgado para poder asistir a una estancia académica a la U.S. National Tick Collection, Statesboro, Georgia, Estados Unidos en agosto de 2018 y el apoyo otorgado para asistir a la 66th Annual Meeting of the Southwestern Association of Naturalists llevada a cabo en la Ciudad de Chihuahua, Chihuahua, México, en abril de 2019. Al Programa de Apoyo a los Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (DGAPA-UNAM-PAPIIT-IN214918) "Riqueza de ectoparásitos asociados con mamíferos y su papel como vectores potenciales de bacterias en la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala" que permitió salir al campo a la Estación de Biología Chamela, Jalisco.

A mi Tutora, Dra. María del Carmen Guzmán Cornejo por la confianza y disposición depositadas en mí para poder terminar este trabajo en tiempo y forma. A los miembros de mi Comité Tutor, Dra. Tila María Pérez Ortiz (Colección Nacional de Ácaros, Instituto de Biología, UNAM) y Dr. Hugo Harlan Mejía Madrid (Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Facultad de Ciencias, UNAM) por el apoyo durante mi formación académica y por las sugerencias dadas al manuscrito de esta tesis que permitieron su culminación en tiempo y forma.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Han sido numerosas las personas que me han acompañado no sólo a lo largo de esta etapa académica, si no a lo largo de mi vida en general. Les ruego me disculpen de antemano si no las menciono por falta de memoria.

A mi familia, por su apoyo constante con mi mamá cuando me voy al campo o de congreso. A mis hermanos, hermanas, sobrinos, sobrinas, cuñadas. Si los mencionó a todos, lleno dos hojas.

A los miembros del Jurado de Examen por sus valiosas aportaciones para el manuscrito de esta tesis:

Dr. Juan José Morrone Lupi (MZFC, UNAM)

Dra. Tila María Pérez Ortiz (IB, UNAM)

Dr. Gerardo Pérez Ponce de León (IB, UNAM)

Dra. Roxana Acosta Gutiérrez, (MZFC, UNAM)

Dr. Alejandro Francisco Oceguera Figueroa (IB, UNAM)

A mi asesora, la Dra. Carmen Guzmán-Cornejo (Meli) por aceptarme nuevamente en el laboratorio para la Maestría. Muchas gracias por toda tu paciencia, por compartir tu tiempo y tus consejos conmigo, por siempre estar dispuesta a resolver mis dudas y por tu confianza. Te estoy infinitamente agradecido.

A la Dra. Lorenza Beati (U.S. National Tick Collection) por su enorme paciencia, por su apoyo en mi visita durante la estancia y por la donación de los primers del marcador *ITS2*. Al Dr. Santiago Nava (INTA, Argentina), por sus valiosos comentarios y la información proporcionada sobre los ejemplares sudamericanos de *A. parvum* y *A. auricularium*. Al Dr. Alberto Guglielmone (INTA, Argentina) por proporcionarme amablemente literatura. A la Dra. Karla Dzul-Rosado (Universidad Autónoma de Yucatán) y a la Dra. Rosario Mata-López (Facultad de Ciencias, UNAM) por la donación de ejemplares. A la M. en C. Griselda Montiel-Parra (CNAC, IB, UNAM) por permitirme revisar los ejemplares depositados en la Colección.

A quienes me acompañaron a campo o me invitaron a participar en sus salidas para la obtención de material: Dr. Andrés M. López-Pérez (University of California, Davis), Dr. Sokani Sánchez-Montes (Facultad de Medicina, UNAM), Dra. Roxana Acosta-Gutiérrez (MZFC, UNAM), Biól. Ali Lira-Olguín (MZFC, UNAM), M. en C. Antonio Galán-Sánchez (Laboratorio de Aracnología, FC, UNAM), P. de Biól. Ana Luisa Ugalde, P. de Biól. Alejandra Cruz-Borjas y Biól. Laura del Castillo Martínez.

A los miembros del Laboratorio de Acarología de la Facultad de Ciencias por aguantarme todos estos años, especialmente a la M. en C. Andrea Rebollo-Hernández, quien siempre estaba dispuesta a ayudarme, a escucharme y a ir por alitas o sushi en las buenas y por hot-dogs en las malas. A la Biól. Laura Del Castillo-Martínez por la confianza, apoyarme y por siempre estar al pendiente de mí en todo momento. Al M. en C. Francisco Medina Soriano por ayudarme a resolver mis dudas taxonómicas y por compartir su conocimiento sobre arácnidos conmigo. A la P. de Biól. Ana Luisa Ugalde y P. de Biól. Sandra Berenice Pérez por su amistad, sus porras, su paciencia y su preocupación hacia mí. Gracias por cantar conmigo y por los pasteles/pastelitos/paletas/galletas que nunca faltaron con ustedes dos.

A la Biól. Susana Guzmán-Gómez del Laboratorio de Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad (II) (IB-LANABIO-UNAM) por su asistencia técnica en la toma de las fotografías de esta tesis. A la Biól. Ofelia Delgado, por el apoyo técnico para la obtención de secuencias de este trabajo, por tu enorme paciencia y tus múltiples consejos. A la Dra. Laura Márquez-Valdelamar y M. en C. Nelly María López Ortiz del Laboratorio de Secuenciación Genómica de la Biodiversidad y de la Salud (IB-LANBIO-UNAM) por su apoyo en la obtención de las secuencias. A los miembros de la CNHE por su apoyo, especialmente a Alex por permitirnos usar el espacio en el laboratorio de molecular. A Gerardo, Paco, Atziri, Lety, Nancy, al maestro David, Anita, Yaneth, Andrés Velázquez y todos los que hicieron esas microestancias muy agradables. A Luis García Prieto por darnos el HONOR de fundar el anexo de Acarología.

A Margarita Ojeda, por tus enseñanzas sobre ácaros, por todo tu apoyo y tus infinitas porras. Muchas gracias por tu amistad y por siempre estar dispuesta a echarme la mano.

A todos/as mis amigos/as que me han acompañado a lo largo de esta etapa. Quiero agradecer principalmente a Karla Sandoval (Karlita, Karlawers, la señora de la tanda) por ser siempre mi apoyo, por estar dispuesta a ir a Walmart conmigo y por siempre enseñarme buena música. A Mauricio Carmona porque sin ti amigo, no sé qué hubiera hecho en la maestría. Gracias por compartir conmigo tu tiempo, tu conocimiento y tu comida; eres un ángel y te mereces lo mejor en esta vida. A Atzallaly Roa y Daniel Martínez: amigos, ya ni sé por qué más agradecerles, sólo sé que gracias por estar siempre a pesar de la distancia, por estar al pendiente de mí y de mi mamá.

A la (finalmente) MVZ Paola Serafín porque con su presencia ilumina mi vida y me ha enseñado a no irme muy rápido en este tobogán llamado vida. A Yair Zimbrón, por ser mi amigo desde CCH y por siempre echarme ánimos para continuar. A Edson, por siempre estar a pesar de todo. A Erwen, Matus, Sulo y Alan por enseñarme que la amistad siempre perdura por sobre todas las cosas. Estoy muy orgulloso de cada uno de ustedes.

A Jasiel y Ximena, por la amistad forjada desde inmunología. Porque a pesar del tiempo y la distancia, nos mantenemos unidos (como antígeno a su anticuerpo).

A Roberto Márquez Hernández por tu ayuda en revisar la bibliografía de esta tesis. Por tu infinita paciencia para enseñarme por 50^a vez cuál es la diferencia entre un borrego y una chiva (en este momento sigo dudando si estoy poniendo a dos animales distintos). Por tu paciencia conmigo (sí, otra vez) y por hacer de Costa Rica una realidad. Te admiro mucho. Muchas gracias por caminar conmigo.

A las maravillosas personas que he conocido en la clínica Polanco: Gris, Doña Mari, Chela, Gabriel, Paty, Elena, La Güera, Carmen, Don José, Doña Lupita, Don Jorge, Doña Lulú, Claudia, Caro, Vanessa, Marú: por echarme porras en los tutorales y estar al pendiente de la salud de mi mamá.

A todos mis amigos/as, profesores/as, compañeros/as, colegas... a todos los que he conocido a lo largo de esta etapa y que por falta de memoria no he mencionado: ¡MUCHAS GRACIAS!

DEDICATORIA

A la memoria de mi papá, Angel Herrera Huerta y mi abuelita, Nicolasa Zúñiga

A mi madre, Candelaria Mares Zúñiga, por ser ejemplo constante de lucha

A mis hermanos Juanis y Eloy, por ser mi principal apoyo

A la memoria de dos colegas que se adelantaron en el camino: José León Pérez y Ernesto Aragón, sé que un día nos volveremos a ver.

A los pacientes, enfermeras/os y cuidadoras/es del Centro de Diagnóstico Ángeles Nefrología de Hemodiálisis, Unidad Polanco por enseñarme el lado humano de la ciencia

"I saw a tick and that changed my life"

-Lorenza Beati

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
Delimitación de especies	3
Phylum Arthropoda	4
Orden Ixodida	5
Familia Ixodidae	9
El género Amblyomma	10
OBJETIVOS	13
ANTECEDENTES	14
Estudios de garrapatas en México	14
Garrapatas del género Amblyomma con espolones en el trocánter	15
Material tipo, huéspedes y registros históricos	15
METODOLOGÍA	21
Trabajo de Campo	21
Colecta de garrapatas sobre la vegetación	21
Colecta de garrapatas sobre huéspedes mamíferos medianos	21
Revisión de Colecciones Biológicas	22
Trabajo de Laboratorio	24
Datos morfométricos	24
Fotografías multifocales	24
Mapas de distribución	24
Análisis molecular	25
Extracción de DNA	25
Amplificación mediante PCR punto final	25
Purificación y secuenciación	26
Análisis filogenéticos	26
Distancias genéticas	28
RESULTADOS	29
Revisión taxonómica	29
Amblyomma auricularium (Conil, 1878)	31
Amblyomma inornatum (Banks, 1909)	39

Amblyomma parvum Aragão, 1908	45
Amblyomma sp	52
Lista huésped-parásito	57
Análisis filogenéticos	63
16S rDNA	63
CoxI	67
ITS2	70
Matrices concatenadas de datos mitocondriales	73
DISCUSIÓN	77
CONCLUSIONES	83
LITERATURA CITADA	84
APÉNDICE I. Localidades (históricas, de salidas al campo y de colecciones científicas) reporten este estudio.	
APÉNDICE II. Método de extracción de DNA para garrapatas mediante el uso del kit QIAGE. DNeasy Blood & Tissue Kit (250)	
APÉNDICE III. Conjunto de primers y condiciones utilizadas para cada uno de los genes	. 103
APÉNDICE IV. Método para purificar DNA de garrapatas utilizando el kit Wizard [®] SV Genor DNA Purification System (Promega)	
APÉNDICE V. Datos morfométricos obtenidos	. 105
APÉNDICE VI. Registros de garrapatas provenientes de Colecciones Biológicas y de salidas a campo obtenidos durante este trabajo.	
APÉNDICE VII. Ejemplares procesados para Biología Molecular.	. 115

LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

Figura 1. Hembra y macho de garrapata del género <i>Amblyomma</i> . Tomado y modificado de Boero
(1957)
B. Órgano de Haller. Fotografía tomada por Angel Herrera-Mares. C. Placa espiracular.
Fotografía tomada por Angel Herrera-Mares. Abreviaturas A = Aerófilos, O= Ostiolo y M =
Mácula
Fig. 3. Árbol filogenético propuesto por Hoogstraal y Aeschlimann (1982) que muestra las
relaciones entre las especies de Ixodidae, Argasidae y Nuttalliellidae
Fig. 4. Morfología externa de una hembra ixódida (<i>Amblyomma</i>). Tomado y modificado de Boero (1957)
Fig. 5. Mapa de distribución de los registros históricos de las garrapatas estudiadas
Fig. 6. Metodología general para la colecta de garrapatas. A y B. Colecta de ejemplares de la vegetación. C y D. Colecta sobre los huéspedes
Fig. 7. Caracteres de importancia taxonómica empleados en este estudio. <i>Amblyomma</i>
auricularium. A. ♀. Base del gnatosoma subtriangular. C. ♂.Base del gnatosoma subrectangular.
B y D. Vista ventral. <i>Amblyomma parvum</i> . E. \circlearrowleft . Carenas, vista dorsal. F. \circlearrowleft . Carenas, vista
ventral30
Fig. 8. <i>Amblyomma auricularium</i> . Hembra. A . Vista dorsal. B . Vista ventral. Macho. C . Vista dorsal. D . Vista ventral. 36
Fig. 9. <i>Amblyomma auricularium</i> . Base del gnatosoma. Hembra. A. Vista dorsal. B. Vista ventral.
Macho. C. Vista dorsal. D. Vista ventral
viacno. C. vista doisai. D. vista ventrai
Figura 10. Distribución geográfica de <i>Amblyomma auricularium</i> en México con registros provenientes de Colecciones Científicas
Fig. 11. Amblyomma inornatum. Hembra. A. Vista dorsal. B. Vista ventral. Macho. C. Vista dorsal.
D. Vista ventral.
Fig. 12. <i>Amblyomma inornatum</i> . Base del gnatosoma. Hembra. A . Vista dorsal. B . Vista ventral.
Base del gnatosoma. Macho. C. Vista dorsal. D . Vista ventral
Fig. 13. Distribución geográfica de <i>Amblyomma inornatum</i> en México con registros provenientes de
Colecciones Científicas
Fig. 14. Amblyomma parvum. Hembra. A. Vista dorsal. B. Vista ventral. Macho. C. Vista dorsal. D.
Vista ventral.
Fig. 15. Amblyomma parvum. Base del gnatosoma. Hembra. A. Vista dorsal. B. Vista ventral.
Macho. C. Vista dorsal. D . Vista ventral.
Fig. 16. Distribución geográfica de <i>Amblyomma parvum</i> en México con registros provenientes de
Colecciones Científicas. 51
Fig. 17. Amblyomma sp. Hembra. A. Vista dorsal. B. Vista ventral. Macho. C. Vista dorsal. D.
Vista ventral
Fig. 18. <i>Amblyomma</i> sp. Base del gnatosoma. Hembra. A . Vista dorsal. B . Vista ventral. Macho. C .
Vista dorsal. D . Vista ventral
Fig. 19. Distribución geográfica de <i>Amblyomma</i> sp. en México con registros provenientes de
Colecciones Científicas. 56
Fig. 20 . Árbol de compromiso inferido del marcador <i>16S rDNA</i> . El árbol fue obtenido mediante
MV. Números por encima de las ramas representan valores de bootstrap

Fig. 21. Árbol de consenso inferido del gen mitocondrial 16S rDNA. El árbol fue obtenido mediante
IB. Números por encima de las ramas representan probabilidades posteriores
Fig. 22. Árbol de compromiso inferido del marcador <i>CoxI</i> . El árbol fue obtenido mediante MV.
Números por encima de las ramas representan valores de bootstrap
Fig. 23. Árbol de consenso inferido del gen mitocondrial <i>CoxI</i> . El árbol fue obtenido mediante IB.
Números por encima de las ramas representan probabilidades posteriores
Fig. 24. Árbol de compromiso inferido del gen nuclear ITS2. El árbol fue obtenido mediante MV.
Números por encima de las ramas representan valores de bootstrap71
Fig. 25. Árbol de consenso inferido del gen nuclear ITS2. El árbol fue obtenido mediante IB.
Números por encima de las ramas representan probabilidades posteriores
Fig. 26 . Árbol de compromiso inferido de las matrices concatenadas de los genes mitocondriales. El árbol fue obtenido mediante MV. Números por encima de las ramas representan valores de bootstrap
Fig. 27 . Árbol de consenso inferido de las matrices concatenadas de los genes mitocondriales. El árbol fue obtenido mediante IB. Números por encima de las ramas representan probabilidades
posteriores
Table 1 Diversity and Consider the state of
Tabla 1. Distancias genéticas obtenidas entre los clados para el gen <i>16S rDNA</i> . Valores expresados como porcentaje
Tabla 2. Distancias genéticas obtenidas entre los clados para el gen CoxI. Valores expresados como porcentaje. 67
Tabla 3. Distancias genéticas obtenidas entre los clados para el gen ITS2. Valores expresados como porcentaje. 70
Tabla 4 . Distancias genéticas obtenidas entre los clados para las matrices concatenadas de los
marcadores mitocondriales. Valores expresados como porcentaje

ÍNDICE DE ABREVIATURAS

BIC: Bayesian Information Criterion (Criterio de Información Bayesiana)

CNAC: Colección Nacional de Ácaros, Instituto de Biología, UNAM.

GABI: Great American Biotic Interchange (Gran Intercambio Biótico Americano)

HH: Harry Hoogstraal Collection, USNMENT.

IB: Inferencia Bayesiana

INEGI: Instituto Nacional de Estadística y Geografía, México.

INTA: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Rafaela, Argentina.

LAFC: Colección del Laboratorio de Acarología, Facultad de Ciencias, UNAM.

MCN: Museo de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina.

MV: Máxima Verosimilitud

ND: No determinado.

RML: Colección del Rocky Mountain Laboratory, USNMENT.

UNAM: Universidad Nacional Autónoma de México.

USNMENT: United States National Tick Collection, Statesboro, Georgia, Estados Unidos.

RESUMEN

De las 25 especies de Amblyomma que se distribuyen en México, Amblyomma auricularium, Amblyomma inornatum y Amblyomma parvum se caracterizan por la presencia de un espolón en el trocánter I y machos con el surco marginal completo. Estas especies junto con Amblyomma pseudoconcolor y Amblyomma pseudoparvum forman un grupo difícil de determinar taxonómicamente. El objetivo de este trabajo fue caracterizar morfológica y molecularmente las especies de este grupo distribuidas en México a partir de la revisión de ejemplares depositados en colecciones científicas y colectados recientemente en campo. Las garrapatas fueron determinadas morfológicamente mediante el uso de literatura especializada. Adicionalmente se obtuvieron secuencias parciales de dos genes mitocondriales: Citocromo Oxidasa I (CoxI) y 16S rDNA (16S), y un marcador nuclear: Espaciador Interno de Transcrito 2 (ITS2). Se analizaron un total de 560 especímenes, de los cuales 235 fueron colectados en México, así como 40 secuencias. Se encontraron dos ejemplares provenientes de Oaxaca que sólo pudieron ser analizados morfológicamente y determinados a un nivel genérico, pero que pertenecen al grupo de garrapatas con espolones en el trocánter I. Aunque pudimos reconocer tres especies morfológicamente, los análisis moleculares arrojaron solo dos clados, el de A. inornatum y el reconocido como A. auricularium/A. parvum. La inclusión de nuevos ejemplares y secuencias de Centro y Sudamérica contribuirán a delimitar las especies y su distribución geográfica.

ABSTRACT

Of the 25 species of Amblyomma known to occur in Mexico, Amblyomma auricularium, Amblyomma inornatum and Amblyomma parvum are characterized by the presence of a spur on trochanter I and males with a complete marginal groove. These species, together with Amblyomma pseudoconcolor and Amblyomma pseudoparvum, constitute a group difficult to determine taxonomically. The objective of this work was to characterize morphologically and molecularly the Mexican species of this group, through the revision of specimens deposited in scientific collections and those collected more recently. Ticks were identified using specialized literature. Furthermore, we obtained partial sequences of two mitochondrial genes: Cytochrome Oxidase I (CoxI) and 16S rDNA (16S), and a nuclear gene: Internal Transcribed Spacer II (ITS2). We analyzed a total of 560 specimens, from which 235 were collected in Mexico, as well as 40 sequences. We found two individuals from Oaxaca that we were able to identify morphologically just to a generic level. These specimens belongs to the group of ticks with spurs on trochanter I. Although we recognized three species morphologically, the molecular analysis showed only two clades, the one of A. inornatum and the one recognized as A. auricularium/A. parvum. The addition of new samples from Central and South America will contribute to delimit taxonomic units and their geographical distribution.

INTRODUCCIÓN

Delimitación de especies

La taxonomía o sistemática es la rama de la biología que se encarga de cinco grandes tareas: identificar, nombrar, clasificar y describir taxones (i.e. circunscripción/delimitación), así como la realización de filogenias (Knapp, 2008; Dantas-Torres, 2018). Existen pocas dudas de que la unidad central para la taxonomía es la especie y que la asociación inequívoca nombre científico-especie es fundamental para contar con un sistema de referencia confiable de información biológica (Padial et al., 2010). La delimitación de especies es una de las principales metas en la biología ya que establecer los límites que existen entre éstas es un pre-requisito para poder realizar estudios de evolución, ecología y epidemiología, entre otros (Mayden, 2002). Establecer los límites basándose en un solo criterio como la morfología, puede resultar complicado, ya que las diferencias a este nivel suelen ser sutiles, difíciles de describir y aplicables solamente a algunos estados del ciclo de vida o sólo a un género cuando se trata de organismos dioicos (Meier, 2008). Existe una vasta literatura acerca del "problema de las especies" sobre el cual se ha discutido y argumentado desde hace muchos años pero hasta el día de hoy, no existe una definición de especie que pueda ser aplicable de manera universal (Winston, 1999). En este contexto, varios conceptos de especie han sido propuestos, cada uno utilizando alguna fuente de información particular para su definición, entre los que se encuentran el biológico, el evolucionista, el filogenético, el ecológico, el fenético y el morfológico (Mayden, 2002). Sin embargo, cuando las especies son consideradas como linajes de metapoblaciones que evolucionan independientemente (De Queiroz, 2007), distintas líneas de evidencia pueden ser utilizadas (e.g. morfología, moléculas, ecología o distribución) para poder delimitarlas, ya que son aditivas entre ellas y ninguna necesariamente exclusiva (Nava et al., 2016). Es por ello que la taxonomía integrativa fue un término acuñado de manera formal en el año 2005 y que se definió como una herramienta útil para delimitar y describir taxones mediante la integración de información de diferentes tipos de datos (líneas de evidencia) y metodologías (Dayrat, 2005; Jörgen y Schrödl, 2013; Pante et al., 2015).

Por otro lado, la taxonomía tradicional (*i.e.* taxonomía basada meramente en morfología) constituye un reto debido a que la literatura es a menudo inaccesible y gran parte

de su almacenamiento en medios electrónicos se encuentra en una fase temprana, lo que obliga a muchos taxónomos a dejar numerosos grupos "huérfanos" debido a la escasa literatura disponible y la poca formación de especialistas. Sumado a ello, los organismos que conforman la mayor parte de la biodiversidad son invertebrados poco carismáticos, por lo que son escasos los estudiantes que se interesan en esta rama de la biología (Meier, 2008; Sluys, 2013). Además, no se obtiene mucho financiamiento en el área debido a que se considera erróneamente que la sistemática es una ciencia meramente descriptiva, que no realiza trabajos de gran interés como lo hace la evolución, refiriéndola como "La cenicienta de la ciencia", que sólo trabaja para otras disciplinas (Padial y De la Riva, 2007; Sluys, 2013). El conocimiento sobre la biodiversidad global está lejos de completarse debido a las problemáticas expuestas y a que la tasa de extinción en estos días es alta por lo que es probable que mucha de la diversidad no se logre llegar a inventariar si no se incrementa el número de taxónomos profesionales (Godfray, 2002; Sluys, 2013; Costello, 2015).

Phylum Arthropoda

Con cerca de un millón de especies vivas descritas y de tres a 100 veces más que se estiman por nombrar y describir, el phylum Arthropoda es uno de los más diversos que se conocen dentro de los animales. Existen cuatro grupos de artrópodos claramente distinguibles, que usualmente son reconocidos como subphyla: Trilobita (trilobites y sus parientes, con un registro fósil que va desde el Cámbrico temprano hasta el final del Pérmico), Pancrustacea (cangrejos, langostas, insectos y parientes), Myriapoda (ciempiés, milpiés, etc.) y Chelicerata. El subphylum Chelicerata está representado por alrededor de 113 000 especies vivas y cerca de 2 000 especies fósiles. Los quelicerados incluyen a los Xiphosura (cacerolitas de mar), Arachnida (arañas, escorpiones, ácaros, garrapatas, opiliones, entre otros) y Pycnogonida ("arañas de mar"). Los arácnidos (Arachnida) se caracterizan por poseer un cuerpo dividido en dos tagmas: prosoma anterior, el cual posee seis pares de apéndices unirámios (quelíceros, pedipalpos, cuatro pares de patas) y el opistosoma posterior. El intercambio gaseoso lo realizan por medio de filotráqueas, lirifisuras o tráqueas; excreción por medio de glándulas coxales y/o derivados endodérmicos (túbulos de Malpigio); presentan ocelos u ojos compuestos que pueden ir desde un par a ocho y un ganglio cerebral tripartita donde el deuterocerebro inerva a los quelíceros (Brusca et al., 2016).

Dentro de los arácnidos, los ácaros son uno de los grupos más diversos en número de especies y en asociaciones ecológicas: se encuentran a lo largo de todo el mundo en suelos descompuestos de materia orgánica, en plantas, aguas continentales, hábitats marinos profundos; sobre y dentro de los animales. Los microhábitats en los que pueden ser encontrados sobre animales son asombrosos, por ejemplo, dentro del ano de murciélagos, en conductos nasales de las focas, en orejas de puercoespines, en pulmones de búhos, entre la piel de las patas de aves y en el sistema digestivo de erizos de mar (Beccaloni, 2009). En los ácaros, a diferencia del resto de los quelicerados, el prosoma y opistosoma se encuentran fusionados y una región de cutícula flexible, el surco circumgnatosomal, separa a los quelíceros y pedipalpos del resto del cuerpo. Esta región anterior es conocida como capítulo o gnatosoma y el resto del cuerpo se denomina idiosoma (Brusca *et al.*, 2016).

Esquemas recientes de clasificación separa a los miembros del antiguo "Acari" en dos grupos: Parasitiformes y Acariformes, el último albergando la gran mayoría de las especies (Brusca *et al.*, 2016). El origen del nombre Parasitiformes es fácil de entender ya que muchas especies son parásitos importantes de vertebrados (Walter y Proctor, 2013). El superorden se caracteriza por albergar especies con uno a cuatro pares de estigmas dorsolaterales o ventrolaterales posteriores a la coxa II; ausencia de ojos medios; región esternal distinguible ya que la mayoría de las coxas de las patas se encuentran libres y son móviles; ausencia de birrefringencia en las sedas del cuerpo y por presentar un desarrollo de tipo epimórfico (nacen con un número fijo de segmentos y no se agregan nuevos como en el caso de Acariformes) (Evans, 1992; Lindquist *et al.*, 2009; Walter y Proctor, 2013). Los cuatro órdenes dentro de Parasitiformes son: Mesostigmata, Opilioacarida, Holothyrida e Ixodida (Dunlop y Alberti, 2007).

