



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

SISTEMÁTICA

**Delimitación taxonómica molecular del ácaro *Geckobiella texana*
(Banks, 1904) (Acariformes: Prostigmata: Pterygosomatidae)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

José Luis Muciño Hernández

Tutora principal de tesis: **Dra. Tila María Pérez Ortiz**
Instituto de Biología, UNAM

Comité tutor:

Dr. Gerardo Pérez Ponce de León
Instituto de Biología, UNAM

Dr. Oscar Alberto Flores Villela
Facultad de Ciencias, UNAM

Tutor invitado: **Dr. Ricardo Paredes León**
Instituto de Biología, UNAM

Ciudad Universitaria, CD. MX., Febrero de 2024



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

SISTEMÁTICA

**Delimitación taxonómica molecular del ácaro *Geckobiella texana*
(Banks, 1904) (Acariformes: Prostigmata: Pterygosomatidae)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

José Luis Muciño Hernández

Tutora principal de tesis: **Dra. Tila María Pérez Ortiz**
Instituto de Biología, UNAM

Comité tutor:

Dr. Gerardo Pérez Ponce de León
Instituto de Biología, UNAM

Dr. Oscar Alberto Flores Villela
Facultad de Ciencias, UNAM

Tutor invitado: **Dr. Ricardo Paredes León**
Instituto de Biología, UNAM

Ciudad Universitaria, CD. MX., Febrero de 2024

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
OFICIO: CGEP/CPCB/ IB /0016/2024
ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **8 de mayo de 2023** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **SISTEMÁTICA** del estudiante **MUCIÑO HERNÁNDEZ JOSÉ LUIS** con número de cuenta **303228231** con la tesis titulada **“Delimitación taxonómica molecular del ácaro *Geckobiella texana* (Banks, 1904) (Acariformes: Prostigmata: Pterygosomatidae)”**, realizada bajo la dirección de la **DRA. TILA MARÍA PÉREZ ORTIZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. MARÍA DEL CARMEN GUZMÁN CORNEJO
Vocal: DR. URI OMAR GARCÍA VÁZQUEZ
Vocal: DRA. ROSARIO MATA LÓPEZ
Vocal: DR. JUAN BIBIANO MORALES MALACARA
Secretario: DR. GERARDO PÉREZ PONCE DE LEÓN

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

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 10 de enero de 2024

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

c. c. p. Expediente del alumno

AGNS/RGA/EARR/rga



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)

Al apoyo económico recibido para la realización de los estudios de maestría otorgado por el Consejo Nacional de Humanidades Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT)

A los miembros de mi Comité Tutor

Doctora Tila María Pérez Ortiz (Tutora principal de tesis)

Instituto de Biología, UNAM

Doctor Gerardo Pérez Ponce de León

Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Mérida, UNAM

Doctor Oscar Alberto Flores Villela

Facultad de Ciencias, UNAM

Doctor Ricardo Paredes León (Tutor invitado)

Instituto de Biología, UNAM

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis padres: Teodora y José Luis, sin su apoyo, comprensión y amor esto nunca hubiera sido posible.

A mis hermanos: Diana, Elizabeth y Gabriel por brindarme siempre palabras de aliento para seguir adelante.

A mis sobrinas: Alejandra, Natalia y María José por recordarme lo que es la ternura, la inocencia y el cariño incondicional.

A Alex y Gabo por estar conmigo durante los momentos difíciles que se han presentado durante el camino, su apoyo es invaluable.

A mis amigas y amigos: Suyen, Lorena, Luz María, Melissa entre otros tantos quienes han estado conmigo en todo momento y me han brindado su consejo y apoyo.

Particularmente le agradezco al Dr. Ricardo Paredes León por permitirme adentrarme al mundo de los ácaros y siempre guiarme y aconsejarme.

A las doctoras Cynthia González y Luz Montero por siempre preocuparse por mi persona y brindarme todo su apoyo.

ÍNDICE

I. Resumen	1
II. Abstract	3
III. Introducción	5
III.1 Generalidades de los ácaros	5
III.2 La familia Pterygosomatidae	6
III.3 Parasitismo en Pterygosomatidae	7
III.4 El género <i>Geckobiella</i>	10
III.5 Especies crípticas y marcadores moleculares. El gen citocromo oxidasa I	14
IV. Antecedentes	17
IV.1 Biología de <i>Geckobiella texana</i> (Banks, 1904)	17
IV.2 Historia taxonómica de <i>G. texana</i>	19
V. Objetivos	28
V.1 Objetivo General	28
V.2 Objetivos Particulares	28
VI. Materiales y Métodos	29

VI.1 Muestras de ácaros analizadas	29
VI.2 Secuenciación del material biológico	33
VI.3 Alineamiento y análisis de las divergencias genéticas	34
VI.4 Análisis filogenéticos	35
VII. Resultados	36
VII.1 Distancias genéticas	36
VII.2 Análisis filogenéticos	40
VIII. Discusión	46
IX. Conclusiones y Perspectivas	52
X. Referencias Bibliográficas	54
XI. Anexo I. Datos generales de los ejemplares de los que se obtuvieron secuencias del gen Cox1.	66

I. RESUMEN

Los ácaros representan el taxón más diverso dentro de los Chelicerata. La Familia Pterygosomatidae (Trombidiformes: Prostigmata) comprende 200 especies clasificadas en 12 géneros, que son ácaros ectoparásitos permanentes. El género *Geckobiella* incluye especies con oligo e hipertriquia, *G. texana* una de las tres especies con hipertriquia idiosomal parasita a varias especies de lagartijas del género *Sceloporus* en Estados Unidos, México y Costa Rica. Los ácaros tienen gran probabilidad de presentar fenómenos de especiación críptica. Las especies crípticas se definen como aquellas que son difíciles de distinguir usando métodos taxonómicos basados en la observación de caracteres morfológicos y que para su delimitación requieren del uso de caracteres moleculares (distancias genéticas). Es frecuente que las especies crípticas de parásitos presenten una distribución geográfica amplia y una baja especificidad de huéspedes. El estudio de la biodiversidad críptica en los ácaros permite reconocer la complejidad de las interacciones ecológicas, dada la importancia médica y económica de muchas especies de este grupo, ya sean parásitos, plagas agrícolas, vectores de patógenos o agentes de control biológico. El objetivo de este estudio fue realizar una prospección con métodos moleculares en el taxón *Geckobiella texana* para determinar la existencia de complejos de especies crípticas en el mismo. Se obtuvieron secuencias parciales del gen mitocondrial Citocromo c oxidasa I (Cox1) de individuos de *G. texana* provenientes de diferentes regiones geográficas, incluyendo la localidad tipo, así como, secuencias de Cox1 de otros géneros de la familia (Pterygosomatidae) y un grupo externo más lejano filogenéticamente; se calcularon los valores de divergencia genética inter e intraespecífica. Adicionalmente se realizó un análisis filogenético utilizando métodos probabilísticos (*i. e.* máxima verosimilitud e inferencia bayesiana) para poner a prueba si los ejemplares de diferentes poblaciones de *G. texana* conforman un mismo taxón. Los resultados arrojaron valores de divergencia interespecífica promedio al interior del género *Geckobiella* (*i. e.*, *G. texana*, *G. variabilis*, *G. pelaezi* y *Geckobiella* sp.) entre 11.97 y 17.31%. Respecto a *G. texana* los valores de divergencia intraespecífica varían entre 1.29 y 14.72% y particularmente, la secuencia de *G. texana* de la localidad tipo (Texas, E. U. A.) muestra una divergencia genética alta (11.17 a 14.08%) en relación con

