

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA

PATRONES DE DIVERSIDAD BETA DE AVES Y MAMÍFEROS

SILVESTRES ASOCIADOS A GARRAPATAS BAJO

UN GRADIENTE LATITUDINAL EN AMÉRICA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
MÉDICA VETERINARIA ZOOTECNISTA

PRESENTA

KARLA TATIANA BÁRCENAS BARRETO

Asesores:

MVZ Oscar Rico Chávez

MVZ Rafael Ojeda Flores

Ciudad Universitaria, Cd. Mx.

2020



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

DEDICATORIA

A mi abuelo,

Porque tu legado de amor y enseñanzas me acompañarán siempre.

A mi madre,

Por tu amor indeleble y tu apoyo incondicional.

A Martha,

Por todos tus cuidados y enseñanzas, y por inspirarme en mi etapa más vulnerable.

A mi abuela,

Por tu crítica en cada detalle, pero también por tu apoyo y tu cariño constantes, a pesar de tu excentricidad.

A Miguel Icaza,

por inspirarme a ser una mujer dedicada y apasionada.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco a mis tutores, Oscar Rico y Rafael Ojeda, no sólo por guiarme en la construcción de mi formación científica y humana, pero por impulsar el estudio de esta fascinante área del conocimiento que es la ecología de enfermedades, dentro de nuestra comunidad FMVZ-UNAM. A pesar de tantos obstáculos, el impulso que tienen por innovar y aportar diferentes perspectivas a nuestra profesión, así como la dedicación que tienen a la formación del alumnado resultan invaluable. Gracias por enriquecer nuestro panorama del conocimiento.

Con toda la admiración y el cariño que puede tener una alumna por su tutor, agradezco el tiempo, la paciencia y el apoyo incondicional del Dr. Oscar Rico en este proceso formativo, el cual abrió mi mente a nuevos horizontes de pensamiento y habilidades científicas que hoy atesoro.

Agradezco a Rafael Ojeda por ser un ejemplo e inspiración en el terreno de la divulgación científica, por permitirme participar en el Proyecto DGAPA-PAPIME-PE209419, que no sólo enriqueció mi formación multidisciplinaria, pero también me benefició como becario durante la realización de esta tesis.

A todos los miembros del Laboratorio de Ecología de Enfermedades y Una Salud, porque en colectividad impulsan el compañerismo y el aprendizaje como ningún otro grupo de investigación. En este equipo me sentí arropada e inspirada por todos y cada uno de ustedes. ¡Gracias por los comentarios, críticas, enseñanzas durante y fuera de los seminarios!

Agradezco a Adrián Serrano, a Paula Belén, a Adán, a Daniela Heredia, a Adriana Saucedo, y a Alex Zaldívar por su amistad, apoyo, ánimos y ayuda en esta etapa culminante de mi carrera. Sin ustedes no sólo hubiera sido más difícil, sino que nunca igual de divertido.

A mi madre y a mi abuela por creer en mí y apoyarme hasta las últimas consecuencias. A mi abuelo por ser un pilar inigualable en mi vida, un ejemplo de determinación, perseverancia, honestidad y sencillez. A Miguel De Icaza Lizaola por inspirarme a emprender este viaje del conocimiento de la ciencia y acompañarme en mis primeros pasos.

CONTENIDO

I. RESUMEN	1
II. INTRODUCCIÓN	2
A. Dimensiones de la biodiversidad	5
B. El gradiente latitudinal de la biodiversidad	8
C. Especificidad a hospedero.....	12
D. Biología de garrapatas	16
III. JUSTIFICACIÓN	18
IV. HIPÓTESIS	19
V. OBJETIVO GENERAL	20
VI. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	20
VII.METODOLOGÍA	21
A. Construcción de base de datos	21
B. Análisis descriptivo	22
C. Diversidad y especificidad de hospederos	23
VIII.RESULTADOS	26
A. Análisis descriptivo de los datos	26
B. Riqueza, diversidad alfa filogenética y taxonómica de hospederos mamíferos y aves asociados a garrapatas	31
C. Diversidad beta filogenética y taxonómica	37
D. Patrones de recambio y anidamiento de la filobetadiversidad	40
E. Especificidad de hospedero	42

IX. DISCUSIÓN	
A. Especificidad filogenética a hospederos mamíferos silvestres	45
B. Especificidad filogenética a hospederos aves silvestres	46
C. Patrones de la diversidad beta de hospederos silvestres asociados a garrapatas	47
D. Riqueza, diversidad Alfa filogenética y Alfa taxonómica de hospederos mamíferos y aves asociados a garrapatas	49
E. Patrones de diversidad y riqueza y su relación con el gradiente latitudinal	53
X. CONCLUSIÓN	57
XI. Referencias bibliográficas	59

RESUMEN

BÁRCENAS BARRETO KARLA TATIANA. Patrones de diversidad beta de hospederos aves y mamíferos silvestres asociados a garrapatas bajo un gradiente latitudinal en América (bajo la dirección de: MVZ, PhD Oscar Rico Chávez y MVZ, PhD Rafael Ojeda Flores).

Diversos estudios han demostrado una fuerte correlación entre la diversidad de hospederos y parásitos con el gradiente latitudinal. Esta relación se explica a través de factores ambientales relacionados al trópico como la baja estacionalidad, las condiciones de temperatura y humedad constantes, la vasta abundancia de recursos, así como el tiempo de colonización de los organismos, que en conjunto afectan las dinámicas ecológicas y las tasas evolutivas de las especies. Las garrapatas son ectoparásitos hematófagos que se han asociado a las comunidades silvestres durante miles de años, manteniendo el ciclo biológico de diversos microorganismos patógenos como lo son virus y bacterias. Actualmente, las garrapatas son el segundo vector con mayor número de reportes de enfermedades transmitidas a humanos en el mundo y el primero en el hemisferio norte del planeta, de ahí la importancia de su estudio. En esta tesis se estudió el cambio en la diversidad de hospederos aves y mamíferos silvestres asociados a garrapatas a lo largo del gradiente latitudinal, así como la especificidad filogenética de hospederos que presenta este vector en el continente americano. Los resultados señalan que existe una alta especificidad filogenética en distintos géneros de garrapatas en América y que la diversidad de hospederos asociados a garrapatas no se encuentra explicada por el gradiente latitudinal. El presente proyecto representa el primer análisis macroecológico sobre la diversidad de hospederos y sus garrapatas, donde se demuestra la importancia de incorporar la dimensión filogenética de la diversidad, la cual permite un mejor entendimiento de los patrones de recambio y especificidad de hospederos de las garrapatas.

Introducción

Los sistemas ecológicos son notablemente complejos, constituidos por múltiples factores y organismos interactuando entre sí, a través de escalas temporales y espaciales. Determinar patrones o mecanismos que describan a los sistemas ecológicos resulta una tarea sumamente difícil, ya que no es posible explicarlos a través de una dinámica lineal. A pesar de ello, la macroecología pretende estudiar sistemas biológicos diversos, en grandes escalas espaciales o temporales que no pueden ser manipulados experimentalmente, buscando relaciones y patrones estadísticos que expliquen la abundancia, distribución y las características funcionales de las especies desde una perspectiva biogeográfica o histórica (1, 2).

Para ello, la macroecología se sustenta en diferentes áreas de estudio. Por un lado, a través de la ecología de comunidades, estudia los procesos que determinan la interacción, la estructura y las dinámicas de las especies locales, pero también se nutre de la biogeografía, que estudia cómo los factores abióticos influyen en la interacción de estas comunidades. Adicionalmente, se apoya de la informática, que permite analizar grandes bases de datos generadas a partir del acúmulo de información de múltiples investigaciones aisladas que se han realizado en distintas regiones del planeta (3).

En las últimas décadas, la macroecología ha aportado interesantes contribuciones en materia de conservación, como lo son un mayor entendimiento de la diversidad y distribución de especies en el planeta a través de las regiones biogeográficas (4)

y la predicción del riesgo de extinción de diferentes especies asociado al cambio climático y otras actividades antropogénicas (5,6). Adicionalmente la macroecología ha contribuido al entendimiento de la distribución de las enfermedades, ayudando a dilucidar patrones de las relaciones parásito-hospedero asociadas a rasgos biogeográficos o evolutivos (7,8,9).

A partir de la ecología de comunidades se ha estudiado cómo la diversidad de los hospederos puede impactar en la subsistencia de sus vectores y patógenos asociados, limitando el nicho ecológico que ocupan (10). Pero también se ha descrito como los artrópodos, parásitos y vectores de enfermedades infecciosas, coevolucionan, se diversifican, cambian de hospederos y se adaptan a las nuevas condiciones ambientales o recursos disponibles (11). Por ello, la identificación de patrones macroecológicos sobre la diversidad de vectores y hospederos resulta un instrumento relevante para analizar el riesgo y la dispersión de enfermedades zoonóticas infecciosas.

Las garrapatas son el segundo grupo de vectores artrópodos con mayor número de reportes de enfermedades transmitidas a humanos, y las primeras en cuanto a la riqueza de patógenos que transmiten (12). En el hemisferio norte del planeta, las enfermedades transmitidas por garrapatas predominan sobre cualquier otro vector, entre ellas se encuentra la enfermedad de Lyme, a la cual se le atribuyen 427,000 infecciones anuales en los Estados Unidos. (13, 14, 15). En la región intertropical y en el hemisferio sur, las infecciones transmitidas por garrapatas que preponderan en la lista pertenecen a las bacterias del género *Rickettsia*. Las

rickettsiosis se reconocen como unas de las infecciones más antiguas en la Tierra, aunque en los últimos 30 años, la prevalencia de casos asociados a esta familia de bacterias se ha propagado en todos los continentes hasta el punto de volverse endémicas en diferentes países (16).

Es verdad que el incremento en la prevalencia de las enfermedades transmitidas por garrapatas (ETG) se asocia al gran avance tecnológico en las herramientas de detección, así como a un mejor registro de incidentes a través de herramientas electrónicas, pero también se debe a la expansión del nicho ecológico que presentan estos vectores asociado a diversas actividades antropogénicas (17).

Dado que las garrapatas no pueden volar o moverse grandes distancias, siempre dependen del movimiento y rangos de dispersión de sus hospederos, por ejemplo, las migraciones, o bien, de diferentes actividades antropogénicas que ocasionan el desplazamiento de sus hospederos (18). Factores tales como la fragmentación, la destrucción del hábitat, el cambio climático, el transporte de animales domésticos, la oscilación de la fauna sinantrópica entre el paisaje rural y urbano, la diseminación de roedores a través de los medios de transporte, o la introducción de especies invasoras han favorecido su dispersión (19, 20, 21). La expansión del rango geográfico donde permanecen las garrapatas favorece un aumento en la tasa de contacto con nuevos patógenos a los cuales pueden servir como vectores (22).

Se ha reconocido el papel de las poblaciones humanas y de animales domésticos como dispersadores de vectores y de las ETG, pero a pesar de su abundancia y expansión en el globo terráqueo, ninguna de sus especies funge como reservorio de las ETG, estos en realidad sólo actúan como hospederos accidentales (17,23). Mientras tanto, los auténticos reservorios y vectores son especies de la fauna silvestre como roedores y garrapatas, que han albergado a estos patógenos dentro de sus comunidades durante cientos de años. (24, 25, 26). En las últimas décadas, estas infecciones se han propagado a poblaciones humanas, por lo que se han identificado y asociado a diferentes patologías, que ahora podemos incluir a la creciente lista de enfermedades emergentes. De ahí la importancia de estudiar las interacciones ecológicas de estos patógenos, sus vectores y reservorios silvestres a través de aproximaciones ecológicas como las basados en la biogeografía. En la presente tesis se utilizaron herramientas macroecológicas para entender cómo cambia el aprovechamiento de las comunidades silvestres por parte de las garrapatas, a lo largo de un gradiente latitudinal.

Dimensiones de la biodiversidad

A fin de obtener información de la composición y organización de las comunidades, es necesario estudiar los componentes de la biodiversidad. La biodiversidad o diversidad biológica no tiene un concepto único, sino que engloba todas las dimensiones y escalas desde las que se puede medir la variabilidad de la vida, en un determinado tiempo y espacio (27,28). La diversidad biológica

engloba la diversidad genética, la diversidad de especies y la diversidad de ecosistemas, entre otros (28).

La diversidad de especies, tiene distintas propiedades que son importantes de cuantificar como la abundancia relativa y la riqueza, es decir el número de especies y la identidad de éstas (29). Para la cuantificación de las propiedades de las comunidades existen diferentes índices que nos ayudan a explicar la variabilidad de las especies a través de las distintas escalas espaciales. Por un lado, el índice de diversidad Alfa nos indica la riqueza promedio de un sitio, mientras que el índice de diversidad Gamma indica la riqueza total regional, es decir, de varios sitios (30).

Asimismo, el índice de diversidad Beta permite cuantificar cómo difiere la diversidad de una comunidad a otra, es decir, cómo cambia la composición de especies de las comunidades a través de gradientes espaciales o temporales espaciales o temporales (31). Aunque parezca intuitivo el hecho de que la composición de especies cambie a través de los espacios biogeográficos, es importante entender estos patrones y describir los procesos que causan estas diferencias. La diversidad beta puede dividirse en dos componentes que mecánicamente explican los patrones de cambio en la composición de las comunidades (32, 33). El primero, lo conocemos como recambio espacial, y se refiere al reemplazo de especies de un sitio a otro. El segundo componente es el anidamiento, que corresponde a un patrón en el que el sitio con menor riqueza es un subconjunto del sitio con mayor riqueza. En este caso, aunque los dos sitios

son diferentes en su composición, no existe un recambio espacial de las especies, sólo una diferencia en la riqueza entre ambos sitios (34).

El uso de estos índices se ha empleado en múltiples estudios basados en enfoques macroecológicos y de ecología de comunidades para estudiar la variación de las especies a través de los gradientes ambientales, por ejemplo, se ha estudiado que la diversidad beta de las aves a través de las ecoregiones es producto de la heterogeneidad de los hábitats y climas (35). También se ha comprobado que existe una correlación entre la geodiversidad, es decir, la diversidad topográfica, de suelos y geológica con la diversidad beta de las aves (36). En otro estudio se observó cómo la diversidad beta de comunidades de murciélagos tiene un bajo recambio a través de regiones adyacentes, en ausencia de barreras geográficas (37), por mencionar algunos ejemplos.

Además de los enfoques taxonómicos orientados al estudio de la variación espacial de la diversidad biológica, existen aproximaciones filogenéticas, que son herramientas que permiten incorporar información sobre el origen y las relaciones evolutivas de las diferentes especies que componen una comunidad (38). El índice de diversidad filogenética beta es un índice que cuantifica cómo cambia la diversidad y dispersión filogenética de las comunidades a través de diferentes espacios geográficos (39).

Este tipo de aproximaciones, han permitido explicar cómo se desarrollan las interacciones evolutivas entre hospederos y parásitos. Por ejemplo, se ha

comprobado una relación robusta y directamente proporcional entre la riqueza de parásitos y la diversidad filogenética de hospederos primates no humanos. Esta aseveración es significativa para protozoarios, virus y parásitos en general, de primates no humanos. También, en otro estudio, Poulin y Morand observaron cómo la riqueza de ectoparásitos se encuentra estrechamente relacionada con la diversidad filogenética de los clados de mamíferos, de nuevo en una asociación directamente proporcional (40).

En el presente trabajo, se aplicaron diferentes índices para evaluar el cambio en la diversidad taxonómica de los hospederos silvestres asociados a garrapatas a lo largo de las diferentes latitudes geográficas, pero también se utilizaron aproximaciones que permitieron reconocer la dispersión filogenética de estos hospederos silvestres.

El gradiente latitudinal de la diversidad de especies

Es un hecho que la composición y distribución de las comunidades biológicas son producto de distintos procesos ecológicos, entre ellos la competencia y el parasitismo, y de procesos evolutivos como la especiación y extinción, pero también son producto de la adaptación de las especies a las condiciones ambientales (38). Por ello, se ha estudiado cómo cambia la diversidad de especies a través de diferentes gradientes ambientales o biogeográficos

(36,37,38,40). Uno de estos gradientes, es el latitudinal, que estudia cómo los mecanismos estocásticos independientes de la densidad y de las interacciones bióticas varían de las regiones árticas a los trópicos, afectando la abundancia, la riqueza y la composición de las comunidades (41).