Orden Ixodida

Las garrapatas (orden Ixodida) resultan familiares para la mayoría de las personas en las regiones tropicales del mundo. Son artrópodos hematófagos obligados, parásitos de todos los vertebrados terrestres (Lindquist *et al.*, 2009; Nava *et al.*, 2017), aunque existen registros de algunas especies parasitando invertebrados de forma ocasional (Portugal y Goddard, 2015). El orden está representado por 3 familias: Ixodidae (aproximadamente 722 especies), Argasidae (aproximadamente 216 especies) y Nuttallielidae (1 especie) (Nava *et al.*, 2017;

Dantas-Torres, 2018). Recientemente se propuso una familia fósil monotípica, Deinocrotonidae, descrita con ejemplares hallados en ámbar del Cretácico (hace 99 millones de años) cuyos representantes se proponen como parásitos de dinosaurios con plumas (Peñalver *et al.*, 2017). Los miembros de la familia Ixodidae son conocidas comúnmente como "garrapatas duras" por presentar un escudo dorsal esclerotizado, mientras que las de la familia Argasidae son conocidos como "garrapatas blandas" por su tegumento que puede ser mamilado, tuberculado o espinoso (Durden y Beati, 2013). Su ciclo de vida incluye el huevo y los estados de desarrollo de larva (hexápoda), ninfa (octápoda) y adultos (octapódos). Las hembras de las garrapatas de la familia Ixodidae se caracterizan por presentar un escudo pronotal, es decir, que sólo cubre la porción anterior del idiosoma dorsal, mientras que en los machos el escudo cubre completamente el dorso (Fig. 1). Aunque las ninfas son octópodas y similares a las hembras, se pueden diferenciar de estas por la ausencia de unas estructuras presentes en el dorso de la base del gnatosoma denominadas áreas porosas y por la ausencia de abertura genital (Fig. 1)

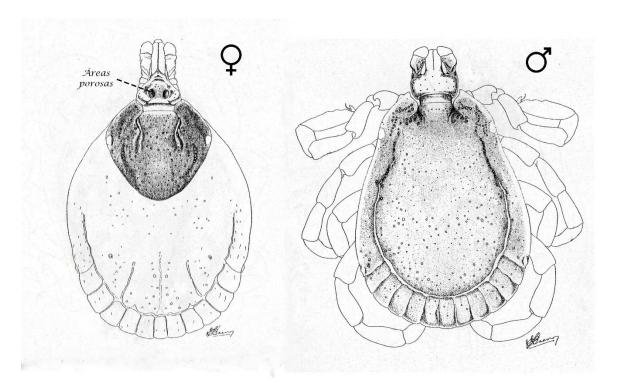


Figura 1. Hembra y macho de garrapata del género *Amblyomma*. Tomado y modificado de Boero (1957)

Las garrapatas pueden ser reconocidas por tres caracteres diagnósticos: un hipostoma, la presencia de un órgano sensorial especializado denominado órgano de Haller y porque los estigmas están asociados a una placa estigmal y se encuentran por detrás del último par de patas en estadios ninfales y en los adultos (Sonenshine y Roe, 2013). El hipostoma, el órgano de alimentación de las garrapatas, es la extensión ventral media de la base del gnatosoma entre los pedipalpos, cubierto con dientes recurvados ventrales en la mayoría de las especies (Fig. 2A), el cual tiene un pronunciado canal preoral en su superficie dorsal (Sonenshine y Roe, 2013). El órgano de Haller (Fig. 2B) es un complejo sensitivo que consiste de una fosa anterior y una cápsula posterior localizado en la cara dorsal del tarso I de todos los estados de desarrollo que provee un sitio para recibir estímulos químicos, olfatorios y microclimáticos (Keirans, 2009). La fosa anterior contiene una serie de sedas modificadas denominadas sensilas las cuales contienen en su extremo posterior un poro por donde reciben estímulos del medio y cada una de las sensilas está conectada con una serie de neuronas que inervan hacia el sistema nervioso periférico (Foelix y Axtell, 1972). Un conjunto sensorial similar al del órgano de Haller de las garrapatas ha sido observado en varios Mesostigmata y en miembros de la familia Allothyridae (Orden Holothyrida). Basado en estas similitudes, Lehtinen (1991) sugirió una relación filogenética cercana entre las garrapatas y los holotíridos y postuló como grupo hermano de estos dos taxones a los Mesostigmata, hipótesis corroborada posteriormente utilizando marcadores nucleares (Klompen, 2010). Los estigmas son las aberturas externas del sistema respiratorio de muchos artrópodos. En garrapatas, los estigmas se encuentran en una placa (Fig. 2C) que contiene una serie de poros denominados aerófilos los cuales abarcan la mayor parte de la superficie de la placa, excepto una zona denominada macula donde se encuentra el ostiolo; en esta zona se lleva a cabo el intercambio gaseoso (Fielden y Duncan, 2013).

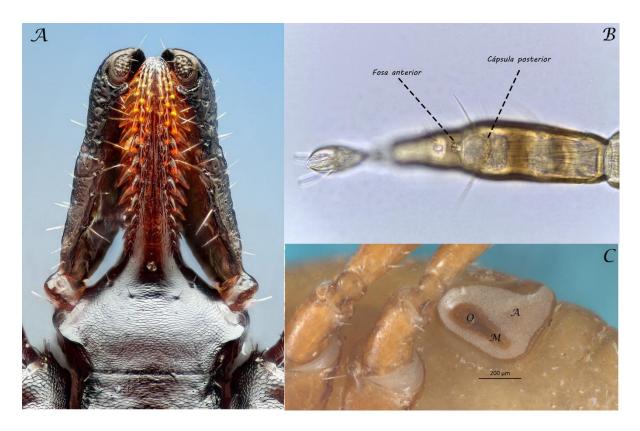


Figura 2. Morfología general de los ixódidos. **A**. Hipostoma. Fotografía tomada por John Hallmén. **B**. Órgano de Haller. Fotografía tomada por Angel Herrera-Mares. **C**. Placa espiracular. Fotografía tomada por Angel Herrera-Mares. Abreviaturas **A**= Aerófilos, O= Ostiolo y **M**= Mácula.

Debido a su alimentación enteramente hematófaga, las garrapatas pueden transmitir una enorme variedad de agentes causales de enfermedades más que cualquier otro grupo de artrópodos. Aunque los mosquitos transmiten patógenos que infectan más personas y causan enfermedades más severas a animales y humanos (e.g. malaria, dengue, fiebre amarilla, etc.), las garrapatas transmiten una gran variedad de organismos los cuales incluyen hongos, virus, bacterias y protozooarios (Estrada-Peña, 2015a). La intoxicación de los huéspedes por toxinas presentes en la saliva es conocida en algunas garrapatas blandas y duras. La parálisis en las personas afecta los miembros inferiores y se disemina hacia el torso, miembros superiores y cabeza a las pocas horas y ocurren debido a la infestación por *Ixodes holocyclus* en Australia y por *Amblyomma americanum*, *Dermacentor andersoni* y *Dermacentor variabilis* en Norteamérica (Dusbábek, 2002).

Familia Ixodidae

La situación taxonómica de los ixódidos ha sido estudiada a profundidad y existe casi un consenso acerca de la posición filogenética de la familia y sus géneros (Estrada-Peña, 2015a). Hoogstraal y Aeschlimann (1982) publicaron el primer árbol filogenético para ixódidos, basado en morfología, ciclos de vida y asociación con los huéspedes (Fig. 3) y reconocieron cuatro subfamilias. Posteriormente, Filippova (1994) presentó una clasificación alternativa la cual fue construida con base en la quetotaxia de las valvas anales y propuso dos subfamilias: Amblyomminae e Ixodinae con tribus como subdivisiones. Tradicionalmente, la familia Ixodidae se divide en dos grandes grupos basados en caracteres morfológicos y biológicos: **Prostriata**, que contiene a todas las especies del género *Ixodes* y **Metastriata**, formado por el resto de los géneros (Warburton, 1907). Los Prostriata se caracterizan por ser especies con el surco anal anterior al ano y el vientre de los machos cubiertos por varias placas, mientras que en Metastriata el surco anal se encuentra posterior al ano o puede ser indistinto (Fig. 4) y el vientre de los machos puede, o no, estar cubierto por placas (Nava et al., 2017). Además, los dos grupos se pueden diferenciar debido al comportamiento durante la reproducción: en las especies del género Ixodes (Prostriata) la cópula se lleva a cabo en el suelo mientras que en los Metastriata, esta ocurre sobre el huésped y sólo después de que la hembra haya ingerido una cierta cantidad de sangre. Lo anterior ocurre debido a que durante este proceso, la hembra libera una hormona sexual llamada 2,6-diclorofenol que también funciona como hormona de congregación para los machos. Por lo tanto, la espermatogénesis y ovogénesis de los Prostriata se lleva a cabo con una pequeña cantidad de alimento durante el estado de ninfa mientras que en los Metastriata, ambos procesos ocurren exclusivamente durante la alimentación en el estado adulto (Estrada-Peña, 2015b). Dentro de los Metastriata actualmente se reconocen cuatro subfamilias conformadas por 11 géneros: Amblyomminae (Amblyomma), Bothriocrotoninae (Bothriocroton) Haemaphysalinae (Haemaphysalis) y Rhipicephalinae (Anomalohimalaya, Cosmiomma, Dermacentor, Hyalomma, Margaropus, Nosomma, Rhipicentor y Rhipicephalus) (Hoogstraal y Aeschlimann, 1982; Durden y Beati, 2013). Recientemente se han propuesto dos nuevos géneros cuya inclusión dentro de alguna de las cuatro subfamilias es incierta: Robertsicus y Archaeocroton (Barker y Burger, 2018; Beati y Klompen, 2019).

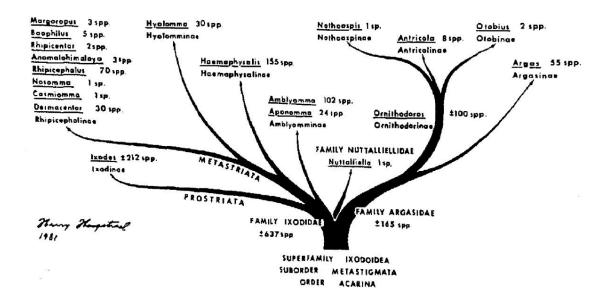


Figura 3. Árbol filogenético propuesto por Hoogstraal y Aeschlimann (1982) que muestra las relaciones entre las especies de Ixodidae, Argasidae y Nuttalliellidae

El género Amblyomma

Las especies del género se caracterizan por poseer un escudo usualmente ornamentado, ojos y festones presentes, pedipalpos largos, siendo el artejo II el más largo; placa estigmal subtriangular o en forma de coma (Fig. 4) (Guzmán-Cornejo *et al.*, 2011).

Análisis moleculares utilizando mitogenomas y genes nucleares (18S, 28S) mostraron que Amblyomma no representa un grupo monofilético (Burger et al., 2012; Sonenshine y Roe, 2013). Algunas de las especies que parasitan reptiles y que carecen de ojos y ornamentación en el escudo eran agrupadas antiguamente dentro del género Aponomma Neumann. Sin embargo, Klompen et al. (2002) sinonimizaron al género Aponomma con Amblyomma y elevaron el subgénero Bothriocroton (Aponomma) a una categoría genérica, creando su propia subfamilia para agrupar a las especies de garrapatas Indo-Australianas. En este trabajo, dos especies de Aponomma de posición incierta fueron agrupadas dentro de

Amblyomma, haciendo el género polifilético (Burger et al., 2012). La solución más "taxonómicamente estable" para resolver la polifilia del género Amblyomma fue describir dos nuevos géneros monotípicos para cada una de las dos especies de Aponomma: Robertsicus elaphensis (Price) y Archaeocroton sphenodonti (Dumbleton) (Barker y Burger, 2018).

El mayor número de las especies de *Amblyomma* se encuentra exclusivamente en la región Neotropical. Su distribución abarca las seis regiones zoogeográficas, aunque el género está ausente en islas remotas y alrededor de los polos. *Amblyomma* aparece representado en ámbar del Cretácico tardío (aproximadamente hace 99 millones de años) en depósitos de Myanmar (Chitimia-Dobler *et al.*, 2017). Los huéspedes predilectos de *Amblyomma* son los reptiles, aunque dos especies pueden ser encontradas exclusivamente sobre anfibios (*Amblyomma dissimile* y *A. rotundatum*) y muchas otras son parásitas de mamíferos. Aunque la importancia de las aves como huéspedes de los estados inmaduros de algunas pocas especies había sido reconocida históricamente, estudios recientes han demostrado que muchas más especies de *Amblyomma* de las que se habían especulado dependen de las aves para el mantenimiento de las larvas y las ninfas (Guglielmone *et al.*, 2014; Nava *et al.*, 2017). De las aproximadamente 137 especies del género conocidas a nivel mundial (Durden y Beati, 2013 Nava *et al.*, 2017), 25 de ellas tienen distribución en México (Guzmán-Cornejo *et al.*, 2011; Barker y Burger, 2018).

Dentro de esta diversidad de garrapatas, tres de ellas, *A. auricularium*, *A. inornatum* y *A. parvum* se caracterizan por presentar espolones en los trocánteres (más evidente en el trocánter I) y porque los machos tienen el surco marginal completo, características que sólo comparten con las especies sudamericanas *A. pseudoconcolor* y *A. pseudoparvum* con las que forman un grupo filogenéticamente cercano (Nava *et al.*, 2008; Medlin *et al.*, 2015). Esta relación morfológica está apoyada también por datos genéticos nucleares (*18S rRNA*) y mitocondriales (*12S rRNA* y *16S rRNA*) (Medlin *et al.*, 2015; Nava *et al.*, 2017). Además de las afinidades morfológicas y moleculares, estas garrapatas parasitan casi a los mismos huéspedes o por lo menos, huéspedes que se encuentran relacionados (Guzmán-Cornejo *et al.*, 2011).

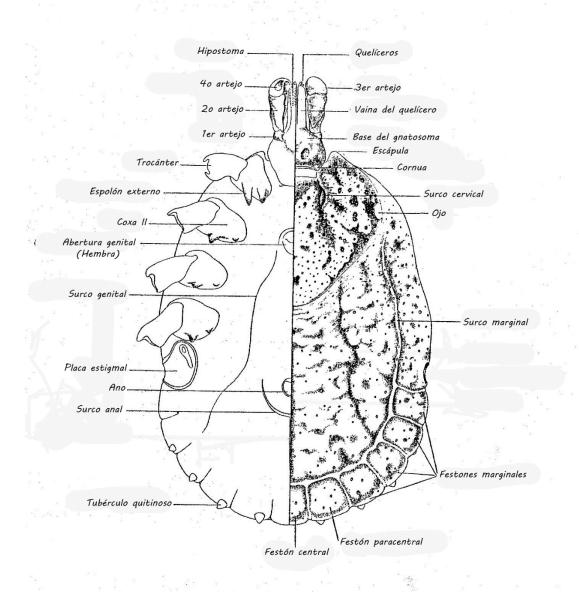


Figura 4. Morfología externa de una hembra ixódida (*Amblyomma*). Tomado y modificado de Boero (1957)

OBJETIVOS

General

Corroborar la presencia de las especies *A. auricularium*, *A. inornatum* y *A. parvum* en México a través de su diferenciación morfológica y molecular.

Particulares

- Determinar morfológicamente los ejemplares obtenidos para su caracterización morfológica.
- 2) Obtener secuencias moleculares de genes mitocondriales (*16S rDNA*, Citocromo Oxidasa Subunidad I, *CoxI*) y nucleares (Espaciador Interno de Transcrito 2 (*ITS2*)) de las especies recolectadas para analizarlas y compararlas con secuencias depositadas en GenBank.
- 3) Generar mapas de distribución geográfica de las especies presentes en México.

ANTECEDENTES

Estudios de garrapatas en México

Carl Ludwig Koch (1844) fue quien inició los estudios sobre garrapatas en el país al describir cinco especies que son válidas hasta el día de hoy: el argásido *Ornithodoros coriaceus* (Argasidae), y los ixódidos *Amblyomma dissimile, A. ovale, A. tenellum* (=A. *imitator*) y *A. mixtum* (Koch, 1844; Nava *et al.*, 2014a; 2014b). En 1899 el naturalista francés Louis-Georges Neumann describe a *A. coelebs* para Guanajuato y años más tarde cita por primera vez para el país a *A. maculatum* (Hoffmann, 1962). Un trabajo importante que abordó el tema de las garrapatas fue el de Samuel Macías Valadez (1923) quien reunió en una monografía la información taxonómica disponible hasta esa fecha para las especies conocidas en el país. Contemporáneo a este autor, el Dr. Carlos C. Hoffmann recolectó la información disponible hasta ese momento para los argásidos, resumiéndola en un trabajo titulado: "Los argásidos de México" (Hoffmann, 1930). Posterior a éste, diversos autores describieron y citaron por primera vez diversas especies de garrapatas para el país (*e.g.* Mooser, 1932; Hoffmann, 1950; 1958) los cuales fueron reunidos en el trabajo monográfico de la Dra. Anita Hoffmann el cual incluye datos de distribución para las especies encontradas hasta ese momento, así como datos de patógenos transmitidos por garrapatas (Hoffmann, 1962).

Durante los siguientes años, varios autores aportaron nuevos datos de distribución de garrapatas, sobre todo en fauna silvestre (e.g. Kohls et al., 1970; Romero-Castañón et al., 2008). Recientemente, trabajos importantes en el tema de garrapatas para el país han sido los conducidos por Guzmán-Cornejo quien se dio a la tarea de recopilar la información bibliográfica disponible posterior al trabajo de Hoffmann (1962), además de aportar nuevos datos de distribución geográfica basándose en material depositado en colecciones científicas los cuales fueron publicadas para algunos de los géneros de ixódidos en el país como *Ixodes* (Guzmán-Cornejo et al., 2007; Guzmán-Cornejo y Robbins, 2010), *Amblyomma* (Guzmán-Cornejo et al., 2011) y *Dermacentor* (Guzmán-Cornejo et al., 2016), así como para la familia Argasidae (Guzmán-Cornejo et al., 2019).

Garrapatas del género Amblyomma con espolones en el trocánter

Dentro del género Amblyomma, existe un grupo de especies caracterizado por presentar espolones en el trocánter, al que pertenecen las especies: Amblyomma auricularium (Conil), Amblyomma inornatum (Banks), Amblyomma parvum Aragão, Amblyomma pseudoconcolor Aragão y Amblyomma pseudoparvum Guglielmone, Mangold y Keirans. Diversos autores han discutido sobre la similitud morfológica y genética de estas garrapatas que presentan como carácter diagnóstico la presencia de espolones en el trocánter I (Boero, 1957; Jones et al., 1972; Guglielmone et al., 1990; Nava et al., 2008). Camicas et al. (1998) agruparon estas garrapatas dentro del subgénero Adenopleura Macalister, el cual está caracterizado por contener especies con un "cuerpo comprimido, hipostoma (=rostrum) dentado con hileras de dientes en forma de ganchos recurvados. Idiosoma (=abdomen) con dos sacos glandulares laterales que se abren en la superficie" (Macalister, 1872). Aunque Camicas y Morel (1977) y Camicas et al. (1998) manejan subgéneros de Amblyomma, muchos autores prefieren no seguir este esquema de clasificación (Klompen et al., 1997; Guglielmone et al., 2014).

Material tipo, huéspedes y registros históricos

En esta sección se presentan los datos de distribución histórica en América de las cinco especies de garrapatas que presentan espolones en el trocánter I, su distribución histórica en México, la cual es presentada de la siguiente manera: **ESTADO:** Localidad, huésped (Cita). Cuando la información no se conoce o es difícil de inferir de los trabajos originales, se denota como "ND" (No determinado).

Amblyomma auricularium (Conil, 1878)

Material tipo: Depósito no especificado, bajo el nombre *Ixodes auricularius* (Conil, 1878) (Guglielmone *et al.*, 2003a).

Huéspedes principales: Xenarthra, principalmente armadillos (Guglielmone *et al.*, 2003a).

Distribución geográfica: Argentina, Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, El Salvador, Guyana Francesa, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Panamá, Paraguay, Trinidad y Tobago, Surinam, Uruguay y Venezuela. También se encuentra en la región Neártica (Estados Unidos) (Guglielmone *et al.*, 2003a, 2003b; Mertins *et al.*, 2017).

Distribución en México: MICHOACÁN: Apatzingán, Dasypus novemcinctus (Hoffmann, 1962); Tumbiscatio, "iguana", (Guzmán-Cornejo et al., 2011). NAYARIT: Tepic, Dasypus novemcinctus (Guzmán-Cornejo et al., 2011). QUINTANA ROO: Ejido Caoba; Ejido Laguna Om, Cuniculus paca (Arana-Guardia et al., 2015). SINALOA: Copala, Dasypus novemcinctus (Hoffmann, 1962). TABASCO: Teapa, Dasypus novemcinctus (Guzmán-Cornejo et al., 2011); ND, Tamandua mexicana (Muñoz-García et al., 2019). YUCATÁN: Ticul, Canis lupus familiaris (Rodríguez-Vivas et al., 2016) (Fig. 5).

Amblyomma inornatum (Banks, 1909)

Material tipo: Depósito no especificado por Banks (1909) (Guglielmone *et al.*, 2003a).

Huéspedes principales: Parasita una gran variedad de mamíferos, frecuentemente perros y lagomorfos y se ha reportado sobre aves (Voltzit, 2007; Scott *et al.*, 2019).

Distribución geográfica: Canada (Scott *et al.*, 2019), Costa Rica (Álvarez *et al.*, 2000), Estados Unidos (Banks, 1909; Cooley y Kohls, 1939, 1944), Guatemala (Eads y Borom, 1975), Panamá (Fairchild, 1943) y Venezuela (Muñoz y Casanueva, 2001). Se encuentra principalmente en la región Neártica.

Distribución en México: **ND**: ND, ND (Vargas, 1955). **CHIAPAS**: ND, ND (Woodham *et al.*, 1983; Delabra *et al.*, 1996); Reserva de la Biósfera "Montes Azules", *Pecari tajacu*, *Tayassu pecari* (Romero-Castañón *et al.*, 2008). **COAHUILA**: ND, ND (Woodham *et al.*, 1983; Delabra *et al.*, 1996); Rancho La Golondrina, Río Sabinas, Muzquiz, ND (Cooley y Kohls, 1939). **DURANGO**: Atotonilco, *Sigmodon hispidus* (Eads y Borom, 1975).

HIDALGO: ND, ND (Woodham et al., 1983). JALISCO: ND, ND (Delabra et al., 1996). MICHOACÁN: ND, ND (Woodham et al., 1983; Delabra et al., 1996). MORELOS: Oastepec (sic!) (Oaxtepec), sobre liebres (Tovar, 1944). NAYARIT: ND, ND (Woodham et al., 1983; Delabra et al., 1996). **NUEVO LEÓN:** ND, ND (Woodham et al., 1983; Delabra et al., 1996). OAXACA: ND, ND (Woodham et al., 1983; Delabra et al., 1996); Santa Catarina de Sena, Tlalixtac de Cabrera, Canis lupus familiaris (Guzmán-Cornejo et al., 2011). PUEBLA: ND, ND (Woodham et al., 1983; Delabra et al., 1996). QUINTANA ROO: Ejido Caoba; Ejido Laguna Om, Pecari tajacu, Odocoileus virginianus, Cuniculus paca, Dasyprocta punctata, Mazama temama, Urocyon cinerargenteus, Panthera onca (Arana-Guardia et al., 2015). SINALOA: ND, ND (Woodham et al., 1983; Delabra et al., 1996); ND, ex Bos primigenius taurus (Guzmán-Cornejo et al., 2011). SONORA: ND, ND (Woodham et al., 1983; Delabra et al., 1996). **TABASCO:** ND, ND (Woodham et al., 1983; Delabra et al., 1996). TAMAULIPAS: ND, ND (Woodham et al., 1983; Delabra et al., 1996). VERACRUZ: ND, ND (Delabra et al., 1996); Cotaxtla, Homo sapiens (Gibson y Carrillo, 1959). YUCATÁN: ND, ND (Delabra et al., 1996). ZACATECAS: ND, ND (Woodham et al., 1983; Delabra et al., 1996) (Fig. 5).

Amblyomma parvum Aragão, 1908

Material tipo: Colección Nacional de Garrapatas de los Estados Unidos (USNMENT) (Guglielmone *et al.*, 1990)

Huéspedes principales: La especie ha sido encontrada sobre una amplia variedad de mamíferos domésticos y silvestres, incluyendo humanos (Voltzit, 2007).

Distribución geográfica: Argentina, Bolivia, Brasil, Costa Rica, Guatemala, Nicaragua, Panamá, Venezuela (Guglielmone *et al.*, 1990; Nava *et al.*, 2008); El Salvador (Payne y Scott, 1982); Guyana Francesa (Floch y Fauran, 1959) y Paraguay (Quinlan *et al.*, 1980).

Distribución en México: CAMPECHE: ND, ND (Woodham et al., 1983). CHIAPAS: ND, Equus ferus caballus (Guglielmone et al., 1990); ND, ND (Woodham et al., 1983). GUERRERO: ND, "onza o león" (Guzmán-Cornejo et al., 2011). JALISCO: Estación de Biología "Chamela", vegetación (Guzmán-Cornejo et al., 2011); humanos (Sánchez-Montes et al., 2016). MORELOS: ND, ND (Woodham et al., 1983). OAXACA: ND, Didelphis sp. (Guzmán-Cornejo et al., 2011); Nizanda, Asunción Ixtaltepec, Dasypus novemcinctus (Guzmán-Cornejo et al., 2011). TABASCO: ND, ND (Woodham et al., 1983); ND, Dasypus novemcinctus (Hoffmann et al., 1972). TAMAULIPAS: ND, ND (Woodham et al., 1983). YUCATÁN: ND, ND (Ojeda-Chi et al., 2019b); ND, Dasypus novemcinctus (Hoffmann, 1950); Dzidzantún, Canis lupus familiaris (Dzul-Rosado et al., 2013); Chochola, ND (Lado et al., 2016); Valladolid, Canis lupus familiaris (Rodríguez-Vivas et al., 2016); Mérida, Felis silvestris catus (Rodríguez-Vivas et al., 2016); Yaxcheku, Canis lupus familiaris (Ojeda-Chi et al., 2019a) (Fig. 5).

Amblyomma pseudoconcolor Aragão, 1908

Material tipo: Avaré, São Paulo, Brasil, *Dasypus* sp., *Nothura maculosa* (Aves) (Aragão, 1908b). Posiblemente depositado en el Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Brasil (Guglielmone *et al.*, 2003a).

Huéspedes principales: Xenarthra (Guglielmone *et al.*, 2003a)

Distribución geográfica: Argentina, Brasil, Guyana Francesa, Paraguay, Surinam, Uruguay (Guglielmone *et al.*, 2003a) y Bolivia (Robbins *et al.*, 2003)

Distribución en México: CHIAPAS: Reserva de la Biósfera "Montes Azules", *Mazama americana* (Romero-Castañón *et al.*, 2008).

Comentarios taxonómicos: Algunos registros publicados por Romero-Castañón *et al.* (2008) al parecer son erróneos tal y como lo señalan Guzmán-Cornejo *et al.* (2011). Por su

parte, Nava et al. (2017), sugieren que el registro en México de esta especie debe ser

reevaluado reexaminando los ejemplares utilizados. Camicas et al. (1998) consideran a A.

pseudoconcolor como un sinónimo de A. auricularium, sin embargo, ambos taxones

representan dos entidades taxonómicas distintas (Nava et al., 2017).

Amblyomma pseudoparvum Guglielmone, Mangold y Keirans, 1990

Material tipo: Rivadavia, Salta, Argentina, Dolichotis salinicola (holotipo). Puesto La Paz,

Anta, Salta, Argentina, Dolichotis salinicola (Alotipo) (Guglielmone et al., 1990). Material

depositado en la Colección Nacional de Garrapatas de los Estados Unidos (USNMENT),

Museo de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina (MCN) e

Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Rafaela, Argentina (INTA) (Guglielmone et

al., 2003a).

Huéspedes principales: La mara, *Dolichotis salinicola* (Rodentia: Caviidae) y el ganado son

los huéspedes principales de esta especie (Guglielmone et al., 1990).

Distribución geográfica: Argentina (Guglielmone et al., 1990) y Brasil (Guglielmone et al.,

2003a).

Distribución en México: No ha sido reportada en el país.

19

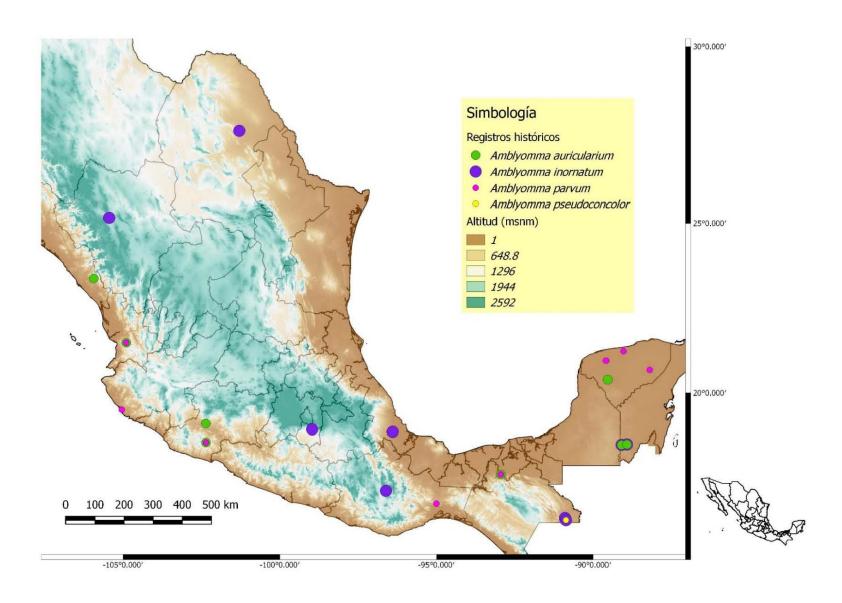


Figura 5. Mapa de distribución de los registros históricos de las garrapatas estudiadas.