las secuencias de *G. texana* de México. Comparando estos valores con los registrados en la literatura se puede hipotetizar que *G. texana* conforma un grupo de especies crípticas, ya que las divergencias intraespecíficas son elevadas e incluso rebasan el umbral de la divergencia interespecífica. Estos resultados se corroboraron con el análisis filogenético ya que los ejemplares de diferentes poblaciones de la especie *G. texana* no representan un grupo monofilético. Una vez obtenida esta información debería realizarse una evaluación de otros caracteres taxonómicos de los grupos obtenidos, comenzando con la morfología, para corroborar o rechazar la hipótesis de especies crípticas.

II.ABSTRACT

Mites represent the most diverse taxon within the Chelicerata. The Family Pterygosomatidae (Trombidiformes: Prostigmata) includes 200 species of permanent ectoparasites classified in 12 genera. The genus *Geckobiella* includes oligotrichous and hypertrichous species. *G. texana* is one of the three species with idiosomal hypertrichia and parasitizes several lizard species of the genus *Sceloporus* in United States, Mexico and Costa Rica. Mites have a high probability of present cryptic speciation. Cryptic species are defined as those that are difficult to distinguish using taxonomic methods based on the observation of morphological characters. Cryptic species of parasites usually have a wide geographical distribution and low host specificity. The study of cryptic biodiversity in mites allows us to recognize the complexity of ecological interactions, given the medical and economic importance of many species in this group, whether they are parasites, agricultural pests, pathogen vectors, or biological control agents. The aim of this study was to carry out a molecular prospecting in the taxon *Geckobiella texana* to determine the existence of cryptic species complexes in it. Partial sequences of the Cytochrome c oxidase I (Cox1) gene were obtained from individuals of *G. texana* from different regions, including the type locality, Cox1 sequences from other genera of the family (Pterygosomatidae) and other outgroup. An analysis of genetic divergence was carried out to know the values of inter and intraspecific divergence. Additionally, a phylogenetic analysis using probabilistic methods (*i. e.* maximum likelihood and bayesian inference) was performed to test the monophyly of *G. texana*. The results showed a mean interspecific divergence in the genus *Geckobiella* (*i. e.* *G. texana*, *G. variabilis*, *G. pelaezi* and *Geckobiella* sp.) which range from 11.97 to 17.31%. In the case of *G. texana* the intraspecific divergence values ranges 1.29 to 14.72%, and specially the sequence of *G. texana* from the type locality (Texas, USA) showed a high genetic divergence (11.17 to 14.08%) compared with the other sequences of *G. texana* from Mexico. Comparing these values with those reported in the literature it can be hypothesized that *G. texana* forms a group of cryptic species, since intraspecific divergences are high and even exceed the threshold of interspecific divergence. These results were corroborated with the phylogenetic analysis as the specimens of the species *G. texana* are not a monophyletic

group. Once this information is obtained, a detailed morphological evaluation of the taxon should be carried out to corroborate or reject the hypothesis of cryptic species.

III. INTRODUCCIÓN

III.1. Generalidades de los ácaros

El phylum Arthropoda incluye animales que poseen un plan corporal conformado de segmentos que se fusionan en unidades llamadas tagmas y que cumplen las funciones sensoriales, tróficas, locomotoras y reproductivas; estos tagmas se modifican en los diferentes taxones, lo que ha resultado en una gran diversidad de organismos adaptados a diferentes condiciones ambientales (Giribet y Edgecombe, 2012). Taxonómicamente el phylum incluye los linajes: Trilobita (extinto), Chelicerata y Mandibulata (Myriapoda y Pancrustacea) (Zhang, 2014; Giribet y Edgecombe, 2020). El subphylum Chelicerata está compuesto por organismos que poseen quelíceros para alimentarse (primer par de apéndices de la región corporal anterior) y se divide en las clases Xiphosura, Pycnogonida y Arachnida. Por su parte, la clase Arachnida incluye 11 linajes vivientes: Acari, Amblypygi, Araneae, Opiliones, Palpigradi, Pseudoscorpiones, Ricinulei, Schizomida, Scorpiones, Solifugae y Thelyphonida (Zhang *et al.*, 2011; Francke, 2014).

Los ácaros (Acari), con cerca de 60,000 especies conocidas (Zhang *et al.*, 2019), representan el taxón más diverso dentro de los Chelicerata, tienen una distribución cosmopolita y habitan ambientes terrestres y acuáticos; esta alta riqueza ha sido difícil de clasificar utilizando la categoría de Orden como para el resto de los grupos de arácnidos, por lo que la comunidad de acarólogos ha optado por clasificarlos provisionalmente como Subclase Acari (Lindquist *et al.*, 2009). Es importante recalcar que en las últimas dos décadas se ha retomado la hipótesis de Acari como un grupo no natural (difilético) (e. g., Alberti y Peretti, 2002; Pepato *et al.*, 2010), sin embargo aún no existe consenso de si representan o no un grupo monofilético (Lindquist, 1984; Norton *et al.*, 1993; Zhang *et al.*, 2019). Morfológicamente, los segmentos del cuerpo de estos organismos están fusionados en un solo tagma, el idiosoma, en el que presentan tres pares de patas en larvas y cuatro en ninfas y adultos; a nivel del gnatosoma poseen un par de quelíceros con forma variable la cual se asocia con diferentes funciones como cortar, triturar, succionar o picar, y un par de pedipalpos. La Subclase Acari se divide en dos Superórdenes: 1) Parasitiformes, que incluye a los órdenes Holothyrida,

Mesostigmata, Ixodida y Opilioacarida y 2) Acariformes, en donde se clasifican los órdenes Sarcoptiformes y Trombidiformes (Lindquist *et al.*, 2009; Pérez *et al.*, 2014).

El Orden Trombidiformes incluye ácaros con gran diversidad morfológica que se clasifican en dos subórdenes: Sphaerolichida y Prostigmata. El primer suborden consiste en dos familias monogénicas y 21 especies descritas, cuyos integrantes son de vida libre, ligeramente ornamentados, sin sistema traqueal ni aberturas estigmas (con excepción de *Sphaerolichus*); mientras que en Prostigmata se han descrito 25,800 especies a nivel mundial, agrupadas en 36 superfamilias (Walter *et al.*, 2009). Este grupo incluye organismos de tamaño variable que va desde 100 hasta 1,200 μm , levemente esclerosados y capaces de establecer diferentes simbiosis con plantas y animales (*e. g.*, foresia, comensalismo y parasitismo) (Walter *et al.*, 2009).