Hay evidencia suficiente de cómo la diversidad de vertebrados mamíferos y aves reflejan un patrón latitudinal, en el que la diversidad de las especies es mayor en las regiones cercanas al Ecuador (4, 43, 44), tanto a escala taxonómica, como a escala filogenética. Este fenómeno se puede explicar a través de diferentes mecanismos, cómo la baja estacionalidad y el tiempo de colonización de las especies en los trópicos (3, 25, 44). Por un lado, la baja variabilidad climática de estas regiones generan un conjunto de límites ecológicos que ejercen una fuerte presión de selección para las especies que ahí habitan, esto provoca, que la envergadura del nicho de cada una, se reduzca en consecuencia a las fuertes interacciones bióticas que se suscitan, tales como la competencia, la depredación, el parasitismo; lo que resulta en una alta especialización del nicho ecológico que ocupan las especies que comparten una misma región geográfica. Por consiguiente, la tasa de especiación se incrementa para que un gran número de especies sean capaces de coexistir (43,44).

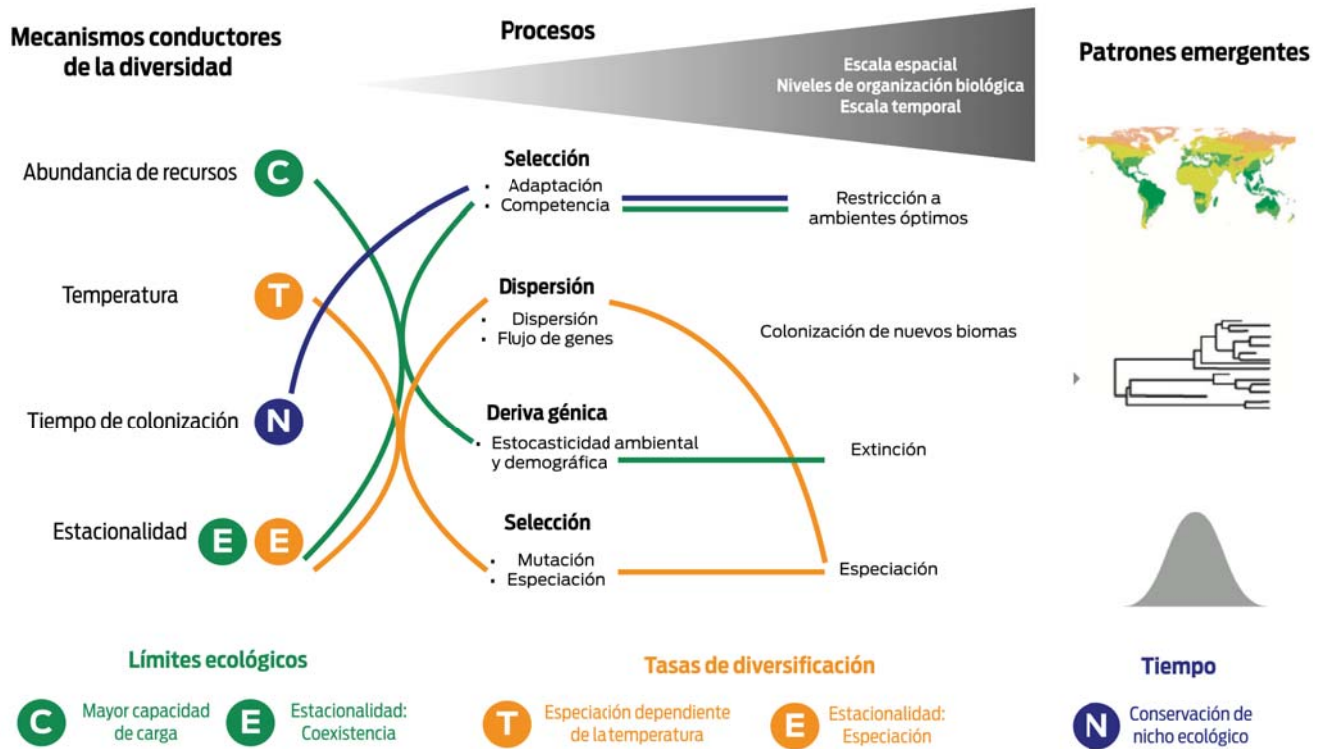


Figura 1. Procesos clave de los niveles de organización biológica. Mecanismos conductores asociados al ambiente espacio-temporal, los procesos eco-evolutivos del gradiente latitudinal y sus patrones emergentes. Se consideran 4 procesos eco-evolutivos claves: selección, dispersión, deriva ecológica y especiación que surgen en las escalas temporal, espacial y biológica. Figura obtenida de *Pontarp M., 2018 (44)*.

Asimismo, la alta temperatura de las regiones tropicales afecta la tasa metabólica de las especies, que a su vez afecta la tasa evolutiva de estas, en tanto que aumenta el número de mutaciones y se reduce el tiempo generacional. En consecuencia, se genera un incremento en la tasa de especiación y por ende, aumenta la diversidad (43,45, 46). La humedad constante y las altas tasas de precipitación son otros factores que en conjunto aumentan la productividad de los ecosistemas. Una mayor abundancia de materia vegetal, provoca un incremento en la densidad poblacional de las redes tróficas, ocasionando un aumento en las

tasas de mutación , por lo que las tasas de especiación se aceleran. Por último, se propone que el tiempo de colonización de los ancestros tropicales es mayor que en otras latitudes, por lo que las especies en los trópicos poseen una mayor tasa de diversificación acumulada (43,46, 47). Todos estos mecanismos, explican la mayor diversidad de vertebrados presente en las regiones tropicales del planeta. Ver **Figura 1**.

Para especies parásitas y patógenas, también se han encontrado diferencias en su abundancia y riqueza bajo un gradiente latitudinal. En diversas investigaciones, se ha encontrado que la abundancia de patógenos y la intensidad del parasitismo (número de parásitos hallados por hospedero), aumentan en los trópicos, incluyendo protozoarios en primates (48), ectoparásitos de peces marinos (49), parásitos generalistas de carnívoros (50), helmintos y virus transmitidos por vectores, así como protozoarios y artrópodos que parasitan seres humanos (51), sólo por mencionar algunos. También se ha estudiado cómo los cambios en la diversidad y abundancia de vectores bajo un gradiente latitudinal influyen en la prevalencia de enfermedades en humanos (52) y en otros hospederos (53).

La razón de estos patrones en especies parásitas, se atribuye a todas las propiedades anteriormente mencionadas. La falta de estacionalidad en los trópicos permite mayores cargas parasitarias en los hospederos durante todo el año, y en consecuencia, se llegan a establecer relaciones coevolutivas entre las especies interactuantes de manera más rápida y marcada (11, 54).

En esta tesis se exploran los patrones de cambio en la composición filogenética y taxonómica de los hospederos silvestres asociados a garrapatas a lo largo de un gradiente latitudinal. Para el presente proyecto se entiende que un gradiente implicará un cambio gradual, tanto en latitud como en diversidad de especies. En cambio, un patrón indicará la relación matemática o estadística que describe cómo cambia la diversidad de especies con respecto a la latitud. Hay tres aspectos importantes que deben considerarse para identificar patrones:

1. La forma o tendencia que arrojan la distribución de los datos.
2. Los parámetros que caracterizan esa relación matemática.
3. El grado en que los datos se ajustan a los modelos que los describen.

Existen diferentes escalas espaciales y biológicas que permiten evaluar los patrones latitudinales, desde biomas, zonas climáticas, regiones biogeográficas, comunidades ecológicas o unidades arbitrarias como bandas y cuadrantes. Las escalas tienen efectos distintos que deben considerarse para la interpretación de patrones (55).

Especificidad a hospederos

La especificidad de un parásito hacia sus hospederos representa en buena medida la amplitud de su nicho ecológico, a través de la diversidad de recursos

que aprovecha (56). Desde un enfoque taxonómico, la especificidad de un parásito indica el número de especies o taxones que es capaz de aprovechar en determinada etapa de su ciclo de vida, por lo que el grado de especificidad es inversamente proporcional al número de hospederos que el parásito aprovecha (2). Mientras que si utilizamos aproximaciones filogenéticas para medir la especificidad de un parásito, no solo obtenemos información de la riqueza de los hospederos, pero también, de la relación evolutiva que comparten, esto quiere decir que se puede conocer la composición y posición del nicho de un parásito en el espacio ecológico (57,58,59,60).

En el caso particular de las garrapatas, la especificidad de hospederos es producto de las interacciones con factores asociados a la fisiología, la inmunidad, la ecología y la filogenia de sus hospederos, pero también de su adaptación al ambiente en el que habitan. Recordemos que en sus ciclos de vida, las garrapatas tienen diferentes etapas en las que viven fuera de su hospedero, cada que presentan fases de maduración para convertirse en larvas o adultas y durante la ovoposición e incubación de los huevos por parte de las hembras, por ello, el ambiente ha interferido de manera preponderante en la historia evolutiva de estos artrópodos. Se ha descrito que determinadas condiciones climáticas a escalas regionales tienen efecto sobre la distribución de estos artrópodos, mientras que la disponibilidad de hospederos solo afecta su distribución a escalas locales (61), por consiguiente, el ambiente tiene un fuerte efecto en la evolución de la interacción entre estos parásitos y sus hospederos (62).

En la literatura se pueden encontrar diferentes aproximaciones para medir la especificidad de hospedero, por ejemplo, se ha analizado la diversidad taxonómica de hospederos de diferentes géneros de garrapatas (*Amblyomma*, *Rhipicephalus*, *Haemaphysalis* y *Dermacentor*) utilizando el índice *Diferenciación taxonómica* (Taxonomic Distinctiveness) (63) propuesto por Poulin y Mouillot (64) que mide la distinción taxonómica promedio de todos los hospederos aprovechados por un parásito. De esta manera, se encontró que las garrapatas en su estado larvario o de ninfa tienen menor especificidad a hospederos en comparación a las adultas, probablemente esto se debe a que las garrapatas adultas se alimentan de hospederos más grandes, mientras que las ninfas y adultas tienen mayor plasticidad en su alimentación. Finalmente, se concluyó que de forma general existe una baja especificidad a hospederos por parte estos artrópodos. La explicación de esto se le atribuyó a un fenómeno conocido como “*Ecological Fitting*”, que propone que el requerimiento del parásito es el recurso y no la forma en que éste se encuentra en la naturaleza (60) . Esto quiere decir que, a través de muchas generaciones, las garrapatas han refinado su habilidad por obtener sangre, y no se han especializado en adaptar su fisiología a uno o a ciertos taxones de los hospederos. Sin embargo, este estudio solo aportó información sobre la riqueza taxonómica de los hospederos aprovechados por garrapatas neotropicales, pero nunca se abordó la relación evolutiva que guardan estos hospederos entre sí, es decir no se tomó en cuenta la dimensión filogenética de los hospederos de las garrapatas.

Por otro lado, en una investigación realizada por Esser y colaboradores (65), estudiaron nuevamente la especificidad de hospederos en garrapatas neotropicales; aunque fue sólo en Panamá, se midió la especificidad a hospederos en tres dimensiones distintas, lo que permitió contestar preguntas de mayor profundidad. Midieron la especificidad estructural de las garrapatas a nivel especie y comunidad, así como la especificidad filogenética y por último la especificidad geográfica, éstas últimas dos se estudiaron en tres escalas espaciales distintas. Este estudio aportó diferentes conclusiones interesantes en cuanto a la diversidad filogenética de hospederos aprovechados por estos artrópodos. En principio, la mayoría de las especies de garrapatas en el sistema mostraron alta especificidad filogenética en la etapa adulta, sin importar la escala espacial, y esta especificidad hacia los hospederos se encontró a nivel de especie, familia y orden. Sólo pocas especies de garrapatas aprovechan hospederos de múltiples órdenes. Los géneros más diversos en especies de garrapatas parasitan más especies de hospederos, esto quiere decir que aumenta el grado de especialización por parte de las garrapatas. Mientras la mayoría de las especies de garrapatas son especialistas en hospederos filogenéticamente cercanos, estos hospederos a la vez son parasitados por múltiples géneros de garrapatas. Esto resulta en una interacción filogenética asimétrica entre hospederos y garrapatas.

La información de la que disponemos en la actualidad destaca que las interacciones entre garrapatas y fauna silvestre, representan un sistema ideal para

el estudio de la especificidad a hospederos a través de un gradiente latitudinal en el continente americano.

Biología de garrapatas

Las garrapatas se encuentran en una gran variedad de hábitats en todo el mundo, pero siempre dependen de los vertebrados para su subsistencia, por lo que han evolucionado de manera estrecha y paralela a sus hospederos desde el Cretácico tardío, aproximadamente 150 millones de años atrás (12).

El ciclo de vida de las garrapatas está compuesto por cuatro fases de desarrollo, también llamadas estadios, en las que adquieren forma de huevo, larva, ninfa ó adulta, pero siempre requieren de la sangre de uno o varios hospederos entre cada estadio para subsistir y madurar. La historia de vida que sostienen estos ácaros, los convierte en reservorios y vectores ideales de múltiples simbioses como bacterias, protozoarios, virus, hongos y helmintos, muchos de ellos, patógenos que necesitan ser transmitidos a algún vertebrado para completar su ciclo de vida (66, 67, 68, 69, 70).

Las garrapatas se clasifican como ácaros pertenecientes a la clase de los arácnidos, pero se diferencian de los insectos por carecer de un cuerpo segmentado. Su morfología adulta se distingue por un idiosoma o cuerpo, que es la porción más grande que las conforma, del cual emergen cuatro pares de patas

y un capitulum que protruye o no, dependiendo de la familia taxonómica a la cual pertenezca el ácaro. El capitulum es la base del gnatosoma, este último es el aparato bucal y sensorial compuesto por un hipostoma, dos pedipalpos y dos quelíceros (67, 71). Al día de hoy se han descrito más de 900 especies de garrapatas, divididas en tres familias de acuerdo a sus características morfológicas y rasgos biológicos (66):

- Argasidae o garrapatas con escutelo blando
- Ixodidae ó garrapatas con escutelo duro
- Nuttalliellidae, la cual está conformada por una sola especie

Las mayoría de las especies de garrapatas de la familia Ixodidae aprovechan de 2 a 3 hospederos distintos entre cada una de sus fases de desarrollo, aunque algunas especies pueden permanecer en el mismo hospedero durante su ciclo de vida completo. Este ciclo biológico perdura de uno a tres años, dependiendo de la especie de garrapata (66, 73). A las transformaciones morfológicas que ocurren tanto en la transición de larva a ninfa, como en la transición de ninfa a garrapata adulta se les conoce como *ecdisis*. El periodo de alimentación de estos ácaros tarda varios días o incluso semanas. Posteriormente, las hembras adultas retraen los quelíceros e hipostoma para desprenderse de su hospedero, ponen varios huevos en la vegetación y después mueren. Las ninfas o larvas también se retraen de su hospedero después de alimentarse, caen en la vegetación donde llevan a cabo la *ecdisis* y luego buscan otro hospedero (67). Estas esperan en la vegetación con sus patas frontales extendidas para poder anclarse a algún vertebrado que pase cerca. Esta conducta se intensifica en respuesta a ciertos

estímulos como el dióxido de carbono, el calor corporal de los hospederos y las vibraciones (68). Las garrapatas macho del género *Ixodes* se alimentan brevemente del hospedero y destinan su vida a copular con varias hembras (69).

Las garrapatas con escutelo blando pertenecen a la familia Argasidae y requieren de dos a ocho hospederos distintos durante su ciclo de vida. Tanto hembras como machos adultos se alimentan de sangre durante 15 a 30 minutos, mientras que las larvas tardan días alimentándose (74). Esta es la razón por la que difícilmente se identifican garrapatas de esta familia en los hospederos y con mayor frecuencia, en el hábitat (75).

Las garrapatas son estrictamente hematófagas por lo que sus características fisiológicas han evolucionado con el fin de aprovechar a sus hospederos de la forma más exitosa. Las hembras pueden aumentar hasta diez veces su tamaño al alimentarse y tienen un complejo sistema de detección de hospederos compuesto por vibrizas, el órgano de Haller y pedipalpos (76).