METODOLOGÍA

Para cumplir con los objetivos planteados en el presente estudio, se revisaron ejemplares depositados en colecciones científicas, así como la obtención de ejemplares a partir de muestreos de campo.

Trabajo de Campo

Se realizaron tres salidas al campo a los estados de **JALISCO**: Estación de Biología "Chamela", La Huerta, perteneciente a la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala (19°30'N, 105° 02.5'W); **MORELOS**: Oaxtepec (18°55.2'N, 98°56.1'W) y **VERACRUZ**: Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", San Andrés Tuxtla (18°35.1'N, 95°04.4'W), con la finalidad de colectar garrapatas de la vegetación y asociadas con mamíferos medianos.

Colecta de garrapatas sobre la vegetación

Las garrapatas fueron colectadas utilizando el método "arrastre con sábana blanca" el cual consiste en pasar una manta blanca de un metro cuadrado sobre pastos o hierbas cortas y revisarla cada cierto intervalo de tiempo o distancia recorrida (Boardman, 1944). Asimismo, se utilizó una red de golpeo la cual se pasó por la vegetación baja. Las garrapatas recolectadas fueron tomadas con pinzas de punta fina y colocadas en viales con etanol al 96% (Fig. 6A y 6B). Los ejemplares fueron depositados en la Colección del Laboratorio de Acarología (LAFC), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Colecta de garrapatas sobre huéspedes mamíferos medianos

Se utilizaron trampas tipo Tomahawk para la captura de los mamíferos (Guzmán-Cornejo *et al.*, 2012). Los huéspedes fueron colectados bajo el permiso SGPA/DGVS/12771/16 otorgado a la Dra. María del Carmen Guzmán Cornejo.

Las trampas fueron cebadas con una mezcla de pan, atún y mermelada, así como cebos comerciales. Durante el tiempo que las trampas estuvieron activas, éstas fueron revisadas durante las primeras horas del día y por la tarde para evitar el estrés en los animales capturados. Los ejemplares fueron revisados *in situ* y manejados mediante contención manual con ayuda de guantes de carnaza (para el caso de tlacuaches) o sedándolos con una mezcla de Ketamina/Xilacina (*e.g.* carnívoros). La superficie externa de los animales capturados fue revisada y los ectoparásitos fueron retirados con ayuda de pinzas de punta fina (Fig. 6C y 6D). Cada huésped capturado fue sexado (en el caso de las hembras se notó si se trataban de hembras gestantes) y se procedió a la toma de las siguientes medidas: largo total, largo de la cola, tamaño de la oreja, pata trasera, pata delantera y cruz. Los ectoparásitos obtenidos fueron colocados en viales individualizados con etanol al 96% para su posterior identificación en el laboratorio y fueron depositados en la LAFC.

Revisión de Colecciones Biológicas

Se revisaron ejemplares etiquetados como *A. auricularium*, *A. inornatum* o *A. parvum* depositados en tres Colecciones biológicas: Colección de Ácaros del Laboratorio de Acarología, Facultad de Ciencias (LAFC), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Colección Nacional de Ácaros (CNAC), Instituto de Biología, UNAM y Colección Nacional de Garrapatas de los Estados Unidos (U.S. National Tick Collection), Statesboro, Georgia (USNMENT), la cual también alberga parte de la Colección del Rocky Mountain Laboratory (RML). Las garrapatas fueron determinadas morfológicamente siguiendo las claves de Barros-Battesti *et al.* (2006) y Guzmán-Cornejo *et al.* (2011) así como las descripciones propuestas por Cooley y Kohls (1944), Guglielmone *et al.* (1990) y Nava *et al.* (2017). Los nombres de los huéspedes fueron actualizados siguiendo a Ceballos (2013) para el caso de los mamíferos, Avibase (Lepage *et al.*, 2014) para las aves y la Opinión 2027 de la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica para el caso de los animales domésticos (ICZN, 2003).



Figura 6. Metodología general para la colecta de garrapatas. A y B. Colecta de ejemplares de la vegetación. C y D. Colecta sobre los huéspedes

Trabajo de Laboratorio

Datos morfométricos

Se seleccionaron algunos ejemplares adultos que se encontraron durante la revisión de colecciones, así como del material obtenido durante las salidas al campo, para tomar las siguientes medidas: largo y ancho del escudo, distancia entre las áreas porosas y tamaño de las mismas (sólo para el caso de las hembras), largo y ancho de la base del gnatosoma, largo total de los pedipalpos, largo y ancho del artejo I, II y III del pedipalpo, largo y ancho del hipostoma, largo y ancho de la placa estigmal, largo y ancho del tarso I; estas medidas están referidas en el trabajo de Nava *et al.* (2016). Estos datos fueron obtenidos con el propósito de corroborar las determinaciones al compararlos entre las descripciones originales y redescripciones posteriores. Las medidas fueron tomadas con ayuda de un ocular micrométrico que está montado en un microscopio estereoscópico Nikon (SMZ645) y todas están dadas en milímetros (mm). Los datos morfométricos se presentan como un rango, seguido de la media y la desviación estándar entre paréntesis.

Fotografías multifocales

Se tomaron fotografías multifocales de distintos caracteres morfológicos con un microscopio AX10 Zoom V16 (Zeiss) el cual tiene montada una cámara AxioCam MCR5 (5 MPx). Las imágenes fueron ensambladas y editadas con ayuda del Software ZEN 2012 (Blue Edition). Todas las fotografías fueron obtenidas en el Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad (II), Instituto de Biología, UNAM.

Mapas de distribución

Los mapas de los registros históricos, de los datos obtenidos de las salidas al campo y de la revisión de ejemplares de Colecciones Biológicas, fueron realizados con ayuda del Software QGIS (QGIS Development Team, 2018). Las localidades georreferenciadas en este trabajo aparecen en el ANEXO I. Durante las salidas al campo, las coordenadas fueron obtenidas utilizando un GPS Garmin[®] eTrex. Para el caso de los registros provenientes de la literatura y de Colecciones Científicas sin coordenadas, estas fueron obtenidas con ayuda del

Archivo Histórico de Localidades Geoestadísticas del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) (http://www.beta.inegi.org.mx/app/geo2/ahl/). La información de coordenadas no disponible fue denotada en el texto como "ND" (No determinado).

Análisis molecular

Extracción de DNA

La extracción de DNA se llevó a cabo mediante dos técnicas, una de ellas haciendo uso del kit comercial "DNeasy Blood & Tissue" (QIAGEN). Para la extracción se ocupó el ejemplar completo con un corte por detrás del último par de patas y se siguieron los protocolos según el proveedor con algunas modificaciones (APÉNDICE II). El otro método consistió en utilizar 500 µl de solución de resina quelante Chelex® 100 (Bio-Rad, Estados Unidos) al 10%. Después del corte a cada garrapata se le agregó adicionalmente 20 µl de Proteinasa K (SIGMA) y se incubó a 56°C por dos horas. Las muestras fueron centrifugadas a 14 000 r.p.m. por 15 minutos y el sobrenadante fue colectado en un tubo nuevo, almacenándolo a -20 °C hasta su uso. En ambos casos, los exoesqueletos fueron conservados como ejemplares voucher para poder revisar la morfología en caso de alguna inconsistencia fueron depositados la **CNAC** LAFC. y en y

Amplificación mediante PCR punto final

Dos genes mitocondriales (*16S rDNA*, Citocromo Oxidasa Subunidad I (*CoxI*)) y un nuclear (Espaciador Interno de Transcrito 2, *ITS2*) fueron amplificados utilizando sets de primers reportados previamente (Norris *et al.*, 1999; Barret y Hebert, 2005; Beati *et al.*, 2013). Cada mezcla de reacción se llevó a cabo en un volumen final de 15 μl: 3 μl de buffer 5X, 10.38 μl de ddH₂O, 0.2 μl de cada primer, 0.12 μl de Taq polimerasa y 1 μl de DNA.

La amplificación se llevó a cabo mediante la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR) con ayuda de un termociclador 48 dual ART Thermal Cycle (Thermo Scientific). Las secuencias de los primers empleados así como las condiciones utilizadas para cada uno de los genes aparecen en el APÉNDICE III. Los productos de PCR obtenidos fueron corroborados en geles de agarosa al 1.5% mediante electroforesis. Para la visualización de

las bandas se utilizó un Transiluminador 2UV (Bentchop) con ayuda del Software Doc-Itls Acquisition versión 8.61514.8618.

Purificación y secuenciación

Los productos de PCR fueron purificados con ayuda del kit comercial "Wizard SV Gel and PCR Clean-Up System" (Promega) (APÉNDICE IV). Adicionalmente, en algunas de las muestras se realizó la reacción de secuenciación mediante el kit BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing (SIGMA) la cual fue realizada con un volumen final de 10 μl (0.5 μl de Big DyeTM, 2 μl de buffer 5x, 1 μl de cada uno de los primers y de 2 a 3 μl de ddH₂O dependiendo de la cantidad de DNA obtenido durante la purificación). El perfil térmico utilizado consistió de 35 ciclos (96°C por cinco minutos, 96°C por 20 segundos, 50°C por 45 segundos), 60°C por cuatro minutos y una temperatura final de 4°C.

Los productos amplificados fueron enviados al Laboratorio de Biología Molecular de la Biodiversidad y la Salud del Instituto de Biología de la UNAM para obtener las secuencias con ayuda del secuenciador ABI Prism 3100 (Applied Biosystems). El trabajo molecular se llevó a cabo parcialmente en el Centro de Medicina Tropical, Hospital General "Dr. Eduardo Liceaga", Facultad de Medicina, UNAM y en el Laboratorio de Biología Molecular de Zoología del Instituto de Biología, UNAM.

Análisis filogenéticos

Las secuencias obtenidas fueron visualizadas, ensambladas y editadas con ayuda del programa Geneious 5.17 (Kearse *et al.*, 2012). Para corroborar que los amplificados correspondían a garrapatas, cada una de las secuencias fueron comparadas en GeneBank con ayuda de la herramienta BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) (Altschul *et al.*, 1990). Las secuencias fueron alineadas con el programa MAFTT en su versión online (https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/) (Katoh *et al.*, 2017), utilizando la matriz de sustitución de bloques de aminoácidos BLOSUM62 con el conjunto de matrices 1PAM/k=2 la cuál es utilizada cuando se alinean secuencias de DNA muy cercanas o similares. La organización de los codones fue tomada en cuenta cuando se realizó el alineamiento del gen

CoxI. Las matrices de datos de los genes mitocondriales fueron concatenadas con ayuda del programa Mesquite v 3.5 (Maddison y Maddison, 2018).

Se utilizaron dos aproximaciones para la reconstrucción filogenética: Máxima Verosimilitud (MV) e Inferencia Bayesiana (IB), para llevar a cabo el análisis de las relaciones entre las secuencias de los especímenes mexicanos con aquellas depositadas en GeneBank.

- Máxima Verosimilitud (MV): Los análisis para máxima verosimilitud fueron llevados a cabo usando RaxML-Black Box (Stamatakis, 2014) implementado en el CIPRESS Science Gateway (Miller et al., 2010). Para calcular qué modelo de sustitución de nucleótidos era el que se ajustaba a nuestros datos, la matriz del alineamiento de cada uno de los locus fue analizada con ayuda del programa JModelTest v.2.1.1 (Dariba et al., 2012), siguiendo la prueba estadística BIC (Bayesian Information Criterion). Los soportes de rama fueron evaluados por análisis de bootstrap (1000 réplicas).
- Inferencia Bayesiana (IB): Se corrieron dos análisis para Inferencia Bayesiana en el Programa Mr.Bayes v.3.2.6 (Ronquist *et al.*, 2012) el cual también se encuentra disponible en la plataforma CIPRESS. El archivo en formato NEXUS con las instrucciones para Mr. Bayes fue codificado con ayuda del programa Mesquite con las siguientes condiciones: cuatro cadenas de Markov-Monte Carlo (nchains), número de generaciones (mcmcp ngen)= 10000000, la frecuencia de muestreo de árboles (samplefreq) fue cada 1000 iteraciones y el burning fue establecido al 25%. Para corroborar la convergencia de las cadenas durante el análisis fue utilizado el software TRACER v.1.6 (Rambaut y Drummond, 2007). Los soportes de ramas fueron evaluados con probabilidades posteriores.

Como grupo externo se seleccionaron a las especies *Amblyomma mixtum y Amblyomma sculptum* ya que han sido utilizados en análisis previos (Lado *et al.*, 2016) así como un grupo externo más alejado filogenéticamente (género *Haemaphysalis*) pero que en algunos análisis queda cercano a *Amblyomma* (Beati y Klompen, 2019) con el fin de poner a prueba la monofilia de los clados obtenidos.

Los árboles obtenidos fueron visualizados y editados con ayuda del programa FigTree v.1.4.3 (http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/). Para el caso de los soportes de rama, sólo

se señalaron cuando el valor de bootstrap era mayor a 75 (MV) y las probabilidades posteriores superiores a 0.5 (IB).

Distancias genéticas

Las distancias genéticas pareadas fueron calculadas entre los clados obtenidos. Los análisis se llevaron a cabo usando el software MEGA versión X (Kumar *et al.*, 2018) con el modelo de sustitución de nucleótidos indicado por la prueba estadística BIC: *16S rDNA*, T92 + G; *CoxI*, TN93 + G + I; *ITS2*, T92 + G).

RESULTADOS

Revisión taxonómica

Se revisaron un total de 560 garrapatas con espolones en el trocánter I, de las cuales 235 corresponden a ejemplares colectados en México y el resto a material depositado en la USNMENT provenientes de 13 países de Norte, Centro y Sudamérica. De los 235 ejemplares mexicanos, 176 fueron utilizados para la obtención de datos morfométricos con fines comparativos (APÉNDICE V). Las garrapatas fueron determinadas morfológicamente como pertenecientes a cuatro taxones: *Amblyomma auricularium*, *A. inornatum*, *A. parvum* y *Amblyomma* sp. Los ejemplares fueron encontrados sobre 16 especies de huéspedes, la mayoría sobre mamíferos, excepto un ejemplar de *A. auricularium* (CNAC002062) cuyo huésped fue registrado como una iguana.

Estos registros corresponden a 10 estados de la República Mexicana (ver APÉNDICE VI).

Para cada uno de los taxones reconocidos en este trabajo, los resultados son presentados de la siguiente manera: historia taxonómica de las especies, la cual incluye material tipo con el que fueron descritas, la localidad y huésped tipo, así como el lugar de deposición del mismo, seguida de una breve diagnosis.

La terminología empleada para dar las diagnosis de los ejemplares mexicanos utilizados en el presente estudio siguen a Nava *et al.* (2017) (Fig. 7). Posteriormente se menciona la distribución en México la cual es presentada de la siguiente forma: **ESTADO:** localidad, número de individuos y estado de desarrollo, huésped, fecha (número de Colección). Para los ejemplares adicionales revisados, los resultados se presentan en el siguiente orden: **PAÍS:** Localidad, Estado, número de individuos y estado de desarrollo, huésped, fecha y número de Colección entre paréntesis.

.

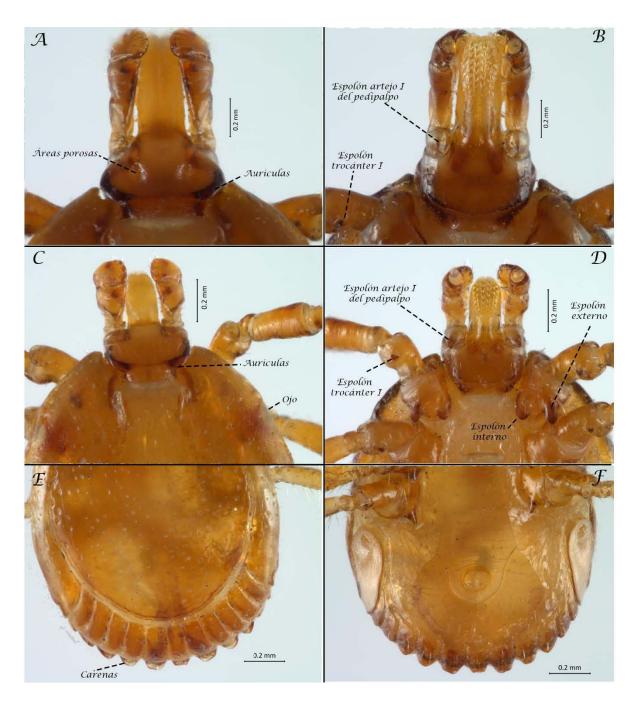


Figura 7. Caracteres de importancia taxonómica empleados en este estudio. *Amblyomma auricularium*. **A.** ♀. Base del gnatosoma subtriangular. **C.** ♂.Base del gnatosoma subrectangular. **B** y **D.** Vista ventral. *Amblyomma parvum*. **E.** ♂. Carenas, vista dorsal. **F.** ♂. Carenas, vista ventral.

Amblyomma auricularium (Conil, 1878)

Figs. 8-9

Ixodes auricularius Conil, 1878: 99-110.

Amblyomma auriculare (Conil). Lahille, 1905: 34

Amblyomma concolor Neumann. Robbins, 1926: 66-69; Keirans y Hillyard, 2001

Amblyomma curruca Schulze. Fairchild et al., 1966: 191

Amblyomma (Adenopleura) auricularium (Conil). Camicas et al., 1998: 90

Material tipo: ND, Argentina, Chaeotophractus villosus (=Dasypus villosus), no se

especifica el lugar dónde se depositó del material tipo (Conil, 1878). Lahille (1905) revisó

material proveniente del mismo huésped en Ceres, Santa Fe, Argentina.

Hembra: Cuerpo oval, escapula redondeada, surco cervical pequeño y en forma de

coma, surco marginal completo. **Dorso:** Escudo: Largo 1.4 (±0.1) ancho 1.69 (±0.09), sin

ornamentación, coloración más oscura en la zona alrededor de los ojos. Puntuaciones escasas,

poco profundas y concentradas principalmente a los lados de los ojos (Fig. 8A). *Ojos*: planos,

no orbitados. *Notum* (porción dorsal del idiosoma donde no hay escudo): con apariencia lisa,

sin sedas.

Vientre: Tubérculos quitinosos en el margen posterior del cuerpo ausentes. Abertura

genital: localizada entre las coxas II y III, forma de "U" (Fig. 8B). Patas: Coxas I con dos

espolones subiguales en tamaño y forma, con la punta roma; coxas II-IV con un espolón

externo subtriangular y romo; trocánter I con un espolón (Fig. 9B). Placa espiracular: en

forma de coma; largo 0.5 (± 0.06), ancho 0.42 (± 0.04).

Gnatosoma: Artejo I del pedipalpo con un espolón ventral dirigido posteriormente

(9B). Hipostoma: con forma espatulada, formula dental 3/3. Base del gnatosoma:

Subtriangular, cornuas pequeñas, áreas porosas ovaladas (Fig. 9A).

Macho: Cuerpo oval, escapula redondeada, surco cervical pequeño, surco marginal

completo. **Dorso:** Escudo: Largo 1.9 (± 0.08), ancho 1.4 (± 0.07), sin ornamentación,

coloración uniforme. Puntuaciones poco profundas, distribuidas uniformemente dando la

apariencia de una superficie lisa (Fig. 8C). Ojos: planos, no orbitados.

31

Vientre: *Abertura genital*: localizada al nivel de las coxas II, forma de "U" (Fig. 8D). *Patas*: Coxas I con dos espolones subiguales en tamaño y forma; coxas II-IV con un espolón externo pequeño subtriangular con punta roma; trocánter I con un espolón. *Placa espiracular*: en forma de coma; largo 0.4 (±0.02), ancho 0.2 (±0.01).

Gnatosoma: Artejo I del pedipalpo con un espolón ventral dirigido posteriormente (9D). *Hipostoma*: espatulado, formula dental 3/3. *Base del gnatosoma*: Subrectangular, cornuas pequeñas (9C).

MATERIAL EXAMINADO. MÉXICO (Fig. 10; ANEXO VI): ND: ND, 13, Tamandua mexicana, 5-XII-2013 (LAFC). **CHIAPAS:** Agua Fría, Arriaga, 1♀, 34♂♂, Dasypus novemcinctus, 18-III-2013 (LAFC); mismos datos excepto 4♀♀, 15♂♂ (LAFC). MICHOACÁN: Apatzingán, 1♀, 1♂, "armadillo", 6-VIII-1941 (USNMENT00955062); mismos datos excepto 299, 13, 12-VIII-1941 (USNMENT00955074); Tumbiscatío, 19, "iguana", 28-IV-1980 (CNAC002062). **NAYARIT:** Tepic, $1\mathfrak{D}$, $4\mathfrak{D}$, Dasypus novemcinctus, 11-IX-1974 (CNAC002065). **TABASCO:** Carretera Palenque-Villlahermosa, 16, Tamandua mexicana, 30-X-2011 (LAFC); Teapa, 266, Dasypus novemcinctus, V-1964 (CNAC002061). TAMAULIPAS: Tamaulipico, México (sic!) (Probablemente Tamaulipas), 1♀, 1♂, "armadillo", 27-VII-1930 (USNMENT00955061). **VERACRUZ:** 32.6 km S de Veracruz, 1\$\frac{1}{2}\$, Tamandua tetradactyla (sic!) (Probablemente Tamandua mexicana), 13-VI-1962 (USNMENT00955075); San Evangelista, Xochipa, 1♀, 4♂♂, Galictis vittata, 22-VII-2013 (LAFC).

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO: BOLIVIA: San Joaquín, Beni, $2 \subsetneq \varphi$, $3 \circlearrowleft \circlearrowleft$, *Tamandua* sp., 09-IV-1963 (USNMENT00955055); misma localidad excepto $3 \subsetneq \varphi$, $1 \circlearrowleft$, *Chrysocyon* sp., 10-IV-1963 (USNMENT00865146). **BRASIL:** ND, $1 \circlearrowleft$, "Tatu", 08-VIII-1936 (USNMENT00982923). **COLOMBIA:** Carimagua, $7 \circlearrowleft \circlearrowleft$, $18 \circlearrowleft \circlearrowleft$, *Dasypus sabanicola*, 08-IV-1977 (USNMENT00955038); Río Tomo, Carimagua, $7 \circlearrowleft \circlearrowleft$, *Dasypus sabanicola*, 05-IV-1977 (USNMENT00955042); San Juan de Arama, Meta, $2 \hookrightarrow \varphi$, $2 \circlearrowleft \circlearrowleft$, *Dasypus* sp., 16-IV-1959 (USNMENT00955069). **ESTADOS UNIDOS:** Cameron County, Texas, $1 \hookrightarrow$, "Cow" (=*Bos primigenius taurus*), 23-IX-1981 (USNMENT00955046); Collier County, Miami, $1 \hookrightarrow$, "Armadillo", XI-1980 (USNMENT00955041); Glades, Florida, $1 \hookrightarrow$,

 $2 \circlearrowleft \circlearrowleft$, "Armadillo", 18-II-1991 (USNMENT00955086). **HONDURAS:** ND, $2 \circlearrowleft \circlearrowleft$, *Dasypus* novemcinctus, 03-II-1988 (USNMENT00955096). **NICARAGUA:** ND, 599, 533, Dasypus novemcinctus fenestratus, 24-VII-1964 (USNMENT00955064). PANAMÁ: Balboa, Zona del Canal, 299, Nasua narica, 21-XI-1961 (USNMENT00982918); Coco Solo, Zona del Canal, 1♀, Dasypus novemcinctus, 16-IV-1962 (USNMENT00955039); Curundú, Zona del Canal, 1♀, *Dasypus novemcinctus*, 15-V-1961 (USNMENT00955043); mismos datos excepto 15-III-1961 (USNMENT00955036-00955037; 00955040; 00955044-00955045; 00955047-00955049; 00955051), 5♀ (USNMENT00955095); France Field, Zona del Canal, 12, Philander opossum, 02-IV-1961 (USNMENT00955058) mismos datos excepto 12, 13 (USNMENT00955066), misma localidad excepto 12, Sigmodon hispidus, 02-VI-1961 (USNMENT00955063); Kobbe, 1♀, "3 toed anteater" (sic!), 12-XI-1952 (USNEMENT00955091); Zona del Canal, 2♀♀, Tamandua tetradactyla, 16-X-1961 (USNMENT00982915). **TRINIDAD Y TOBAGO:** Maraval, Trinidad, 1♀, "nido de armadillo", 13-X-1956 (USNMENT00955056). **VENEZUELA:** 13 km N y 13 km E de La Pastora, Falcon, 933, Tamandua sp., 16-XI-1967 (USNMENT00955083); 54 km SE de Mata de Bejuco, 499, 16, Dasypus novemcinctus, 10-VI-1968 Maturín. (USNMENT00955089); mismos datos excepto 2♀♀ (USNMENT00955097); Ciudad Bolívar, Bolívar, 466, Tamandua tetradactyla (=Tamandua longicaudata), 10-III-1967 (USNMENT00955057); Corozo Pando, Guárico, 1\(\delta\), Tamandua tetradactyla (=Tamandua longicaudata),11-II-1975 (USNMENT00955094); Hato Masaguaral, Calabozo, Guárico, 233, Tamandua tetradactyla (=Tamandua longicaudata), 11-II-1975 (USNMENT00955090); El Tocuyo, Lara, 1\(\delta\), Dasypus novemcinctus, 21-VII-1968 (USNMENT00955060); ND, 499, mantenidas en el laboratorio, 22-III-1954 (USNMENT00955098); ND, 1&, Cerdocyon thous, 28-VI-1966 (USNMENT00955072); ND, 399, 366, Dasypus kappleri, 28-I-1966 (USNMENT00955071); ND, 16, ND, 2-VIII-1966 (USNMENT00955085); ND, 336, ND, ND (USNMENT00955084); Río Tigre, Monagas, 8♂♂, Conepatus semistriatus, 10-VI-1968 (USNMENT00955068); misma localidad excepto 533, Dasypus novemcinctus, 06-VI-1968 (USNMENT00955088), 599, $6 \stackrel{?}{\bigcirc} \stackrel{?}{\bigcirc}$ (USNMENT00955092), $2 \stackrel{?}{\bigcirc} \stackrel{?}{\bigcirc}$, $13 \stackrel{?}{\bigcirc} \stackrel{?}{\bigcirc}$ (USNMENT00955093); San Juan de Los Morros, Guárico, 1♀, 1♂, *Dasypus novemcinctus*, II-1953 (USNMENT00955067).

COMENTARIOS TAXONÓMICOS: El autor de esta especie describe al macho y hembra de *A. auricularium* con ejemplares provenientes del armadillo *Chaeotophractus villosus* en Argentina sin mencionar nada sobre la ornamentación del escudo, sólo señaló que el macho poseía una variación de color a la altura de los ojos (Conil, 1878). Posteriormente, Lahille (1905) notó que existía un notable parecido entre la descripción de *Amblyomma auricularium* y la de *Amblyomma concolor* Neumann. Este autor describió algunos ejemplares que colectó sobre *Chaetophroctus villosus* en Ceres, Santa Fe, Argentina como *A. auricularium*. No fue sino hasta 1926 que Robinson sinonimizó a *Amblyomma auricularium* con *A. concolor* (Robinson, 1926). Por otro lado, Camicas *et al.* (1998) consideraron a *A. concolor* como una especie válida. Sin embargo, Keirans y Hillyard (2001) examinaron un sintipo (una hembra) y concluyeron que *A. concolor* es en realidad el sinónimo de *A. auricularium* esto debido a que Conil nombró primero a su especie y el Código de Nomenclatura Zoológica establece el principio de prioridad.