III. 2 Familia Pterygosomatidae.

Dentro de Prostigmata, se incluye a la Superfamilia Pterygosomatoidea (Cohorte Raphignatina), cuya única familia, Pterygosomatidae Oudemans, 1910, comprende 200 especies de ácaros parásitos clasificadas en 12 géneros (*Bertrandiella*, *Bharatoliaphilus*, *Callopistiella*, *Geckobia*, *Geckobiella*, *Ixodiderma*, *Neopterygosoma*, *Pimeliaphilus*, *Pterygosoma*, *Scaphotrix*, *Tequisistlana*, *Zonurobia*). Poseen una coloración rojo brillante u oscuro, se alimentan de fluidos corporales de sus huéspedes y tienen un ciclo de vida que alterna fases móviles (larva, deutoninfa y adulto) con otras quiescentes u ocultas (prelarva, protoninfa y tritoninfa) funcionalmente regresivas de reorganización tisular dentro de la cáscara del huevo o cutícula del estadio anterior (caliptostasis) (Belozero, 2008; Walter y Proctor, 2013). Otras características que los define como grupo incluyen: una seda en la tibia del pedipalpo modificada a manera de uña (conocido como complejo uña-tibia-tarso), la reducción de tamaño del dedo móvil de los quelíceros y estos últimos con forma de estilete (atributos que comparten con otros miembros de la supercohorte Eleutherengonides); la ausencia de tricobotrias y papilas genitales, la neotriquia a nivel del prodorso y el opistosoma, la presencia de aberturas estigmas entre las bases de los quelíceros las cuales están conectadas a cámaras peritremales que se ubican en el borde prodorsal y que emergen de él como estructuras en forma de cuerno, la presencia

de empodios pretarsales con sedas truncadas o “tenent hairs”; además de que los machos poseen un edeago esclerosado, siendo típicamente más pequeños que las hembras (caracteres comunes de los miembros de la cohorte Raphignathina) (Walter *et al.*, 2009).

En particular, el género *Geckobiella* Hirst, 1917 incluye 13 especies parásitas de lagartijas de las familias Iguanidae, Phrynosomatidae y Tropicuridae.

III.3 Parasitismo en Pterygosomatidae.

Los pterigosomátidos son considerados ácaros cosmopolitas, ya que se han registrado en todos los continentes parasitando principalmente lagartijas (Reptilia: Squamata) y en menor medida a artrópodos, tortugas y aves (Prasad, 1975; Bertrand y Pedrono, 1999; Fajfer, 2012; Paredes León *et al.*, 2012).

El parasitismo es una biorrelación donde un organismo se beneficia a costa de otro (parásito y huésped respectivamente), es una simbiosis no mutua. El parásito depende metabólicamente del huésped, con lo cual puede ocasionar efectos patógenos o modificaciones del equilibrio homeostático del mismo; las consecuencias para el huésped pueden ser variables, desde una reducción en el éxito reproductivo, hasta una enfermedad fatal. Por esta razón se considera a los parásitos “ingenieros ecosistémicos” pues regulan las dinámicas tróficas y la competencia entre especies (Jackson, 2015; Marques, 2017; Northrop-Clewes y Shaw, 2000).

Los pterigosomátidos presentan cierta especificidad hacia sus huéspedes; las especies de los géneros que parasitan exclusivamente lagartijas, se asocian con especies que pertenecen a una o a varias familias emparentadas, por ejemplo, *Tequisistlana* con Xantusiidae, *Callopistiella* con Teiidae, *Neopterygosoma* con Liolaemidae, *Geckobia* con Gekkonidae s. l.; *Bertrandiella* con Phyllodactylidae, Sphaerodactylidae y Eublepharidae (Gekkota), *Zonurobia* y *Scaphotrix* con Cordylidae y *Geckobiella* con Phrynosomatidae, Iguanidae y Tropicuridae (Iguanidae s. l.). La única excepción son las especies de *Pterygosoma* que parasitan a lagartijas Cordylidae, Gerrhosauridae y Agamidae, las primeras dos emparentadas, pero filogenéticamente

muy alejadas de Agamidae y las especies de *Ixodiderma* que parasitan a lagartijas Lacertidae y Cordylidae, que no son filogenéticamente cercanas (Paredes-León *et al.*, 2012; Wiens *et al.*, 2012; Fajfer, 2019). Finalmente, *Bharatoliaphilus* se encontró sobre un ave (*Streptopelia decaocto*) y *Pimeliaphilus* con especies parásitas de lagartijas (Gekkonidae y Phyllodactylidae) y de otros grupos de artrópodos (Coleoptera, Hemiptera, Blattodea y Scorpionida) (Prasad, 1975; Paredes-León *et al.*, 2012; Fajfer y Karanth, 2021)

Los estudios sobre las cargas parasitarias por ácaros Pterygosomatidae han arrojado información importante sobre las interacciones que mantienen. Werman (1983) describió que *Geckobiella pyriformis* Newell & Ryckman, 1964 (previamente *Hirstiella pyriformis*), tiene predilección por ubicarse en ciertas zonas corporales de *Sauromalus ater* Duméril, 1856 (Iguanidae), como las superficies dorsal y lateral de la cola, la superficie posterodorsal de los miembros pelvianos, los flancos y la depresión espinal a nivel dorsal del tronco, el cuello, las mejillas, la superficie dorsal de la cabeza y los orificios auditivos. Adicionalmente, Bertrand y Modry (2004) mencionan que en especies como *Agama caudospinosa* Meek, 1910 (Agamidae) otras regiones anatómicas como pliegues dérmicos ubicados entre la cabeza y los miembros torácicos son elegidos por *Pterygosoma livingstonei* Bertrand & Modry, 2004. También de Oliveira *et al.* (2019) indican que en *Hemidactylus mabouia* Moreau de Jonnés, 1818, (Gekkonidae) y en *Tropidurus hispidus* Spix, 1825 (Tropiduridae) los pterigosomátidos presentan afinidad por ubicarse en los “mite pockets” que son pliegues de piel a manera de bolsa que pueden ubicarse en diferentes zonas corporales (axilares o postfemorales), así como en las regiones axilar, dorsal, ventral y pélvica. Por otro lado, Murgas *et al.* (2013) detallan que los ácaros *Geckobiella stamii* Jack, 1961 son organismos capaces de parasitar a individuos silvestres y cautivos de *Iguana iguana* Linnaeus, 1758 (Iguanidae).