Las garrapatas perforan la epidermis con sus filosos quelíceros para después penetrar un arpón al interior que llamamos hipostoma. Enseguida secretan saliva con proteínas anticoagulantes que producen una breve anestesia in situ, este mecanismo evita que el hospedero sienta al ácaro y se rasque. Eventualmente, este acto ocasiona algún tipo de hipersensibilidad en el hospedero (77).

Justificación

La diversidad de los hospederos de garrapatas ha sido abordada en diferentes estudios desarrollados en el continente americano (19, 64, 65, 77), los cuales han permitido conocer el carácter generalista de las garrapatas y registrar diversos aspectos de cómo se relacionan estos artrópodos con la ecología de sus comunidades. No obstante, la mayoría de los estudios se han limitado a aportar información de la taxonomía de los hospederos involucrados o a recabar aspectos filogenéticos de los animales que ocupan en escalas locales o regionales. Por lo que, consideramos relevante explorar y describir el cambio en la diversidad filogenética de los hospederos aprovechados por estos parásitos a través del continente americano, desde un enfoque macroecológico.

En esta tesis, se evaluó la diversidad de hospederos aprovechados por las garrapatas, en diferentes latitudes geográficas, a través del uso de índices relacionados con los patrones de cambio en la composición de las comunidades de hospederos silvestres aves y mamíferos, propios del continente americano.

Hipótesis

H1 - La riqueza, la diversidad Alfa filogenética y taxonómica de hospederos mamíferos y aves asociados a garrapatas incrementa a lo largo de un gradiente latitudinal, en el que el máximo de todos estos índices se encuentra en el Ecuador.

H2 - La diversidad beta filogenética y taxonómica de los hospederos silvestres aves y mamíferos asociados a garrapatas responden al recambio explicado por el gradiente latitudinal.

H3 - Dada la ausencia de especificidad taxonómica, no se detectará especificidad filogenética hacia aves y mamíferos silvestres asociados a diferentes géneros de garrapatas en el continente americano.

Objetivo general

Calcular el cambio en la diversidad taxonómica y filogenética de aves y mamíferos silvestres asociados a diferentes géneros de garrapatas, a lo largo de un gradiente latitudinal en el continente americano.

Objetivos específicos

- I. Calcular la riqueza, la diversidad alfa filogenética y taxonómica de hospederos mamíferos y aves asociados a garrapatas, a lo largo de un gradiente latitudinal.
- II. Calcular la diversidad beta filogenética y taxonómica de hospederos mamíferos y aves asociados a garrapatas, a lo largo de un gradiente latitudinal.

- III. Cuantificar y describir los patrones de recambio y anidamiento de la filobetadiversidad de los hospederos de garrapatas a través de la variación de la latitud geográfica.

- IV. Cuantificar la especificidad filogenética de hospedero de diferentes géneros de garrapatas a lo largo de un gradiente latitudinal.

METODOLOGÍA

I. Construcción de la base de datos

Los datos se obtuvieron a través de búsquedas en la plataforma *Publish or Perish* (79), con la que se extrajo la información de artículos científicos o libros recopilados de los buscadores Web of Science y Google Scholar. Para indicar la búsqueda se utilizaron diferentes conjuntos de palabras clave como: “wildlife + ticks”, “ticks + mammals”, “ticks + birds”, “wildlife + hosts + ticks”. La plataforma *Publish or Perish* genera un documento tipo .csv con todas las fuentes de información relacionadas a la búsqueda indicada. En cada fila, se enlistó el nombre de cada fuente con sus respectivos autores, año de publicación, revista editora, número de citas, GSRank, así como las direcciones DOI y URL.

Se construyó una base de datos en la que se incluyeron todas las asociaciones entre hospederos aves o mamíferos silvestres y sus garrapatas, reportadas en el

continente americano durante el periodo comprendido entre los años 2000 y 2019. Cada observación correspondió a la asociación de un hospedero con una garrapata adulta. En cada observación se registró la identidad taxonómica del hospedero incluyendo la clase, el orden, la familia y la especie del mismo, asimismo, la familia, el género y la especie de la garrapata a la que se le asocia, pero también el país, provincia, localidad y municipalidad, coordenadas geográficas donde se encontró la asociación, fecha de muestreo y direcciones URL y DOI del artículo que publicó cada una de las asociaciones. Los datos se registraron en abundancia, es decir, se registró el número de veces que una asociación entre una especie hospedera y una especie de garrapata fue hallada.

Por último, se excluyeron todas las asociaciones que no reportan coordenadas geográficas o suficiente información de su localidad para ubicar la coordenada geográfica en el continente americano. Sólo se registraron asociaciones de los hospederos silvestres contenidos en las Clases de aves o mamíferos. Se excluyeron las asociaciones de hospederos con garrapatas en etapa de ninfa o larva.

II. Análisis descriptivo de los datos

Finalmente, se formaron dos bases de datos, separando a los hospederos de acuerdo a su Clase. Se realizó un análisis exploratorio del número de asociaciones, así como de la riqueza de hospederos para cada uno de los

géneros de garrapatas y órdenes comprendidos en ambas clases de hospederos. Esto, con el objetivo de conocer la calidad y abundancia de los datos, pero también, para definir hacia dónde enfocar los análisis de especificidad y diversidad.

Para realizar los análisis de diversidad beta, se tomaron en cuenta únicamente los géneros de garrapatas encontrados en aves o mamíferos, que tuvieron localidades distribuidas en al menos 5 sitios distintos con 10° de separación latitudinal en el continente americano (**Figura 3**).

I. Cálculo de la riqueza, diversidad Alfa taxonómica y filogenética de los hospederos silvestres asociados a garrapatas en un gradiente latitudinal

Se calculó la riqueza de los hospederos hallados en el gradiente latitudinal conformado por intervalos de 10°, partiendo desde el Ecuador hacia los hemisferios norte y sur (**Figura 2**). Para este cálculo se tomaron en cuenta todos los hospederos hallados en las diferentes localidades de cada intervalo. Posteriormente, se calculó la fuerza de asociación de la riqueza de los hospederos con la latitud mediante un modelo polinomial, usando una regresión cuadrática, cuyo máximo se esperaba encontrar en el Ecuador, (Latitud 0°). Se realizaron modelos para cada uno de los géneros de garrapatas asociadas a aves y mamíferos. De la misma forma, se calculó la diversidad alfa filogenética y taxonómica de los hospederos mamíferos y aves asociados a los distintos géneros de garrapatas para cada intervalo. La diversidad taxonómica se calculó con el índice de Shannon (80), mientras que para la diversidad filogenética se usó

el índice de Faith (81). Finalmente, se calcularon las correlaciones cuadráticas, para cada uno de los géneros de garrapatas encontradas en aves y mamíferos, en ambas escalas. Los cálculos se realizaron utilizando las librerías *vegan* (82) y *picante* (83) implementadas en el software libre R (84).

II. Cálculo de la diversidad Beta taxonómica y filogenética de los hospederos asociados a garrapatas a lo largo de un gradiente latitudinal

Se calculó la diversidad beta filogenética y taxonómica para cada clase de hospederos asociados a garrapatas, utilizando el índice de Sørensen (85), el cual mide la disimilitud de la diversidad entre las comunidades, en este caso, entre cada intervalo latitudinal. Con ayuda de la paquetería *betapart* (86), implementada en R (84) se calcularon los componentes de anidamiento (Beta.SNE) y recambio (Beta.SIM) de la diversidad beta (Beta.SOR) para conocer a qué patrón se asocia el cambio de la diversidad de hospederos entre los intervalos latitudinales. Este análisis se realizó en las escalas filogenética y taxonómica, lo que permitió comparar los resultados de ambas dimensiones de la diversidad.

III. Cálculo de la especificidad filogenética en garrapatas de diferentes géneros en América

Para conocer el cambio de la especificidad a hospederos en diferentes géneros de garrapatas, bajo un gradiente latitudinal, se utilizaron dos índices ecológicos: el *Recambio* como componente de la diversidad beta y el índice de Faith. El índice

de Faith representa la suma total de todas las ramas filogenéticas de los hospederos, a los que un parásito está asociado. El valor de este índice se puso a prueba contra un modelo nulo. Es decir se comparó el valor observado contra el promedio del índice de Faith calculado 10000 veces en datos aleatorizados. Los modelos se construyeron usando la paquetería *picante* (83) implementada en el software libre R (84). La aleatorización de los datos está diseñada para producir un patrón esperado, en ausencia de cualquier mecanismo ecológico (86).

Esto permitió conocer, si los resultados observados son producto del azar o hay patrones definidos para las relaciones filogenéticas que mantienen los hospederos silvestres asociados a los diferentes géneros de garrapatas a lo largo del gradiente latitudinal. Para la interpretación de la fuerza de especificidad de hospedero se comparó el valor del índice de Faith contra el promedio del valor del modelo nulo mediante un valor de Z. El valor Z se interpreta de acuerdo a su signo, si es negativo indica que la filobetadiversidad de las comunidades es menor a la que se espera por el azar, por ende, sugiere un patrón de anidamiento que denota una alta especificidad de los artrópodos hacia sus hospederos. Mientras que si el valor de Z es positivo, se sugiere que la filobetadiversidad de las comunidades es mayor a la esperada por el azar, esto quiere decir que se trata de un patrón de recambio que implica baja especificidad a hospederos por parte de las garrapatas. El recambio, además de ser un patrón de la la diversidad beta, también puede describir la especificidad de un parásito. Una vez que se calcula, se realiza la interpretación del mismo en términos de especificidad.

RESULTADOS

I. Análisis descriptivo de los datos

Se registró un total de 4,251 asociaciones distintas entre hospederos silvestres y garrapatas. En aves se hallaron 1,923 asociaciones repartidas en 20 órdenes que involucran 401 especies distintas. Los órdenes de aves que preponderan en número de observaciones y riqueza de especies son el Galliforme, Piciforme, Anseriforme y Passeriforme. En mamíferos se recopilaron 2,328 asociaciones, clasificadas en 12 órdenes de distintos mamíferos que engloban 117 especies. Los órdenes de mamíferos que encabezan las listas de riqueza de especies y número de observaciones son los cetartiodáctilos, carnívoros y roedores. Si bien, la riqueza de especies es significativamente mayor para las aves, en estas últimas, el orden de las Passeriformes cuenta con más del 80% de las observaciones halladas (**Cuadro 1**).

Los datos sugieren que el esfuerzo de muestreo no es uniforme a lo largo del continente americano. Norteamérica y algunos países de Sudamérica como Estados Unidos, Canadá, Brasil y Argentina, respectivamente presentan abundantes observaciones, Centroamérica y los países cercanos al Ecuador, como Venezuela, Guyana y Guyana Francesa, carecen de investigaciones publicadas relacionadas a este tema (**Figura 3**).

Cuadro 1. Número de asociaciones garrapata-hospedero y riqueza de hospederos en diferentes órdenes de aves y mamíferos

	Aves		Mamíferos	
Observaciones (no. de registros)	1923	1. Passeriforme	2328	1. Cetartiodactyla
		2. Galliforme		2. Rodentia
		3. Anseriforme		3. Carnivora
Órdenes	20		12	
Riqueza (no. de especies)	401	1. Passeriforme	117	1. Rodentia
		2. Galliforme		2. Carnivora
		3. Piciforme		3. Cetartiodactyla

Cuadro 2. Número y riqueza de asociaciones garrapata-hospedero en diferentes géneros de garrapatas americanas

	Aves		Mamíferos	
Observaciones (no. de registros)	1923	Amblyomma	2328	Amblyomma
		Ixodes		Ixodes
		Haemaphysalis		Ornithodoros
Géneros	7		8	
Riqueza (no. de especies)	53	Amblyomma	82	Amblyomma
		Ixodes		Dermacentor
		Haemaphysalis		Ixodes

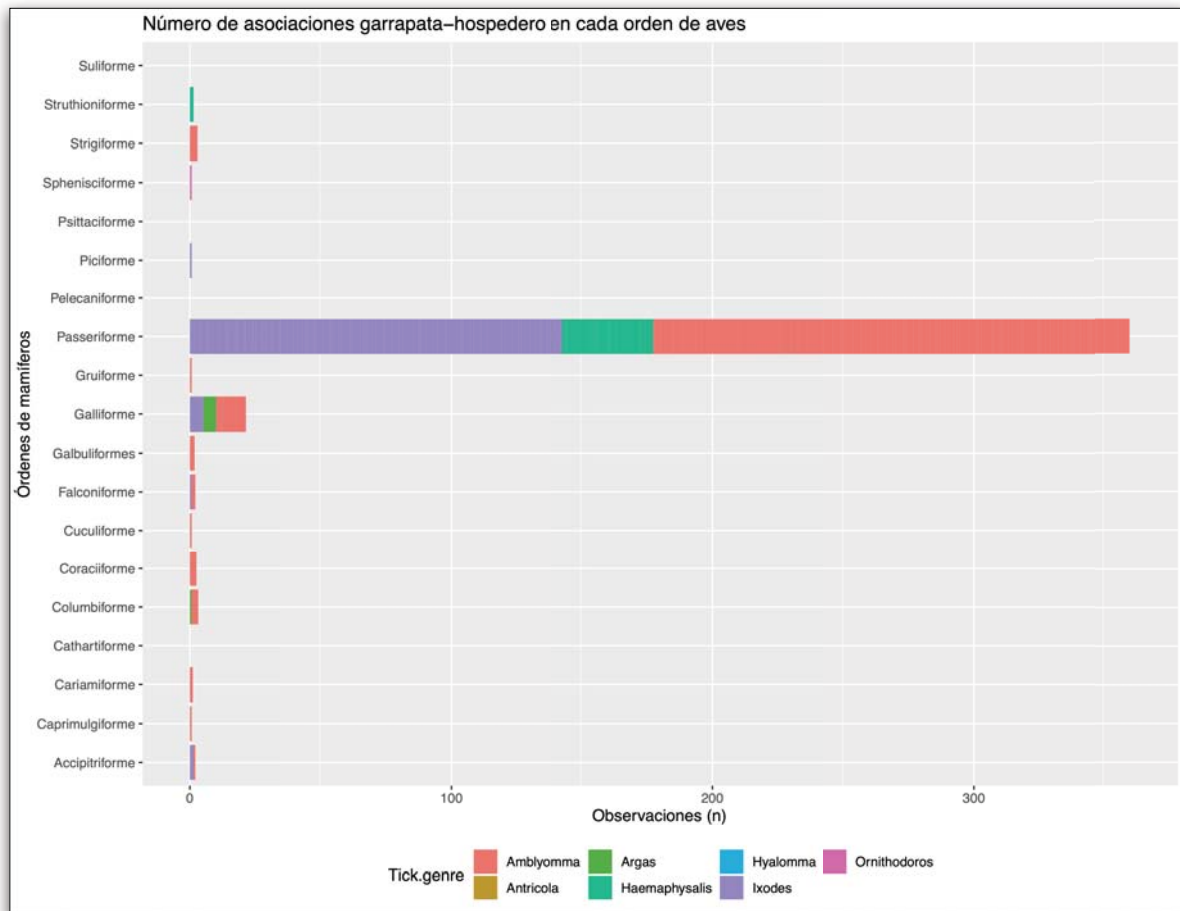


Figura 3. Distribución y número de observaciones garrapata-hospedero en el continente americano por orden de hospedero

El género *Amblyomma* prevalece en todos los géneros de los hospederos mamíferos registrados, con excepción de los Quirópteros. Los murciélagos son parasitados únicamente por el género *Ornithodoros*, un género nidícola de este grupo de artrópodos. El género *Ornithodoros* ocupa el cuarto lugar en cuanto al número de observaciones, pero únicamente se detectaron asociaciones a tres familias de mamíferos: roedores, quirópteros y cetartiodáctilos. Es importante recalcar que las garrapatas nidícolas difícilmente se encuentran en los hospederos, ya que se alimentan por un tiempo muy breve de sus hospederos,

entre 10 y 30 minutos. Los primates y especies del orden Eulipotyphla presentan una y dos observaciones, respectivamente. Los cetartiodáctilos tienen el mayor número de observaciones y también la mayor riqueza en cuanto a géneros de garrapatas. Los armadillos y didelfimorfos son parasitados únicamente por garrapatas del género *Amblyomma* e *Ixodes*. Los carnívoros presentan una gran riqueza en cuanto a la variedad de artrópodos con los que se asocian, el género