Por su parte, Camicas et al. (1998) citaron a Amblyomma curruca Schulze como un taxón válido, mientras que Aragão y Fonseca (1953) consideraron esta especie como un sinónimo de A. parvum. Glenn Kohls examinó los tipos de A. curruca como se citó en Fairchild et al. (1966) y redujo este nombre como sinónimo de A. auricularium. No obstante en una figura mostrada en el trabajo de Schulze (1936) se muestra al macho de A. curruca con placas quitinosas extendiéndose más allá del margen posterior de los festones (=carenas), lo cual no es característico de A. auricularium; más bien, las carenas son típicas de los machos de A. parvum (Aragão, 1911; Guglielmmone et al., 1990). Lo anterior sugiere que A. curruca representa un sinónimo menor de A. parvum más que de A. auricularium, pero esto no puede ser resuelto sin la re-examinación del holotipo de A. curruca (Guglielmone et al., 2017). Lahille (1905) en su descripción muestra una figura (Lámina XI) del macho de "Amblyomma auricularium" como un taxón con manchas de ornamentación a lo largo del surco marginal, la cual es una característica diagnóstica de Amblyomma pseudoconcolor. Adicionalmente, los trabajos de Robinson (1926) y Barros-Battesti et al. (2006) muestran ejemplares que presentan ornamentación en el escudo.

En la clave proporcionada por Barros-Battesti *et al.* (2006) para el caso de las hembras, los autores realizan una nota al pie de página que dice "Escudo liso, sin sedas, amarillo pálido con una mancha marrón alrededor de cada ojo. Especie débilmente

ornamentada". Sin embargo, en las imágenes que se presentan de esta especie (Pag. 85) aparecen tanto machos como hembras con ornamentaciones conspicuas en el escudo. Similar ocurre con la descripción de Boero (1957) quien menciona que esta especie presenta "... (Un) escudo brillante, con o sin pocas máculas doradas en el macho...".

Durante la estancia en la USNEMENT se revisaron ejemplares provenientes de Brasil de una donación del Dr. Aragão en 1936 los cuales también presentan esbozos de ornamentación en el escudo (USNMENT00982923).

Por otro lado, Nava *et al.* (2017) realizaron una descripción de *A. auricularium* con ejemplares sin ornamentación lo que pone en duda si en realidad las descripciones anteriores pertenecen a *A. pseudoconcolor* (especie conspicuamente ornamentada) o algún otro taxón. Parece ser que en Argentina, el país de donde Conil recolectó el material tipo de *A. auricularium*, no se han vuelto a colectar ejemplares sin ornamentación y las garrapatas recolectadas sobre armadillos parecen pertenecer a *A. pseudoconcolor* (S. Nava y J.M. Venzal, com. personal).

Nuestros ejemplares coinciden con los caracteres descritos e ilustrados por Voltzit (2007); Nava *et al.* (2017); López Valencia (2017) y Bermúdez *et al.* (2018) en lo referente a la forma y tamaño de los espolones de la coxa I, la falta de ornamentación en el escudo y la disposición y profundidad de las puntuaciones en el mismo.

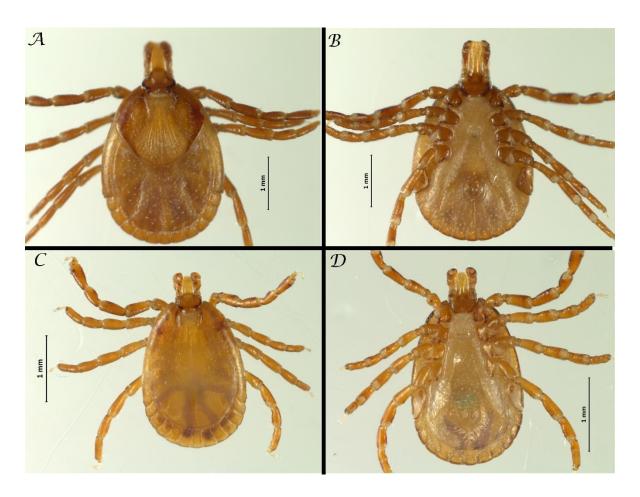


Figura 8. *Amblyomma auricularium*. Hembra. **A**. Vista dorsal. **B**. Vista ventral. Macho. **C**. Vista dorsal. **D**. Vista ventral.

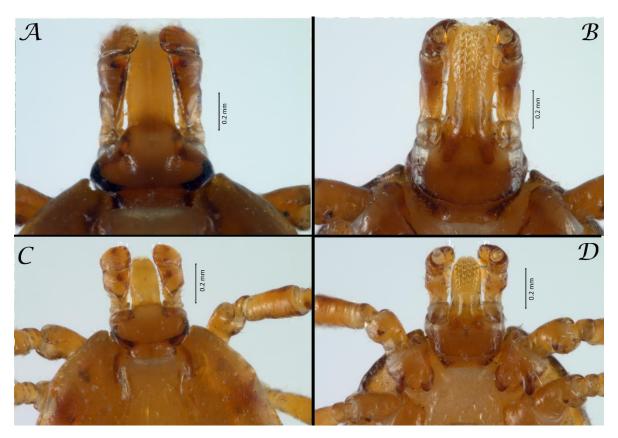


Figura 9. *Amblyomma auricularium*. Base del gnatosoma. Hembra. **A**. Vista dorsal. **B**. Vista ventral. Macho. **C**. Vista dorsal. **D**. Vista ventral.

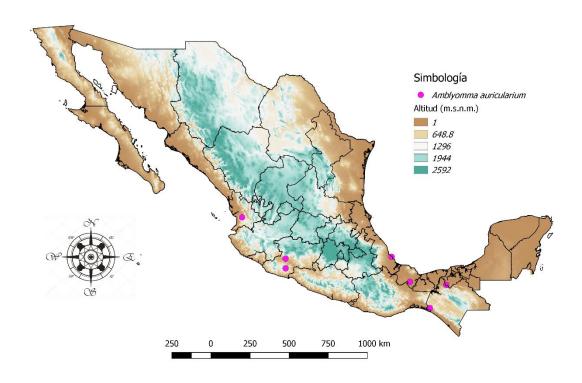


Figura 10. Distribución geográfica de *Amblyomma auricularium* en México con registros provenientes de Colecciones Científicas.

Amblyomma inornatum (Banks, 1909)

Figs. 11 y 12

Aponomma inornata Banks, 1909: 171.

Amblyomma phillipi Cooley y Kohls, 1939: 44. Cooley y Kohls, 1944: 105. Gladney et al., 1977: 86.

Amblyomma inornatum Cooley y Kohls, 1944: 105

Amblyomma (Adenopleura) inornatum (Banks). Camicas et al., 1998: 91.

Material tipo: Corpus Christi, Texas, Estados Unidos, *Canis lupus familiaris*; Victoria, Texas, Estados Unidos, "conejo". Deposición del tipo no especificada por Banks (1909).

Hembra: Cuerpo oval, escapula redondeada, surco cervical pequeño, surco marginal completo. **Dorso**: *Escudo*: Largo 1.43 (±0.1), ancho 1.3 (±0.08), sin ornamentación, coloración uniforme, color más claro en el centro (Fig. 11A). Puntuaciones profundas, distribuidas uniformemente pero más evidentes a los lados de los ojos. *Ojos*: planos, no orbitados. *Notum* (porción dorsal del idiosoma donde no hay escudo): aparentemente liso.

Vientre: Tubérculos quitinosos en el margen posterior del cuerpo ausentes. *Abertura genital*: localizada al nivel de las coxas II y III, forma de "U" (Fig. 11B). *Patas:* coxas I con dos espolones puntiagudos, desiguales en tamaño siendo el externo más grande que el interno; coxas II-IV cada una con un espolón externo pequeño, subtriangular y con punta ligeramente puntiaguda. Trocánter I con un espolón muy pequeño, a veces diminuto. *Placa espiracular*: en forma de coma, más ancho en su parte proximal; largo 0.5 (±0.03), ancho 0.3 (±0.05).

Gnatosoma: Espolón del artejo I del pedipalpo ausente (Fig. 12B). *Hipostoma*: espatulado, formula dental 3/3. *Base del gnatosoma*: Subtriangular, cornuas pequeñas, haciendo ver los bordes posteriores de la base del gnatosoma puntiaguda (Fig. 12A); áreas porosas ovales.

Macho: Cuerpo oval, forma de la escapula redondeada, surco cervical pequeño, surco marginal completo. **Dorso:** *Escudo*: Largo 1.7 (\pm 0.1), ancho 1 (\pm 0.05), sin ornamentación, coloración uniforme, con una coloración ligeramente más oscura cercana a la zona de los ojos. Puntuaciones profundas, distribuidas uniformemente, dando la apariencia de una superficie rugosa (Fig. 11C). *Ojos*: planos, no orbitados.

Vientre: *Abertura genital*: localizada al nivel de las coxas II, forma de "U" (Fig. 11D). *Patas:* coxas I con dos espolones grandes, gruesos y ligeramente puntiagudos, desiguales en tamaño, siendo el externo más grande que el interno; coxas II-IV cada una con un espolón pequeño subtriangular, ligeramente puntiagudos. Trocánter I con un espolón muy pequeño, a veces diminuto. *Placa espiracular*: en forma de coma, largo 0.4 (±0.04), ancho 0.1 (±0.02).

Gnatosoma: Espolón del artejo I del pedipalpo ausente (Fig. 12D). *Hipostoma*: espatulado, formula dental 3/3. *Base del gnatosoma*: Subtriangular, cornuas cortas pero evidentes, terminando en punta (Fig. 12C).

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO: ND: ND, $1\cap2$, nido de *Sigmodon hispidus*, ND (RML50421); ND, $1\cap2$, "Cotton tail rat", 24-V-1938 (RML14190). **ESTADOS UNIDOS:** Bee County, Texas, $1\cap2$, "bobcat", 3-VII-1948 (RML25783); Brownsville, Texas, $3\cap2$, "Wild cat", 19-IX-1940 (USNMENT00859617); Cameron County, Texas, $3\cap2$, *Toxostoma longirostre*, 18-X-1962 (USNMENT00865143), misma

localidad excepto 1, 1, 1, "Roadrunner", 16-XI-1962 (RML38446); Edinburg, Texas, 1, $2 \stackrel{\wedge}{\circ} \stackrel{\wedge}{\circ}$, "armadillo", 08-IX-1935 (RML24999); Jim Wells County, Texas, $2 \stackrel{\wedge}{\circ} \stackrel{\wedge}{\circ}$, "coyote" (=Canis latrans), 04-VII-1944 (RML21759); Kingsville, Texas, 16, "coyotes", 25-V-1938 (RML14329); misma localidad excepto 16, "rabbit", 24-V-1938 (RML14290); La Quinta, Texas, 299, "rabbit", 20-VII-1925 (RML32229); Lago de San Patricio, Corpus Christi, Texas, 13, "man" (=Homo sapiens), 13-VIII-1978 (RML105968); Mirando City, Texas, 1° , coyote, 08-VI-1933 (RML115638); misma localidad excepto 3° , coyote, 27-VIII-1932 (RML115639); 399, 200, "lion" (sic!), 23-VIII-1932 (RML115651); San Diego,Texas, 299, 13, "dog and cat", 25-IV-1945 (RML21791); misma localidad excepto 299, 200, "Chaparral cock" (=Geococcyx californianus), IX-1945 (RML21988); Uvalde, Texas, 3♀♀, "goat" (=Capra aegagrus hircus), 25-VIII-1938 (RML57090); misma localidad excepto 1° , "skunk", 4-VII-1935 (RML32232); 6° , 5° , "goat" (=Capra aegagrus hircus), 25-VIII-1923 (RML57090); Victoria County, Texas, 2♀♀, "cattle", 09-IX-1940 (USNMENT00859615); Walder Wildlife Foundation, Texas, 1♀, 1♂, Odocoileus virginianus, VIII-1967 (RML49006); Willacy County, Texas, 1♀, "Leopard cat", 10-XI-1975 (USNMENT00859611); Zavalla County, Texas, 200, Dasypus novemcinctus, 17-X-1950 (Harry Hoogstraal Collection HH34,520).

COMENTARIOS TAXONÓMICOS: Esta especie fue originalmente descrita por Banks como *Aponomma inornata* debido a la ausencia de ojos y de ornamentación en el escudo (Banks, 1909). Posteriormente, Cooley y Kohls (1939) describieron a *Amblyomma philipi* como una nueva especie, quienes al parecer no tomaron en cuenta la descripción de Banks al considerar que se trataba de una especie de otro género y debido a la poca información que proporciona la descripción original. Sin embargo, en un trabajo posterior estos mismos autores consideran a su especie como un sinónimo de *Aponomma inornata* y la transfieren al género *Amblyomma* (Cooley y Kohls, 1944). Esta especie de garrapata es común en el suroeste de Texas, Estados Unidos (Gladney *et al.*, 1977). Cooley y Kohls (1944) mencionaron que esta especie es muy similar a *A. parvum* la cual es a menudo encontrada en la región Neotropical. Guglielmone *et al.* (2003) refieren registros de esta garrapata en Costa Rica y Guatemala pero sugieren la comparación de esos ejemplares con el "típico" *A.*

inornatum, A. parvum e incluso con A. auricularium para confirmar su presencia en Centroamérica.

Nuestros ejemplares coinciden con los caracteres descritos e ilustrados por Cooley y Kohls (1939); Voltzit (2007); López Valencia (2017) tales como la ausencia de espolón en el artejo I del pedipalpo, la presencia de un espolón pequeño en los trocánter, el tamaño y forma de los espolones de la coxa I así como la falta de ornamentación en el escudo y la distribución y profundidad de las puntuaciones.

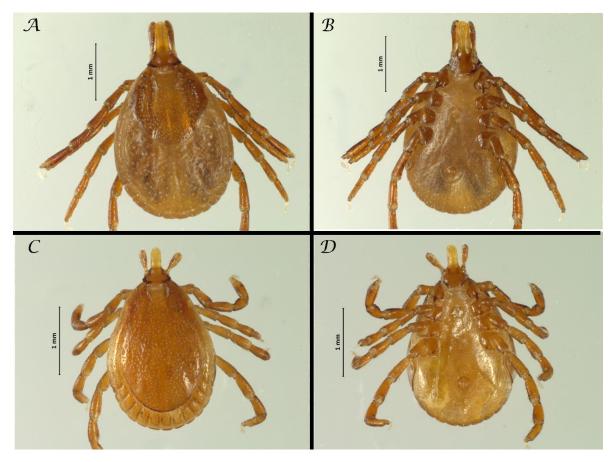


Figura 11. *Amblyomma inornatum*. Hembra. **A**. Vista dorsal. **B**. Vista ventral. Macho. **C**. Vista dorsal. **D**. Vista ventral.

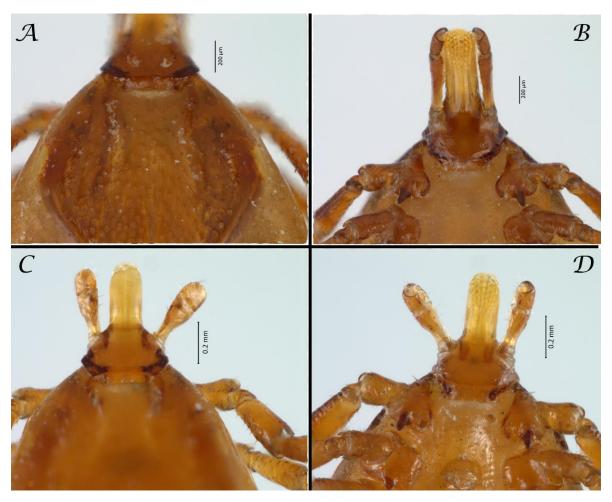


Figura 12. *Amblyomma inornatum.* Base del gnatosoma. Hembra. **A.** Vista dorsal. **B.** Vista ventral. Macho. **C.** Vista dorsal. **D.** Vista ventral.

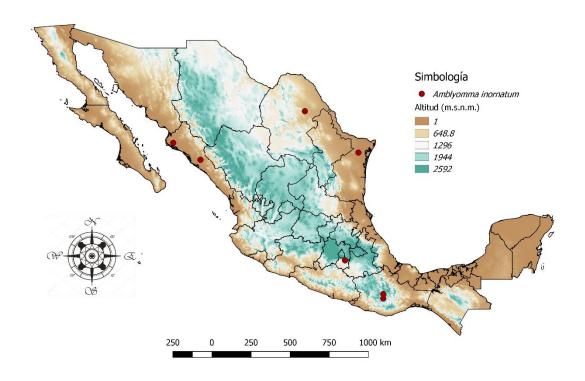


Figura 13. Distribución geográfica de *Amblyomma inornatum* en México con registros provenientes de Colecciones Científicas.

Amblyomma parvum Aragão, 1908

Figs. 14-15

Amblyomma parvum Aragão, 1908a: 18-19

Amblyomma curruca Schulze. Aragão y Fonseca, 1953: 489

Amblyomma (Adenopleura) parvum Aragão. Camicas et al., 1998: 92.

ganado (RML118101). Neotipo depositado en la USNMENT.

Material tipo: Formosa, Bahía, Brasil, ND. Depósito de material tipo no especificado por Aragão (1908a). Aragão (1911) realiza la re-descripción de su especie con ejemplares provenientes de Formosa, Bahía, Brasil y de Feira de Santa Ana, Bahía, sobre un caballo. Nuevamente no especifica dónde depositó los ejemplares. Guglielmone *et al.* (1990) designan un neotipo con los siguientes datos: El Galpón, Metán, Salta, Argentina, sobre

Hembra: Cuerpo ovalado, escapula puntiaguda, surco cervical pequeño, surco marginal completo. **Dorso**: *Escudo*: Largo 1.2 (±0.07), ancho 1.2 (±0.06), sin ornamentación, coloración uniforme, siendo más claro en el centro del escudo y con un color más oscuro cerca del área de los ojos. Puntuaciones profundas, distribuidas uniformemente dando la apariencia de una superficie rugosa (Fig. 14A). *Ojos*: planos, no orbitados. *Notum* (porción dorsal del idiosoma donde no hay escudo): con sedas pequeñas.

Vientre: Tubérculos quitinosos en el margen posterior del cuerpo ausentes. *Abertura genital*: localizada al nivel de las coxas III, forma de "U" (Fig. 14B). *Patas:* coxas I con dos espolones grandes, ligeramente puntiagudos, desiguales en tamaño, siendo el externo más grande que el interno; espolón externo casi alcanzando el borde anterior de la coxa II; coxas II-IV cada una con un espolón externo pequeño, subtriangular, romo. Trocánter I con un espolón. *Placa espiracular*: en forma de coma; largo 0.4 (±0.01), ancho 0.3 (±0.08).

Gnatosoma: Artejo I del pedipalpo con un espolón ventral dirigido posteriormente (Fig. 15B). *Hipostoma*: espatulado, formula dental 3/3. *Base del gnatosoma*: Subtriangular, cornuas cortas, áreas porosas ovaladas (Fig. 15A).

Macho: Cuerpo ovalado, escapula puntiaguda, surco cervical pequeño y en forma de coma, surco marginal completo. **Dorso**: *Escudo*: Largo 1.4 (\pm 0.16), ancho 1 (\pm 0.08), sin ornamentación, coloración uniforme con manchas de un color más oscuro alrededor de la

45

zona de los ojos (Fig.14C). Puntuaciones profundas, distribuidas uniformemente, dando la apariencia de una superficie rugosa. *Ojos*: planos, no orbitados.

Vientre: *Abertura genital*: localizada al nivel de las coxas II, forma de "U" (Fig. 14D). *Patas:* coxas I con dos espolones grandes, desiguales en tamaño, siendo el externo el más grande; espolón externo grande, ligeramente puntiagudo alcanzando el borde anterior de la coxa II; coxas II-IV cada una con un espolón externo mediano, subtriangular, con punta roma. Trocánter I con un espolón. *Placa espiracular*: en forma de coma, largo 0.4 (±0.03), ancho 0.1 (±0.02). Presencia de carenas en los festones, carenas pequeñas, cada una con un par de sedas asociadas ventralmente (Figs. 7E y 7F).

Gnatosoma: Artejo I del pedipalpo con un espolón ventral dirigido posteriormente (Fig. 15D). *Hipostoma*: espatulado, formula dental 3/3. *Base del gnatosoma*: Subrectangular, cornuas cortas (Fig. 15C).

MATERIAL EXAMINADO. MÉXICO (Fig. 16; APÉNDICE VI): CHIAPAS: ND, 1\operatorname{Q}, "liebres", 1923 (USNMENT00957896). GUERRERO: ND, 1\operatorname{Q}, sobre "onza o león" (sic!), 15-VI-1936 (CNAC002064). JALISCO: Arroyo Seco, La Huerta, 1\operatorname{Q}, 1\operatorname{Q}, Homo sapiens, IX-2017 (LAFC); Carretera Manzanillo-Puerto Vallarta (antes del río Chamela), 8\operatorname{Q}, Procyon lotor, 10-IX-2014 (CNAC); Carretera Federal 200 Manzanillo-Puerto Vallarta, 4.4 km SE de Chamela, 3\operatorname{Q}, 9\operatorname{Q}, Leopardus pardalis, 18-X-2014 (CNAC); Eje Central 2000 m, Estación de Biología Chamela, 13\operatorname{Q}, 11\operatorname{Q}, Homo sapiens, IX-2017 (LAFC); Estación de Biología Chamela, 10\operatorname{Q}, 4\operatorname{Q}, Homo sapiens, 2017, (LAFC); mismos datos excepto 11\operatorname{Q}, 3\operatorname{Q}, Homo sapiens, XII-2017 (LAFC); mismos datos excepto 1\operatorname{Q}, Nasua narica, 09-IV-2018 (LAFC); Hunucmá, 1\operatorname{Q}, Canis lupus familiaris, 07-V-2012 (LAFC).

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO: ARGENTINA: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Salta, 6♂♂, "Lab reared by URISA", 1983

(USNMENT00865125); mismos datos excepto 12♀♀ (USNMENT00865155); Puesto Villa Flores, Salta, 200, "Domestic cattle", 12-XII-1978 (USNMENT00957895). **BOLIVIA:** Santa Cruz, Región del Chaco, 16, "man" (=Homo sapiens), 07-III-1973 (USNMENT00957881). **BRASIL:** Granja Alegría, 130 km de Corumba, Mato Grosso, 2♀♀, 1 \circlearrowleft , Nasua nasua, IV-1998 (RML122936); Pantanal, $2 \circlearrowleft \circlearrowleft$, Nasua nasua, I-1998 (RML122960); São Paulo, 1♀, 1♂, "wild cat", ND (USNMENT00957888). **COSTA RICA:** Área de Conservación de Guanacaste, Cuajiniquil, Guanacaste, 12, Homo sapiens, ND (USNMENT00865144). **GUATEMALA:** Hacienda Miramar, Nentón, 13, Urocyon cinerargenteus, 18-XI-1948 (USNMENT00957894). PANAMÁ: ND, 233, Odocoileus 1♀, virginianus, 2-V-1963 (USNMENT00957878); Balboa, ND, (USNMENT00957883). **PARAGUAY:** Chaco paraguayo, Filadelfia, 1, Catagonus wagneri, 18-IX-1985 (RML118132); Columbus Zoo Hospital, 16, "armadillo", 14-IV-1999 (USNMENT00865140); Estancia Faro Moro, Boquerón, 1\(\frac{1}{10}\), Lycalopex sp. (=Dasicyon), ND (USNMENT00957890); misma localidad excepto 299, 1966, Puma concolor, ND (USNMENT00957880); 2, $2\sqrt[3]{3}$, (USNMENT00957884); 3♀♀, 18 (USNMENT00957887); 499, 233 (USNMENT00957891); 299 (USNMENT00957892); 1♀ (USNMENT00957893); misma localidad excepto 3♂♂, *Leopardus geoffroyi* (=*Oncifelis* geoffroyi), ND (USNMENT00957877); 16 (USNMENT00957879); misma localidad excepto, 4♀♀, 13, Panthera onca, ND (USNMENT00957886); 18. (USNMENT00957889). VENEZUELA: Puerto La Cruz, Mochima, 13, "on wooded coastline", 18-I-1984 (USNMENT00957885).

COMENTARIOS TAXONÓMICOS: Amblyomma parvum fue considerada como una especie con machos heteromórficos ya que algunos ejemplares presentaban placas quitinosas ventrales en cada uno de los festones denominadas carenas y otros, no (Ivancovich, 1973; Guglielmone y Hadani, 1980). En la descripción original Aragão (1908a) no refirió la presencia de carenas en los machos, sin embargo, en un trabajo publicado en 1911 describió e ilustró este carácter (Aragão, 1911). Considerando estas variaciones y diferencias entre las hembras, Guglielmone et al. (1990) re-describieron a los machos con carenas como A. parvum y describieron una nueva especie, Amblyomma pseudoparvum tomando como base a los machos sin carenas. La validez biológica de A. parvum y A.

pseudoparvum ha sido confirmada no solo por las diferencias morfológicas, sino también por no tener progenie viable de cruzas recíprocas proveniente de poblaciones simpátridas (Guglielmone y Mangold, 1993).

Recientemente Lado y colaboradores (2016), notaron que la distribución geográfica de *A. parvum* es discontinua entre Argentina y Brasil y que las poblaciones de garrapatas de ambos países presentan una divergencia genética alta al utilizar diversos marcadores moleculares (16S rDNA, 12S rDNA, CoxI, ITS2), lo que llevó a postular que en realidad se trataba de dos entidades taxonómicas distintas. Asimismo, Nava *et al.* (2016) demostraron que ambas poblaciones de garrapatas podían entrecruzarse y dejar descendencia fértil, y ocupar un nicho ecológico similar, concluyendo que las dos poblaciones correspondían a la misma especie.

Nuestros ejemplares coinciden con lo descrito por Robinson (1926); Guglielmone et al. (1990); Voltzit (2007); López Valencia (2017); Nava et al. (2017); Bermúdez et al. (2018) en la forma y tamaño de los espolones de la coxa I, la profundidad y distribución de las puntuaciones del escudo así como la presencia de carenas en los machos. En particular, éste último es uno de los caracteres diagnósticos que permite diferenciar a los machos de Amblyomma parvum de Amblyomma pseudoparvum (Guglielmone et al. 1990). Sin embargo, notamos que existe una enorme variación en el tamaño de este carácter a lo largo de su distribución como se había reportado con anterioridad (Nava et al. 2016).



Figura 14. *Amblyomma parvum*. Hembra. **A**. Vista dorsal. **B**. Vista ventral. Macho. **C**. Vista dorsal. **D**. Vista ventral.



Figura 15. *Amblyomma parvum*. Base del gnatosoma. Hembra. **A**. Vista dorsal. **B**. Vista ventral. Macho. **C**. Vista dorsal. **D**. Vista ventral.

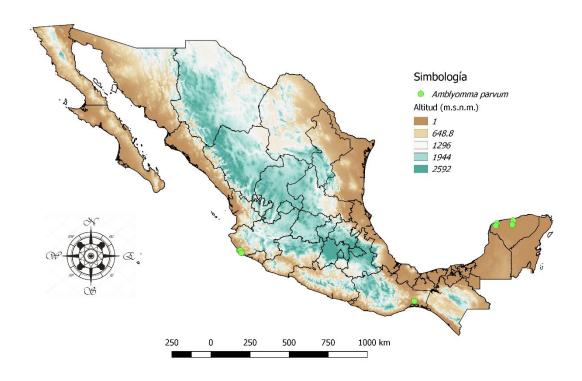


Figura 16. Distribución geográfica de *Amblyomma parvum* en México con registros provenientes de Colecciones Científicas.

Amblyomma sp.

Figs. 17-18

Hembra: Cuerpo ovalado y ligeramente alargado, escapula redondeada, surco cervical mediano, surco marginal completo. **Dorso**: *Escudo*: Largo 1.4, ancho 1.63, sin ornamentación, coloración uniforme, siendo más claro en el centro del escudo (Fig. 17A). Puntuaciones moderadamente profundas, distribuidas uniformemente (Fig. 17A). *Ojos*: planos, no orbitados. *Notum* (porción dorsal del idiosoma donde no hay escudo): liso.

Vientre: Tubérculos quitinosos en el margen posterior del cuerpo ausentes. *Abertura genital*: localizada entre las coxas II-III, forma de "U" (Fig. 17B). *Patas:* coxas I con dos espolones grandes, terminando en punta roma, subiguales en tamaño, siendo el externo más grueso que el interno; los espolones no tocan el borde anterior de la coxa II; coxas II-IV cada una con un espolón externo pequeño, subtriangular, romo. Trocánter I con un espolón pequeño y romo. *Placa espiracular*: en forma de coma; largo 0.4, ancho 0.29.