Otros aspectos relevantes son mencionados por Cabus *et al.* (2019) quienes observan una marcada temporalidad en la presencia de ácaros del género *Geckobia* sobre *Gymnodactylus darwinii* Gray, 1854 (Phyllodactylidae), que son más abundantes durante la temporada seca en una provincia de Brasil; además proporcionan datos que sustentan la hipótesis de que la transmisión de estos ectoparásitos requiere de contacto

físico directo entre individuos, tomando como ejemplo el comportamiento de disputa territorial entre machos. Complementando estos hallazgos, el trabajo de Delfino *et al.* (2011) detalla que la infestación por *Geckobiella* sp. en poblaciones de *Tropidurus hispidus* cursa sin lesiones intensas a nivel de la piel; sin embargo, también se tiene registro que en *Iguana iguana* la presencia de ectoparásitos *Geckobiella* sp. (registro publicado originalmente como *Hirstiella* sp.) produce afectaciones como: hiperpigmentación o eritema en la zona afectada, disecidisis (dificultad durante el proceso de muda) y anemia (Farmaki *et al.*, 2013).

Otros estudios como el de Juárez-Heredia *et al.* (2014) confirman que individuos del género *Neopterygosoma* (considerados originalmente como *Pterygosoma*) se caracterizan por mantener una baja prevalencia en sus huéspedes, situación contrastante con los datos analizados de parásitos proteleanos (*i. e.*, parásitos solo en etapa juvenil, como los ácaros de la familia Trombiculidae) encontrados sobre el mismo organismo.

Una característica poco estudiada de los pterigosomátidos es su potencial papel como vectores de protistas parásitos y bacterias, pues se cree que son capaces de mantener estos microorganismos en poblaciones de reptiles y actuar como reguladores del tamaño poblacional de estos vertebrados. En este sentido, estudios como el de Schall y Smith (2006) y Mendoza-Roldán *et al.* (2021) han arrojado datos al respecto, ya que, en ambos casos, encuentran evidencia de que ácaros del género *Geckobiella* poseen material genético de *Plasmodium* y rickettsias, respectivamente.

Es importante mencionar que el estudio de los organismos parásitos y su biología es de suma relevancia, pues se ha postulado que poseen una alta tasa de diversificación, ya que esta biorrelación se considera como una “nueva zona adaptativa”, cuya invasión promueve radiaciones al liberar a los linajes de competencia y depredación; la rápida diversificación es una consecuencia de la especialización ecológica de la que el parasitismo es un ejemplo (Wiegmann y Mitter, 1993).

El conocimiento generado sobre las posibles relaciones filogenéticas de la familia Pterygosomatidae, aunado a la información disponible de especificidad de huésped, ha permitido proponer dos hipótesis acerca del origen del parasitismo:

1) Originalmente tenían hábitos de vida libre y sus asociaciones parasitarias iniciaron con otros artrópodos para posteriormente saltar hacia lagartijas (Bochkov y O'Connor, 2006).

2) Originalmente tenían hábitos de vida libre y sus asociaciones parasitarias iniciaron con las lagartijas para posteriormente saltar hacia artrópodos, pues estos son presa de los primeros (Paredes-León *et al.*, 2012).

Recientemente, Sidorchuk y Khaustov (2018) describieron una larva del género *Pimeliaphilus* (sin otorgarle un nombre científico de especie) fosilizada en ámbar del Cretácico (100 millones de años) y mencionan que este taxón muestra afinidades con aquellas especies actuales parásitas de artrópodos. Sin embargo, también dejan claro que su hallazgo no rechaza ninguna hipótesis, ya que los potenciales huéspedes de este *Pimeliaphilus* fósil, tanto lagartijas como artrópodos (heterópteros, coleópteros o escorpiones) estaban presentes en el Cretácico Inferior en el área en donde se estaba formando el ámbar.

III. 4 El género *Geckobiella* Hirst, 1917

En este género se incluyen especies de ácaros ectoparásitos de lagartijas. Tienen el cuerpo más largo que ancho y las coxas parcialmente fusionadas. Hirst (1917) erige el género *Geckobiella* y designa a *G. texana* (Banks, 1904) como su único representante.

A finales de la década de los 50's del siglo pasado Davidson (1958) describe a *G. harrisi* Davidson, 1958, una especie parásita de la lagartija *Plica plica* (Tropiduridae). De acuerdo con este autor, la forma y el patrón quetotácico del idiosoma, así como las características morfológicas de los apéndices locomotores (los primeros dos pares dirigidos en dirección anterior, mientras que los pares 3 y 4 dirigidos posteriormente), son rasgos que permiten clasificarla en *Geckobiella* (Davidson, 1958).

Durante mucho tiempo el género estuvo conformado sólo por estas dos especies, hasta el estudio de Paredes-León *et al.* (2012), en el que se aumentó hasta 11 la cantidad de especies incluidas. Posteriormente, Paredes-León y Guzmán-Cornejo (2015) describieron a *G. variabilis* incrementando la cifra a 12 especies distinguibles morfológicamente; finalmente Paredes-León (2018) transfiere la especie *Geckobia oblonga* Dugès, 1888 al género *Geckobiella*, una especie que había sido ignorada (cuadro 1).

Cuadro 1. Lista de las especies incluidas en el género *Geckobiella* Hirst, 1917, incluyendo datos de los principales huéspedes que parasitan. Actualizado a partir de Paredes-León *et al.* (2012)

Especie	Huéspedes	
	Familia	Especie
<i>G. oblonga</i> (Dugès, 1888)	Phrynosomatidae	<i>Sceloporus spinosus</i>
<i>G. texana</i> (Banks, 1904)	Phrynosomatidae	Varias especies de <i>Phrynosoma</i> y <i>Sceloporus</i> ; además de <i>Petrosaurus Urosaurus</i> y <i>Uta</i>
	Iguanidae	<i>Iguana iguana</i> ¹
	Eublepharidae	<i>Coleonyx elegans</i> ¹
	Teiidae	<i>Aspidoscelis</i> sp.
<i>G. trombidiformis</i> Berlese, 1920	Phrynosomatidae	<i>Sceloporus torquatus</i>
	Iguanidae	<i>Cyclura lewis</i> ²
<i>G. pelaezi</i> (Cunliffe, 1949)	Phrynosomatidae	<i>Sceloporus torquatus</i> , <i>S. grammicus</i> y <i>S. Palaciosi</i>
<i>G. bonneti</i> (Cunliffe, 1952)	Iguanidae	<i>Ctenosaura acanthura</i> y <i>C. pectinata</i>
<i>G. bakeri</i> (Cunliffe, 1952)	Iguanidae	<i>Ctenosaura hemilopha</i> y <i>C. pectinata</i>
	Phrynosomatidae	<i>Sceloporus</i> sp.

Cuadro 1. Continuación.