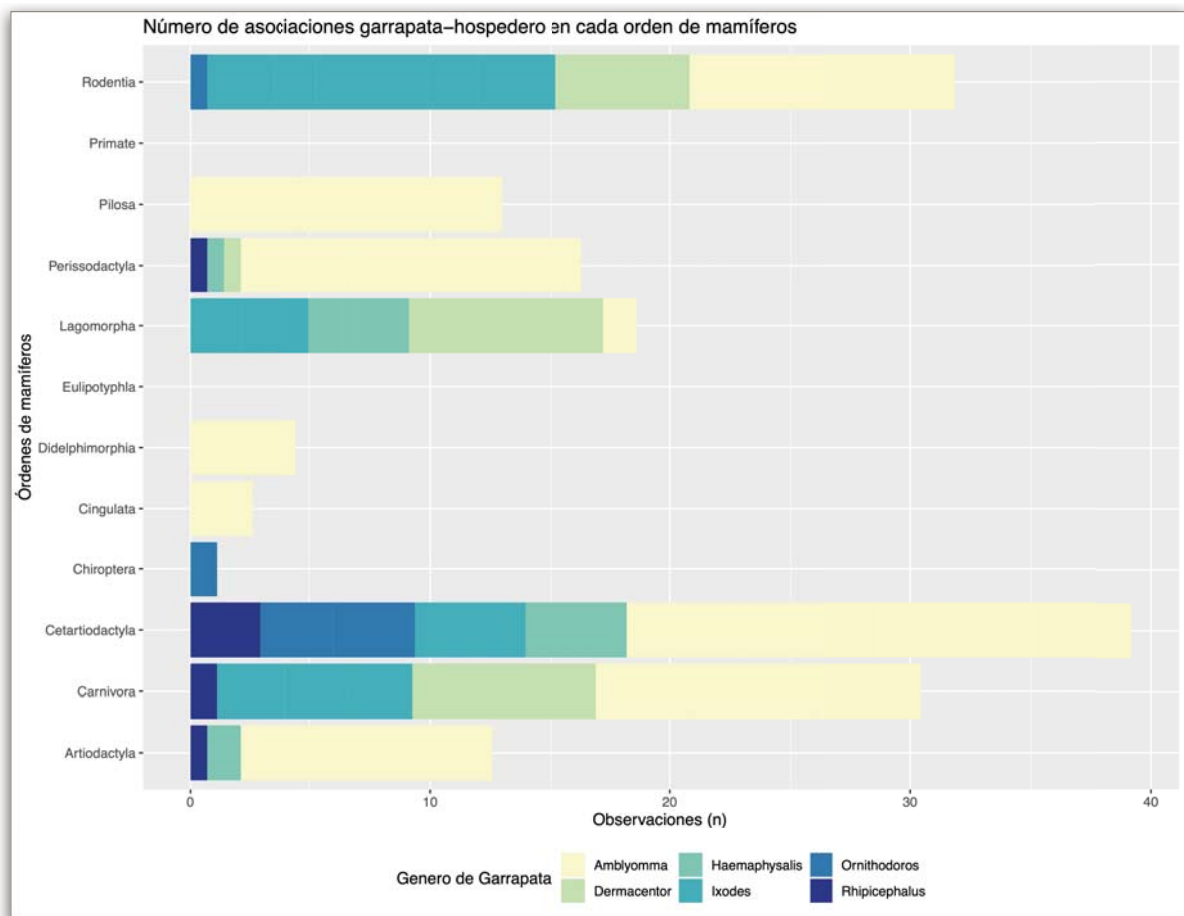


Figura 4. Número de observaciones garrapata-hospedero en mamíferos

Haemaphysalis no forma parte de su repertorio. El género *Rhipicephalus* de los artrópodos se asocia a todas las familias de los ungulados y también a los carnívoros (Figura 4).

La familia de las passeriformes encabezan la lista de riqueza y número de observaciones ($n = 1,636$) como hospederos, pero también cuentan con la mayor riqueza en cuanto a los géneros de garrapatas con los que se asocian (Figura 5).

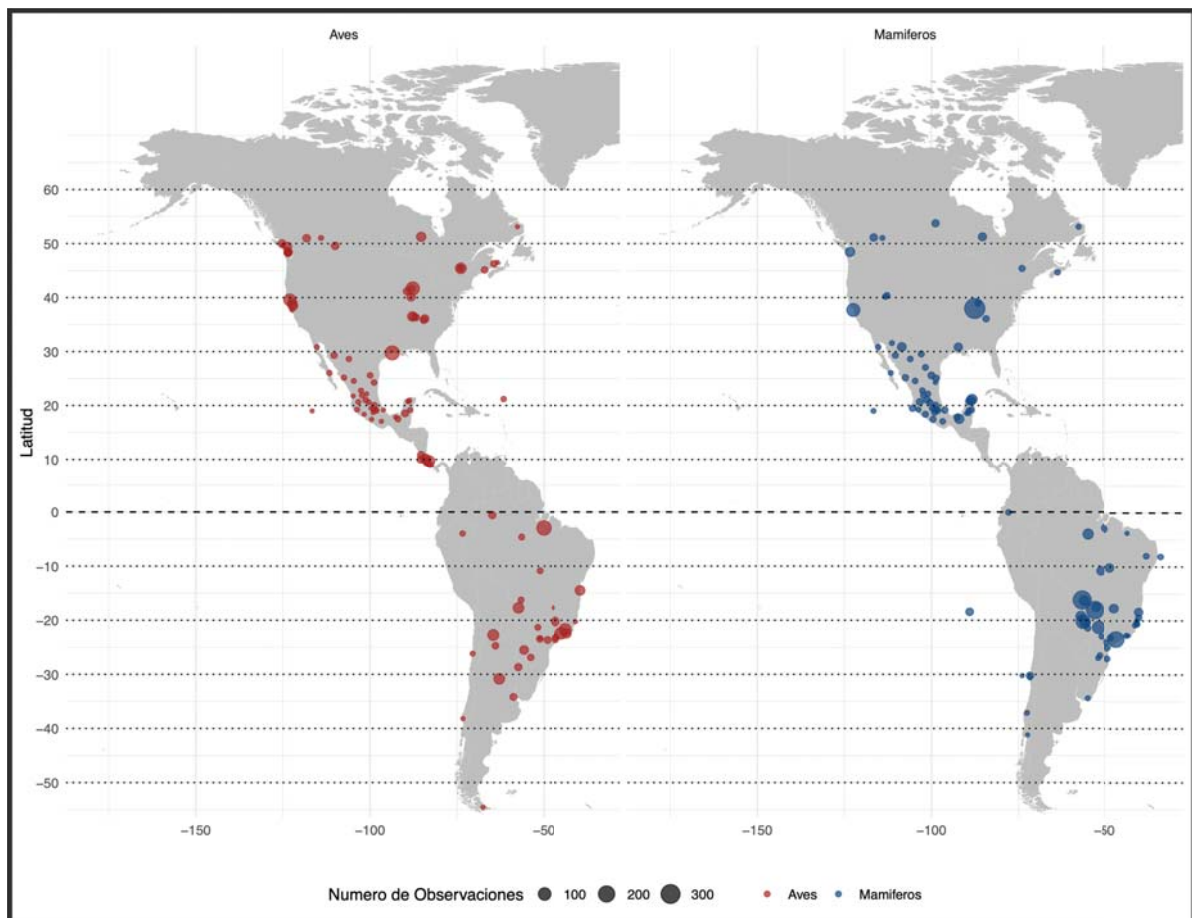


Figura 5. Número de observaciones garrapata-hospedero en aves

El género *Amblyomma* se presenta en la mayoría de las familias de las aves. Existen algunos géneros de garrapatas nidícolas que parasitan aves, pero tienen escasas observaciones, se trata de los géneros: *Argas*, *Ornithodoros* y *Antricola*; estos se encuentran presentes en Galliformes, Columbiformes y Sphenisciformes. *Ixodes* ocupa el segundo lugar en cuanto a la riqueza de familias de aves que parasita. *Haemaphysalis* tiene el tercer lugar en cuanto al número de observaciones en las que se encontró, pero tan sólo se asocia a 2 familias de aves: Passeriformes y Struthioniformes.

II. Riqueza, diversidad Alfa filogenética y taxonómica de hospederos silvestres asociados a garrapatas

Se encontró que la mayoría de los datos se concentran en los géneros *Amblyomma* e *Ixodes*, los cuales, a su vez muestran una mayor área de distribución en el continente que el resto de los géneros de garrapatas.

Se observó una tendencia del género *Amblyomma* para ocupar una mayor riqueza de hospederos aves (n= 27) y mamíferos (n=37) significativamente mayor en el sur del continente, presentando su máximo en la latitud -25°, donde se localizan países como Bolivia, Brasil, Paraguay y Argentina, disminuyendo progresivamente conforme se aproxima al hemisferio norte (**Figura 6**).

En el género *Ixodes*, se observa un patrón que presenta dos ápices en la riqueza de hospederos aves en dos regiones distintas del continente, el primero se

encuentra próximo al ecuador y el segundo se encuentra entre las latitudes 30° y 40° del hemisferio norte. En cambio, la línea de tendencia para la riqueza de hospederos mamíferos aprovechados por este género también muestra dos máximos, pero en dos regiones diferentes del continente, el primero se encuentra en el hemisferio sur, en la latitud -25° donde se localiza Brasil, Paraguay y Argentina, mientras que el segundo se ubica entre las latitudes 45° y 55°, en Canadá.

Los géneros *Dermacentor* y *Haemaphysalis* muestran una distribución lineal en cuanto a la riqueza de los hospederos mamíferos que ocupan a lo largo del continente, al igual que los datos del género *Ornithodoros*, alrededor de los hospederos aves que aprovechan.

Los géneros *Rhipicephalus* y *Ornithodoros* que parasitan mamíferos, presentan máximos cercanos al Ecuador en sus líneas de tendencia, por lo que podríamos aprobar la hipótesis alterna, aunque sus correlaciones no fueron significativas (**Cuadro 3**).

El género *Haemaphysalis*, cuando aprovecha hospederos aves, presenta un máximo en el hemisferio norte en su línea de tendencia, sugiriendo que existe una mayor riqueza de hospederos aves para este género en la latitud 45° donde se ubica Canadá (**Figura 6**).

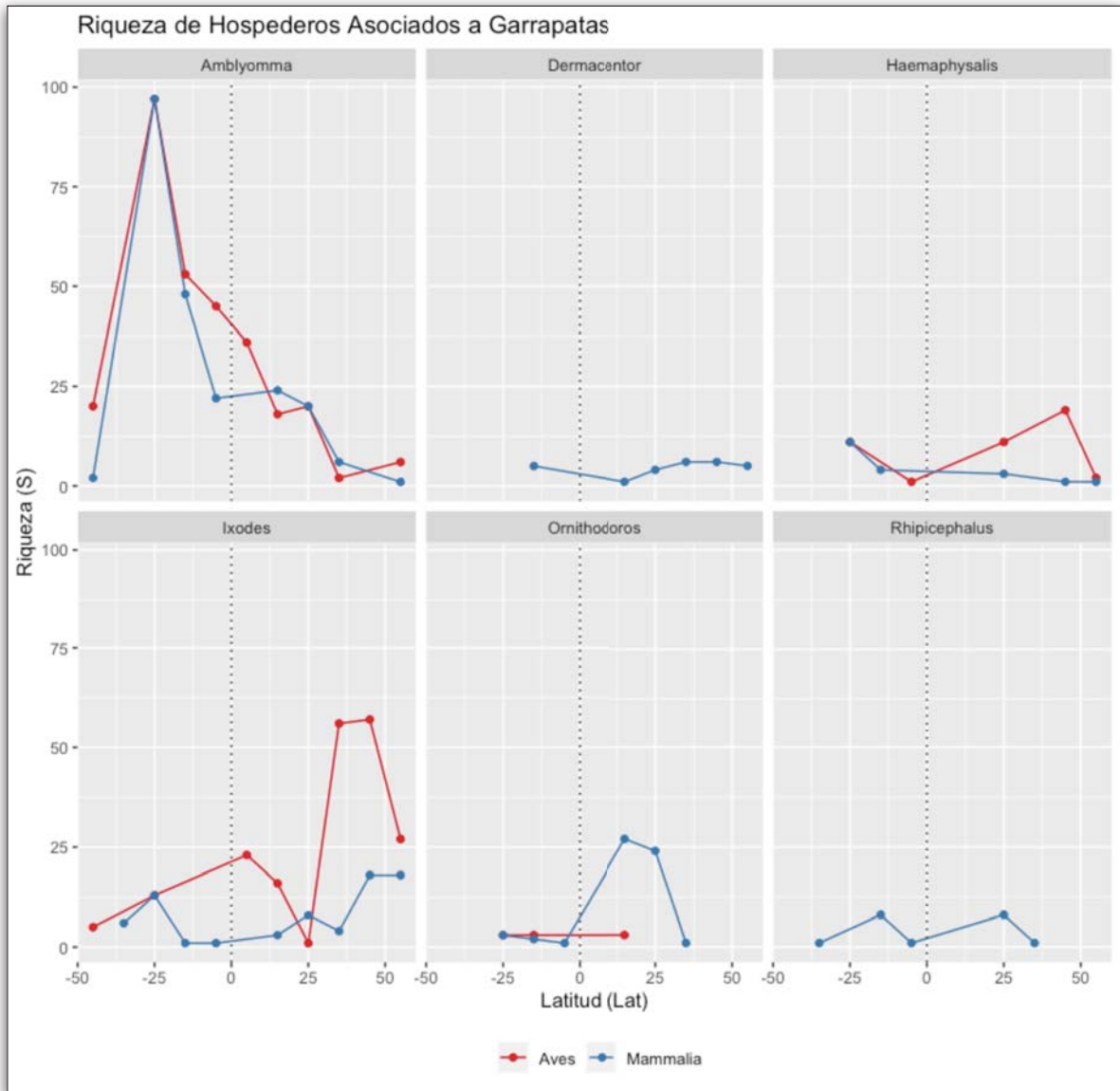


Figura 6. Riqueza de hospederos aves y mamíferos asociados a garrapatas a lo largo de un gradiente latitudinal

Por otro lado, se encontraron patrones en la diversidad taxonómica y filogenética de los hospederos aves y mamíferos, muy similares los que se presentaron en la riqueza de hospederos asociados a garrapatas. Si los patrones de diversidad taxonómica son muy similares al patrón de riqueza, esto significa que la riqueza

de los hospederos está equitativamente representada en las comunidades, para la mayoría de los taxones.