Gnatosoma: Artejo I del pedipalpo con un espolón ventral dirigido posteriormente (Fig. 18B). *Hipostoma*: espatulado, formula dental 3/3. *Base del gnatosoma*: Subtriangular, cornuas pequeñas, áreas porosas ovales (Fig. 18A).

Macho: Cuerpo ovalado y ligeramente alargado, escapula redondeada, surco cervical pequeño y en forma de coma, surco marginal completo. **Dorso:** *Escudo*: Largo 2.04 (±0.02), ancho 1.33, sin ornamentación, coloración uniforme. Puntuaciones moderadamente profundas, distribuidas uniformemente (Fig. 17C). *Ojos*: planos, no orbitados.

Vientre: *Abertura genital*: localizada al nivel de las coxas II, forma de "U" (Fig. 17D). *Patas:* coxas I con dos espolones grandes, subiguales en tamaño, siendo el externo ligeramente más grande y grueso que el interno; espolón externo grande, romo, sin alcanzar el borde anterior de la coxa II; coxas II-IV cada una con un espolón externo pequeño, subtriangular, con punta roma. Trocánter I con un espolón pequeño y romo. *Placa espiracular*: en forma de coma, largo 0.36 ancho 0.15 (±0.01).

Gnatosoma: Artejo I del pedipalpo con un espolón ventral curvado hacia el interior semejando un par de cuernos (Fig. 18D). *Hipostoma*: espatulado, formula dental 3/3. *Base del gnatosoma*: Subrectangular, cornuas cortas (Fig. 18C).

MATERIAL EXAMINADO. MÉXICO (Fig. 19; APÉNDICE VI): OAXACA: Dominguillo, 1♀, 2♂♂, *Didelphis* sp., 21-IX-1948 (CNAC005191).

TAXONÓMICOS: Los COMENTARIOS ejemplares presentaron combinación de caracteres distinta a la de Amblyomma auricularium y Amblyomma parvum. Por ejemplo, la forma y tamaño de los espolones coincide con lo descrito para A. auricularium aunque la forma del escudo y las puntaciones son más afines a las de A. parvum. Sin embargo, los machos que se revisaron no presentan las carenas en los festones, carácter diagnóstico para los machos de A. parvum (Guglielmone et al. 1990; ver comentarios taxonómicos de A. parvum) y difiere de ambos taxones por la forma alargada del idiosoma. Durante la estancia en la USNMENT se revisaron especímenes de la especie A. auricularium parecidos a nuestros ejemplares respecto a la forma del idiosoma (USNMENT00955041, USNMENT00955046 y USNMENT00955086), aunque los espolones de la coxa I si corresponden a los de esta especie. Al contar con muy pocos especímenes y debido a la antigüedad de los mismos, se decidió asignar a los ejemplares hasta un nivel genérico. Se necesita realizar nuevas colectas cerca de la localidad con la finalidad de observar si estas características son reflejo de variabilidad intraespecífica de alguna de las dos especies o si se trata de un taxón nuevo para la ciencia al complementar el análisis con otras herramientas como la biología molecular o la obtención de imágenes de Microscopia Electrónica de Barrido (MEB).

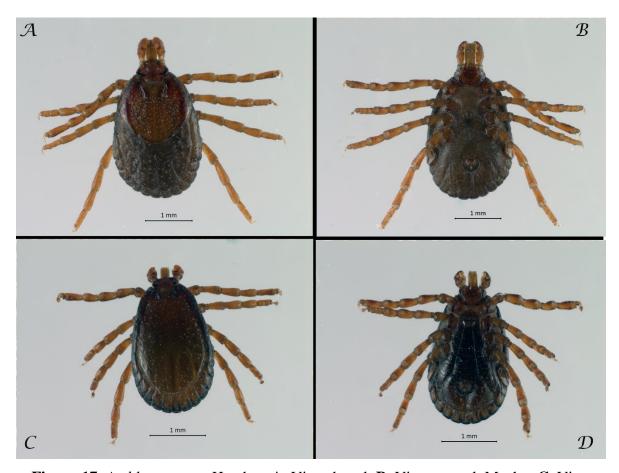


Figura 17. *Amblyomma* sp. Hembra. **A.** Vista dorsal. **B.** Vista ventral. Macho. **C.** Vista dorsal. **D.** Vista ventral.

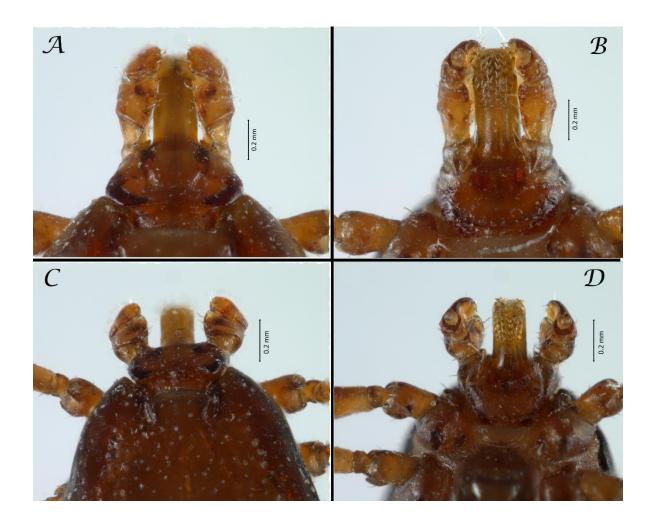


Figura 18. *Amblyomma* sp. Base del gnatosoma. Hembra. **A.** Vista dorsal. **B.** Vista ventral. Macho. **C.** Vista dorsal. **D.** Vista ventral.

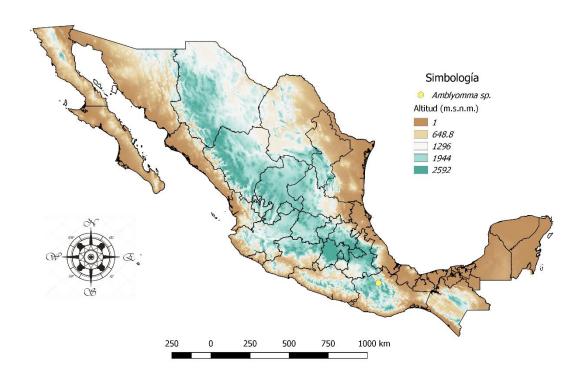


Figura 19. Distribución geográfica de *Amblyomma* sp. en México con registros provenientes de Colecciones Científicas.

Lista huésped-parásito

MAMMALIA

CARNIVORA

Canidae

Canis latrans Say

Amblyomma inornatum

Canis lupus familiaris Linnaeus

Amblyomma auricularium

Amblyomma inornatum

Amblyomma parvum

Cerdocyon thous Linnaeus

Amblyomma auricularium

Chrysocyon sp.

Amblyomma auricularium

Lycalopex sp.

Amblyomma parvum

Urocyon cinereoargenteus (Schreber)

Amblyomma inornatum

Amblyomma parvum

Felidae

Felis silvestris catus Schreber

Amblyomma parvum

Leopardus geoffroyi (D'Orbigny y Gervais)

Amblyomma parvum

Leopardus pardalis (Linnaeus)

Amblyomma parvum

Lynx rufus (Schreber)

Amblyomma inornatum

Panthera onca (Linneaus)

Amblyomma inornatum

Amblyomma parvum

Puma concolor (Linnaeus)

Amblyomma parvum

Mephitidae

Conepatus leuconatus (Lichtenstein)

Amblyomma inornatum

Conepatus semistriatus (Boddaert)

Amblyomma auricularium

Mustelidae

Galictis vittata (Schreber)

Amblyomma auricularium

Procyonidae

Nasua narica Linnaeus

Amblyomma auricularium

Amblyomma parvum

Nasua nasua (Linnaeus)

Amblyomma parvum

Procyon lotor (Linnaeus)

Amblyomma parvum

CETARTIODACTYLA

Bovidae

Bos primigenius taurus Linnaeus

Amblyomma auricularium

Amblyomma inornatum

Capra aegagrus hircus (Linnaeus)

Amblyomma inornatum

Cervidae

Mazama temama Kerr

Amblyomma inornatum

Odocoileus virginianus (Zimmermann)

Amblyomma auricularium

Amblyomma inornatum

Amblyomma parvum

Tayassuidae

Catagonus wagneri (Rusconi)

Amblyomma parvum

Pecari tajacu (Linnaeus)

Amblyomma inornatum

Tayassu pecari (Link)

Amblyomma inornatum

CINGULATA

Dasypodidae

Dasypus kappleri Krauss

Amblyomma auricularium

Dasypus novemcinctus Linnaeus

Amblyomma auricularium

Amblyomma inornatum

Dasypus sabanicola Mondolfi

Amblyomma auricularium

Dasypus sp.

Amblyomma auricularium

"Armadillo"

Amblyomma auricularium

Amblyomma inornatum

DIDELPIMORPHIA

Didelphidae

Philander opossum (Linnaeus)

Amblyomma auricularium

Didelphis sp.

Amblyomma sp.

LAGOMORPHA

Leporidae

Sylvilagus cunicularius (Waterhouse)

Amblyomma parvum

Sylvilagus floridanus (J.A. Allen)

Amblyomma inornatum

"conejo"

Amblyomma inornatum

"liebres"

Amblyomma inornatum

Amblyomma parvum

PILOSA

Myrmecophagidae

Tamandua mexicana (Saussure)

Amblyomma auricularium

Tamandua tetradactyla Linnaeus

Amblyomma auricularium

Tamandua sp.

Amblyomma auricularium

PERISSODACTYLA

Equidae

Equus ferus caballus Linnaeus

Amblyomma parvum

PRIMATES

Hominidae

Homo sapiens Linnaeus

Amblyomma auricularium

Amblyomma inornatum

Amblyomma parvum

RODENTIA

Cricetidae

Sigmodon hispidus Say y Ord

Amblyomma auricularium

Amblyomma inornatum

Sigmodon mascotensis J.A. Allen

Amblyomma inornatum

Nidos de Neotoma sp.

Amblyomma inornatum

Cuniculidae

Cuniculus paca (Linnaeus)

Amblyomma auricularium

Amblyomma inornatum

Dasyproctidae

Dasyprocta punctata Gray

Amblyomma inornatum

Sciuridae

Otospermophilus beecheyi (Richardson)

Amblyomma inornatum

AVES

CUCULIFORMES

Cuculidae

Geococcyx californianus (Lesson)

Amblyomma inornatum

PASSERIFORMES

Mimidae

Toxostoma longirostre (Lafresnaye)

Amblyomma inornatum

REPTILES

SQUAMATA

"Iguana"

Amblyomma auricularium

Análisis filogenéticos

Debido a variaciones en el éxito de la amplificación, no fue posible la obtención de secuencias de todos los genes para cada una de las muestras (APÉNDICE VII). Se obtuvieron un total de 40 secuencias de los tres marcadores moleculares: 20 para *16S rDNA*, 10 para *CoxI* y 10 para *ITS2* (APÉNDICE VII). La longitud de las matrices de datos fueron las siguientes: 371 pb (pares de bases) con 52 terminales para el gen *16S rDNA* (20 secuencias de este trabajo y 32 secuencias de GenBank); 518 pb y 51 terminales para el gen *CoxI* (10 secuencias de este trabajo y 41 secuencias obtenidas de GenBank), 1221 pb y 24 terminales para *ITS2* (7 secuencias de este trabajo y 17 secuencias obtenidas de GenBank). La matriz de los datos mitocondriales consistió de 876 pb y 49 terminales (15 secuencias de este trabajo y 34 secuencias provenientes de GenBank).

Los árboles obtenidos con cada uno de los genes así como el del análisis concatenado muestran la misma topología aunque el arreglo de las ramas internas no es concordante entre ellos. En cada uno de los análisis se recuperan dos clados con las secuencias de los ejemplares mexicanos que fueron obtenidas durante este trabajo: el de *Amblyomma inornatum* y el que denominamos *Amblyomma auricularium/Amblyomma parvum*. Este clado incluye las secuencias de *A. auricularium* y *A. parvum* de México más las secuencias de Centroamérica (Panamá, Costa Rica, El Salvador) de ambas especies con datos de GenBank (Fig.20-27). Este grupo es distinto al clado de *Amblyomma parvum* de Sudamérica (Argentina y Brasil) como se reportó previamente (Lado *et al.*, 2016). Sin embargo, las secuencias disponibles de *Amblyomma auricularium* provenientes de Brasil también se separan como una entidad taxonómica distinta.

Marcadores moleculares individuales

16S rDNA

El modelo de sustitución de nucleótidos que mejor se ajustó a los datos para el análisis de MV fue el Tamura 3 parámetros con una distribución gamma (T92 + G) de acuerdo a la prueba estadística de BIC. El valor de verosimilitud fue de -2108.174947. Tanto el análisis de MV como el de IB recuperan un grupo interno monofilético con altos valores de apoyo (93 y 0.8, respectivamente) (Figs. 20-21). *Amblyomma pseudoparvum* aparece como un clado

independiente y basal que a su vez está más relacionado con los ejemplares de *Amblyomma parvum* de Sudamérica. Por otro lado, *A. inornatum* y *A. auricularium/A. parvum* se recuperan como grupos hermanos pero con valores de apoyo bajos. Finalmente, en el análisis de IB las secuencias de Brasil de *Amblyomma auricularium* forman un grupo monofilético representado por una politomía que aparecen como grupo hermano de *A. pseudoconcolor*, mientras que en MV ambos clados aparecen de forma independiente. El análisis de distancias genéticas arrojó que todos los clados presentan una distancia mayor al 7% y mayor al 14% respecto a los grupos externos (Tabla 1).

Tabla 1. Distancias genéticas obtenidas entre los clados para el gen *16S rDNA*. Valores expresados como porcentaje.

Amblyomma auricularium	auri	pspar	au/pa	ino	parv	pscon	amer	mix	Scul
Amblyomma pseudoparvum	12.7								
Amblyomma auricularium/ Amblyomma	9.6	12.5							
parvum									
Amblyomma inornatum	12.5	13.9	7.7						
Amblyomma parvum	12.2	15	8.9	13.1					
Amblyomma pseudoconcolor	10.8	14.6	11.9	12.5	14.3				
Amblyomma americanum	21.2	18.3	20.2	23.6	23.2	23.3			
Amblyomma mixtum	14.3	16.4	16.1	19.8	21.2	18.5	16.4		
Amblyomma sculptum	14.8	19.7	16.5	18.8	19.5	17.1	19.7	9.6	
Haemaphysalis	28	28.2	26.5	26.6	30.5	29	25.4	26.3	24.4

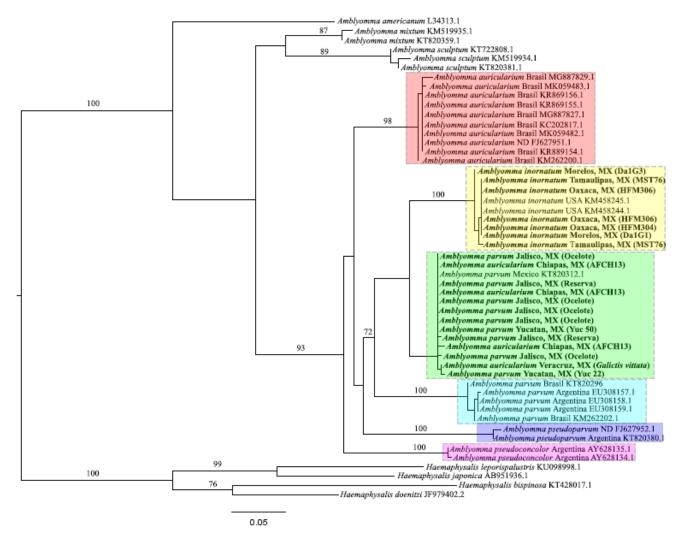


Figura 20. Árbol de compromiso inferido del marcador *16S rDNA*. El árbol fue obtenido mediante MV. Números por encima de las ramas representan valores de bootstrap.

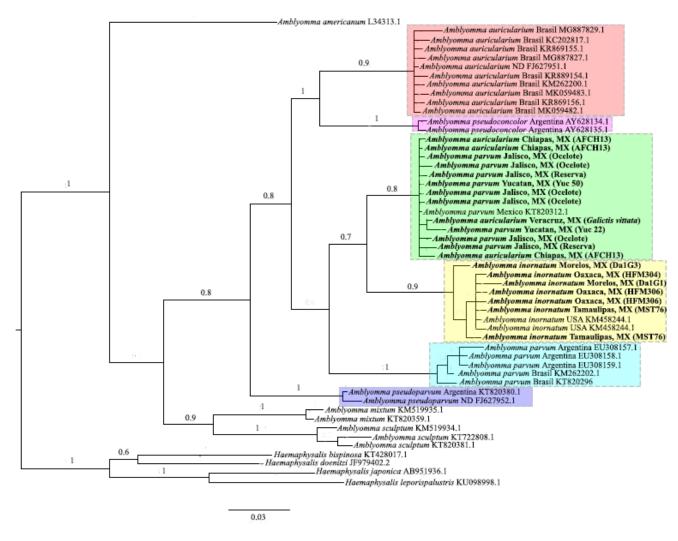


Figura 21. Árbol de consenso inferido del gen mitocondrial *16S rDNA*. El árbol fue obtenido mediante IB. Números por encima de las ramas representan probabilidades posteriores.

CoxI

El modelo de sustitución de nucleótidos que mejor se ajustó a los datos para el análisis de MV fue el Tamura-Nei + G + I de acuerdo a la prueba estadística de BIC y el valor de verosimilitud fue de -2741.901497. Tanto el análisis de MV como el de IB recuperan un grupo interno monofilético con altos valores de apoyo (90 y 0.8 respectivamente) (Figs. 22-23). En ambos análisis, las secuencias de *Amblyomma parvum* de Argentina y Brasil se agrupan en dos clados separados como se reportó en el trabajo de Lado *et al.* (2016). En nuestros análisis, ambos clados están separados entre sí por una divergencia del 6.3% (Tabla 3) aunque ya se ha comprobado previamente mediante un análisis de evidencia total que ambas poblaciones corresponden a la misma entidad taxonómica (Nava *et al.*, 2016). Mientras que en el análisis de IB *Amblyomma pseudoparvum* y *A. inornatum* aparecen como grupos hermanos con un valor de probabilidades posteriores de 0.7, en el análisis de MV aparecen como dos taxones independientes. El cálculo de distancias genéticas arroja que los clados están separados entre sí por valores superiores al 6% de divergencia y mayores al 14% para los grupos externos (Tabla 2).

Tabla 2. Distancias genéticas obtenidas entre los clados para el gen *CoxI*. Valores expresados como porcentaje.

Amblyomma auricularium/Amblyomma	аи/ра	par	par	inor	pseu	тас	tig	diss
parvum		Arg	Bra					
Amblyomma parvum Argentina	12.6							
Amblyomma parvum Brasil	12.2	6.3						
Amblyomma inornatum	13.5	17.2	15.1					
Amblyomma pseudoparvum	14.8	16.8	14.7	17.4				
Amblyomma maculatum	16.6	17.5	17.2	18.4	18.1			
Amblyomma tigrinum	14.5	17.8	15.3	17.7	18.5	8		
Amblyomma dissimile	17.4	19.8	20.2	19.8	22.9	20.3	18.4	
Haemaphysalis	26.6	26.5	26.4	29.9	27.6	24.1	24	22

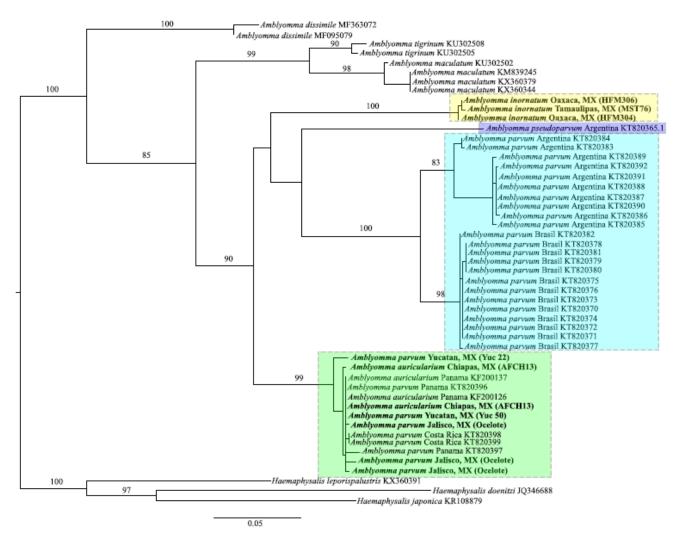


Figura 22. Árbol de compromiso inferido del marcador *CoxI*. El árbol fue obtenido mediante MV. Números por encima de las ramas representan valores de bootstrap.

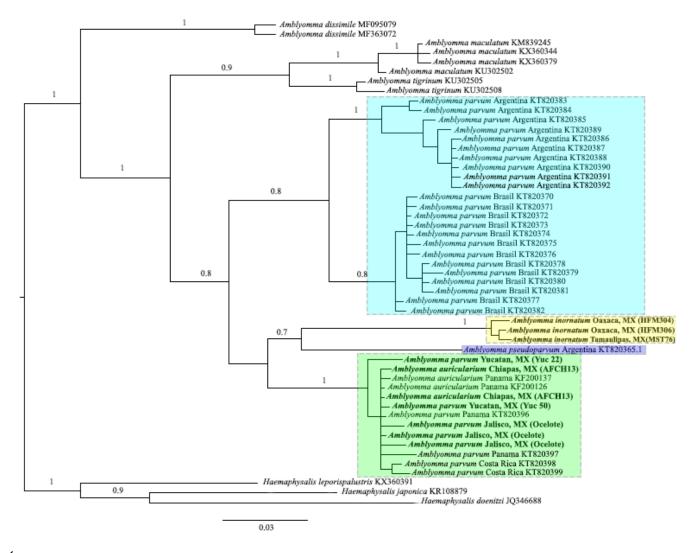


Figura 23. Árbol de consenso inferido del gen mitocondrial *CoxI*. El árbol fue obtenido mediante IB. Números por encima de las ramas representan probabilidades posteriores.

ITS2

El modelo de sustitución de nucleótidos que mejor se ajustó a los datos para el análisis de MV fue el Tamura 3 parámetros + G de acuerdo a la prueba estadística de BIC. El valor de verosimilitud fue de -4245.051678. En ambos análisis la topología es concordante (Figs. 24-25). El grupo interno se recupera como monofilético con altos valores de apoyo (1 para IB y 100 para MV). En estos análisis el clado *Amblyomma auricularium/A. parvum* se recupera como grupo hermano de *A. inornatum*. El clado de *Amblyomma parvum* aparece más relacionado con el grupo (*A. auricularium/A. parvum* + *A. inornatum*) mientras que *A. pseudoconcolor* aparece como un grupo independiente. Los valores de divergencia van desde el 1.8% (entre *A. auricularium/A. parvum* y *A. inornatum*) hasta el 10.2% (entre *A. parvum* y *A. pseudoconcolor*). Respecto a los grupos externos, los valores de divergencia son mayores al 20% (Tabla 3).

Tabla 3. Distancias genéticas obtenidas entre los clados para el gen *ITS2*. Valores expresados como porcentaje.

Amblyomma auricularium/Amblyomma	аи/ра	Inor	parv	pseud	sculp	mixt
parvum						
Amblyomma inornatum	1.8					
Amblyomma parvum	5.8	5				
Amblyomma pseudoconcolor	9.3	8.8	10.2			
Amblyomma sculptum	29.3	27.7	30	32.5		
Amblyomma mixtum	26.2	24.3	26.3	28.4	1.7	
Haemaphysalis	142.1	139.7	151.6	139.9	106.3	100.3

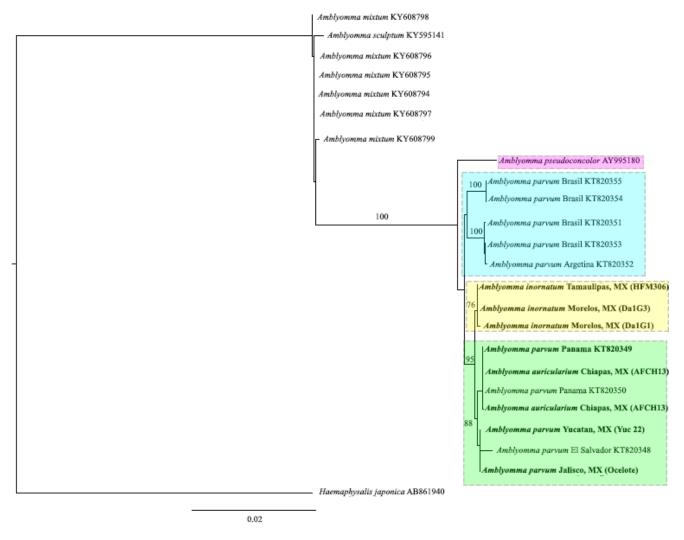


Figura 24. Árbol de compromiso inferido del gen nuclear *ITS2*. El árbol fue obtenido mediante MV. Números por encima de las ramas representan valores de bootstrap.

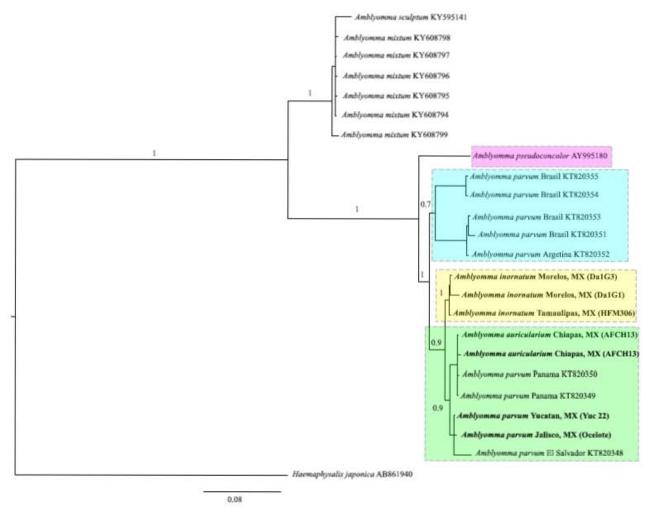


Figura 25. Árbol de consenso inferido del gen nuclear *ITS2*. El árbol fue obtenido mediante IB. Números por encima de las ramas representan probabilidades posteriores.

Matrices concatenadas de datos mitocondriales

Se concatenaron solamente las matrices de datos mitocondriales debido a que del gen ITS2 obtuvimos muy pocos amplicones de pocas muestras (Figs. 26 y 27). El modelo de sustitución de nucleótidos que se utilizó para realizar estos análisis fue el más complejo, es decir el General Time Reversible con distribución gamma y la presencia de sitios invariables (GTR + G + I). La topología es muy distinta en ambos análisis debido principalmente a la naturaleza de los análisis. En ambos análisis el grupo interno se recupera como monofilético con altos valores de apoyo (99 para MV y 1 para IB). El árbol mejor resuelto corresponde al de MV (Fig. 26) con un valor de verosimilitud de -5346.553850 donde el clado de A. inornatum aparece como grupo hermano de A. pseudoparvum pero con un valor de apoyo menor al 80; lo mismo sucede con los clados de A. parvum de Sudamérica y A. auricularium/ A. parvum; en el caso de A. auricularium y de A. pseudoconcolor ambos clados aparecen independientes. En el caso del obtenido con IB (Fig. 27) las relaciones entre el grupo interno aparecen representadas como una politomía. Las distancias genéticas fueron calculadas mediante las distancias observadas (distancias-p) las cuales arrojan que cada clado está separado entre sí por valores mayores al 8% y respecto a los grupos externos mayores al 14% (Tabla 4).

Tabla 4. Distancias genéticas obtenidas entre los clados para las matrices concatenadas de los marcadores mitocondriales. Valores expresados como porcentaje.