Especie	Huésped	
	Familia	Especie
<i>G. harrisi</i> Davidson, 1958	Tropiduridae	<i>Plica plica</i>
<i>G. stamii</i> (Jack, 1961)	Iguanidae	<i>Iguana iguana</i> e <i>I. delicatissima</i>
	Ixodidae	<i>Amblyomma dissimile</i> ³
<i>G. pyriformis</i> (Newell & Rickman, 1964)	Iguanidae	<i>Sauromalus varius</i> , <i>S. hispidus</i> , <i>S. ater</i> y <i>Ctenosaura hemilopha</i>
<i>G. javieri</i> (Cruz, 1984)	Iguanidae	<i>Cyclura nubila nubila</i>
<i>G. diolii</i> (Baker, 1988)	Iguanidae	<i>Cyclura cornuta</i> , <i>Brachylophus vitiensis</i> , <i>B. fasciatus</i> e <i>Iguana iguana</i>
<i>G. donnae</i> Paredes-León, Klompen & Pérez, 2012	Iguanidae	<i>Iguana iguana</i> , <i>Ctenosaura pectinata</i> y <i>C. bakeri</i> ⁴
<i>G. variabilis</i> Paredes-León & Guzmán-Cornejo, 2015 ⁵	Phrynosomatidae	<i>Sceloporus variabilis</i> y <i>S. smithi</i>

¹El registro en estas especies huésped fue considerado como accidental por Paredes-León *et al.* (2012); ²Maurer *et al.* (2019); ³Domínguez *et al.* (2020); ⁴Kalúz y Literak (2019); ⁵Paredes-León y Guzmán-Cornejo (2015)

Con respecto a las relaciones evolutivas entre *Geckobiella* y los demás géneros de la familia, ha habido al menos dos propuestas basadas en caracteres morfológicos y una basada en caracteres moleculares: 1) Paredes-León *et al.* (2012) proponen que *Geckobiella* es el grupo hermano de un clado conformado por los géneros *Tequisistlana*, *Bertrandiella* y *Pimeliaphilus*; 2) Fajfer (2019) establece que *Geckobiella* es el grupo hermano de un clado que incluye a *Geckobia* (polifilético), *Neopterygosoma*, *Tequisistlana*, *Zonurobia*, *Ixodiderma*, *Scaphotrix* y *Pterygosoma*; y 3) Paredes-León

(2013) con base en caracteres moleculares (genes parciales 18S y 28S) propone una hipótesis en la que *Geckobiella* es el grupo hermano de un clado compuesto por *Tequisistlana* y *Bertrandiella*.

Las relaciones filogenéticas al interior de *Geckobiella*, han sido exploradas por Paredes-León *et al.* (2012) y Paredes-León y Guzmán-Cornejo (2015) con base en el uso de caracteres morfológicos. En sus análisis los autores recuperan a *Geckobiella* como un grupo monofilético y las relaciones al interior del género indican que las especies con hipertriquia no forman un grupo monofilético, por lo que este se considera un carácter homoplásico y, además, la carencia de escudo prodorsal es una plesiomorfía en *G. harrisi*, *G. texana*, *G. variabilis* y *G. stamii*, es decir un carácter ancestral en estas especies (Figura 1).

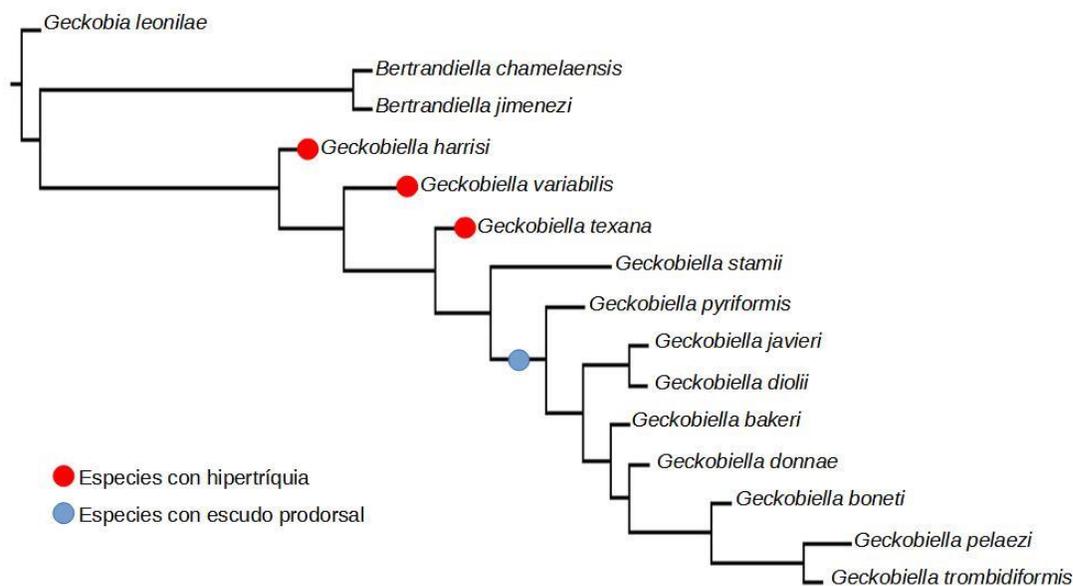


Figura 1. Relaciones filogenéticas dentro del género *Geckobiella*. Modificado de Paredes-León y Guzmán-Cornejo (2015)

Además del estudio de Paredes-León (2013) que propone una hipótesis filogenética parcial para Pterygosomatidae con base en caracteres moleculares en la que se recuperaron como grupos monofiléticos los géneros de la familia y se propone que éstos están divididos en dos subfamilias, ha habido otros trabajos que han utilizado este

tipo de caracteres para la delimitación de especies. En particular Fajfer *et al.* (2016) y Fajfer y Karanth (2021) describen que los análisis de distancias genéticas llevados a cabo con secuencias de tres marcadores (*i. e.* Cox1, 18S y la región D2 del 28S) obtenidas de tres especies del género *Pterygosoma* y una especie de *Pimeliaphilus* respectivamente, apoyaron sus propuestas de especies nuevas con base en morfología, por lo que concluyen que el uso de caracteres moleculares es una herramienta útil para explorar la taxonomía de estos ácaros.

III.5 Especies crípticas y marcadores moleculares. El gen citocromo c oxidasa I (Cox1)

Las especies crípticas se definen como aquellas que son difíciles de distinguir usando los métodos tradicionales de la taxonomía, son especies clasificadas como una sola especie nominal porque, al menos aparentemente, son morfológicamente indistinguibles. Se hipotetiza que se producen porque la divergencia genética que genera la especiación, no siempre se acompaña de una diferenciación morfológica aparente (Bickford *et al.*, 2007 y Skoracka *et al.*, 2015).

La taxonomía biológica es una disciplina integradora que tiene como objetivo describir, cuantificar y catalogar la biodiversidad, con este fin se ha apoyado, a lo largo del tiempo de otras disciplinas como la morfología, una de las principales herramientas que la auxilian. En el campo de la Acarología la descripción morfológica y la observación directa de diferencias anatómicas entre ejemplares han producido un gran número de investigaciones y propuestas exitosas de relaciones filogenéticas entre especies; en épocas recientes se ha reconocido que el uso de este tipo de caracteres en los métodos taxonómicos tiene como principal limitante la plasticidad fenotípica inherente a ellos, cuestión que puede conducir a identificaciones incorrectas. Además, las claves utilizadas, frecuentemente son efectivas solo para un estadio del ciclo de vida, por lo que no son aplicables a ciertos individuos (Navajas y Fenton, 2000; Hebert *et al.*, 2003).