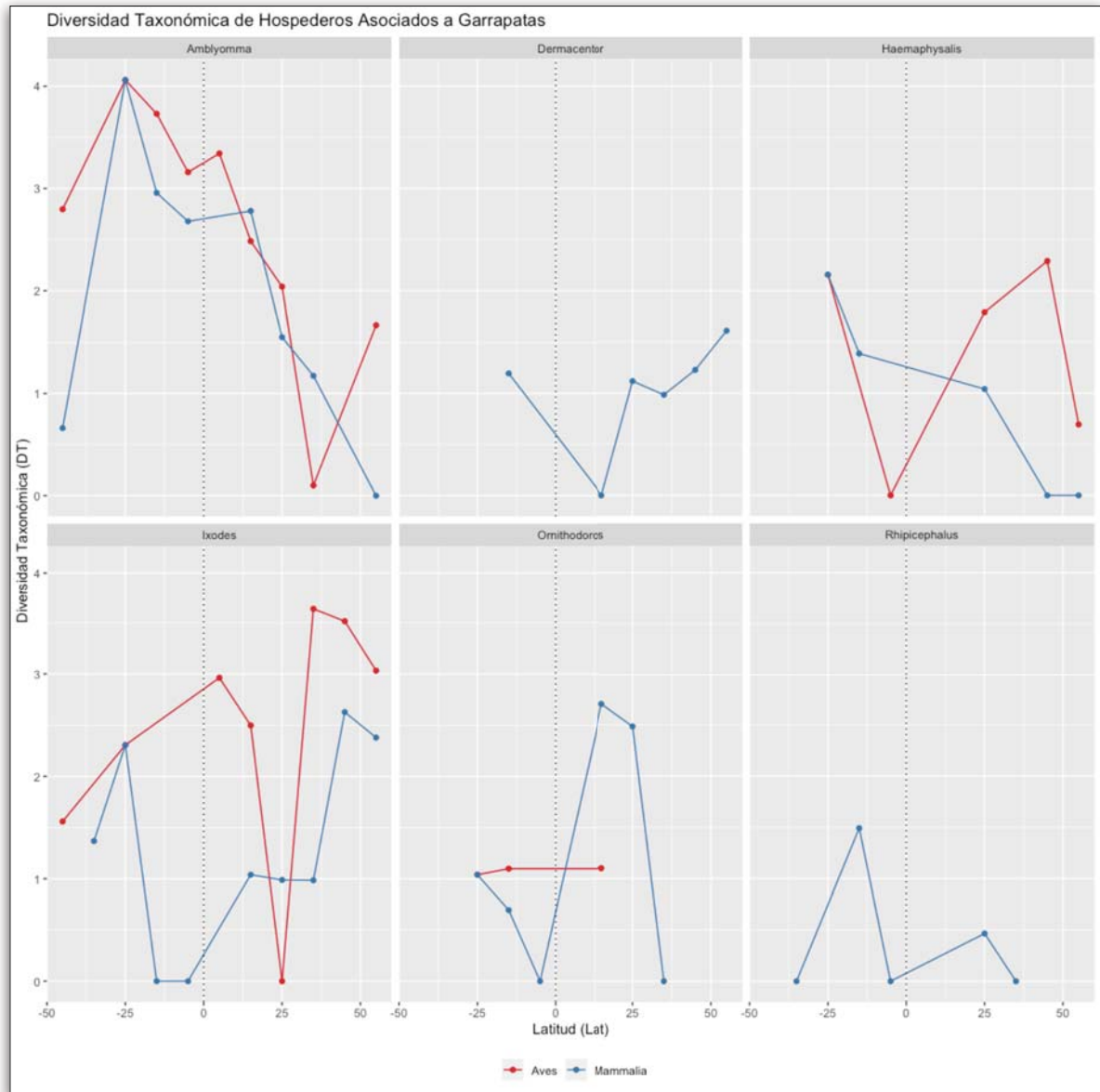


Figura 7. Diversidad taxonomica de hospederos aves y mamíferos asociados a garrapatas a lo largo de un gradiente latitudinal

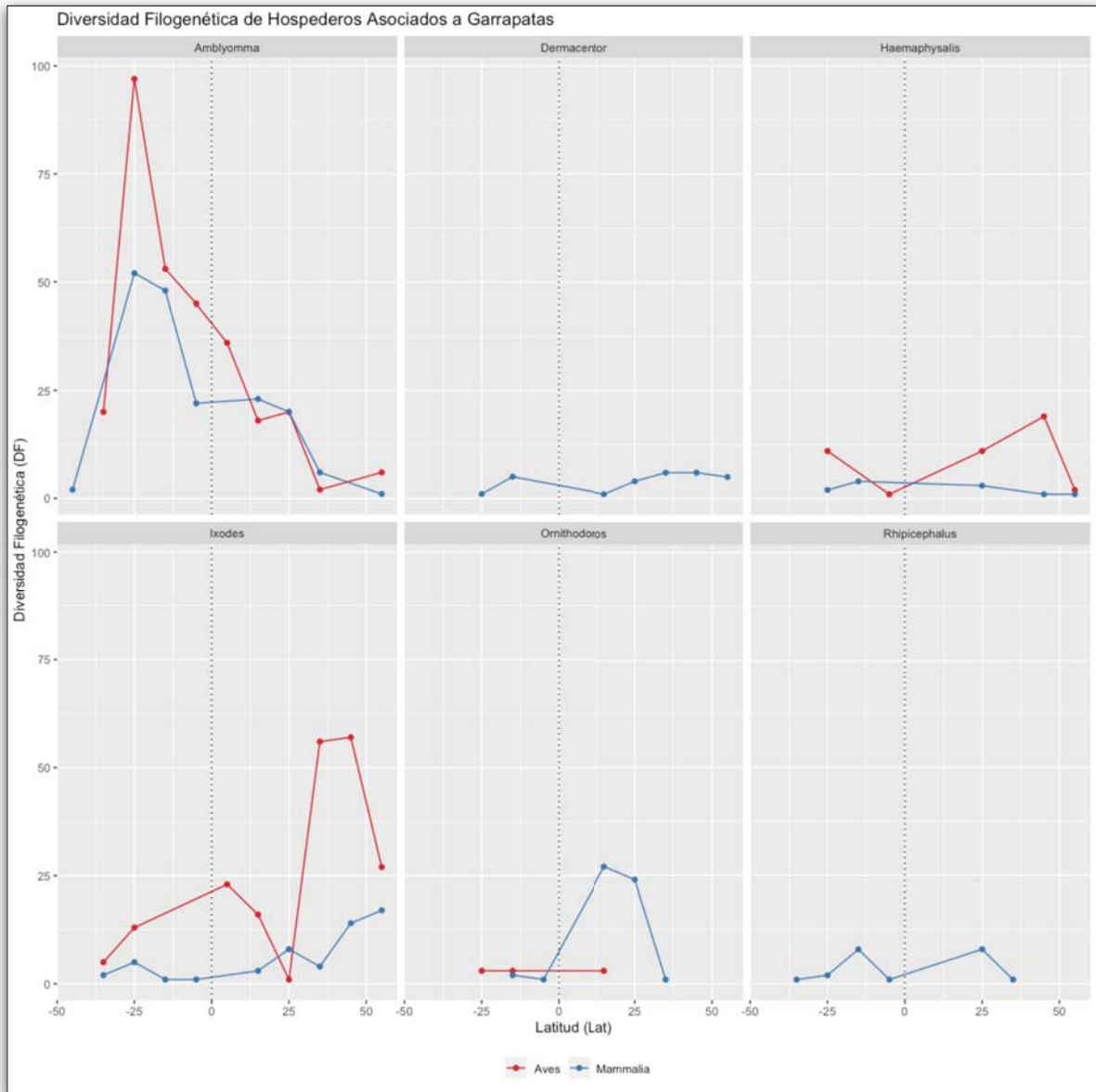


Figura 8. Diversidad filogenética de hospederos aves y mamíferos asociados a garrapatas a lo largo de un gradiente latitudinal

Cuadro 3. Correlaciones cuadráticas significativas entre la diversidad y el gradiente latitudinal

Clase	Género de garrapata	Regresión polinomial	Grados de libertad	R ² ajustada	Valor_P (Significancia)	Diversidad
Mammalia	<i>Amblyomma</i>	x ²	5	0.789	0.009	Taxonómica
Mammalia	<i>Amblyomma</i>	x ²	5	0.635	0.035	Filogenética
Mammalia	<i>Ixodes</i>	x ²	6	0.590	0.030	Taxonómica
Mammalia	<i>Ixodes</i>	x ²	6	0.7612	0.006	Filogenética
Mammalia	<i>Ixodes</i>	x ²	6	0.7511	0.0065	Riqueza



La diversidad filogenética de los hospederos es directamente proporcional al número de especies involucradas en el análisis, es decir, a la riqueza. No obstante, este parámetro es menos dependiente del esfuerzo de muestreo o abundancia de datos, ya que sólo se basa en datos de presencia y ausencia de los taxones.

II. Diversidad beta filogenética y taxonómica, de hospederos mamíferos y aves asociados a garrapatas

El género *Amblyomma* muestra altos valores de diversidad beta a lo largo de un gradiente latitudinal en la escala taxonómica, indicando un elevado cambio en la composición de las comunidades de hospederos; ya que su línea de tendencia, presenta la mayoría de sus valores cercanos a la unidad. Sin embargo, los valores de la diversidad beta son menores a lo largo del gradiente, cuando se aborda a través de la escala filogenética, estos valores indican qué tan estrecha es la relación filogenética entre las comunidades de hospederos silvestres que habitan en cada intervalo latitudinal (**Figura 10**).

En el género *Ixodes*, también se detectaron otros patrones particularmente interesantes. Por ejemplo, cuando se aborda la beta diversidad a través de la escala taxonómica en hospederos mamíferos, la mayoría de los valores se encuentran cercanos a la unidad, incluyendo en el Ecuador. Mientras que al abordar el estudio de la beta diversidad, a través de la escala filogenética, observamos cómo sus valores disminuyen considerablemente, presentando diferentes máximos y mínimos, en su línea de tendencia, aunque uno de sus máximos se mantiene en la unidad, este se localiza tan sólo 5 grados arriba del Ecuador.

En diferentes géneros de garrapatas podemos observar cómo los valores de la diversidad beta filogenética presentan valores relativamente menores a los que se

presentan cuando se estudia la diversidad a través de la escala taxonómica (Figura 10). Este patrón de disminución en la diversidad beta filogenética de los hospederos silvestres aprovechados por garrapatas, se repite para los géneros *Ornithodoros*, *Haemaphysalis*, *Rhipicephalus* y *Dermacentor*.

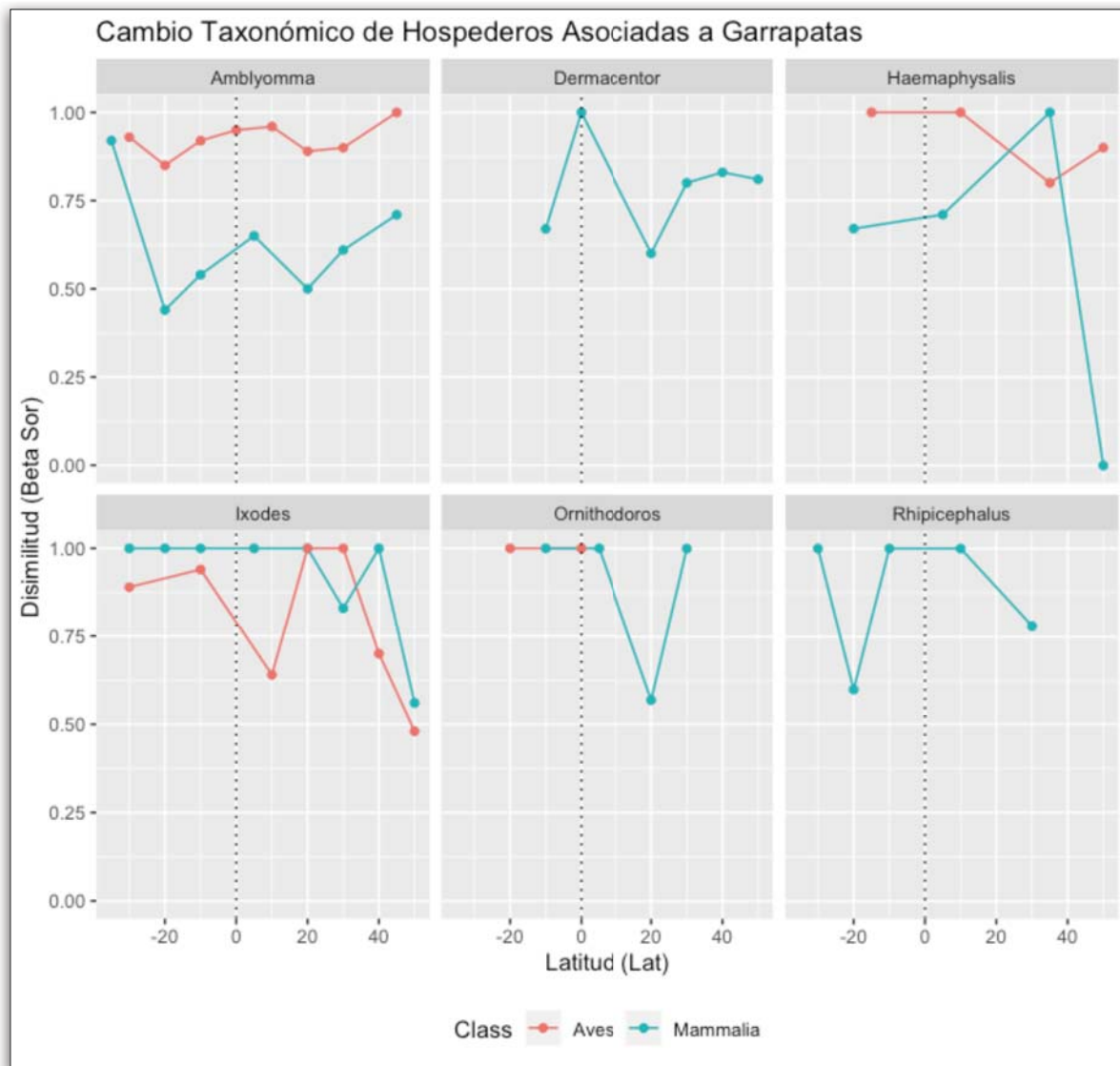


Figura 9. Diversidad beta taxonómica de hospederos asociados a garrapatas a lo largo de un gradiente latitudinal

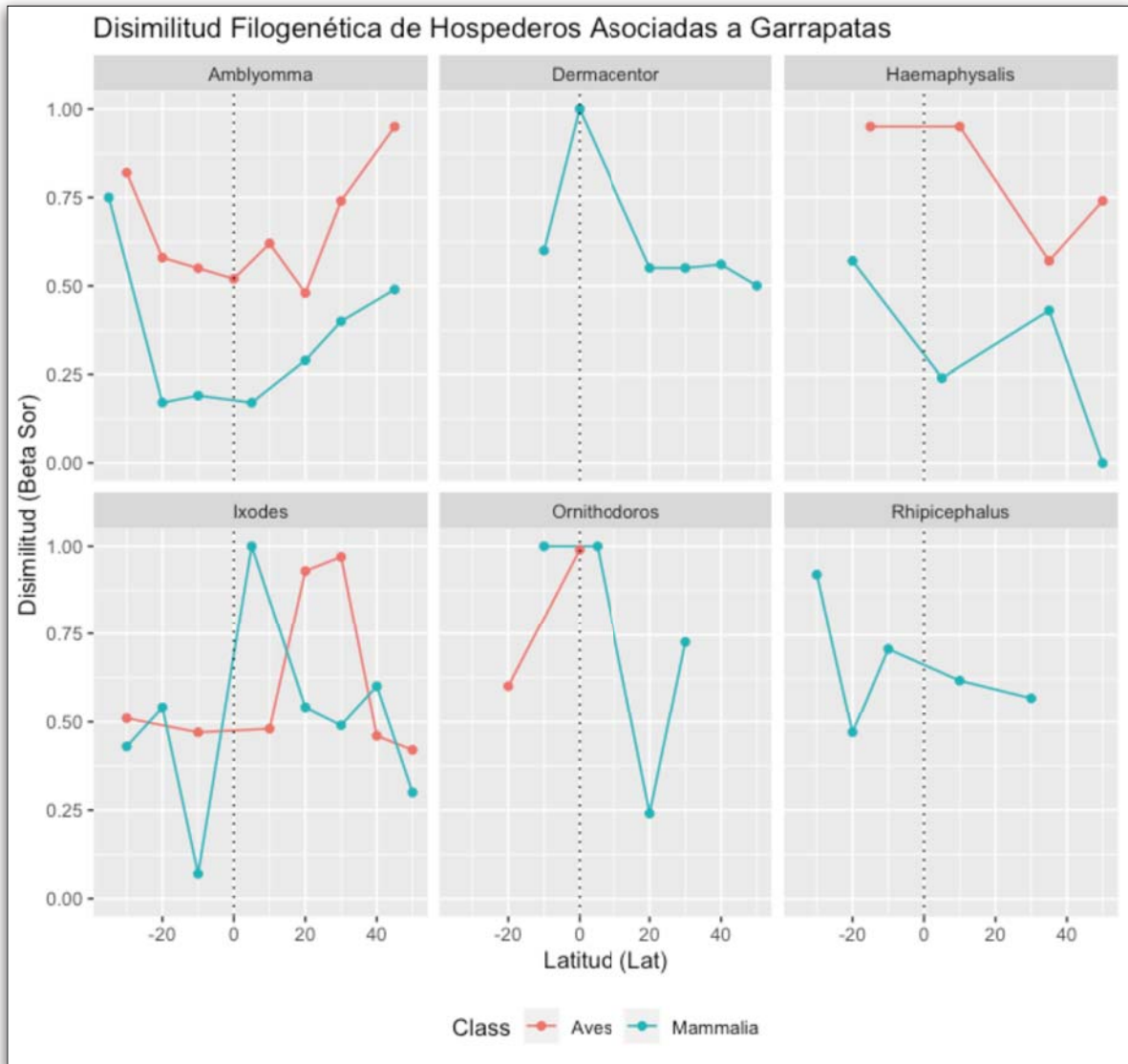


Figura 10. Diversidad beta filogenética de hospederos asociados a garrapatas a lo largo de un gradiente latitudinal

III. Patrones de recambio y anidamiento en la diversidad beta taxonómica y filogenética de los hospederos asociados a garrapatas

Se observa que los valores de la diversidad beta total que presentan los hospederos asociados a garrapatas son cercanos a la unidad para ambas clases de hospederos y todos los géneros de garrapatas analizados. También se observa que la composición taxonómica de hospederos cambia significativamente de un intervalo latitudinal a otro, en una proporción que abarca un rango del 66% al 100%, dependiendo del género del artrópodo. Contrario a lo observado con la diversidad beta filogenética (**Cuadro 4**).