Amblyomma	au/pa	inor	parv	pspar	auric	pscon	Amer	diss	scul	mixt	tigr
auricularium/											
Amblyomma parvum											
Amblyomma	8.1										
inornatum											
Amblyomma parvum	9.5	11.7									
Amblyomma	11.3	12.2	12.5								
pseudoparvum											
Amblyomma	8.8	10.8	10.3	11.4							
auricularium											
Amblyomma	10	10.5	11.6	12.6	9.7						
pseudoconcolor											
Amblyomma	15	17.4	17.6	16.3	16.9	17.9					
americanum											
Amblyomma	15.7	17.7	17.9	18	19.1	19.5	16.9				
disismile											
Amblyomma	15.6	17.3	16.7	16.5	13.7	16.1	16.6	17			
sculptum											
Amblyomma mixtum	14.5	15.7	16	15.6	12.1	15.6	15.6	11.2	11.2		
Amblyomma	13.1	16.5	15	15.1	15.5	16.3	16.3	17	17.9	16.3	
tigrinum											
Haemaphysalis	19.1	19.9	20.7	19.9	20.1	21.1	20.3	19.1	19.1	18.5	17.1

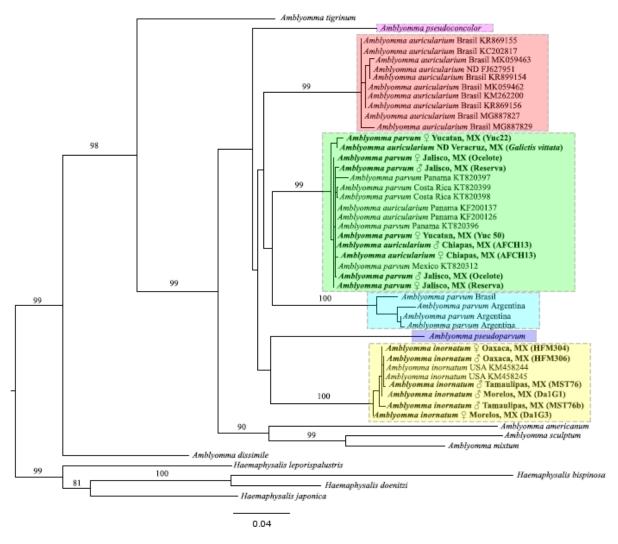


Figura 26. Árbol de compromiso inferido de las matrices concatenadas de los genes mitocondriales. El árbol fue obtenido mediante MV. Números por encima de las ramas representan valores de bootstrap

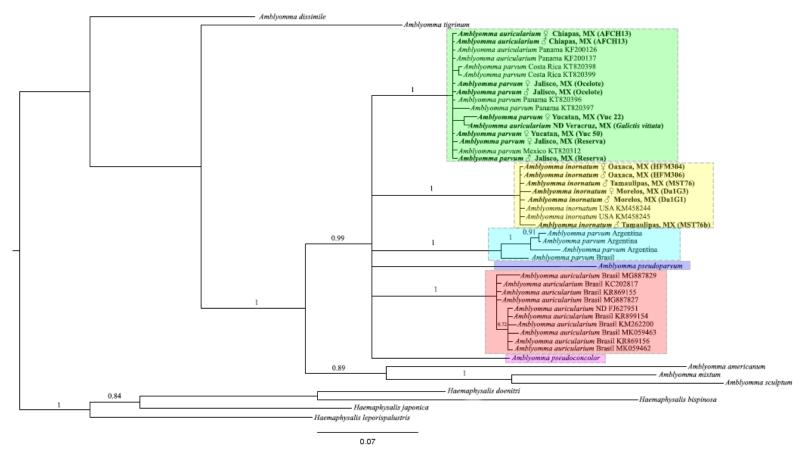


Figura 27. Árbol de consenso inferido de las matrices concatenadas de los genes mitocondriales. El árbol fue obtenido mediante IB. Números por encima de las ramas representan probabilidades posteriores.

DISCUSIÓN

Los ejemplares analizados durante el presente estudio así como las secuencias obtenidas de la especie *Amblyomma inornatum* muestran que se trata de un taxón natural y delimitado tanto por caracteres morfológicos (*e. g.* ausencia de espolón en el artejo I del pedipalpo, espolones de la coxa I desiguales en tamaño, puntuaciones del escudo profundas en ambos sexos) como por caracteres moleculares (*i.e.* formación de un clado distinto con distancias interespecíficas genéticas altas). En este trabajo se obtuvieron las primeras secuencias de esta especie para los genes *CoxI* e *ITS2*, así como las primeras provenientes de México provenientes tanto de la región Neártica como de la Neotropical.

Por otro lado, existe una discordancia entre los ejemplares de *A. parvum* y *A. auricularium* de México. Aunque ambos taxones pueden ser separados fácilmente utilizando caracteres morfológicos como el tamaño y forma de los espolones de la coxa I, largo y ancho del escudo, así como la profundidad y disposición de las puntuaciones, no ocurre lo mismo con los caracteres moleculares ya que en todos los análisis realizados ambos taxones se agrupan en un mismo clado (Figs. 20-27). Las relaciones internas entre los clados obtenidos siempre fueron distintas y prueba de ello es que el árbol de IB del análisis concatenado arrojó una politomía debido a que este tipo de análisis utiliza una prueba de consenso estricto para representar sus resultados, contrario a los análisis de MV que utiliza un árbol de compromiso (Baum y Smith 2012).

Los valores de divergencia genética obtenidos en nuestros análisis para este clado que denominamos como *A. auricularium/A. parvum* son altos cuando se compara con los demás. Para el caso del marcador *16S rDNA* las distancias genéticas entre los clados son siempre mayores al 7%; estos datos son similares a los obtenidos por Lado *et al.* (2016) donde el clado de Sudamérica de *A. parvum* y el de Centroamérica-México están separados por distancias que van del 6.8-8.4%, mientras que las distancias dentro del clado sudamericano son menores al 1.4%. Sin embargo, para el caso del gen *CoxI*, las distancias entre los clados de nuestros análisis siempre son mayores al 6% contrario a las obtenidas en el análisis de Lado *et al.* (2016) donde las distancias entre los dos clados sudamericanos obtenidos (Argentina vs. Brasil) varían entre el 4.3 y 6.2%, mientras que las distancias entre cualquiera de esos dos clados respecto a las secuencias Centroamérica-México varían entre el 9.8 y

11.2%. Tanto el gen 16S rDNA como CoxI han sido ampliamente utilizados en el barcoding (i. e. el uso de secuencias cortas y estandarizadas para la identificación de especímenes) en garrapatas (Lv et al., 2014a; 2014b; Paternina et al., 2016; Ondrejicka et al., 2017). Sin embargo, se ha observado que el gen CoxI tiene limitaciones filogenéticas en complejos de especies de garrapatas (Paternina et al., 2016), lo que podría llevar a una identificación errónea si sólo se utiliza el barcoding sin incorporar otras fuentes de evidencia como la morfología, ecología o biogeografía. Los genes mitocondriales y nucleares no muestran siempre la misma historia evolutiva debido a sus mecanismos de herencia que son muy distintos entre sí (Beati et al., 2013). En trabajos previos, el marcador ITS2 ha resultado informativo a un nivel intragenérico en especies de Amblyomma neotropicales (Marrelli et al., 2007) y entre poblaciones de Amblyomma americanum (Reichard et al., 2005), pero no dentro de Amblyomma variegatum (Beati et al., 2012) probablemente por tratarse de una especie que evolucionó recientemente (Beati et al., 2013). En nuestros análisis, la distancia genética entre el clado A. auricularium/ A. parvum y A. parvum de Sudamérica es de 5.8% que es cercano al valor obtenido por Lado et al. (2016), quienes obtuvieron valores que oscilaron entre 3.6 a 5.5% utilizando sólo secuencias de A parvum de Centroamérica. El uso por sí sólo de distancias genéticas obtenidas de un solo marcador no debería ser utilizado como una evidencia conclusiva en el estado taxonómico al nivel de especies dentro de este género (Nava et al., 2016; Dantas-Torres, 2018).

Dantas-Torres (2018) realizó un meta-análisis sobre los conceptos de especies que se suelen utilizar en la delimitación y descripción de nuevas especies de garrapatas. Este autor menciona que en el pasado, el concepto tipológico, es decir, aquel en donde las especies están agrupadas por individuos que comparten caracteres morfológicos comunes y fijos que les permite separarlos de otros grupos, fue el más utilizado (Dantas-Torres, 2018). Sin embargo, hoy en día es cada vez más común encontrar artículos donde se utilizan aproximaciones integrativas (i.e. el uso de distintas líneas de evidencia) en la circunscripción de especies (e.g. Beati et al., 2013; Lado et al., 2016, 2018; Nava et al., 2016). Las garrapatas de este género representan un reto para la sistemática pues existen complejos de especies donde los caracteres morfológicos y moleculares empatan y permiten la delimitación de especies de manera "fácil" (Beati et al., 2013), complejos donde las distancias genéticas son altas pero la morfología y la ecología son las mismas (Lado et al., 2016; Nava et al., 2016) y

casos donde la morfología es muy distinta pero molecularmente no existen diferencias (Lado et al., 2018). A esto último algunos autores lo denominan "plasticidad fenotípica" que se define como "la habilidad de genotipos individuales para producir diferentes fenotipos cuando son expuestos a diferentes condiciones ambientales" (Pigliucci et al., 2006; Fusco y Minelli, 2010). Paula Lado y colaboradores (2018) encontraron que aunque existían caracteres para diferenciar a las especies A. maculatum, A.triste y A. tigrinum, como la forma y número de sedas y/o espolones en las tibias, molecularmente ellos recuperaron a A. maculatum y A. triste dentro del mismo clado. Los autores proponen a la plasticidad fenotípica como una de las posibles causas de esta alta variabilidad morfológica y mencionan que es posible que estas diferencias morfológicas sútiles sean el resultado de una adaptación muy rápida a varios ambientes que son ligeramente distintos y que todavía no están asociados con una diferenciación genética suficiente para poder hablar en términos de especiación (Lado et al., 2018).

En el grupo de los ácaros en general se conoce el fenómeno denominado como "estasis morfológica", es decir, el "aislamiento genético en la ausencia de una diferenciación morfológica aparente" (ver Skoracka et al., 2015). Aunque este término es utilizado para explicar la presencia de especies crípticas en ácaros, no puede ser aplicado al clado A. auricularium/A. parvum ya que en este caso las especies sí se pueden separar morfológicamente pero molecularmente, no, que es prácticamente la definición contraria de especies crípticas.

De acuerdo a los datos obtenidos de la revisión de ejemplares depositados en colecciones científicas, la mayoría de los registros de *A. auricularium* provienen de Bolivia, Colombia, Estados Unidos, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Trinidad y Tobago y Venezuela, y la gran mayoría de los especímenes fueron colectados sobre miembros del superorden Xenarthra, es decir, sobre armadillos (orden Cingulata) y osos hormigueros (Orden Pilosa). Estos órdenes presentan una historia biogeográfica muy bien estudiada y se sabe que formaron parte del llamado "Gran Intercambio Biótico Americano" (GABI, por sus siglas en inglés), teniendo un origen y diversificación en Sudamérica y cruzando hacia Norteamérica durante la formación del Istmo de Panamá (McDonald, 2005). Diversos estudios con garrapatas del género *Amblyomma* han demostrado que su historia evolutiva está relacionada con la propia biogeografía del continente americano (Beati *et al.*, 2013; Lado

et al., 2016; 2018). Podemos suponer que los xenarthros cruzaron el Istmo acompañados de sus garrapatas durante el GABI y por ello vemos una clara separación entre un grupo Sudamericano y otro correspondiente a Centro y Norteamérica.

Debido a que el material tipo con el que fue descrita *A. auricularium* proviene de Argentina, es claro que el nombre del taxón corresponde a los ejemplares sudamericanos. Sin embargo, la discordancia entre la descripción original y las redescripciones subsecuentes sobre si *A. auricularium* es o no una especie ornamentada, no puede ser resuelta hasta que sean incorporados a los análisis ejemplares y secuencias moleculares provenientes de Argentina, Brasil, Colombia, Bolivia, con la finalidad de establecer de manera más clara el estado taxonómico de esta especie.

Por otro lado, *A. parvum*, de acuerdo a nuestros datos ha sido colectada en Argentina, Bolivia, Brasil, Costa Rica, Guatemala, México, Panamá, Paraguay y Venezuela parasitando carnívoros principalmente y teniendo algunos registros sobre humanos. Las secuencias de México y Centroamérica de este taxón se agrupan en el mismo clado con las secuencias de *A. auricularium* de ambas regiones tanto en los análisis utilizando marcadores mitocondriales como en el marcador nuclear. Debido a lo anterior, se descarta la posibilidad de que alguno de los taxones presente heteroplasmía mitocondrial, es decir, la *presencia de más de un tipo de DNA mitocondrial dentro de una célula o individuo, una heredada vía materna y otra vía paterna*, que pueden afectar la inferencia de la historia evolutiva de las especies o poblaciones (Dantas-Torres, 2018; Mastrantonio *et al.*, 2019).

El sorteo incompleto de linajes, es decir, el mantenimiento de variación genética dentro de un linaje de metapoblaciones desde un evento de especiación hasta el siguiente, resultando en una coalescencia profunda y la incongruencia entre el árbol de especies *versus* el árbol de genes (Baum y Smith, 2012; Leliart *et al.*, 2014) también podrían explicar el caso del clado *A. auricularium*/ *A. parvum*. Se ha propuesto que además de la heteroplasmía mitocondrial, otros fenómenos que pueden explicar la presencia de sorteo incompleto de linajes son la hibridación y la introgresión. En garrapatas se han detectado casos de híbridos (ejemplares producto del entrecruzamiento de dos especies distintas) encontrados en la naturaleza como en el género *Dermacentor* (Araya-Anchetta *et al.*, 2013), *Ixodes* (Kovalev *et al.*, 2015; 2016), *Hyalomma* (Rees *et al.*, 2003) y por supuesto, en *Amblyomma* (Bournez *et al.*, 2015). En este tipo de ejemplos, la hibridación está acompañada de introgresión que

se define como la incorporación de genes de una especie hacia el *pool genético* de otra (Dantas-Torres, 2018).

Aunque la plasticidad fenotípica, la heteroplasmía mitocondrial, la hibridación, la introgresión y el sorteo incompleto de linajes podrían explicar las causas de la incompatibilidad morfológica y molecular en el clado *A. auricularium/A. parvum*, es necesaria la colecta de más ejemplares provenientes de Centroamérica y del Norte de Sudamérica (*e.g.* Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú) con la finalidad de delimitar ambas unidades taxonómicas y su distribución geográfica, así como tener datos más robustos que nos permitan realizar otro tipo de análisis como reloj molecular. Asimismo, es necesaria la revisión de los taxones que han sido propuestos como sinónimos tanto de *A. auricularium* como de *A. parvum* y poder hacer la designación de un neotipo para *A. auricularium*. Además, al contar con un mayor número de ejemplares nos podrá permitir detectar variaciones intra e interespecífica. Otra opción para solucionar las problemáticas dentro del complejo *A. auricularium/A. parvum* es el uso de marcadores con una tasa de mutación rápida como los microsatélites, utilizados en la genética de poblaciones (Araya-Anchetta *et al.*, 2015).

Finalmente, en este grupo de especies se han detectado microorganismos asociados que pueden llegar a tener importancia en la salud pública. En *Amblyomma auricularium* se ha detectado a *Rickettsia amblyommatis*, una bacteria de patogenicidad desconocida (Saraiva *et al.*, 2013; Lopes *et al.*, 2018). Para el caso de *Amblyomma inornatum*, Medlin *et al.* (2015) detectaron varios agentes causales de enfermedades de interés médico-veterinario como *Rickettsia amblyommatis*, *Borrelia burgdorferi* sensu lato, *Candidatus* "Borrelia lonestari", *Erlichia chaffeensis* y *Erlichia ewingii*, aunque los autores mencionan que se desconoce si las garrapatas pudieran jugar un rol como vectores. Por último, en *Amblyomma parvum* se ha detectado a *Candidatus* "Rickettsia andeanae" en Argentina (Labruna *et al.*, 2011), *Rickettsia rickettsii* en México (Dzul-Rosado *et al.*, 2013), *Rickettsia bellii* en Brasil (Barbieri *et al.*, 2019) y *Erlichia* sp. cepa San Luis (Monje *et al.*, 2019). Aunado a lo anterior, recientemente se han realizado experimentos con la saliva de ejemplares de *A. parvum* provenientes de Brasil y se ha visto que la saliva presenta actividad anti-neoplásica sobre células de cáncer de mama (Sousa *et al.*, 2018).

Los parásitos son un componente importante de la biodiversidad, formando parte de las redes tróficas en el ecosistema. Desde un punto de vista ecológico y evolutivo, hay especies de garrapatas que viven en una asociación tan estrecha con sus huéspedes que la extinción del mismo, a nivel local (nivel población) o a nivel especie, conllevaría a la extinción también de la especie de garrapata (Durden y Keirans, 1996). Su alta diversidad biológica se ve correlacionada con el gran número de microorganismos patógenos que son capaces de transmitir (Estrada-Peña, 2015a). Desde un punto de vista biocultural, las garrapatas tienen representatividad en la cultura de ciertas poblaciones, apareciendo en tradiciones orales, en la etimología de algunos lugares o fungiendo como amuletos de atracción (Herrera-Mares y Serrano-Velázquez, 2018; Dzul-Rosado *et al.*, 2018).

Tener un mejor entendimiento sobre los límites de las especies de garrapatas nos permitirá poder establecer mejores programas de control biológico (ver Estrada-Peña *et al.*, 2012; Hüe *et al.*, 2017), estrategias en epidemiología (Lado *et al.*, 2018) e investigación biomédica (Sousa *et al.*, 2018) al no sobreestimar su riqueza específica.

CONCLUSIONES

- Se reconocen morfológicamente cuatro taxones que tienen distribución en México y que cuentan con material depositado en colecciones científicas: *Amblyomma auricularium*, *A. inornatum*, *A. parvum* y *Amblyomma* sp.
- A través de los marcadores moleculares utilizados (16S rDNA, CoxI, ITS2) en este estudio se recuperaron sólo dos clados el de A. inornatum y el clado A. auricularim/A. parvum.
- El clado A. auricularium/A. parvum incluye organismos de Centroamérica y
 México, diferentes molecularmente a A. auricularium y A. parvum de Sudamérica.
- Amblyomma sp. presentó caracteres morfológicos que la sitúan entre A. auricularium y A. parvum especialmente en la forma y tamaño de los espolones de la coxa I, del artejo I del pedipalpo y las puntuaciones del escudo. Es necesaria la colecta de más ejemplares para poder establecer si se trata de un nuevo taxón para la ciencia o se trata de variabilidad intraespecífica de alguna de las dos especies.
- Se proporcionan las primeras secuencias con los marcadores *CoxI* e *ITS2* para *A. inornatum* y para *A. auricularium*.

LITERATURA CITADA

Alstschul, S.F., Gish, W., Miller, W., Myers, E.W. y Lipman, D.J. (1990) Basic Local Alignment Search Tool. *Journal of Molecular Biology*, 215, 403-410.

Álvarez, V.C., Bonilla, R. y Chacón (2000) Distribución de la garrapata *Amblyomma* cajennense (Acari: Ixodidae) sobre *Bos taurus* y *Bos indicus* en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 48, 129-135.

Aragão, H. B. (1908a). Algumas novas especies de carrapatos brasileiros. *Brasil-Medico*, 22, 11-115.

Aragão, H.B. (1908b) Mais um novo carrapato brasileiro. Brasil-Medico, 22, 431-432.

Aragão, H.B. (1911) Notas sobre ixódidas brazileiros (sic!). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 3, 145-195.

Aragão, H.B. y Fonseca, F., Da. (1953) Notas da ixodologia. V. A propósito da validade de algumas espécies do gênero *Amblyomma* do Continente Americano (Acari: Ixodidae). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 51, 485-492.

Arana-Guardia, R., Baak-Baak, C.M., Cigarroa-Toledo, N, Reyes-Solis, G.C., Ojeda-Robertos, N.F., García-Rejón, J.E., Zarza, H., Ceballos, G. y Machain-Williams, C. (2015) Ticks (Acari: Ixodidae) from Wild Mammals in Fragmented Environments in the South of Yucaran Peninsula, México. *Southwestern Entomologist*, 40, 657-660.

Araya-Anchetta, A., Scoles, G.A., Giles, J., Busch, J.D. y Wagner, D.M. (2013) Hybridization in natural sympatric populations of *Dermacentor* ticks in northwestern North America. *Ecology and Evolution*, 3, 714-724.

Araya-Anchetta, A., Busch, J.D., Scoles, G.A. y Wagner, D.M. (2015) Thirty years of tick population genetics: a comprehensive review. *Infection, Genetics and Evolution*, 29, 164-179.

Banks, N. (1909). Three new ticks from the United States. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 10, 170-173.

Barbieri, A.R.M., Szabó, M.P.J., Costa, F.B., Martins, T.F., Soares, H.S., Pascoli, G., Torga, K., Saraiva, D.G., Ramos, V.N., Osava, C., Gerardi, M., Dias, R.A., Moraes, E.A., Jr., Ferreira, F., Castro, M.B. y Labruna, M.B. (2019) Species richness and seasonal dynamics of ticks with notes on rickettsial infection in a Natural Park of the Cerrado biome in Brazil. *Ticks and Tick-Borne Disease*, 10, 442-453.

Barker, S.C. y Burger, T.D. (2018) Two new genera of hard ticks, *Robertsicus* n. gen. and *Archaeocroton* n. gen., and the solution of the mystery of Hoogstraal's and Kaufman's "primitive" tick from the Carpathian Mountains. *Zootaxa*, 4500, 543-552.

Barret, R.D.H. y Hebert, P.D.N. (2005) Identifying spiders through DNA barcodes. *Canadian Journal of Zoology*, 83, 481-491.

Barros-Battesti, D.M., Arzua, M. y Bechara, G.H. (2006) *Carrapatos de importância Médico-Veterinária da Região Neotropical: Um guia ilustrado para identificação de espécies*. Vox/ICTTD-3/Butantan. São Paulo, Brasil. 223 pp.

Baum, D.A. y Smith, S.D. (2012) *Tree thinking: an introduction to phylogenetic biology*. Roberts and Company, Publishers, Columbus, Estados Unidos. 476 pp.

Beati, L. y Klompen, H. (2019) Phylogeography of Ticks (Acari: Ixodida). *Annual Review of Entomology*, 64, 379-397.

Beati, L., Patel, J., Lucas-Williams, H., Adakal, H., Kanduma, E.G., Tembo-Mwase, E., Krecek, R., Mertins, J.W., Alfred, J.T., Kelly, S. y Kelly, P. (2012) Phylogeography and demographic history of *Amblyomma variegatum* (Fabricius) (Acari: Ixodidae), the Tropical Bont Tick. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 12, 514-525.

Beati, L., Nava, S., Burkman, E.J., Barros-Battesti, D.M., Labruna, M.B., Guglielmone, A.A., Cáceres, A.G., Guzmán-Cornejo, C., León, R., Durden, L.A. y Faccini, J.L.H. (2013) *Amblyomma cajennense* (Fabricius, 1787) (Acari: Ixodidae), the Cayenne tick: phylogeography and evidence for allopatric speciation. *BMC Evolutionary Biology*, 13, 1-20.

Beccaloni, J. (2009) *Arachnids*. University of California Press, Los Angeles, California, Estados Unidos. 320 pp.

Bermúdez, S., Apanaskevich, D. y Domínguez, L. (2018) *Garrapatas Ixodidae de Panamá*. Secretaría Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación, Panamá. 129 pp.

Boardman, E.T. (1944) Methods for collecting ticks for study and delineation. *The Journal of Parasitology*, 30(2), 57-59.

Boero, J.J. (1957) *Las garrapatas de la República Argentina (Acarina: Ixodidoidea)*. Editorial Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. 113 pp.

Bournez, L., Cangi, N., Lancelot, R., Pleydell, D.R.J., Stachurski, F., Bouyer, J., Martinez, D., Lefrançois, T., Neves, L. y Pradel, J. (2015) Parapatric distribution and sexual

competition between two tick species, *Amblyomma variegatum* and *A. hebraeum* (Acari, Ixodidae), in Mozambique. *Parasites & Vectors*, 8, 504.

Brusca, R.C., Moore, W. y Shuster, S.M. (2016) *Invertebrates*. Tercera Edición. Sinauer Associates, Sunderland, Estados Unidos. 1104 pp.

Burger, T.D., Shao, R., Beati, L., Miller, H. y Barker, S.C. (2012) Phylogenetic analysis of ticks (Acari: Ixodida) using mitochondrial genomes and nuclear rRNA genes indicates that the genus *Amblyomma* is polyphyletic. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 64, 42-55.

Camicas, J.L. y Morel, P.C. (1977) Position systématique et classification des tiques (Acarida: Ixodida). *Acarologia*, 18, 410-420.

Camicas, J.L., Hervy, J.P., Adam, F. y Morel, P.C. (1998) Les tiques du monde. Nomenclature, stades décrits, hôtes, répartition (Acarida, Ixodida). Orstom, París, Francia. 233 pp.

Ceballos, G. (2013) *Mammals of Mexico*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, U.S.A. 984 pp.

Chitimia-Dobler, L., Cancian de Araujo, B., Ruthensteiner, B., Pfeffer, T. y Dunlop, J.A. (2017) *Amblyomma birmitum* a new species of hard tick in Burmese Amber. *Parasitology*, 144, 1441-1448.

Conil, P.A. (1878) Description d'une nouvelle espèce d'ixode, *Ixodes auricularius*. *Acta de la Academia Nacional de Ciencias Exactas (Argentina)*, 3, 99-110.

Cooley, R.A. y Kohls, G.M. (1939) *Amblyomma philipi*: a new tick from Texas and Mexico, with a key to know species of *Amblyomma* in the United States (Acarina: Ixodidae). *Public Health Reports* (1896-1970), 54, 44-47.

Cooley, R.A. y Kohls, G.M. (1944) The genus *Amblyomma* in the United States. *The Journal of Parasitology*, 30, 77-111.

Costello, M.J. (2015) Biodiversity: The know, unknown, and rates of extinction. *Current Biology Dispatches*, 25, R362-R383.

Dantas-Torres, F. (2018) Species concepts: What about ticks? *Trends in Parasitology*, 34, 1017-1026.

Dariba, D., Taboada, G.L., Doallo, R. and Posada, D. (2012) jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9, 722.

Dayrat, B. (2005) Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85, 407-415.

De Queiroz, K. (2007) Species concept and species delimitation. *Systematics Biology*, 56, 879-886.

Delabra, V.G., Fragoso, H., Franco, R., Martínez, F., Ortíz, M., Ortíz, A., Osorio, J., Santamaría, M. y Soberanes, N. (1996) *Manual de identificación de las especies de garrapatas de importancia en México*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. Morelos, México, 89 pp.

Dunlop, J.A. y Alberti, G. (2007) The affinities of mites and ticks: a review. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 46, 1-18.

Durden, L.A. y Keirans, J.E. (1996) Host-parasite coextinction and the plight of tick conservation. *American Entomologist*, 42, 87-91.

Durden, L.A. y Beati, L. (2013) Modern Tick Systematics. En: Sonenshine, D.E. y Roe, R.M. (Eds.) *Biology of Ticks. Vol. 1*. Second Edition. Oxford University Press, New York, U.S.A. 17-58 pp.

Dusbábek, F. (2002) Adaptations of mites and ticks to parasitism. Medical and veterinary aspects. En: Bernini, F., Nannelli, R., Nuzzaci, G. y Lillo, E. (Eds.). *Acarid Phylogeny and Evolution. Adaptation in mites and ticks. Proceedings of the IV Symposium of the European Association of Acarologists*. Springer Science Business Media, Siena, Italia. 399-418.

Dzul-Rosado, K., Peniche-Lara, G., Tello-Martín, R., Zavala-Velázquez, J., de Campos-Pacheco, R., Labruna, M.B., Sánchez, E.C. y Zavala-Castro, J. (2013) *Rickettsia rickettsii* isolation from naturally infected *Amblyomma parvum* ticks by centrifugation in a 24-well culture plate technique. *Open Veterinary Journal*, 3, 2, 101-105.

Dzul-Rosado, K., Lugo-Caballero, C., Arias-Leon, J.J., Pacheco-Tucuch, F., Peniche-Lara, G. y Zavala-Castro, J. (2018) Attitudes and practices from people of a Mayan community of Mexico, related to tick-borne diseases: Implications for the design of prevention programs. *Journal of Arthropod-Borne Diseases*, 12, 152-161.