En concordancia con esta situación y dado el gran avance de los métodos de biología molecular, se ha buscado una práctica taxonómica basada en la obtención de secuencias de DNA, considerando a las mismas un sistema de referencia que ha

permitido un incremento en el ritmo en que se describen nuevas especies en diferentes taxones. Asociado a esto, el desarrollo del concepto de “Código de Barras de la Vida” (“Barcode of life”) ha dado paso al descubrimiento de diferentes regiones del genoma que son utilizadas para identificar especímenes desconocidos con base en la similitud de su ordenamiento de pares de bases con respecto a los datos almacenados hasta ahora (Vogler y Monaghan, 2007; Antonovskaia, 2018).

En este sentido, los genes mitocondriales han sido más utilizados para análisis que los nucleares, esto debido a su falta de intrones, su limitada exposición a la recombinación, su modo de herencia principalmente haploide y su elevado número de copias dentro de la célula. Los genes mitocondriales se clasifican en dos categorías: 1) ribosomales, que incluyen a los 12S y 16S y 2) aquellos que codifican proteínas como el citocromo c oxidasa I (Cox1). La subunidad 1 de este último gen está conformada por varios dominios funcionales importantes como: los sitios *heme*, el canal iónico y las zonas de anclaje para otras subunidades. En cuanto a sus características en la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés), se sabe que la mayoría de los oligonucleótidos sintetizados para esta región son muy robustos y se ha logrado obtener el extremo 5' de representantes de casi todos los phyla del Reino Animal, además se ha observado que sus nucleótidos de tercera posición tienen alta incidencia de sustituciones, por lo que tiene un ritmo de cambio casi tres veces más elevado que los de 12S o 16S, esto implica que su evolución es lo suficientemente rápida como para permitir, por ejemplo, la discriminación entre dos especies muy cercanas e incluso para diferenciar linajes genéticos (Cruickshank, 2002; Hebert *et al.*, 2003; Dabert, 2006; Antonovskaia, 2018).

De manera general, el uso del Cox1 ha permitido resolver muchas interrogantes en organismos de divergencia reciente que pertenecen a varios grupos. Particularmente en Acarología, se ha utilizado para la identificación exitosa de especies de ácaros plumícolas (Acariformes: Astigmatina), la detección de variación intraespecífica en algunas familias como Hydrachnidae, Eriophyidae y Tetranychidae (Acariformes: Prostigmata) e incluso, se ha descubierto que eliminando la tercera posición de los codones que, como ya se mencionó, es objeto de elevada sustitución, es posible resolver

la filogenia profunda de conjuntos de especies (Cruickshank, 2002; Hebert *et al.*, 2003 y Antonovskaia, 2018).

Actualmente el análisis de secuencias de DNA, en adición con datos morfológicos, es el abordaje más adecuado para el descubrimiento y delimitación de especies crípticas (Nadler y Pérez-Ponce de León, 2011). En el estudio de Anderson y Trueman (2000) se ejemplifica este concepto con los ácaros parásitos de abejas *Varroa jacobsoni* Oudemans, 1904 (Parasitiformes: Mesostigmata), estos autores realizaron un análisis de secuencias del gen Cox1 y encontraron un total de 18 haplotipos que definen dos clados bien apoyados, con esta evidencia ellos proponen una nueva especie a la que nombraron *Varroa destructor* Anderson & Trueman, 2000.

El estudio de la biodiversidad críptica ha permitido reconocer la complejidad de las interacciones ecológicas y las historias evolutivas de las especies. Dada la gran importancia médica y económica de muchos ácaros, ya sean parásitos, plagas agrícolas, vectores de patógenos o agentes de control biológico, una mala identificación puede tener consecuencias para las actividades y la salud humana (Skoracka *et al.*, 2015). Una forma de evitar cualquier efecto negativo de esta situación es el reconocimiento de especies crípticas, proceso que se lleva a cabo en varias fases, inicia con una hipótesis que plantea la existencia de complejos de especie en organismos con ciertas propiedades, que en el caso de los parásitos han sido señaladas por Nadler y Pérez-Ponce de León (2011) como, por ejemplo: una amplia distribución o una baja especificidad de huésped. Posteriormente se lleva a cabo una prospección con métodos moleculares que utiliza secuencias y escalas de distancia genética, en busca de individuos que potencialmente pertenezcan a grupos de este tipo, finalmente se hace uso de otras herramientas propuestas por la taxonomía integrativa (revisión morfológica exhaustiva, uso de caracteres ultraestructurales, entre otros) con cuyos datos se corrobora la información obtenida del análisis y comparación de genes (Blouin, 2002).

IV. ANTECEDENTES

IV.1 Biología de *Geckobiella texana* (Banks, 1904)

Geckobiella texana es una especie de ácaro ectoparásito aparentemente pleioxena (*sensu* Walter y Proctor, 2013), *i. e.*, se asocia con especies de géneros distintos, pero de la misma familia (ver cuadro 1); su ciclo de vida se lleva a cabo casi en su totalidad sobre el huésped y al igual que otros pterigosomátidos alterna estadios móviles (*i. e.* larva, deutoninfa y adulto) con fases caliptostásicas (*i. e.* prelarva, protoninfa y tritoninfa). Los huevos recién puestos tienen una coloración blanquecina tenue llegando a ser casi transparentes; conforme se desarrollan los embriones, toman una coloración rojiza. Se ha observado que la hembra los cubre con un material fibroso aparentemente secretado por un orificio cercano a la abertura genital. La larva es hexápoda y tiene una forma corporal ovoide, con sedas escasas y plumosas (oligotríquia). La deutoninfa se asemeja a la hembra adulta diferenciándose tan solo por la ausencia de la abertura genital y la menor longitud del primer par de patas. Los adultos poseen un idiosoma oval (hembra) o piriforme (macho), sin placas esclerotizadas, cubierto de numerosas sedas plumosas con distribución variable (hipertriquia). El gnatosoma presenta pedipalpos con cinco artejos y poseen quelíceros en forma de estilete con una base bulbosa, el hipostoma carece de dientes y es ligeramente más corto que los pedipalpos. Poseen cuatro pares de patas cuyas coxas son inmóviles, el primer par es más largo que los otros 3 y está orientado hacia la parte anterior, al igual que el segundo; el tercero y el cuarto están dirigidos hacia atrás (Goodwin, 1954; Lane, 1954 y Paredes-León *et al.*, 2012).

Su distribución abarca desde Norte hasta Centroamérica; en nuestro país se ha recolectado en asociación, principalmente, con varias especies del género *Sceloporus* en los estados de Chihuahua, Ciudad de México, Colima, Durango, Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Tlaxcala y Veracruz (Jack, 1959; Allred y Beck, 1962; Gadsden, 1988; Paredes-León *et al.*, 2008; 2012). Un par de registros en Morelos parasitando *Iguana iguana* (Iguanidae) y en Yucatán parasitando *Coleonyx elegans* Gray, 1845 (Eublepharidae) han sido considerados infestaciones accidentales (Paredes-León *et al.*, 2008; 2012).