El cálculo de los componentes de la diversidad beta permitieron identificar que el cambio de la composición de hospederos a lo largo de un gradiente latitudinal, se explica en mayor proporción, por un patrón de recambio en todos los géneros de garrapatas y en cualquiera de las escalas de diversidad (**Cuadro 4**). Sin embargo, el género *Amblyomma* aparece como una excepción, pues muestra que el cambio en la composición de sus hospederos, está explicado mayormente por el anidamiento, cuando se mide a través de una escala filogenética.

Por otro lado, existen dos géneros de garrapatas, *Ornithodoros* y *Rhipicephalus* que presentan un cambio en la filobetadiversidad, explicado por el anidamiento y el recambio de sus hospederos, en proporciones similares. Esto sugiere que cerca de la mitad de las especies en las comunidades, se repiten en la mayoría de los intervalos del continente (**Cuadro 4**).

Cuadro 4. Patrones de disimilitud de las comunidades silvestres asociadas a garrapatas a lo largo de un gradiente latitudinal

Clase	Garrapata	RECAMBIO Taxo	Anidamiento Taxo	Betadiv TOTAL	RECAMBIO Filo	Anidamiento Filo	Betadiv TOTAL
M	<i>Ixodes</i>	0.90	0.05	0.95	0.72	0.11	0.83
M	<i>Dermacentor</i>	0.85	0.05	0.89	0.67	0.10	0.77
M	<i>Amblyomma</i>	0.58	0.25	0.84	0.28	0.41	0.69
M	<i>Haemaphysalis</i>	0.78	0.08	0.86	0.49	0.18	0.66
M	<i>Ornithodoros</i>	0.60	0.27	0.88	0.44	0.31	0.75
M	<i>Rhipicephalus</i>	0.76	0.14	0.90	0.42	0.32	0.73
A	<i>Ornithodoros</i>	1.00	0.00	1.00	0.81	0.02	0.83
A	<i>Ixodes</i>	0.84	0.08	0.92	0.68	0.16	0.84
A	<i>Amblyomma</i>	0.94	0.03	0.97	0.68	0.18	0.86
A	<i>Haemaphysalis</i>	0.90	0.05	0.95	0.69	0.12	0.81

Se observa que la beta diversidad en ambas clases de hospederos está explicada por un patrón de recambio, para la mayoría de los géneros de garrapatas de la familia Ixodidae, pero también para el género *Ornithodoros*, perteneciente a la familia Argasidae.

IV. Especificidad filogenética en garrapatas

En el análisis de especificidad de garrapatas a sus hospederos mamíferos se detectó una mayor agrupación filogenética de la esperada por el modelo nulo. Este patrón fue significativo para los géneros *Amblyomma*, *Dermacentor* y *Haemaphysalis*, lo que sugiere que estos géneros presentan especificidad de hospedero hacia algunos taxones de mamíferos silvestres (**Cuadro 5**).

Cuadro 5. Especificidad filogenética a hospederos mamíferos silvestres de América

Género	ntaxa	pd.obs	pd.rand.prom	pd.rand.sd	pd.obs.rank	pd.obs.z	Patrón	Valor "P"	Corridas
<i>Amblyomma</i>	259	5090	5216	151	199	-0.83	Agrupado	0.20	10000
<i>Haemaphysalis</i>	40	854	1379	141	1	-3.72	Agrupado	0.00	10000
<i>Argas</i>	6	416	331	72	874	1.17	Disperso	0.87	10000
<i>Hyalomma</i>	1	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	10000

ntaxa = número de taxones registrados

pd.obs = diversidad filogenética observada

pd.rand.prom = diversidad filogenética promedio

pd.rand.sd = desviación estándar de la diversidad filogenética

pd.obs.z = valor "Z" de la agrupación de los taxones

Patrón = patrón de agrupación de los taxones

Valor "P" = valor de significancia

Corridas = número de veces que se corrió el modelo nulo

Se encontró que la diversidad filogenética calculada para cada género es directamente proporcional al número de taxones encontrados. Como se encontró un solo taxón para el género *Hyalomma*, no se pudo calcular la diversidad filogenética. Los géneros *Amblyomma* y *Haemaphysalis* muestran un valor Z negativo, indicando que la diversidad filogenética de los hospederos aves para estos géneros se encuentra más agrupada de lo esperado por el azar, sin

embargo, este valor sólo fue significativo para el género *Haemaphysalis* (**Cuadro 6**).

Cuadro 6. Especificidad filogenética a hospederos aves silvestres de América

Género	ntaxa	pd.obs	pd.rand.prom	pd.rand.sd	pd.obs.rank	pd.obs.z	Patrón	P	Corridas
<i>Amblyomma</i>	63	2,010	2,180	94	32	-1.82	Agrupado	0.03	10000
<i>Ixodes</i>	35	1,407	1,602	117	59	-1.67	Agrupado	0.06	10000
<i>Dermacentor</i>	15	662	958	144	22	-2.06	Agrupado	0.02	10000
<i>Haemaphysalis</i>	7	300	550	127	7	-1.97	Agrupado	0.01	10000

ntaxa = número de taxones registrados

pd.obs = diversidad filogenética observada

pd.rand.prom = diversidad filogenética promedio

pd.rand.sd = desviación estándar de la diversidad filogenética

pd.obs.z = valor "Z" de la agrupación de los taxones

Patrón = patrón de agrupación de los taxones

P = valor de significancia

Corridas = número de veces que se corrió el modelo nulo

Por otro lado, al interpretar el recambio como indicador de la especificidad filogenética en las garrapatas, podemos observar que en la mayoría de los géneros de garrapatas, el componente de recambio es notablemente superior al componente de anidamiento (**Cuadro 7**). Este patrón se cumple para todos los géneros en ambas clases de hospederos, salvo para los géneros *Rhipicephalus*, *Ornithodoros* y *Amblyomma* que aprovechan mamíferos; en estos géneros los componentes de anidamiento y recambio explican la diversidad beta de sus hospederos en proporciones similares, lo que significa que la especificidad en estos géneros es más alta que en el resto.

En el caso del género *Amblyomma*, la diversidad beta de sus hospederos se encuentra mayormente explicada por el anidamiento, esto sugiere que la especificidad filogenética a hospederos silvestres en este género es mayor que para cualquiera de los otros géneros estudiados.

Cuadro 7. Patrones de diversidad beta filogenética

Clase	Garrapata	Recambio Beta.SIM	Recambio %	Anidamiento Beta.SNE	Anidamiento %	TOTAL_BETA Beta.SOR
Mammalia	<i>Ixodes</i>	0.72	87	0.11	13	0.83
Mammalia	<i>Dermacentor</i>	0.67	87	0.10	13	0.77
Mammalia	<i>Amblyomma</i>	0.28	41	0.41	59	0.69
Mammalia	<i>Haemaphysalis</i>	0.49	74	0.18	27	0.66
Mammalia	<i>Ornithodoros</i>	0.44	59	0.31	41	0.75
Mammalia	<i>Rhipicephalus</i>	0.42	58	0.32	44	0.73
Aves	<i>Ornithodoros</i>	0.81	98	0.02	2	0.83
Aves	<i>Ixodes</i>	0.68	81	0.16	19	0.84
Aves	<i>Amblyomma</i>	0.68	79	0.18	21	0.86
Aves	<i>Haemaphysalis</i>	0.69	85	0.12	15	0.81

DISCUSIÓN

Especificidad filogenética a hospederos mamíferos silvestres

Se observó que los géneros de garrapatas asociados a mamíferos como *Amblyomma*, *Dermacentor* y *Haemaphysalis* así como *Haemaphysalis* asociado a aves mostraron especificidad filogenética significativa hacia sus hospederos. No obstante, estos resultados son contrastantes con los que arroja el análisis del componente *recambio* de la diversidad beta filogenética donde se observó, que la composición filogenética de las comunidades cambia por completo a través de las latitudes geográficas. Sin embargo, aunque la composición filogenética cambia a lo largo del gradiente latitudinal, la distancia filogenética entre los hospederos asociados a los distintos géneros de garrapatas tiende a agruparse. En conclusión, las garrapatas de distintos géneros, tales como, *Amblyomma*, *Dermacentor* y *Haemaphysalis* presentan un alto recambio en la composición de sus hospederos silvestres a través del gradiente latitudinal, sin embargo, como estos hospederos mantienen una relación filogenéticamente cercana, las garrapatas manifiestan especificidad filogenética a ciertos clados de hospederos mamíferos silvestres.

El caso de *Amblyomma* es sumamente interesante, pues es el género que mayor diversidad de órdenes mamíferos parasita, sin embargo, todos estos órdenes se encuentran estrechamente relacionados, de tal manera, que además de presentar un valor de especificidad significativo, el cambio en la composición de sus hospederos se encuentra mayormente explicado por un proceso de anidamiento,

en un 60%. Esto implica que el 60% de la filogenia de sus hospederos se repite a lo largo de diferentes latitudes geográficas.

El género *Dermacentor* presenta una alta especificidad filogenética hacia sus hospederos mamíferos silvestres concentrados en 4 órdenes: roedores, carnívoros, lagomorfos y perisodáctilos. *Haemaphysalis* también presenta una alta especificidad filogenética que se concentra en 4 órdenes de mamíferos silvestres: lagomorfos, cetartiodáctilos, perisodáctilos y roedores. Estos resultados contrastan con los que se habían reportado en otros estudios analizados bajo la escala taxonómica, donde se determinó que la especificidad de hospederos en diferentes géneros de estos artrópodos era baja, debido a la vasta riqueza taxonómica de hospederos que aprovechan. Nuestros resultados demuestran la utilidad de incorporar la filogenia de los hospederos en un análisis de especificidad, ya que nos permitió demostrar, que aunque las garrapatas aprovechan un gran número de especies hospederas, estas se encuentran filogenéticamente relacionadas. De esta forma, se explica la alta especificidad filogenética de algunos géneros de garrapatas.

Especificidad filogenética a hospederos aves silvestres

En la clase aves, sólo se encontró especificidad filogenética significativa para las garrapatas del género *Haemaphysalis*. Esta especificidad se concentra en 2 órdenes de aves que parasita, como lo son: passeriformes y struthioniformes . Por lo que se puede concluir, que la especificidad filogenética a hospederos silvestres

en este género es alta, a pesar de presentar de presentar una alto valor de recambio en la composición de sus hospederos a lo largo del gradiente latitudinal.

La baja especificidad filogenética de los demás géneros concuerda con lo que se ha publicado en la literatura, donde se explica que las garrapatas que parasitan aves muestran una baja especificidad taxonómica. Aunado a esto, el componente de *recambio* de la diversidad beta de los hospederos aves presenta altos valores para todos los géneros de garrapatas estudiados, abarcando valores de 0.79 a 98, esto significa que el recambio en la composición de las comunidades a lo largo del gradiente latitudinal es significativo. De acuerdo a este parámetro podríamos confirmar que la especificidad filogenética a hospederos, por parte de los géneros *Amblyomma*, *Ixodes* y *Ornithodoros* es baja.

Patrones en la diversidad beta de las comunidades silvestres asociadas a garrapatas a través del gradiente latitudinal

La disimilitud entre las comunidades de hospederos silvestres que habitan en diferentes latitudes geográficas puede estar dada por un patrón de recambio o anidamiento, que ilustra la razón de los cambios en la filodiversidad de los hospederos a través de la latitud geográfica. Para la mayoría de los géneros de garrapatas, el recambio de los hospederos es notablemente superior al componente de anidamiento. Esto quiere decir, que las comunidades silvestres de mamíferos y aves aprovechadas por las garrapatas, además de presentar una

gran diversidad, cambian en su composición a través de la variación latitudinal. Este patrón se cumple para la mayoría de los géneros de garrapatas en ambas clases de hospederos, salvo para los géneros *Rhipicephalus*, *Ornithodoros* y *Amblyomma* que aprovechan mamíferos. En estos últimos géneros, los componentes de anidamiento y recambio explican la diversidad beta de sus hospederos en proporciones similares, lo que significa que al menos 41% de los hospederos ocupados por estos artrópodos se repiten a través de las latitudes, mientras que el 60% restante de la composición, va a presentar un recambio de los hospederos a través del gradiente latitudinal. Aún así, el componente de recambio en la composición de hospederos prepondera sobre el del anidamiento.

En conclusión, las comunidades silvestres asociadas a todos los géneros de garrapatas estudiados en este trabajo, presentan un patrón de recambio significativo a través del gradiente latitudinal. El género *Amblyomma* es el único que presenta un patrón de anidamiento en cuanto a la composición de sus hospederos a través de la variación latitudinal en el continente americano. Estos hallazgos concuerdan con la hipótesis alternativa que predecía un alto recambio en la composición de hospederos silvestres asociados a garrapatas a través del gradiente latitudinal.

Riqueza, diversidad Alfa filogenética y Alfa taxonómica de hospederos mamíferos y aves silvestres asociados a garrapatas a lo largo de un gradiente latitudinal

Amblyomma

La riqueza, la diversidad taxonómica y la diversidad filogenética de los hospederos silvestres asociados al género *Amblyomma* presentan un patrón similar. El patrón presenta una asociación significativa a una regresión cuadrática entre la latitud y la diversidad de los hospederos, donde el máximo, para los 3 parámetros, se presenta en la latitud -25° y la tendencia disminuye progresivamente conforme se aproxima al hemisferio norte, esto sucede de la misma forma para ambas clases de animales. Sin embargo, las correlaciones cuadráticas entre la diversidad taxonómica, la diversidad filogenética y la latitud, son significativas únicamente para mamíferos silvestres, exhibiendo valores de $R^2 = 0.79$ y $R^2 = 0.64$ respectivamente. Esto implica que la mayor diversidad de hospederos silvestres asociados a este género, no se encuentra en el Ecuador, como se esperaba en la hipótesis alterna, sino que se encuentra en el hemisferio sur. Se propone que la presencia de este patrón está fuertemente ligada al esfuerzo de muestreo, ya que para este género es mayor en Brasil que en cualquier otro país del continente.

Por otro lado, si comparamos las líneas de tendencia en la diversidad taxonómica y en la filogenética, observamos como disminuyen los valores de diversidad en esta

última. Esto indica que la diversidad taxonómica a pesar de denotar un mayor número de especies, estos mantienen una estrecha relación filogenética entre sí. Estos hallazgos concuerdan con las hipótesis alterna, ya que sí se encontró un patrón para explicar la diversidad y la riqueza de las especies de hospederos asociados al género *Amblyomma*, a lo largo del gradiente latitudinal, pero además existe una diferencia significativa entre las escalas filogenética y taxonómica con las que se calcula la variabilidad de las especies.