Eads, R.B. y Borom, M. (1975) Host and distribution records for the tick *Amblyomma inornatum* (Banks) (Acarina: Ixodidae), with descriptions of the immature stages. *Journal of Medical Entomology*, 12, 5, 493-496.

Estrada-Peña, A. (2015a) Ticks as vectors: taxonomy, biology and ecology. *Revue scientifique et technique*, 34, 1, 53-65.

Estrada-Peña, A. (2015b) *Garrapatas. Morfología, fisiología y ecologia*. Servet editorial, Zaragoza, España. 94 pp.

Estrada-Peña, A., Venzal, J.M., Nava, S., Mangold, A., Guglielmone, A.A., Labruna, M.B. y De la Fuente, J. (2012) Reinstatement of *Rhipicephalus (Boophilus) australis* (Acari: Ixodidae) with redescription of the adults and larval stages. *Journal of Medical Entomology*, 49, 794-802.

Evans, G.O. (1992) *Principles of Acarology*. C.A.B. International, Wallingford, Reino Unido. 563 pp.

Fairchild, G.B. (1943) An annotated list of the bloodsucking insects, ticks and mites know from Panama. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 23, 569-591.

Fairchild, G.B., Kohls, G.M. y Tipton, V.J. (1966) The ticks of Panama (Acarina: Ixodoidea). *En:* Wenzel, W.R. y Tipton, V.J. (Eds.) *Ectoparasites of Parnama*. Field Museum of Natural History, Chicago, U.S.A. 167-219 pp.

Fielden, L.J. y Duncan, F.D. (2013) Respiratory Structure and Function. En: Sonenshine, D.E. y Roe, R.M. (Eds.) *Biology of Ticks. Vol. 1*. Second Edition. Oxford University Press, New York, U.S.A. 240-257 pp.

Filippova, N.A. (1994) Classification of the subfamily Amblyominnae (Ixodidae) in connection with reinvestigation of chaetotaxy of the anal valve. *Parazitologiia*, 28, 3-12.

Floch, H. y Fauran, P. (1959) Les ixodidés du genre *Amblyomma* en Guyane et aux Antilles Françaises. *Acarologia*, 1, 216-227.

Foelix, R.F. y Axtell, R.C. (1972) Ultrastructure of Haller's Organ in the tick *Amblyomma* americanum (L.). Z. Zellforsch, 124, 275-292.

Fusco, G. y Minelli, A. (2010) Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. *Philosophical transactions of the Royal Society*, 365, 547-556.

Gibson, W.W. y Carrillo, J.L.S. (1959) *Lista de Insectos de la Colección Entomológica de la Oficina de Estudios Especiales, S. A. G.* Secretaría de Agricultura y Ganadería y Fundación Rockefeller, Ciudad de México, México. 254 pp.

Gladney, W.J., Dawkins, C.C. y Price, M.A. (1977) *Amblyomma inornatum* (Acarina: Ixodidae): Natural hosts and laboratory biology. *Journal of Medical Entomology*, 14, 85-88.

Godfray, H.C.J. (2002) Challenges for taxonomy. The discipline will have to reinvent itself if it is to survive and flourish. *Nature*, 417, 17-19.

Guglielmone, A.A. y Hadani, A. (1980) Hallazgos de *Amblyomma parvum* Aragão, 1908, en Catamarca y Salta. *Revista de Medicina Veterinaria (Buenos Aires)*, 61, 121-129.

Guglielmone, A.A., Mangold, A.J. y Keirans, J.E. (1990) Redescription of the male and female of *Amblyomma parvum* Aragão, 1908, and description of the nymph and larva, and description of all stages of *Amblyomma pseudoparvum* sp. n. (Acari: Ixodida: Ixodidae). *Acarologia*, 31, 143-159.

Guglielmone, A.A. y Mangold, A.J. (1993) Cross-mating between *Amblyomma parvum* Aragão, 1908 and *Amblyomma pseudoparvum* Guglielmone, Mangold et Keirans, 1990 (Acari: Ixodidae). *Folia Parasitologica*, 40, 144-145.

Guglielmone, A.A., Estrada-Peña, A., Keirans, J.E. y Robbins, R.G. (2003a) *Ticks (Acari: Ixodida) of the Neotropical Zoogeographic Region*. International Connsortium on Ticks and Tick-Borne Diseases 173 pp.

Guglielmone, A.A., Estrada-Peña, A., Luciani, C.A., Mangold, A.J. y Keirans, J.E. (2003b) Hosts and distribution of *Amblyomma auricularium* (Conil 1878) and *Amblyomma pseudoconcolor* Aragão, 1908 (Acari: Ixodidae). *Experimental and Applied Acarology*, 29, 131-139.

Guglielmone, A.A., Robbins, R.G., Apanaskevich, D.A., Petney, T.N., Estrada-Peña, A. y Horak, I.G. (2014) *The Hard Ticks of the World. (Acari: Ixodida: Ixodidae)*. Springer, Nueva York, U.S.A. 738 pp.

Guglielmone, A.A., Petney, T.N., Mastropolo, M. y Robbins, R.G. (2017) Genera, subgenera, species and subspecies of hard ticks (Acari: Ixodidae) described, named, renamed or given new rank by Paul Schuze (1887-1949) and their current status. *Zootaxa*, 4325, 1-66. **Guzmán-Cornejo**, C., Robbins, R.C. y Pérez, T.M. (2007) The *Ixodes* (Acari: Ixodidae) of Mexico: parasite-host and host-parasite checklists. *Zootaxa*, 1553, 47-58.

Guzmán-Cornejo, C. y Robbins, R.C. (2010) The genus *Ixodes* (Acari: Ixodidae) in Mexico: adult identification keys, diagnoses, hosts and distribution. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 289-298.

Guzmán-Cornejo, C., Robbins, R.G., Guglielmone, A.A., Montiel-Parra, G. y Pérez, T.M. (2011) The *Amblyomma* (Acari: Ixodida: Ixodidae) of Mexico: Identification keys, distribution and hosts. *Zootaxa*, 2998, 16-38.

Guzmán-Cornejo, C., García-Prieto, L., Rivas, G., Mendoza-Garfías, B., Osorio-Sabaria, D. y Montiel-Parra, G. (2012) *Manual de prácticas de metazoarios parásitos de vertebrados*. Las Presas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, Ciudad de México. 141 pp.

Guzmán-Cornejo, C., Robbins, R.G., Guglielmone, A.A., Montiel-Parra, G., Rivas, G. y Pérez, T.M. (2016) The *Dermacentor* (Acari, Ixodida, Ixodidae) of Mexico: hosts, geographical distribution and new records. *ZooKeys*, 569, 1-22.

Guzmán-Cornejo, C., Herrera-Mares, A., Robbins, R.G. y Rebollo-Hernández, A. (2019) The soft ticks (Parasitiformes: Ixodida: Argasidae) of Mexico: species, hosts, and geographical distribution. *Zootaxa*, 4623, 485-525.

Herrera-Mares, A.E. y Serrano-Velázquez, R. (2018) Los parásitos en las tradiciones mexicanas. ¿Cómo ves?, 20, 24-27.

Hoffmann, A. (1950) Presencia en México de *Amblyomma curruca* Schulze 1936. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 6, 78-80.

Hoffmann, A. (1958) Una nueva especie de *Antricola* (Acarina: Argasidae) en México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 6, 97-107.

Hoffmann, A. (1962) Monografía de los Ixodoidea de México, I parte. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 23, 191-307.

Hoffmann, A., Bassols, I. y Méndez, C. (1972) Nuevos hallazgos de ácaros en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 33, 151-159.

Hoffmann, C. (1930) Monografías para la Entomología Médica Mexicana. No. 1: Los Argásidos de México. *Anales del Instituto de Biología*, 1, 135-164.

Hoogstraal, H. y Aeschlimann, A. (1982) Tick-Host Specificity. *Bulletin de la Société Entomologique Suisse*, 55, 5-32.

Hüe, T., Petermann, J., Bonnefond, R., Mermoud, I., Rantoen, D. y Vuocolo, T. (2017) Experimental efficacy of a vaccine against *Rhipicephalus australis*. *Experimental and Appplied Acarology*, 73, 245-256.

International Comission on Zoological Nomenclature (ICZN) (2003) Opinion 2027 (Case 3010). Usage of 17 specific names based on wild species which are pre-dated by or contemporary with those based on domestic animals (Lepidoptera, Osteichtyes, Mammalia): conserved. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 60, 81-84.

Ivancovich, J.C. (1973) Nuevas subespecies de garrapatas del género *Amblyomma* (Ixodidae). *Revista de Investigaciones Agropecuarias, Serie 4, Patología Animal*, 10, 55-64. **Jones**, E.K., Clifford, C.M., Keirans, J.E. y Kohls, G.M. (1972) The ticks of Venezuela (Acarina: Ixodoidea) with a key to the species of *Amblyomma* in the Western Hemisphere. *Brigham Young University, Biological Series*, 17, 1-40.

Jörgen, K.M. y Schrödl, M. (2013) How to describe a cryptic species? Practical challenges of molecular taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 10, 59, 1-27.

Katoh, K., Rozewicki, J. y Yamada, K.D. (2017) MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics*, bbx108, 1-7.

Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thier, T., Ashton, B., Meintjes, P. y Drummond, A. (2012) Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28, 1647-1649.

Keirans, J.E. (2009) Order Ixodida. En: Krantz, G.W. y Walter, D.E. (Eds.) *A manual of Acarology*. Third Edition. Texas Tech University Press, Texas, U.S.A. 111-123 pp.

Keirans, J.E. y Hillyard, P.D. (2001) A catalogue of the type specimens of Ixodida (Acari: Argasidae, Ixodidae) deposited in The Natural History Museum, London. *Occasional papers on Systematic Entomology*, 13, 1-74.

Klompen, J.H. (2010) Holothyrids and ticks: new insights from larval morphology and DNA sequencing, with the description of a new species of *Diplothyrus* (Parasitiformes: Neothyridae). *Acarologia*, 50, 269-285.

Klompen, J.S.H., Oliver, J.H. y Homsher, P.J. (1997) A re-evaluation of relationships in the Metastriata (Acari: Parasitiformes: Ixodidae). *Systematic Parasitology*, 38, 1-24.

Klompen, H., Dobson, S.J. y Barker, S.C. (2002) A new subfamily, Bothriocrotoninae n. subfam., for the genus *Bothriocroton* Keirans, King & Sharrad, 1994 status amend. (Ixodida:

Ixodidae), and the synonymy of *Aponomma* Neumann, 1899 with *Amblyomma* Koch, 1844. *Systematic parasitology*, 53, 101-107.

Knapp, S. (2008) *Taxonomy as a team sport*. En: Wheeler, Q. (Ed). *The New Taxonomy*. *The Systematics Association*, 79, 33-54.

Koch, C.L. (1844) Systematische Übersicht über die Ordnung der Zecken. *Archiv für Naturgeschichte*, 10, 217-239.

Kohls, G.M., Hoogstraal, H., Clifford, C.M. & Kaiser, M.N. (1970) The subgenus *Persicargas* (Ixodoidea, Argasidae, *Argas*). 9. Redescription and New World records of *Argas* (*P.*) *persicus* (Oken), and resurrections, redescription and records of *A.* (*P.*) *radiates* Railliet, *A.* (*P.*) *sanchezi* Dugès, and *A.* (*P.*) *miniatus* Koch, New World ticks misidentified as *A.* (*P.*) *persicus*. *Annals of the Entomological Society of America*, 63, 590-606.

Kovalev, S.Y., Mikhaylischeva, M.S. y Mukhacheva, T.A. (2015) Natural hybridization of the ticks *Ixodes persulcatus* and *Ixodes pavlovskyi* in their sympatric populations in Western Siberia. *Infection, Genetics and Evolution*, 32, 388-395.

Kovalev, S.Y., Golovljova, I.V. y Mukhacheva, T.A. (2016) Natural hybridization between *Ixodes ricinus* and *Ixodes persulcatus* ticks evidenced by molecular genetics methods. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 7, 113-118.

Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C. y Tamura, K. (2018) MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35, 1547-1549.

Labruna, M.B., Mattar V., S., Nava, S., Bermudez, S., Venzal, J.M., Dolz, G., Abarca, K., Romero, L., Sousa, R., Oteo, J. y Zavala-Castro, J. (2011) Rickettsioses in Latin America, Caribbean, Spain and Portugal. *Revista MVZ Córdoba*, 16, 2435-2457.

Lado, P., Nava, S., Labruna, M.B., Szabó, M.P.J., Durden, L., Bermúdez, S.E., Montagna, M., Sánchez Quirós, A.C. y Beati, L. (2016) *Amblyomma parvum* Aragão, 1908 (Acari: Ixodidae): phylogeography and systematics considerations. *Ticks and tick-borne diseases*, 7, 817-827.

Lado, P., Nava, S., Mendoza-Uribe, L., Caceres, A.G., Delgado-de la Mora, J., Licona-Enriquez, J.D., Delgado-de la Mora, D., Labruna, M.B., Durden, L.A., Allerdice, M.E.J., Paddock, C.D., Szabó, M.P.J., Venzal, J.M., Guglielmone, A.A. y Beati, L. (2018) The

Amblyomma maculatum Koch, 1844 (Acari : Ixodidae) group of ticks : phenotypic plasticity or incipient speciation ?. Parasites and vectors, 11, 1-22.

Lahille, F. (1905) Contribution à l'étude des Ixodides de la République Argentine. *Anales del Ministerio de Agricultura. Sección de Zootecnia, Bacteriología, Veterinaria y Zoología*, 2, 7-166.

Lehtinen, P.T. (1991) Phylogeny and zoogeography of the Holothyrida. En: Dusbábek, F. y Bukva, F. (Eds.) *Modern Acarology*, Vol. II. The Hague: SPB Academic. 101-113 pp.

Leliaert, F., Verbruggen, H., Vanormeligen, P., Steen, F., López-Bautista, J.M., Zuccarello, G.C., y De Clerck, O. (2014) DNA-based species delimitation in algae. *European Journal of Phycology*, 49, 179-196.

Lepage, D., Vaidya, G. y Guralnick, R. (2014) Avibase – a database system for managing and organizing taxonomic concepts. *ZooKeys*, 420, 117-135.

Lindquist, E.E., Krantz, G.W. y Walter, D.E. (2009) Classification. En: Krantz, G.W. y Walter, D.E. (Eds.) *A manual of Acarology*. Third Edition. Texas Tech University Press, Texas, U.S.A. 91-103 pp.

Lopes, M.G., Junior, J.M., Foster, R.J., Harmsen, B.J., Sanchez, E., Martins, T.F., Quigley, H., Marcili, A. y Labruna, M.B. (2016) Ticks and rickettsiae from wildlife in Belize, Central America. *Parasites & Vectors*, 9, 62.

Lopes, M.G., Muñoz-Leal, S., Ribeiro de Lima, J.T., Rocha Fournier, G.F., da, Acosta, I.C., da, Martins, T.F., Ramirez, D.G., Gennari, S.M. y Labruna, M.B. (2018) Ticks, rickettsial and erlichial infection in small mammals from Atlantic forest remnants in northeastern Brazil. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 7, 380-385.

López Valencia, G. (2017) *Garrapatas (Acari: Ixodidae y Argasidae) de importancia médica y veterinaria, procedentes de Norte, Centro y Suramérica*. Editorial Universidad de Antioquia, Editorial CES, Medellín, Colombia. 111 pp.

Lv, J., Wu, S., Zhang, Y., Chen, Y., Feng, C., Yuan, X., Jia, G., Deng, J., Wang, C., Wang, Q., Mei, L. y Lin, X. (2014a) Assessment of four DNA fragments (COI, 16S rDNA, ITS2, 12S rDNA) for species identification of the Ixodida (Acari: Ixodida). *Parasites & Vectors*, 7, 93, 1-11.

Lv, J., Wu, S., Zhang, Y., Zhang, T., Feng, C., Jia, G. y Lin, X. (2014b) Development of a DNA barcoding system for the Ixodida (Acari: Ixodida). *Mitochondrial DNA*, 25, 142-149.

Macalister, M.B. (1872) Description of a new genus of Ixodea (sic!). *Quarterly journal of microscopial science*, 12, 287-288.

Macías Valadez, S. (1923) Ensayo de una monografía sobre Ixódidos mexicanos vulgo garrapatas. *Memorias de la Sociedad "Antonio Alzate"*, 41, 197-216.

Maddison, W.P. y Maddison, D.R. (2018) Mesquite: a modular system for evolutionary analyses. Versión 3.5. http://www.mesquiteproject.org

Marrelli, M.T., Souza, L.F., Marques, R.C., Labruna, M.B., Martioli, S.R., Tonon, A.P., Ribolla, P.E.M., Marinotti, O. y Schumaker, T.T.S. (2007) Taxonomic and phylogenetic relationships between Neotropical species of the genus *Amblyomma* (Acari: Ixodidae) inferred from Second Internal Transcribed Spacer sequences of rDNA. *Journal of Medical Entomology*, 44, 222-228.

Mastrantonio, V., Latrofa, M.S., Porretta, D., Lia, R.P., Parisi, A., Iatta, R., Dantas-Torres, F., Otranto, D. y Urbanelli, S. (2019) Paternal leakage and mtDNA heteroplasmy in *Rhipicephalus* spp. ticks. *Scientific Reports*, 9, 1460.

Mayden, R.L. (2002) On biological Species, species concepts and individualization in the natural world. *Fish and fisheries*, 3, 171-196.

McDonald, H.G. (2005) Paleoecology of extinct xenarthrans and the great American biotic interchange. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 45, 313-333.

Medlin, J.S., Cohen, J.I. y Beck, D.L. (2015) Vector potential and population dynamics for *Amblyomma inornatum*. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 6, 463-472.

Meier, R. (2008) DNA sequences in Taxonomy: Opportunities and Challenges. En Wheeler, Q. (Ed). *The New Taxonomy*. The Systematics Association Special Volume Series 79. 95-128 pp.

Mertins, J.W., Vigil, S.L. y Corn, J.L. (2017) *Amblyomma auricularium* (Ixodida: Ixodidae) in Florida: New hosts and distribution records. *Journal of Medical Entomology*, 54, 132-141. Miller, M.A., Pteiffer, W. y Schwartz, T. (2010) Creating the CIPRES Science Gateway for Inference of Large Phylogenetic Trees. En: *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop*, 1-8.

Monje, L.D., Fernandez, C. y Percara, A. (2019) Detection of *Erlichia* sp. strain San Luis and *Candidatus* Rickettsia andeanae in *Amblyomma parvum* ticks. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 10, 111-114.

Mooser, H. (1932) *Ornithodoros nicollei* spec. nov. *Anales del Instituto de Biología*, 3, 127-131.

Muñoz, L.E. y Casanueva, M.E. (2001) Estado actual del conocimiento de las garrapatas (Acari: Ixodidae) asociada a *Canis familiaris* L. *Gayana*, 65, 193-210.

Muñoz-García, C.I., Guzmán-Cornejo, C., Rendón-Franco, E., Villanueva-García, C., Sánchez-Montes, S., Acosta-Gutiérrez, R., Romero-Callejas, E., Díaz-López, H., Martínez-Carrasco, C. y Berriatua, E. (2019) Epidemiological study of ticks collected from the northern tamandua (*Tamandua mexicana*) and a literature review of ticks of Myrmecophagidae anteaters. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 10, 1146-1156.

Nava, S., Szabó, M.P.J., Mangold, A.J. y Guglielmone, A.A. (2008) Distribution, hosts, 16S rDNA sequences and phylogenetic position of the Neotropical tick *Amblyomma parvum* (Acari: Ixodidae). *Annals of the Tropical Medicine & Parasitology*, 102, 409-425.

Nava, S., Beati, L., Labruna, M.B., Cáceres, A.G., Mangold, A.J. y Guglielmone, A.A. (2014a) Reassesment of the taxonomic status of *Amblyomma cajennense* (Fabricius, 1787) with the description of three new species, *Amblyomma tonelliae* n. sp., *Amblyomma interandinum* n. sp. and *Amblyomma patinoi* n. sp., and the reinstatement of *Amblyomma mixtum* Koch, 1844, and *Amblyomma sculptum* Berlese, 1888 (Ixodida: Ixodidae). *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 5, 252-276.

Nava, S., Beati, L., Dunlop, J. y Guglielmone, A.A. (2014b) Restablishment of *Amblyomma* tenellum Koch, 1844 (Acari: Ixodidae). *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 5, 620-623.

Nava, S., Gerardi, M., Szabó, M.P.J., Mastropaolo, M., Martins, T.F., Labruna, M.B., Beati, L., Estrada-Peña, A. y Guglielmone, A.A. (2016). Differents lines of evidence used to delimit species in ticks: A study of the South American populations of *Amblyomma parvum* (Acari: Ixodidae). *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 6, 1168-1179.

Nava, S., Venzal, J.M., Gónzalez-Acuña, D., Martins, T.F. y Guglielmone, A.A. (2017) *Ticks of the Southern Cone of America: Diagnosis, distribution and hosts with taxonomy, ecology and sanitary importance*. Academic Press, ElSevier. Londres, Inglaterra. 348 pp.

Neumann, L.G. (1899) Révision de la famille des Ixodidés. III. *Mémoires de la Société* Zoologique de France, 12, 107-294.

Norris, D.E., Klompen, J.S.H. y Black, W.C. IV. (1999) Comparison of the mitochondrial 12S and 16S ribosomal DNA genes in resolving phylogenetic relationships among hard ticks (Acari: Ixodidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 92, 117-129.

Ojeda-Chi, M.M., Rodríguez-Vivas, R.I., Esteve-Gasent, M.D., Pérez de León, A.A., Modarelli, J.J. y Villegas-Pérez, S.L. (2019a) Ticks infesting dogs in rural communities of Yucatan, Mexico and molecular diagnosis of rickettsial infection. *Transboundary and Emerging Diseases*, 66, 102-110.

Ojeda-Chi, M.M., Rodríguez-Vivas, R.I., Esteve-Gasent, M.D., Pérez de León, A.A., Modarelli, J.J. y Villegas-Pérez, S.L. (2019b) Molecular detection of rickettsial tick-borne agents in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus yucatensis*), mazama deer (*Mazama temama*), and the ticks they host in Yucatan, Mexico. *Ticks and Tick-Borne Disease*, 10, 365-370.

Ondrejicka, D.A., Morey, K.C., y Hanner, R.H. (2017) DNA barcodes identify medically important tick species in Canada. *Genoma*, 60, 74-84.

Padial, J.M., Miralles, A., De la Riva, I. y Vences, M. (2010) The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7, 1-14.

Padial, J.M. y De la Riva, I. (2007) Taxonomy, the Cinderella of science, hidden by its evolutionary stepsister. *Zootaxa*, 1577, 1-2.

Pante, E., Schoelinck, C. y Puillandre, N. (2015) From Integrative Taxonomy to Species Description: One Step Beyond. *Systematic Biology*, 64, 152-160.

Paternina, L.E., Verbel-Vergara, D. y Bejarano, E.E. (2016) Comparación y utilidad de las regiones mitocondriales de los genes 16S y COX1 para los análisis genéticos en garrapatas (Acari: Ixodidae). *Biomédica*, 36, 295-302.

Payne, R.C. y Scott, J.M. (1982) Anaplasmosis and babesiosis in El Salvador. *Tropical Animal Health and Production*, 14, 75-80.

Peñalver, E., Arillo, A., Delclòs, X., Peris, D., Grimaldi, D.A., Anderson, S.R., Nascimbene, P.C. y Pérez-de la Fuente, R. (2017) Parasitised feathered dinosaurs as reveled by Cretaceous amber assemblages. *Nature*, 8, 1924, 1-13.

Pigliucci, M., Murren, C.J. y Schlichting, C.D. (2006) Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, 209, 2362-2367.

Portugal, J.S., III y Goddard, J. (2015) Attempts to feed larval *Amblyomma americanum* (L.) (Acari: Ixodidae) on three different arthropod hosts. *Journal of Vector Ecology*, 40, 202-204. **QGIS** Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. https://www.qgis.org/es/site/

Quinlan, J.F., Scarone, C.A. y Laneri, J.L. (1980) Cattle tick identification and seasonal variation in infestation rates in Paraguay. *Tropical Animal Health and Production*, 12, 259-264.

Rambaut, A. y Drummond, A.J. (2007) Tracer v1.6. http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer

Rees, D.J., Dioli, M. y Kirkendall, L.R. (2003) Molecules and morphology: evidence for cryptic hybridization in African *Hyalomma* (Acari: Ixodidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 27, 131-142.

Reichard, M.V., Kocan, A.A., van den Bussche, R.A., Barker, B.W., Wyckoff III, J.H. y Ewing, S.A. (2005) Sequence variation of the ribosomal DNA Second Internal Transcribed Spacer region in two spatially distinct populations of *Amblyomma americanum* (L.) (Acari: Ixodidae). *Journal of Parsitology*, 91, 260-263.

Robbins, R.G., Deem, S.L., Noss, A.J. y Greco, V. (2003) First report of *Amblyomma psedoconcolor* Aragão (Acari: Ixodida: Ixodidae) from Bolivia, with a new record of this tick from the grey brocket deer, *Mazama gouzoupira* (G. Fischer) (Mammalia: Artiodactyla: Cervidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 105, 1053-1055.

Robinson, L.E. (1926) *Ticks. A monograph of the Ixodoidea. Part IV. The Genus* Amblyomma. Cambridge University Press, Londres. 302 p.

Rodríguez-Vivas, R.I., Apanaskevich, D.A., Ojeda-Chi, M.M., Trinidad-Martínez, I., Reyes-Novelo, E., Esteve-Gassent, M.D. y Pérez de León, A.A. (2016) Ticks collected from humans, domestic animals, and wildlife in Yucatan, Mexico. *Veterinary Parasitology*, 215, 106-113.

Romero-Castañón, S., Ferguson, B.G., Güiris, D., González, D., López, S., Paredes, A. y Weber, M. (2008) Comparative parasitology of wild and domestic ungulates in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Comparative parasitology*, 75, 115-126.

Ronquist, F., Teslenko, M., van Der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A. y Huelsenbeck, J.P. (2012) MrBayes 3.2: Efficient Bayesian

Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. *Systematic Biology*, 61, 539-542.

Sánchez-Montes, S., Múñoz-Ríos, C.A., Espinosa-Martínez, D.V., Guzmán-Cornejo, C., Berzunza-Cruz, M. y Becker, I. (2016) First report of "*Candidatus* Rickettsia amblyomii" in west coast of Mexico. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 7, 1139-1145.

Saraiva, D.G., Nieri-Bastos, F.A., Horta, M.C., Soares, H.S., Nicola, P.A., Pereira, L.C.M. y Labruna, M.B. (2013) *Rickettsia amblyommii* infecting *Amblyomma auricularium* ticks in Pernambuco, Northeastern Brazil: Isolation, transovarial transmission, and transstadial perpetuation. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 13, 615-618.

Schulze, P. (1936) Neue und wenig bekannte Amblyommen und Aponommen aus Afrika, Südamerika, Indien, Borneo und Australien (Ixodidae). *Zeitschrift für Parasitenkunde*, 8, 691-637.

Scott, J.D., Clark, K.L. y Durden, L.A. (2019) Presence of *Babesia odoicolei* and *Borrelia burgdorferi* Sensu stricto in a tick and dual parasitism of *Amblyomma inornatum* and *Ixodes scapularis* on a bird in Canada. *Healthcare*, 7, 46, 1-12.

Skoracka, A., Magalhães, S., Rector, B.G. y Kuczyński, L. (2015) Cryptic speciation in the Acari: a function of species lifestyles or our ability to separate species? *Experimental and Applied Acarology*, 67, 165-182.

Sluys, R. (2013) The unappreciated, fundamentally analytical nature of taxonomy and the implications for the inventory of biodiversity. *Biodiversity Conservation*, 22, 1095-1105.

Sonenshine, D.E. y Roe, R.M. (2013) External and internal anatomy of ticks. En: Sonenshine, D.E. y Roe, R.M. (Eds.) *Biology of Ticks. Vol. 1.* Second Edition. Oxford University Press, New York, U.S.A. 74-98.