La dieta de estos ácaros se basa en el consumo de sangre de sus huéspedes; Goodwin (1954), determinó que en lagartijas del género *Sceloporus* (*S. undulatus* Bosc & Daudin, 1801, *S. orcutti* Stejneger, 1893 y *S. occidentalis* Baird & Girard, 1852) mantenidas en condiciones de laboratorio una hembra adulta de *G. texana* puede alcanzar su tamaño máximo tras alimentarse durante siete a 10 días y que al transcurrir este lapso se inicia la oviposición; por otro lado, en el caso del macho observó que este se alimenta con mayor frecuencia que la hembra, pero por un menor tiempo, manteniendo un tamaño constante durante toda esta fase del ciclo de vida. Bajo condiciones de laboratorio, Grayson (1954) observó que la temperatura es un factor que afecta el número máximo de huevos puestos por una hembra, alcanzando la máxima cantidad a 32°C y añade que estos pueden ser colocados tanto en el huésped, como en el sustrato donde este se alojaba. De forma complementaria, Goldberg y Bursey (1991b) describieron que en condiciones naturales (Montañas San Gabriel, Los Angeles, California), individuos de esta especie permanecían asociados a *Sceloporus graciosus* Baird & Girard, 1852 por cinco días y a *Uta stansburiana* Baird & Girard, 1852 por un periodo promedio de 28.3 días explicando que esta diferencia puede deberse a dos factores: la fisiología de los individuos de ambas especies y a los largos periodos de inactividad registrados para *S. graciosus*.

Con respecto a las cargas parasitarias entre *Geckobiella texana* y sus huéspedes se cuenta con información relevante. Goldberg y Bursey (1994) descubren que la asociación entre el ácaro y huéspedes como *Sceloporus jarrovi* Cope, 1875 (Phrynosomatidae) puede establecerse desde el momento en que estas lagartijas nacen. Además, Schall *et al.* (2000), hacen observaciones similares en lagartijas *S. occidentalis* recolectadas en tres localidades de California, Estados Unidos; describiendo una mayor presencia de ácaros ectoparásitos (*G. texana*) durante junio y julio. Además, mencionan que el comportamiento de los machos (disputa territorial) es la causa de un mayor grado de infestación en los mismos.

En cuanto a los efectos del parasitismo sobre el huésped, Baldwin (1999) refiere que en *S. woodi* Stejneger, 1918 los ácaros de *G. texana* producen inflamación mediada por linfocitos en piel y músculos de los miembros posteriores, dado que estos artrópodos

se alojaban en esta zona; aunque también se cuenta con registro de eventos de mortandad en individuos con infestaciones severas por *G. texana*, como algunas reportadas en el zoológico de Honolulu, Hawaii (Goff, 1979).

Con respecto a la prevalencia de *G. texana* en comparación con otras especies de ectoparásitos, se tiene registro que es baja, al igual que en otros miembros de la familia, como ejemplo en el trabajo de Juárez-Heredia *et al.* (2014) acerca de otro pterigosomátido (*Neopterygosoma* sp.), mencionan que, de 117 individuos recolectados, sólo el 15% de ellos se encontraban infestados por ectoparásitos. Goldberg y Bursey (1993) analizan la cantidad de ectoparásitos en *S. jarrovi* encontrando que *Eutrombicula lipovskyana* Wolfenbarger, 1952 (Prostigmata: Trombiculidae) es más abundante que *G. texana*. Guzmán-Cornejo *et al.* (2018) muestran un fenómeno similar en *G. texana* y *G. pelaezi* Cunliffe, 1949 al final de la temporada lluviosa (octubre), sin embargo, también demuestran que durante el inicio de esta (mayo) la abundancia poblacional de estas especies supera las de *Eutrombicula alfredugesi* Oudemans, 1910 en lagartijas *S. torquatus* Wiegmann, 1828 recolectadas al sur de la Ciudad de México.

IV. 2 Historia taxonómica de *Geckobiella texana*.

La historia taxonómica de esta especie, está estrechamente relacionada con la del género. Inicia a principios del siglo XX cuando Banks (1904) recolecta un conjunto de ácaros parásitos de la lagartija *Sceloporus floridanus* McLain, 1899, cuya nomenclatura actual corresponde a *Sceloporus olivaceus* Smith, 1934, en el condado de Travis, Texas, Estados Unidos. Los describe y nombra *Geckobia texana*, menciona que esta especie tiene diferencias significativas con otros representantes de género, pero sin especificar cuáles son. En años posteriores Banks (1915) establece que *Geckobia* es un grupo de ácaros cuya distribución se restringe al continente europeo, por lo que decide transferir *Geckobia texana* al género *Pterygosoma*. Posteriormente, Hirst (1917) erige el género *Geckobiella* y designa a *Geckobia texana* como su único representante. Finalmente, Radford (1950) incluye a *Geckobiella texana* en la familia Pterygosomatidae, pues hasta entonces había sido considerada una especie dentro de Anystidae (Lane, 1954).

Su clasificación taxonómica actual es la siguiente:

Phylum Arthropoda

Subphylum Chelicerata

Clase Arachnida

Subclase Acari

Superorden Acariformes

Orden Trombidiformes

Suborden Prostigmata

Supercohorta Eleutherengonides

Cohorte Raphignathina

Superfamilia Pterygosomatoidea

Familia Pterygosomatidae

Género *Geckobiella*

Geckobiella texana (Banks, 1904)

Hasta la fecha se tiene registrado que *G. texana* establece relaciones parasitarias con más de 20 especies de huéspedes, principalmente lagartijas de la familia Phrynosomatidae (cuadro 2).

Cuadro 2. Lista de huéspedes y localidades en los que se ha registrado *Geckobiella texana* (Banks, 1904).

Huésped	Localidad	Referencia
<i>Aspidoscelis</i> sp.	Localidad sin especificar, Zacatecas, México	Trejo-Palacios <i>et al.</i> , 2015
<i>Coleonyx elegans</i>	4.61 km al norte y 2.9 km al este de Calotmul, Yucatán	Paredes-León <i>et al.</i> , 2008
<i>Iguana</i> sp.	Localidad sin especificar, Morelos, México	Hoffmann y López-Campos, 2000
<i>Iguana iguana</i>	Coatetelco, Morelos, México	Hoffmann, 1969
<i>Petrosaurus mearnsi</i> ¹	Honolulu Zoo, Hawaii, Estados Unidos ²	Goff, 1979
<i>Phrynosoma</i> sp.	Tlaxcala, Tlaxcala, México	Hoffmann, 1969
	Localidad sin especificar, Tlaxcala, México	Hoffmann y López-Campos, 2000
<i>P. coronatum</i>	Honolulu Zoo, Hawaii, Estados Unidos ²	Goff, 1979
<i>Sceloporus</i> sp.	Barranca del Río Guachochic, Chihuahua, México	Hoffmann, 1969
	Calacoaya, México, México	Hoffmann, 1969
	San Juan Teotihuacán, México, México	Hoffmann, 1969
	Localidad sin especificar, Chihuahua, México	Hoffmann y López-Campos, 2000
	Localidad sin especificar, Ciudad de México, México	Hoffmann y López-Campos, 2000
	Localidad sin especificar, México, México	Hoffmann y López-Campos, 2000

Cuadro 2. Continuación.