Ixodes

En el género *Ixodes*, también se observa un patrón marcadamente similar para la riqueza y las 2 escalas de diversidad. La ubicación geográfica de los máximos varía de acuerdo a la clase de hospederos. En el caso de las aves, las líneas de tendencia presentan dos ápices, en dos regiones distintas del continente, el primero se encuentra próximo al Ecuador, en la latitud 7° y el segundo se encuentra entre las latitudes 30° y 40° del hemisferio norte. En cambio, en mamíferos asociados a *Ixodes*, se muestran dos máximos, aunque en dos regiones diferentes del continente, la primera en el hemisferio sur, en la latitud -25° y el segundo entre las latitudes 45° y 55°. Esto quiere decir que la diversidad y la riqueza máximas de hospederos aves y mamíferos silvestres aprovechados por *Ixodes*, no coinciden en las mismas regiones geográficas. La localización de los máximos de la líneas de tendencia se asocia con las regiones donde hubo mayor esfuerzo de muestreo.

En *Ixodes*, al igual que *Amblyomma*, se presentaron asociaciones significativas de la diversidad taxonómica, la riqueza y la diversidad filogenética de sus hospederos mamíferos con la latitud, en relación a una regresión polinomial cuadrática; presentando valores de la R^2 ajustada de 0.59, 0.75 y 0.76, respectivamente. No se observaron asociaciones polinomiales significativas en las líneas de tendencia de los hospederos aves.

En conclusión, sí se encontraron patrones significativos de la riqueza, diversidad taxonómica y diversidad filogenética de los hospederos mamíferos asociados al género *Ixodes*, a lo largo del gradiente latitudinal, en donde la máxima diversidad y riqueza de las especies se encontró en el hemisferio norte.

Haemaphysalis, Dermacentor, Rhipicephalus y Ornithodoros

El género *Haemaphysalis* presenta un patrón similar a una regresión cúbica en cuanto a la relación de la diversidad taxonómica y la riqueza de sus hospederos con la latitud, por lo que este patrón presenta dos máximos. En cambio, cuando se mide esta asociación en una escala filogenética, observamos una tendencia lineal. Esto quiere decir que los hospederos aprovechados por este género de garrapatas, presentan una estrecha relación filogenética. Por ende, se explica que la especificidad a hospederos aves en este género, sea alta.

Los géneros *Dermacentor* y *Haemaphysalis* muestran una distribución lineal en cuanto a la riqueza y diversidad filogenética de los hospederos mamíferos que aprovechan a lo largo del continente. De la misma forma, el género *Ornithodoros*, exhibe una línea de tendencia lineal, pero este último, alrededor de los hospederos aves a lo largo del gradiente y en todas las escalas de diversidad y riqueza. Sin embargo este último género posee datos procedentes de localidades ubicadas en tan sólo 3 rangos latitudinales distintas.

En conclusión, se sugiere que la riqueza y la diversidad filogenética los de hospederos silvestres aprovechados por los géneros *Dermacentor*, *Haemaphysalis* y *Ornithodoros* no varían con respecto a la latitud. No obstante, a través de los análisis de betadiversidad, podemos observar, que aunque estos parámetros se mantienen constantes, la composición de las comunidades sí varía significativamente con respecto a la latitud y presentando altos recambios en la composición de las comunidades.

En cuanto a los géneros *Rhipicephalus* y *Ornithodoros* que parasitan mamíferos, estos presentan máximos cercanos al Ecuador en sus líneas de tendencia, aunque no es posible aprobar la hipótesis alterna, porque sus correlaciones no fueron significativas. El género *Haemaphysalis*, cuando aprovecha hospederos aves, presenta un máximo en el hemisferio norte en su línea de tendencia, sugiriendo que existe una mayor riqueza de hospederos aves para este género en la latitud 45°. Ambos patrones pueden estar estrechamente relacionados al esfuerzo de muestreo.

A partir de estos hallazgos, podemos confirmar la hipótesis alterna que define que sí hay patrones de riqueza, diversidad taxonómica y diversidad filogenética para los hospederos silvestres asociados a diferentes géneros de garrapatas, a través de un gradiente latitudinal. Sin embargo ninguno de estos patrones presentó un máximo cercano al Ecuador, ni una regresión cuadrática significativa, a excepción de los géneros *Amblyomma*, *Ixodes* y *Haemaphysalis*.

Por último, al abordar una comparación entre las dos clases de hospederos silvestres estudiadas, en tan sólo uno de los géneros, *Amblyomma*, se encontraron patrones estrechamente parecidos entre la diversidad y riqueza de ambas clases de hospederos. Esto quiere decir, que no coinciden los patrones de diversidad y riqueza para aves y mamíferos silvestres en las mismas latitudes geográficas.

Patrones de diversidad y riqueza y su relación con el gradiente latitudinal

La latitud es una variable que engloba numerosos factores bioclimáticos, entre ellos, la humedad, la temperatura alta y constante, la baja variabilidad climática, la abundante precipitación anual (3, 27, 42). Estos factores desencadenan múltiples procesos bióticos que hacen posible la subsistencia y multiplicación de los parásitos en ambientes tropicales. Se ha comprobado que los vectores artrópodos muestran mayor diversidad y abundancia en latitudes tropicales, aunado a las

condiciones favorables de constante humedad y temperatura, que convierten a estos ambientes óptimos para su subsistencia (51). Por ello, y recordando que gran parte de la historia de vida de las garrapatas acontece en el ambiente, se tomó como hipótesis alterna, la posibilidad de que estos artrópodos pudieran desarrollar mayor especificidad en los trópicos, al encontrarse con una mayor riqueza y diversidad de hospederos silvestres, se proponía que estos desarrollarían un alto grado de especialización. Sin embargo, este patrón no se observó, a excepción del género *Ornithodoros* asociado a mamíferos silvestres.

Por otro lado, el factor ambiental también es capaz de explicar parcialmente el carácter generalista que muestran algunos géneros de estos artrópodos. En este trabajo, se pudo describir el recambio filogenético y taxonómico que ejercen las garrapatas en el aprovechamiento de sus hospederos a través de la variación latitudinal. La explicación de este comportamiento se le atribuye a un fenómeno conocido como “Ecological Fitting” (38), que propone que el requerimiento del parásito es el recurso y no la forma en que este se encuentra en la naturaleza. Esto quiere decir que, a través de muchas generaciones, las garrapatas han refinado su habilidad por obtener sangre, y no se han especializado en adaptar su fisiología a uno o a ciertos taxones de los hospederos. Aunado a esto, es preciso puntualizar, que este gremio no solo debe desarrollar adaptaciones evolutivas para el recurso que aprovecha, pero también al ambiente que habita, por lo que una mayor plasticidad en su alimentación le confiere mayores oportunidades de supervivencia.

En segundo término, la mortalidad de los parásitos en latitudes altas es mayor como resultado de la hostilidad invernal. En ambientes con condiciones climáticas adversas, algunos parásitos se vuelven sumamente vulnerables en sus etapas infectivas cuando habitan fuera de su hospedero, por lo que su transmisión también se limita (48). Por lo tanto, se esperaría que al verse vulneradas, las garrapatas infestarían una menor diversidad de hospederos. En el presente estudio se observó que algunos géneros de garrapatas como *Haemaphysalis* e *Ixodes*, mostraron una mayor diversidad de hospederos en en regiones alejadas de los trópicos.

Y por último, se especula que la diversidad de parásitos esta fuertemente relacionada con la diversidad de sus hospederos, quienes también presentan mayor diversidad y riqueza alrededor de los trópicos (86). Este último punto refleja una de nuestras hipótesis alternas, que con excepción del género *Ornithodoros*, no se vio reflejada en alguno de los patrones de diversidad o de riqueza de hospederos estudiados en este trabajo., más que para el género *Ornithodoros*.

A pesar de estas premisas, solo en pocos estudios se ha encontrado una fuerte correlación entre la riqueza de parásitos y la proximidad al Ecuador (48, 49, 50, 51, 52, 53). Por lo que sea han propuesto otros mecanismos, alternos a las condiciones climáticas, con los cuáles correlacionar la diversidad de los parásitos al gradiente latitudinal. Por ejemplo, se ha visto que el tamaño corporal del hospedero es directamente proporcional a la riqueza de parásitos que alberga (85, 87, 88). Dado que los vertebrados endotérmicos más grandes y longevos se

encuentran en latitudes altas, podemos esperar que los mamíferos en el hemisferio norte presenten mayor riqueza de especies parásitas. Desde esta perspectiva ecológica, se demostró que algunos géneros de garrapatas estudiados en este trabajo, tales como *Ixodes*, *Haemaphysalis* y sus hospederos asociados, muestran mayor diversidad y riqueza en el norte de América.

La inversión de la energía en la reproducción es otro factor a considerarse. En las latitudes altas del planeta, se ha estudiado que la energía que emplean aves y mamíferos en reproducirse, es mayor e inversamente proporcional a la energía que invierten en defenderse de los parásitos, este patrón se asocia con una mayor transmisión y diversidad parasitaria de algunos taxones (50). En esta tesis, este fenómeno se ve reflejado en la gran diversidad de hospederos que presentan algunos géneros de garrapatas como *Ixodes*, *Haemaphysalis*, *Ornithodoros* y *Dermacentor*, en el hemisferio norte.

Conclusión

En este estudio se hallaron patrones interesantes y contrastantes en la riqueza y diversidad de hospederos silvestres asociados a diferentes géneros de garrapatas, a lo largo del gradiente latitudinal en América. Entre los hallazgos más relevantes, fueron la especificidad filogenética de algunos géneros y los picos de diversidad de hospederos silvestres que se presentaron fuera de las regiones tropicales. Sin embargo, es necesario recalcar que los patrones descritos pudieran ser un reflejo del esfuerzo de muestreo que se realiza en las diferentes regiones geográficas del continente.

Si bien los análisis de patrones de diversidad, se basan en datos de presencia y ausencia, por lo que el esfuerzo de muestreo no es una limitante, también es una realidad que existen regiones geográficas del continente donde la biodiversidad no está documentada como se debería. Tal es el caso de Centroamérica y los países alrededor de la línea ecuatorial. Por ende, entre mejor sea la calidad de los datos, implicando cantidad y buena representatividad de la realidad, más precisos serán las conclusiones recabadas por estudios macroecológicos.

Existen diferentes maneras en las que se puede complementar esta investigación. La primera que se sugiere, es medir el cambio de la diversidad y riqueza de hospederos, no sólo a través del gradiente latitudinal, pero también a través de las regiones biogeográficas o zoogeográficas del continente. De esta manera

obtendríamos más información sobre cómo influye el gradiente ambiental en estos artrópodos y en la relación parásito-hospedero.

Por otro lado, sería sumamente interesante conocer cómo varía la diversidad y riqueza de las garrapatas en respuesta a la diversidad y riqueza de sus hospederos a lo largo del gradiente latitudinal. De esta manera podríamos evaluar el grado de especialización que presenta cada género de estos artrópodos hacia sus hospederos a través de este gradiente. Esto se podría realizar observando si coinciden las tasas de especiación entre hospederos y garrapatas a lo largo de las latitudes geográficas. No obstante, este análisis podría realizarse únicamente en la escala taxonómica, pues aún no existen árboles filogenéticos para todos los géneros de garrapatas. Si contáramos con árboles filogenéticos para los diferentes géneros de garrapatas, podría realizarse un análisis de coespeciación, donde se podría comparar las topologías de los árboles filogenéticos de hospederos y parásitos (89).

En este trabajo, se tomó como eje, el uso de aproximaciones filogenéticas para entender la complejidad de las interacciones garrapata-hospedero en el continente americano, pues de esta manera se pretendía recabar datos sobre los aspectos ecológicos y evolutivos de estas relaciones biológicas. Aunque la calidad y distribución de los datos fueron limitantes para este estudio, se encontraron resultados significativos que permitieron contrastar los aportes de las escalas filogenética y taxonómica.

Referencias bibliográficas

1. Montoya, J. M., & Galiana, N. (2017). Integrating species interaction networks and biogeography. *Adaptive Food Webs: Stability and Transitions of Real and Model Ecosystems*, 289–304. <https://doi.org/10.1017/9781316871867.019>
2. Poulin, R. (2007). Are there general laws in parasite ecology? *Parasitology*, 134(6), 763–776. <https://doi.org/10.1017/S0031182006002150>
3. Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405(6783), 220–227. <https://doi.org/10.1038/35012228>
4. Davies, T. J., Fritz, S. A., Grenyer, R., Orme, C. D. L., Bielby, J., Bininda-Emonds, O. R. P., ... Purvis, A. (2009). Phylogenetic trees and the future of mammalian biodiversity. In *In the Light of Evolution*, 2, 263–280. <https://doi.org/10.17226/12501>
5. Rosenzweig, M. L. (1992). Species Diversity Gradients: We Know More and Less Than We Thought. *Journal of Mammalogy*, 73(4), 715–730. <https://doi.org/10.2307/1382191>
6. Stephens, P. R., Altizer, S., Smith, K. F., Alonso Aguirre, A., Brown, J. H., Budischak, S. A., ... Poulin, R. (2016). The macroecology of infectious

- diseases: a new perspective on global-scale drivers of pathogen distributions and impacts. *Ecology Letters*, 19(9), 1159–1171. <https://doi.org/10.1111/ele.12644>
7. Clauset, A. & Erwin, D.H. (2008). The evolution and distribution of species body size. *Science*, 321, 399–401.
 8. Cooper, N., Griffin, R., Franz, M., Omotayo, M., & Nunn, C. L. (2012). Phylogenetic host specificity and understanding parasite sharing in primates. *Ecology Letters*, 15(12), 1370–1377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01858.x>
 9. Clark, N. J., Clegg, S. M., Sam, K., Goulding, W., Koane, B., & Wells, K. (2018). Climate, host phylogeny and the connectivity of host communities govern regional parasite assembly. *Diversity and Distributions*, 24(1), 13–23. <https://doi.org/10.1111/ddi.12661>
 10. Krasnov, B. R., Mouillot, D., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S., & Poulin, R. (2011). Beta-specificity: The turnover of host species in space and another way to measure host specificity. *International Journal for Parasitology*, 41(1), 33–41. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2010.06.001>
 11. Poulin, R. (2014). Parasite biodiversity revisited: Frontiers and constraints. *International Journal for Parasitology*, 44(9), 581–589. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2014.02.003>

12. De la Fuente, J. (2003). The fossil record and the origin of ticks (Acari: Parasitiformes: Ixodida). *Experimental & Applied Acarology*, 29(3), 331–344. <https://doi.org/10.1023/A:1025824702816>

13. Hinckley, A. F., Connally, N. P., Meek, J. I., Johnson, B. J., Kemperman, M. M., Feldman, K. A., ... Mead, P. S. (2014). Lyme Disease Testing by Large Commercial Laboratories in the United States. *Clinical Infectious Diseases*, 59(5), 676–681. <https://doi.org/10.1093/cid/ciu397>

14. Department of Health, U., Services, H., & for Disease Control, C. (2017). Tickborne Diseases of the United States: Record Number of Tickborne Diseases Reported in U.S. in 2017. (n.d.). Retrieved from <https://www.infectioncontroltoday.com/infectious-diseases-conditions/record-number-tickborne-diseases-reported-us-2017>

15. Department of Health, U., Services, H., & for Disease Control, C. (2017). Tickborne Diseases of the United States: A Reference Manual for Health Care Providers, Fourth Edition, 2017. 20. Retrieved from <https://www.cdc.gov/lyme/resources/TickborneDiseases.pdf>
<https://www.cdc.gov/lyme/resources/tickbornediseases.pdf>

16. Tomassone, L., Portillo, A., Nováková, M., De Sousa, R., & Oteo, J. A. (2018). Neglected aspects of tick-borne rickettsioses. *Parasites and Vectors*, 11(1), 1–11. <https://doi.org/10.1186/s13071-018-2856-y>
17. Baneth, G. (2014). Tick-borne infections of animals and humans: A common ground. *International Journal for Parasitology*, 44(9), 591–596. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2014.03.011>
18. Brites-Neto, J., Duarte, K. M. R., & Martins, T. F. (2015). Tick-borne infections in human and animal population worldwide. *Veterinary World*, 8(3), 301–315. <https://doi.org/10.14202/vetworld.2015.301-315>
19. Roche, B., & Guégan, J. F. (2011). Ecosystem dynamics, biological diversity and emerging infectious diseases. *Comptes Rendus - Biologies*, 334(5–6), 385–392. <https://doi.org/10.1016/j.crvl.2011.02.008>
20. Zargar, U. R., Chishti, M. Z., Ahmad, F., & Rather, M. I. (2015). Does alteration in biodiversity really affect disease outcome? - A debate is brewing. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 22(1), 14–18. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2014.05.004>
21. Ostfeld, R. S., & Keesing, F. (2000). The function of biodiversity in the ecology of vector-borne zoonotic diseases. *Canadian Journal of Zoology*, 78(12), 2061–2078. <https://doi.org/10.1139/cjz-78-12-2061>

22. Barbour, A.G., and Fish, D. (1993). The biological and social phenomenon of Lyme disease. *Science (Washington, D.C.)*, 260: 1610–1616.
23. Kiewra, D., & Lonc, E. (2012). Epidemiological consequences of host specificity of ticks (Ixodida). *Annals of Parasitology*, 58(4), 181–187.
24. Tomassone, L., Portillo, A., Nováková, M., De Sousa, R., & Oteo, J. A. (2018). Neglected aspects of tick-borne rickettsioses. *Parasites and Vectors*, 11(1), 1–11. <https://doi.org/10.1186/s13071-018-2856-y>
25. Matuschka, F.R., Ohlenbusch, A., Eiffert, H., Richter, D., Spielman, A., 1996. Characteristics of Lyme disease spirochetes in archived European ticks. *J. Infect. Dis.* 174, 424–426.
26. Hubbard, M.J., Baker, A.S., Cann, K.J., 1998. Distribution of *Borrelia burgdorferi* s.l. spirochaete DNA in British ticks (Argasidae and Ixodidae) since the 19th century, assessed by PCR. *Med. Vet. Entomol.* 12, 89–97.
27. Willig, M. R., & Presley, S. J. (2018). Latitudinal Gradients of Biodiversity: Theory and Empirical Patterns. In *Encyclopedia of the Anthropocene*. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-809665-9.09809-8>
28. Can, W., & More, I. G. (1997). *Terms Biodiversity: Science*.