Sousa, A.C.P., Oliveira, C.J.F., Szabó, M.P.J. y Silva, M.J.B. (2018) Anti-neoplastic activity of *Amblyomma sculptum*, *Amblyomma parvum* and *Rhipicephalus sanguineus* tick saliva on breast tumor cell lines. *Toxicon*, 148, 165-171.

Stamatakis, A. (2014) RAxML Version 8: A tool for Phylogenetic Analysis and Post-Analysis of Large Phylogenies. *Bioinformatics* 10.1093/bioinformatics/btu033 http://bioinformatics.oxfordjournals.org/content/early/2014/01/21/bioinformatics.btu033.ab

Tovar, R.M. (1944) Existencia del *Dermacentor parumapertus* Neumann, *Amblyomma inornatum* Banks y *Amblyomma maculatum* Koch en México. *Revista del Instituto de Salubridad y Enfermedades Tropicales*, 5, 293-295.

Vargas, L. (1955) Relación del papel patógeno de las garrapatas y lista de las especies mexicanas. *Gaceta Médica de México*, 85, 489-502.

Voltzit, O.V. (2007) A review of Neotropical *Amblyomma* species (Acari: Ixodida). *Acarina*, 15, 3-134.

Walter, D.E. y Proctor, H.C. (2013) Mites: Ecology, Evolution & Behaviour. Life at a Microscale. Second Edition. Springer, New York, U.S.A.

Warburton, C. (1907) Notes on ticks. *Journal of Economic Biology*, 2, 89-95.

Winston, J.E. (1999) *Describing Species. Practical Taxonomic Procedure for Biologists*. Columbia University Press, New York, U.S.A. 518 pp.

Woodham, C.B., González Origel, A., López León, A. y Gureña Morales, R. (1983) Progress in the erradication of *Boophilus* ticks in Mexico 1960-80. *World Animal Review*, 48, 18-24.

APÉNDICE I. Localidades (históricas, de salidas al campo y de colecciones científicas) reportadas en este estudio.

LOCALIDAD	Latitud N	Longitud W
CHIAPAS		
Agua Fría, Arriaga	16.19557	-93.91533
Reserva de la Biósfera "Montes Azules"	16.15	-90.86667
	16.21667	-90.9
COAHUILA		
Rancho La Golondrina, Río Sabinas, Muzquiz	27.64322	-101.28435
DURANGO		
Atotonilco	25.16472	-105.44528
JALISCO		
Arroyo Seco, La Huerta	19.35994	-104.93929
Carretera Federal 200 Manzanillo-Puerto Vallarta, 4.4 km SE de Chamela	19.49655	-105.04614
Eje Central 2000 m, Estación de Biología "Chamela"	19.51236	-105.00694
Estación de Biología "Chamela"	19.49806	-105.04435
MICHOACÁN		
Apatzingán	19.08373	-102.35367
Tumbiscatio	18.51666	-102.35
MORELOS		
Lomas de Cocoyoc, Oaxtepec	18.92388	-98.93625
Oaxtepec	18.90671	-98.97057
NAYARIT		
Tepic	21.5	-104.9
OAXACA		
1.3 km SE de San Bartolo Coyotepec	16.95472	-96.695
1.4 km NW de San José del Progreso	16.68934	-96.70047
Carretera La Venta-Unión Hidalgo, 3.1 km S La Venta	16.54334	-94.82361
Compañía Minera Cazcuatlán, 1.6 km NW de San José del	16.69194	-96.69964
Progreso		
Nizanda, Asunción Ixtaltepec	16.6575	-95.01055
Santa Catarina de Sena, Tlalixtac de Cabrera	17.04805	-96.60944
SINALOA		
Copala	23.39638	-105.93620
Culiacán	24.80157	-107.39363
Los Mochis	25.79280	-108.99018

QUINTANA ROO Ejido Caoba	18.44552	-89.10428
Ejido Laguna Om	18.45913	-88.93003
TABASCO		
Carretera Palenque-Villahermosa	ND	ND
Teapa	17.54888	-92.95333
TAMAULIPAS		
Las Carreras, San Fernando	25.22308	-98.15322
VERACRUZ		
32.6 km S de Veracruz	19.19032	-96.15302
Cotaxtla	18.83552	-96.39541
San Evangelista, Xochiapa	17.72944	-95.08344
YUCATÁN		
Chochola		
Dzidzantún	21.24820	-89.04219
Hunucmá	21.07563	-89.98939
Mérida	20.96737	-89.59258
Tecantó	21.00765	-89.09794
Tetiz	20.95627	-90.05193
Ticul	20.39772	-89.53660
Valladolid	20.68964	-88.20224
Yaxcheku	21.20722	-87.93305

APÉNDICE II. Método de extracción de DNA para garrapatas mediante el uso del kit QIAGEN DNeasy Blood & Tissue Kit (250)

- 1. Con ayuda de un par de pinzas y tijeras estériles, realizar un corte transversal detrás del último par de patas del ejemplar y colocarlo en un vial Eppendof estéril. Lo anterior se realiza con la finalidad de preservar el exoesqueleto para mantenerlo como material voucher.
- 2. Agregar 180 µl de Buffer ATL. Agregar 13µl de proteinasa K, mezclar con ayuda del vórtex e incubar a 56°C hasta que esté completamente degradado el tejido. Se puede dejar toda la noche incubando.
- 3. Dar un vórtex a la mezcla antes de continuar el procedimiento.
- 4. Agregar 200μl de buffer AL. Mezclar con ayuda del vórtex e incubar a 56°C por 10 minutos.
- 5. Agregar 200µl de etanol absoluto. Mezclar con ayuda del vórtex.
- 6. Recuperar la mezcla y colocarlo en una "DNeasy Mini spin column" la cual está armada en un tubo de colecta de 2 ml. Centrifugar a 8000 r.p.m. por 1 minuto. Descartar el sobrenadante y el tubo de colecta.
- 7. Transferir la columna a un tubo colector nuevo. Agregar 500 µl de buffer AW1. Centrifugar a 8000 r.p.m. durante un minuto. Descartar el sobre nadante y el tubo de colecta.
- 8. Transferir la columna a un tubo colector nuevo. Agregar 500 µl de buffer AW2. Centrifugar a 14000 r.p.m. durante tres minutos. Descartar el sobrenadante y el tubo de colecta.
- 9. Transferir la columna a un tubo Eppendorf limpio y etiquetado previamente.
- 10. Eluir el DNA agregando 100 µl de buffer AE en el centro de la membrana de la columna. Incubar a temperatura ambiente por 10 minutos. Centrifugar a 8000 r.p.m por un minuto.

APÉNDICE III. Conjunto de primers y condiciones utilizadas para cada uno de los genes

Oligonucleótido	Secuencia (5' 3') →	Autor	Condiciones
			PCR
16S(+) (Forward)	CCGGTCTGAACTCAGATCAAGT	Norris et al. (1999)	35 ciclos
16S(-) (Reverse)	CTGCTCAATGATTTTTTAAATTGCTGTGG	Norris et al. (1999)	95°- 5' 94 °- 30'' 42 °- 30'' 72 °- 30'' 72 °- 7'
Chelicerate forward1 (COXI)	TACTCTACTAATCATAAAGACATTGG	Barrett & Hebert (2005)	35 ciclos 95°- 5'
Chelicerate reverse1 (COXI)	CCTCCTGAAGGGTCAAAAAATGA	Barrett & Hebert (2005)	95 °- 45'' 42 °- 45'' 72 °- 45'' 72 °- 7'
F2LITS2(Forward)	TGAGGGTCGGATCAYATATCA	Beati et al. (2013)	35 ciclos
LabruB	GTGAATTCTATGCTTAAATTCAGGGGGT	Beati et al. (2013)	95°- 5' 94 °- 45'' 55 °-1' 72 °- 1.5' 72 °- 7'

APÉNDICE IV. Método para purificar DNA de garrapatas utilizando el kit Wizard[®] SV Genomic DNA Purification System (Promega)

- 1. Transferir todo el volumen de DNA de cada tubo de 1.5 ml obtenido durante la extracción a una columna armada e individualizada.
- 2. Centrifugar la columna a 14 000 r.p.m. durante 3 minutos.
- 3. Agregar 600 µl de Solución de lavado de columnas (CWA; con alcohol al 95% agregado) a cada muestra. Centrifugar a 14 000 r.p.m. por 1 minuto. Descartar el líquido. Repetir este paso por 3 lavados.
- 4. Volver a armar la mini columna. Centrifugar a 14 000 r.p.m. por 2 minutos para secar la matriz de la columna.
- 5. Transferir la mini columna a un tubo Eppendorf de 1.5 ml. Agregar 100 µl de agua libre de nucleasas. Incubar por dos minutos a temperatura ambiente.
- 6. Centrifugar la columna/tubo de elución a 14 000 r.p.m. por 1 minuto. No descartar el líquido de elución.
- 7. Remover la minicolumna del tubo de Eppendorf y guardar el DNA purificado de -20 a -70 °C.

APÉNDICE V. Datos morfométricos obtenidos

Tabla 5.1. Comparación entre las medidas obtenidas de *Amblyomma auricularium* obtenidas durante este trabajo, la descripción original de Conil y la descripción de Nava *et al.* (2017)

		22	88			
Carácter	Este estudio N=8	Descripción Original Conil (1878)	Descripción Nava <i>et al.</i> , 2017	Este estudio N=61	Descripción Original Conil (1878)	Descripción Nava <i>et al</i> ., 2017
Largo del escudo	1.23-1.5 (1.40± 0.10)			1.7-2.1 (1.94±0.08)	,	
Ancho del escudo	1.5-1.8 (1.69±0.09)			1.23-1.83 (1.40±0.07)		
Distancia entre las áreas porosas	0.8-0.19 (0.14±0.03)					
Diámetro de las áreas porosas	0.11-0.16 (0.13±0.01)					
Largo del gnatosoma	0.37-0.44 (0.4±0.02)			0.19-0.27 (0.23±0.01)		
Ancho del gnatosoma	0.54-0.7 (0.63±0.04)			0.36-0.44 (0.41±0.01)		
Largo del pedipalpo	0.59-0.72 (0.65±0.07)	0.368		0.36-0.47 (0.41±0.01)	0.294	
Largo del artejo I del pedipalpo	0.09-0.14 (0.12±0.02)			0.08-0.13 (0.10±0.008)		
Largo del artejo II del pedipalpo	0.21-0.36 (0.33±0.05)			0.14-0.19 (0.16±0.01)		
Largo del artejo III del pedipalpo	0.16-0.22 (0.2±0.02)			0.11-0.19 (0.14±0.01)		
Ancho del artejo I del pedipalpo	0.09-0.13 (0.11±0.01)			0.08-0.11 (0.09±0.01)		
Ancho del artejo II del pedipalpo	0.08-0.13 (0.10±0.02)			0.08-0.11 (0.09±0.01)		
Ancho del artejo III del pedipalpo	00.08-0.11 (0.10±0.01)			0.08-0.11 (0.09±0.008)		
Largo del hipostoma	0.37-0.62 (0.52±0.11)			0.32-0.49 (0.36±0.02)		

Ancho del hipostoma	0.14-0.24		0.13-0.16		
-	(0.20 ± 0.03)		(0.15±0.01)		
Largo de la placa estigmal	0.37-0.55	0.365	0.4-0.52	0.171	
	(0.50 ± 0.06)		(0.45 ± 0.02)		
Ancho de la placa estigmal	00.34-0.49	0.242	0.16-0.26	0.132	
	(0.42 ± 0.04)		(0.20 ± 0.01)		
Largo del tarso I	0.59-0.77	0.58	0.44-0.6	0.331	
	(0.69 ± 0.05)		(0.52 ± 0.03)		
Ancho del tarso I	0.14-0.21		0.13-0.18	•	
	(0.17 ± 0.02)		(0.15 ± 0.009)		

Tabla 5.2. Comparación entre las medidas obtenidas de *Amblyomma inornatum* obtenidas durante este trabajo, la descripción original de Banks (1909), las medidas del sinónimo *Amblyomma philipi* (Cooley y Kohls, 1939) y la descripción de Cooley y Kohls (1944).

	90				33		
Carácter	Este estudio N=24	Descripción Original Banks (1909)	Amblyomma philipi	Descripción Cooley y Kohls, 1944	Este estudio N=27	Amblyomma philipi	Descripción Cooley y Kohls, 1944
Largo del escudo	1.23-1.63 (1.43± 0.10)	1.5	1.38-1.62	1.36-1.62	1.36-1.9 (1.67±0.10)		
Ancho del escudo	1.16-1.5 (1.36±0.08)		1.38-1.5	1.44-1.56	0.96-1.16 (1.05±0.05)		
Distancia entre las áreas porosas	0.8-0.11 (0.09±0.008)						
Diámetro de las áreas porosas	0.11-0.18 (0.14±0.01)						
Largo del gnatosoma	0.24-0.47 (0.38±0.04)			0.90-1.02	0.14-0.26 (0.20±0.02)		0.54-0.60
Ancho del gnatosoma	0.55-0.67 (0.61±0.03)		0.60-0.66	0.57-0.66	0.36-0.45 (0.38±0.02)	0.39	0.37-0.39
Largo del pedipalpo	0.54-0.8 (0.69±0.06)				0.34-0.44 (0.39±0.02)		
Largo del artejo I del pedipalpo	0.08-0.15 (0.11±0.02)				0.04-0.11 (0.08±0.01)		
Largo del artejo II del pedipalpo	0.26-0.42 (0.37±0.03)		0.48		0.13-0.19 (0.16±0.01)	0.33	
Largo del artejo III del pedipalpo	0.11-0.26 (0.18±0.04)		0.21		0.11-0.16 (0.13±0.01)	0.33	
Ancho del artejo I del pedipalpo	0.06-0.15 (0.10±0.01)				0.06-0.09 (0.08±0.006)		
Ancho del artejo II del pedipalpo	0.09-0.13 (0.10±0.01)				0.08-0.13 (0.09±0.01)		
Ancho del artejo III del pedipalpo	00.09-0.13 (0.10±0.01)				0.08-0.13 (0.09±0.01)		
Largo del hipostoma	0.44-0.8 (0.62±0.09)			0.54	0.31-0.44 (0.36±0.03)		0.3
Ancho del hipostoma	00.19-0.3 (0.22±0.02)				0.13-0.22 (0.14±0.02)		
Largo de la placa estigmal	0.36-0.49 (0.49±0.03)			0.45	0.32-0.47 (0.40±0.04)		0.48

Ancho de la placa estigmal	0.21-0.4		0.36	0.09-0.21		0.195
	(0.32 ± 0.05)			(0.14 ± 0.02)		
Largo del tarso I	0.37-0.72	0.55	0.54	0.36-0.47	0.48	0.48
	(0.57 ± 0.08)			(0.42 ± 0.02)		
Ancho del tarso I	0.11-0.19			0.11-0.16		
	(0.14 ± 0.02)			(0.13 ± 0.01)		

Tabla 5.3. Comparación entre las medidas obtenidas de *Amblyomma parvum* obtenidas durante este trabajo y las medidas referidas por Nava *et al.* (2016).

		22		33		
Carácter	Este estudio	Medidas referidas en	Medidas referidas	Este estudio	Medidas	Medidas
	N=31	Nava et al. (2016)	en Nava et al.	N=23	referidas en	referidas en
		Argentina	(2016)		Nava et al.	Nava et al.
			Brasil		(2016)	(2016)
					Argentina	Brasil
Largo del escudo	1.06-1.4	1.44±0.04	1.47±0.02	1.06-1.7	2.22±0.08	2.24±0.10
	(1.22 ± 0.07)			(1.47±0.16)		
Ancho del escudo	1.1-1.36	1.46±0.03	1.47±0.04	0.83-1.2	1.60±0.07	1.64±0.05
	(1.23±0.06)			(1.03 ± 0.08)		
Distancia entre las áreas porosas	0.8-0.13	0.29 ± 0.09	0.33±0.11			
	(0.09 ± 0.01)					
Diámetro de las áreas porosas	0.09-0.14	0.12±0.01	0.15±0.01			
	(0.11 ± 0.01)					
Largo del gnatosoma	0.29-0.42	0.35±0.01	0.36±0.01	0.13-0.22	0.26 ± 0.01	0.27±0.01
	(0.36 ± 0.02)			(0.18 ± 0.02)		
Ancho del gnatosoma	0.44-0.6	0.48 ± 0.01	0.48 ± 0.02	0.18-0.37	0.34 ± 0.02	0.36±0.01
	(0.51 ± 0.04)			(0.28 ± 0.05)		
Largo del pedipalpo	0.56-0.68	0.63±0.03	0.60±0.02	0.25-0.35	0.60 ± 0.03	0.57±0.02
	(0.63±0.03)			(0.30 ± 0.01)		
Largo del artejo I del pedipalpo	0.09-0.13	0.12±0.01	0.12±0.01	0.08-0.11	0.13 ± 0.01	0.12±0.01
	(0.11 ± 0.006)			(0.08 ± 0.007)		
Largo del artejo II del pedipalpo	0.29-0.37	0.40 ± 0.01	0.39±0.02	0.06-0.13	0.24 ± 0.01	0.24±0.01
	(0.34 ± 0.02)			(0.10 ± 0.01)		
Largo del artejo III del pedipalpo	0.14-0.21	0.24 ± 0.01	0.24±0.01	0.09-0.13	0.23 ± 0.1	0.22 ± 0.01
	(0.18 ± 0.01)			(0.11 ± 0.01)		
Ancho del artejo I del pedipalpo	0.08-0.11	0.11±0.01	0.11±0.01	0.06-0.08	0.12 ± 0.01	0.11±0.01
	(0.08±0.007)			(0.06 ± 0.01)		
Ancho del artejo II del pedipalpo	0.08-0.11	0.15±0.01	0.15±0.01	0.06-0.08	0.15 ± 0.01	0.15±0.01
	(0.08 ± 0.007)			(0.07±0.009		
Ancho del artejo III del pedipalpo	0.06-0.09	0.19±0.01	0.19±0.01	0.06-0.08	0.20±0.01	0.19±0.01
	(0.08±0.007)			(0.09 ± 0.01)		
Largo del hipostoma	0.52-0.73	0.40±0.01	0.43±0.01	0.22-0.37	0.36±0.02	0.38±0.03
	(0.57±0.05)			(0.26±0.04)		
Ancho del hipostoma	00.14-0.22	0.30±0.08	0.26±0.01	0.09-0.13	0.20 ± 0.04	0.20±0.06
	(0.18 ± 0.01)			(0.11 ± 0.01)		

Largo de la placa estigmal	0.42-0.49	0.40±0.03	0.45±0.02	0.32-0.45	0.45±0.05	0.42±0.04
	(0.44 ± 0.01)			(0.41 ± 0.03)		
Ancho de la placa estigmal	0.18-0.45	0.24±0.02	0.26±0.01	0.13-0.22	0.26±0.01	0.27±0.03
	(0.32 ± 0.08)			(0.18 ± 0.02)		
Largo del tarso I	0.47-0.75	0.61±0.01	0.56±0.03	0.36-0.52	0.51±0.02	0.47±0.02
	(0.63 ± 0.05)			(0.44 ± 0.05)		
Ancho del tarso I	0.11-0.16	0.17±0.02	0.15±0.01	0.11-0.18	0.15±0.02	0.15±0.01
	(0.14 ± 0.01)			(0.13 ± 0.01)		

Tabla 5.4. Datos morfométricos obtenidos de *Amblyomma* sp.

	99	33
Carácter	Este estudio	Este estudio
	N=1	N=2
Largo del escudo	1.4	2.03-2.06 (2.04±0.02)
A 1 1 1 1	1.62	1.22
Ancho del escudo	1.63	1.33
Distancia entre las áreas porosas	0.13	
Diámetro de las áreas porosas	0.16	
Largo del gnatosoma	0.37	$0.24-0.27 \ (0.25\pm0.02)$
Ancho del gnatosoma	0.7	0.47
Largo del pedipalpo	0.53	0.38-0.39 (0.38±0.007)
Largo del artejo I del pedipalpo	0.11	0.11
Largo del artejo II del pedipalpo	0.21	0.14
Largo del artejo III del pedipalpo	0.21	0.13-0.14 (0.13±0.007)
Ancho del artejo I del pedipalpo	0.13	0.09-0.11 (0.1±0.01)
Ancho del artejo II del pedipalpo	0.14	0.13
Ancho del artejo III del pedipalpo	0.11	0.11
Largo del hipostoma	0.52	0.34
Ancho del hipostoma	0.21	0.14
Largo de la placa estigmal	0.4	0.36-0.37 (0.36±0.007)
Ancho de la placa estigmal	0.29	0.14-0.16 (0.15±0.01)
Largo del tarso I	0.57	0.42
Ancho del tarso I	0.16	0.14

APÉNDICE VI. Registros de garrapatas provenientes de Colecciones Biológicas y de salidas al campo obtenidos durante este trabajo.

Lab ID	Colección	Localidad	Huésped	No. ejemplares			
Amblyomma auricularium							
AFCH13	LAFC	Agua Fría, Arriaga, Chiapas	Dasypus novemcinctus	19; 3433			
AFCH14	LAFC	Agua Fría, Arriaga, Chiapas	Dasypus novemcinctus	4우우; 15경경			
Galictis vittata	LAFC	San Evangelista, Xochipa, Veracruz	Galictis vittata	19; 433			
CNAC002061	CNAC	Teapa, Tabasco	Dasypus novemcinctus	200			
CNAC002062	CNAC	Tumbiscatio, Michoacán	Iguana	1♀			
CNAC002065	CNAC	Tepic, Nayarit	Dasypus novemcinctus	19,433			
Tamandua 9	LAFC	Sin más datos	Tamandua mexicana	10			
TAMA♀ Gest	LAFC	Sin más datos	Tamandua mexicana	13			
USNMENT00955075	USNTC	38.62 km S de Veracruz, a nivel del mar	Tamandua	10			
			tetradactyla (sic!)				
USNMENT00955062	USNTC	Apatzingán, Michoacán	"Armadillo"	1♀, 1♂			
USNMENT00955074	USNTC	Apatzingán, Michoacán	"Armadillo"	2♀♀, 1♂			
USNMENT00955061	USNTC	Tamaulipico (sic!) (Probablemente se trata de	"Armadillo"	1♀, 1♂			
		Tamaulipas)		·			
		Amblyomma inornatum					
Da1G1	LAFC	Lomas de Cocoyoc, Oaxtepec, Morelos	Dasypus novemcinctus	18			
Da1G2	LAFC	Lomas de Cocoyoc, Oaxtepec, Morelos	Dasypus novemcinctus	13			
Da1G3	LAFC	Lomas de Cocoyoc, Oaxtepec, Morelos	Dasypus novemcinctus	1♀			
P71G1	LAFC	Lomas de Cocoyoc, Oaxtepec, Morelos	Canis familiaris	1♀			
P73G2	LAFC	Lomas de Cocoyoc, Oaxtepec, Morelos	Canis familiaris	1♀			
MST76	LAFC	Las Carreras, San Fernando, Tamaulipas	Lynx rufus	899; 733			
MST78	LAFC	Las Carreras, San Fernando, Tamaulipas	Lynx rufus	5 \$\$; 7 \$\$			
MST79	LAFC	Las Carreras, San Fernando, Tamaulipas	Lynx rufus	899; 433			

HFM 304	CNAC	Compañía Minera Cazcatlán, 1.6 Km NW San	Sylvilagus floridanus	2♀♀; 1♂
		José del Progreso, Oaxaca	connectens	
HFM 305	CNAC	1.41 Km NW de San José del Progreso, Oaxaca	Conepatus leuconatus	433
			leuconatus	
HFM 356	CNAC	1.3 Km SE San Bartolo Coyotepec, Oaxaca	Sigmodon hispidus	200
USNMENT00859612	USNTC	Morelos	"Rabbit"	19,18
USNMENT00859618	USNTC	Culiacán, Sinaloa	Otpermophilus	4 $\stackrel{\circ}{\downarrow}$ $\stackrel{\circ}{\downarrow}$ $\stackrel{\circ}{\circlearrowleft}$ $\stackrel{\circ}{\circlearrowleft}$
			beecheyi? (=Citellus	
			beecheyi)	
USNMENT00859614	USNTC	Guerrero	Sigmodon mascotensis	1♀
			(=Sigmodon hispidus	·
			mascotensis)	
USNMENT00865142	USNTC	Cerca de Los Mochis, Sinaloa	Nidos de <i>Neotoma</i> spp.	1♀
RML15138	USNTC	Rancho La Golondrina, Río Sabinas, Muzquiz	ND	1, 2 , 2
		Amblyomma parvum		
HFM 268	CNAC	Carretera La Venta-Unión Hidalgo; 3.17 Km S	Urocyon	10
		La Venta, Mpio. Unión Hidalgo, Oaxaca	cinerargenteus	
UNAM 843	CNAC	Carretera Manzanillo-Puerto Vallarta, Jalisco	Procyon lotor	8♀♀; 3♂♂
Ocelote Chamela	CNAC	Carretera Federal 200 Manzanillo-Puerto	Leopardus pardalis	3 ♀♀; 9 ♂♂;
18//0114		Vallarta, 4.4 Km SE Chamela, Jalisco	nelsoni	
Reserva	LAFC	Eje Central 2000 m, Estación de Biología	Homo sapiens	13♀♀; 11♂♂
		Chamela, Jalisco	_	
Arroyo Seco	LAFC	Arroyo Seco, La Huerta, Jalisco	Homo sapiens	1♀, 1♂
AyR Campo	LAFC	Estación de Biología Chamela, Jalisco	Homo sapiens	1099; 433
CHAM DIC 2017	LAFC	Estación de Biología Chamela, Jalisco	Homo sapiens	1199; 333
22	LAFC	Dzindzantún, Yucatán	Canis familiaris	12
31	LAFC	Tekantó, Yucatán	Canis familiaris	1\$
50	LAFC	Hunucmá, Yucatán	Canis familiaris	19
53	LAFC	Tetiz, Yucatán	Canis familiaris	3 ♀♀
CHAMEC006	Campo/LAFC	Estación de Biología Chamela, Jalisco	Nasua narica	1, 1
CIII IIVIL COOO		Dimeron de Diologia Chameia, Janisco	Trabaa narica	1+, 10

CHAMEC036	Campo/LAFC	Estación de Biología Chamela, Jalisco	Sylvilagus	19				
			cunicularius					
CNAC002064	CNAC	Guerrero	Panthera onca?	1♀				
USNMENT00957896	USNTC	Chiapas	"Hares"	19				
Amblyomma sp.								
CNAC005191	CNAC	Dominguillo, Oaxaca	Didelphis sp.	1♀, 2♂♂				

APÉNDICE VII. Ejemplares procesados para Biología Molecular.

El signo positivo (+) indica que el fragmento del gen correspondiente fue amplificado exitosamente y se obtuvo la secuencia. El signo negativo (-) indica que se obtuvo secuencia pero la calidad de la misma no fue buena y por ello no se incluyó en el análisis

Código	Especie	Sexo	16S rDNA	COI	ITS2
1 (Da1G3)	A. inornatum	φ	+		+
2 (Da1G1)	A. inornatum	8	+		+
3.1 (MST76)	A. inornatum	φ			
3.2 (MST76)	A. inornatum	φ			
3.3 (MST76)	A. inornatum	φ			
4.1 (MST76)	A. inornatum	8	+		
4.2 (MST76)	A. inornatum	ð		+	
4.3 (MST76)	A. inornatum	ð	+		
5 (HFM304)	A. inornatum	φ	+	+	
6.1 (HFM306)	A. inornatum	8	+	+	+
6.2 (HFM306)	A. inornatum	ð	+		
7.1 (Ocelote)	A. parvum	φ	+	+	
7.2 (Ocelote)	A. parvum	φ		+	
8.1 (Ocelote)	A. parvum	φ	+		-
8.2 (Ocelote)	A. parvum	NF			
9.1 (Ocelote)	A. parvum	ð	+	+	+
9.2 (Ocelote)	A. parvum	8	+		-
9.3 (Ocelote)	A. parvum	8	+		
10 (Reserva)	A. parvum	9	+		
11 (Reserva)	A. parvum	ð	+		
AFCH13	A. auricularium	φ	+	+	+
AFCH13	A. auricularium	ð	+	+	+
22 Yucatán	A. parvum	\$	+	+	+
50 Yucatán	A. parvum	φ	+	+	-
Galicitis vittata	A. auricularium	ND	+		