29. Schweiger, O., Klotz, S., Durka, W., & Kühn, I. (2008). A comparative test of phylogenetic diversity indices. *Oecologia*, 157(3), 485–495. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1082-2>
30. Veech, J. A. (2018). Measuring Biodiversity. In *Encyclopedia of the Anthropocene*. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-809665-9.10296-4>
31. Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134–143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
32. Baselga, A. (2012). The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, 21(12), 1223–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00756.x>
33. Whittaker, R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**, 280– 338.
34. Kraft, N. J. B., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., & Levine, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, Vol. 29, pp. 592–599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
35. Veech, J. A., & Crist, T. O. (2007). Habitat and climate heterogeneity maintain beta-diversity of birds among landscapes within ecoregions. *Global Ecology*

and Biogeography, 16(5), 650–656. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00315.x>

36. Read, Q. D., Zarnetske, P. L., Record, S., Dahlin, K. M., Costanza, J. K., Finley, A. O., ... Wilson, A. M. (2020). Beyond counts and averages: Relating geodiversity to dimensions of biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 29(4), 696–710. <https://doi.org/doi:10.1111/geb.13061dv>
37. Peixoto, F. P., Braga, P. H. P., Cianciaruso, M. V., Diniz-Filho, J. A. F., & Brito, D. (2014). Global patterns of phylogenetic beta diversity components in bats. *Journal of Biogeography*, 41(4), 762–772. <https://doi.org/doi:10.1111/jbi.12241>
38. Kraft, N. J. B., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., & Levine, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, Vol. 29, pp. 592–599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
39. Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
40. Bordes, F., Morand, S., Krasnov, B. R., & Poulin, R. (2010). Parasite diversity and latitudinal gradients in terrestrial mammals. *The Biogeography of Host-Parasite Interactions.*, 89–98. Retrieved from <http://publications.cirad.fr/>

une_notice.php?dk=558664

41. Baselga, A., Bonthoux, S., & Balent, G. (2015). Temporal beta diversity of bird assemblages in agricultural landscapes: Land cover change vs. stochastic processes. *PLoS ONE*, 10(5), 1–14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127913>

42. Willig, M. R., & Presley, S. J. (2017). Latitudinal Gradients of Biodiversity ☆. Reference Module in Life Sciences, (February 2016), 1–17. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-809633-8.02174-9>

43. Castro-Insua, A., Gómez-Rodríguez, C., Svenning, J. C., & Baselga, A. (2018). A new macroecological pattern: The latitudinal gradient in species range shape. *Global Ecology and Biogeography*, 27(3), 357–367. <https://doi.org/10.1111/geb.12702>

44. Pontarp, M., Bunnefeld, L., Cabral, J. S., Etienne, R. S., Fritz, S. A., Gillespie, R., ... Hurlbert, A. H. (2019). The Latitudinal Diversity Gradient: Novel Understanding through Mechanistic Eco-evolutionary Models. *Trends in Ecology and Evolution*, 34(3), 211–223. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.11.009>

45. Schemske, D. W., Mittelbach, G. G., Cornell, H. V., Sobel, J. M., & Roy, K. (2009). Is There a Latitudinal Gradient in the Importance of Biotic Interactions? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 245–269. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173430>
46. Henriques-Silva, R., Kubisch, A., & Peres-Neto, P. R. (2019). Latitudinal diversity gradients can be shaped by biotic processes: new insights from an eco-evolutionary model. *Ecography*, 42(2), 259–271. <https://doi.org/10.1111/ecog.03513>
47. Stevens, R. D., Cox, S. B., Strauss, R. E., & Willig, M. R. (2003). Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: Vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters*, 6(12), 1099–1108. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00541.x>
48. Nunn, C. L., & Dokey, A. T. W. (2006). Ranging patterns and parasitism in primates. *Biology Letters*, 2(3), 351–354. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0485>
49. Rohde K. (2002). Ecology and biogeography of marine parasites. In *Advances in Marine Biology*, Vol. 43, ed. AJ Southward, PA Tyler, CM Young, LA Fuiman, pp. 1–86. London, United Kingdom: Academic

50. Lindenfors P, Nunn CL, Jones KE, Cunningham AA, Sechrest W, et al. (2007). Parasite species richness in carnivores: effects of host body mass, latitude, geographic range and population density. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16:496–509
51. Guernier V, Hochberg ME, Guégan J. (2004). Ecology drives the worldwide distribution of human diseases. *PLoS Biol.* 2:740–46
52. Cashdan E. (2001). Ethnic diversity and its environmental determinants: effects of climate, pathogens, and habitat diversity. *Am. Anthr.* 103:968–91
53. Salkeld DJ, Trivedi M, Schwarzkopf L. (2008). Parasite loads are higher in the tropics: temperate to tropical variation in a single host-parasite system. *Ecography* 31:538–44
54. Bordes, F., & Morand, S. (2009). Parasite diversity: An overlooked metric of parasite pressures? *Oikos*, 118(6), 801–806. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17169.x>
55. Scheiner, S. M. (2012). A metric of biodiversity that integrates abundance, phylogeny, and function. – *Oikos* 121: 1191–1202
56. Poulin, R., Krasnov, B. R., & Mouillot, D. (2011). Host specificity in phylogenetic and geographic space. *Trends in Parasitology*, 27(8), 355–361. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2011.05.003>

57. Krasnov, B. R., Mouillot, D., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S., & Poulin, R. (2011). Beta-specificity: The turnover of host species in space and another way to measure host specificity. *International Journal for Parasitology*, 41(1), 33–41. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2010.06.001>
58. Leprieur, F., Albouy, C., de Bortoli, J., Cowman, P. F., Bellwood, D. R., & Mouillot, D. (2012). Quantifying phylogenetic beta diversity: Distinguishing between “true” turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients. *PLoS ONE*, 7(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042760>
59. Graham, C. H., & Fine, P. V. A. (2008). Phylogenetic beta diversity: Linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, 11(12), 1265–1277. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01256.x>
60. Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. A., & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12(7), 693–715. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>
61. Cumming, G. S. (2000). Using habitat models to map diversity: pan-African species richness of ticks (Acari: Ixodida). *Journal of Biogeography*, 27(2), 425–440. <https://doi.org/doi:10.1046/j.1365-2699.2000.00419.x>
62. Krasnov, B. R., Mouillot, D., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S., Vinarski, M. V., Korralo-Vinarskaya, N. P., & Poulin, R. (2010). Similarity in ectoparasite faunas of Palaearctic rodents as a function of host phylogenetic, geographic or

- environmental distances: Which matters the most? *International Journal for Parasitology*, 40(7), 807–817. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2009.12.002>
63. Nava, S., & Guglielmone, A. A. (2013). A meta-analysis of host specificity in Neotropical hard ticks (Acari: Ixodidae). *Bulletin of Entomological Research*, 103(2), 216–224. <https://doi.org/10.1017/S0007485312000557>
64. Schweiger, O., Klotz, S., Durka, W., & Kühn, I. (2008). A comparative test of phylogenetic diversity indices. *Oecologia*, 157(3), 485–495. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1082-2>
65. Esser, H. J., Herre, E. A., Blüthgen, N., Loaiza, J. R., Bermúdez, S. E., & Jansen, P. A. (2016). Host specificity in a diverse Neotropical tick community: An assessment using quantitative network analysis and host phylogeny. *Parasites and Vectors*, 9(1), 1–14. <https://doi.org/10.1186/s13071-016-1655-6>
66. Boulanger, N., Boyer, P., Talagrand-Reboul, E., & Hansmann, Y. (2019). Ticks and tick-borne diseases. *Medecine et Maladies Infectieuses*, 49(2), 87–97. <https://doi.org/10.1016/j.medmal.2019.01.007>
67. Nicholson, W. L., Sonenshine, D. E., Noden, B. H., & Brown, R. N. (2019). Ticks (Ixodida). In *Medical and Veterinary Entomology*. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-814043-7.00027-3>
68. Gondard, M., Cabezas-Cruz, A., Charles, R. A., Vayssier-Taussat, M., Albina, E., & Moutailler, S. (2017). Ticks and tick-borne pathogens of the Caribbean:

Current understanding and future directions for more comprehensive surveillance. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 7(NOV), 1–16. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2017.00490>

69. Estrada-Peña, A., & De La Fuente, J. (2014). The ecology of ticks and epidemiology of tick-borne viral diseases. *Antiviral Research*, 108(1), 104–128. <https://doi.org/10.1016/j.antiviral.2014.05.016>

70. Pfäffle, M., Littwin, N., Muders, S. V., & Petney, T. N. (2013). The ecology of tick-borne diseases. *International Journal for Parasitology*, 43(12–13), 1059–1077. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2013.06.009>

71. Estrada-Peña, A. (2015). Ticks as vectors: Taxonomy, biology and ecology. *OIE Revue Scientifique et Technique*, 34(1), 53–65. <https://doi.org/10.20506/rst.34.1.2345>

72. Dantas-Torres, F., Chomel, B. B., & Otranto, D. (2012). Ticks and tick-borne diseases: A One Health perspective. *Trends in Parasitology*, 28(10), 437–446. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2012.07.003>

73. Randolph, S. E. (2004). Tick ecology: Processes and patterns behind the epidemiological risk posed by ixodid ticks as vectors. *Parasitology*, 129(SUPPL.), 37–65. <https://doi.org/10.1017/S0031182004004925>

74. Nava, S., Venzal, J. M., González-Acuña, D., Martins, T. F., & Guglielmo, A. A. (2017). Chapter 1 - Tick Classification, External Tick Anatomy with a

Glossary, and Biological Cycles (S. Nava, J. M. Venzal, D. González-Acuña, T. F. Martins, & A. A. B. T.-T. of the S. C. of A. Guglielmone, eds.). <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811075-1.00001-7>

75. Guzmán-Cornejo, C., Herrera-Mares, A., Robbins, R. G., & Rebollo-Hernández, A. (2019). The soft ticks (Parasitiformes: Ixodida: Argasidae) of Mexico: Species, hosts, and geographical distribution. *Zootaxa*, 4623(3), 485–525. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4623.3.3>
76. Esteve-Gassent, M. D., Castro-Arellano, I., Feria-Arroyo, T. P., Patino, R., Li, A. Y., Medina, R. F., ... Rodríguez-Vivas, R. I. (2016). Translating ecology, physiology, biochemistry, and population genetics research to meet the challenge of tick and tick-borne diseases in North America. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 92(1), 38–64. <https://doi.org/10.1002/arch.21327>
77. Nava, S., Venzal, J. M., González-Acuña, D., Martins, T. F., & Guglielmone, A. A. (2017). Chapter 4 - Morphological Keys for Genera and Species of Ixodidae and Argasidae (S. Nava, J. M. Venzal, D. González-Acuña, T. F. Martins, & A. A. B. T.-T. of the S. C. of A. Guglielmone, eds.). <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811075-1.00004-2>
78. Estrada-Peña, A., Sprong, H., Cabezas-Cruz, A., De La Fuente, J., Ramo, A., & Coipan, E. C. (2016). Nested coevolutionary networks shape the ecological relationships of ticks, hosts, and the Lyme disease bacteria of the *Borrelia*

burgdorferi (s.l.) complex. *Parasites and Vectors*, 9(1), 1–15. <https://doi.org/10.1186/s13071-016-1803-z>

79. Harzing, A.W. (2007) **Publish or Perish**, disponible en <https://harzing.com/resources/publish-or-perish>
80. Cadotte, M. W., Jonathan Davies, T., Regetz, J., Kembel, S. W., Cleland, E., & Oakley, T. H. (2010). Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: Integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letters*, 13(1), 96–105. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01405.x>
81. Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. A., & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12(7), 693–715. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>
82. Jari Oksanen, F. Guillaume Blanchet, Michael Friendly, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Dan McGlenn, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens, Eduard Szoecs and Helene Wagner (2019). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6
83. S.W. Kembel, P.D. Cowan, M.R. Helmus, W.K. Cornwell, H. Morlon, D.D. Ackerly, S.P. Blomberg, and C.O. Webb. 2010. *Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology*. *Bioinformatics* 26:1463-1464

84. R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
85. Leprieur, F., Albouy, C., de Bortoli, J., Cowman, P. F., Bellwood, D. R., & Mouillot, D. (2012). Quantifying phylogenetic beta diversity: Distinguishing between “true” turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients. PLoS ONE, 7(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042760>
86. Baselga, A. Orme, D., Villeger, S., De Bortoli, J., & Leprieur, F. (2018). betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. R package version 1.5.1. <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>
87. Kembel, S., Cowan, P., Helmus, M., Cornwell, W., Morlon, H., & Webb, C. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. Bioinformatics 26:1463-1464.
88. Gotelli, N.J. and Graves, G.R. (1996) Null Models in Ecology. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
89. Esser, H. J., Foley, J. E., Bongers, F., Herre, E. A., Miller, M. J., Prins, H. H. T., & Jansen, P. A. (2016). Host body size and the diversity of tick assemblages on Neotropical vertebrates. International Journal for Parasitology: Parasites and

Wildlife, 5(3), 295–304. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.iippaw.2016.10.001>

90. Kamiya, T., O'Dwyer, K., Nakagawa, S., & Poulin, R. (2014). Host diversity drives parasite diversity: Meta-analytical insights into patterns and causal mechanisms. *Ecography*, 37(7), 689–697. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00571.x>

91. Krasnov, B.R., Vinarski, M.V., Korralo–Vinarskaya, N.P. and Khokhlova, I.S. (2013), Ecological correlates of body size in gamasid mites parasitic on small mammals: abundance and niche breadth. *Ecography*, 36: 1042-1050. doi:10.1111/j.1600-0587.2012.00140.x

92. Poulin, R., & Morand, S. (2000). The Diversity of Parasites. *The Quarterly Review of Biology*, 75, 277–293. <https://doi.org/10.1086/393500>

93. Woolhouse, M. E. J., Haydon, D. T., & Antia, R. (2005). Emerging pathogens: The epidemiology and evolution of species jumps. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(5), 238–244. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.009>