Huésped	Localidad	Referencia
<i>Sceloporus</i> sp.	Localidad sin especificar, Morelos, México	Hoffmann y López-Campos, 2000
	Localidad sin especificar, Veracruz, México	Hoffmann y López-Campos, 2000
	Localidad sin especificar, Durango, México	Paredes-León <i>et al.</i> , 2012
<i>S. acanthinus</i>	Bebedero, Costa Rica	Jack, 1959
	Oaxaca, México	Jack, 1959
<i>S. clarkii</i> ³	Duval, Texas, Estados Unidos	Hirst, 1917
	Fort Lowell, Arizona, Estados Unidos	Jack, 1959
<i>S. formosus</i>	Duenas, Guatemala	Jack, 1959
<i>S. graciosus</i>	San Gabriel Mountains, Los Angeles, California, Estados Unidos	Goldberg y Bursey, 1991b
<i>S. grammicus</i>	1km al norte de Tlalnepantla, Tlalnepantla, Morelos, México	Gadsden, 1988
	Localidad sin especificar, Morelos, México	Hoffmann y López-Campos, 2000
	Valle la Cantimplora, Ajusco, Ciudad de México, México	Paredes-León <i>et al.</i> , 2008
<i>S. horridus</i>	Chilpancingo, Guerrero, México	Jack, 1959
	La Cumba les Arrastrados, Jalisco, México	Jack, 1959
	Orilla, Michoacán, México	Jack, 1959
<i>S. jarrovi</i>	Honolulu, Hawaii, Estados Unidos ²	Goff, 1979

Cuadro 2. Continuación.

Huésped	Localidad	Referencia
<i>S. jarrovi</i>	85 km al suroeste de Tucson, Pima, Arizona, Estados Unidos	Goldberg y Bursey, 1993
	85 km al suroeste de Tucson, Pima, Arizona, Estados Unidos	Goldberg y Bursey, 1994
	Localidad sin especificar, Zacatecas, México	Trejo-Palacios <i>et al.</i> , 2015
<i>S. magister</i>	Nye, Nevada, Estados Unidos	Allred y Beck, 1962
	Honolulu Zoo, Hawaii, Estados Unidos ²	Goff, 1979
<i>S. melanogaster</i> ⁴	El Paso, Texas, Estados Unidos	Jack, 1959
<i>S. occidentalis</i>	Nye, Nevada, Estados Unidos	Allred y Beck, 1962
	Honolulu Zoo, Hawaii, Estados Unidos ²	Goff, 1979
<i>S. occidentalis biseriatus</i>	San Diego, California, Estados Unidos	Grayson, 1954
<i>S. undulatus occidentalis</i> ⁵	Hot Springs, Arkansas, Estados Unidos	Jack, 1959
<i>S. occidentalis bocourtii</i>	Campus de la Universidad de California, Santa Cruz, California, Estados Unidos	Megía-Palma <i>et al.</i> , 2020
<i>S. olivaceus</i> ⁶	Travis, Texas, Estados Unidos	Banks, 1904
<i>S. ornatus</i>	Medow Valley, Chihuahua, México	Jack, 1959
<i>S. orcutti</i>	San Diego, California, Estados Unidos	Grayson, 1954
	San Jacinto, California, Estados Unidos	Jack, 1959
	San Diego, California, Estados Unidos	Jack, 1959

Cuadro 2. Continuación.

Huésped	Localidad	Referencia
<i>S. orcutti</i>	Honolulu Zoo, Hawaii, Estados Unidos ²	Goff, 1979
<i>S. poinsettii</i>	Ciudad de Durango, Durango, México	Jack, 1959
<i>S. pyrocephalus</i>	Colima, México	Jack, 1959
	Manzanillo, Colima, México	Jack, 1959
	Joculla, Michoacán, México	Jack, 1959
<i>S. scalaris</i>	Localidad sin especificar, Zacatecas, México	Trejo-Palacios <i>et al.</i> , 2015
<i>S. siniferus</i>	Ciudad de Tehuantepec, Oaxaca, México	Jack, 1959
	Salina Cruz, Oaxaca, México	Jack, 1959
<i>S. spinosus</i>	Tehuantepec, Oaxaca, México	Jack, 1959
<i>S. torquatus</i>	“Tapotlan”, Ciudad de México, México ⁷	Jack, 1959
	“Xarhimilco”, Ciudad de México, México ⁷	Jack, 1959
	Zirahuen, Michoacán, México	Hoffmann, 1969
	Jardín Botánico del Instituto de Biología, UNAM, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México, México	Guzmán- Cornejo <i>et al.</i> , 2018
<i>S. torquatus torquatus</i>	Localidad sin especificar, México, México	Hoffmann y López-Campos, 2000
	Localidad sin especificar, Michoacán, México	Hoffmann y López-Campos, 2000
<i>S. torquatus torquatus</i>	Localidad sin especificar, México, México	Montiel-Parra <i>et al.</i> , 2007

Cuadro 2. Continuación.

Huésped	Localidad	Referencia
<i>S. torquatus torquatus</i>	Área sur oriental de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel	Hoffmann y López-Campos, 2000
<i>S. undulatus</i>	Durham, Carolina del Norte, Estados Unidos	Lawrence, 1953
	Hot Springs, Arkansas, Estados Unidos	Jack, 1959
	Cadd's Parrish, Louisiana, Estados Unidos	Jack, 1959
	Honolulu Zoo, Hawaii, Estados Unidos ²	Goff, 1979
<i>S. undulatus undulatus</i> ⁸	Georgia, Estados Unidos	Lane, 1954
<i>S. undulatus bocourti</i> ⁹	Marin, California, Estados Unidos	Jack, 1959
<i>S. utiformis</i>	Tepic, Nayarit, México	Jack, 1959
<i>S. variabilis</i>	Aguafina, Veracruz, México	Jack, 1959
<i>S. woodi</i>	Ocala National Forest, Florida, Estados Unidos	Baldwin, 1999
<i>Uta stansburiana</i>	San Gabriel Mountains, Los Angeles, California, Estados Unidos	Goldberg y Bursey, 1991a

¹En Goff (1979) está registrado como *Streptosaurus mearnsi*; ²Goff (1979) menciona que los ácaros registrados son comunes de los reptiles de Arizona, sin embargo, no especifica si los ejemplares son originarios de este estado; ³Hirst (1917) y Jack (1959) registran esta especie como *Sceloporus spinosus clarkii*; ⁴Jack (1959) registra esta especie como *Sceloporus torquatus melanogaster*; ⁵En la actualidad este nombre se considera un sinónimo de *Sceloporus occidentalis*; ⁶Como ya se mencionó, Banks (1904) registra esta lagartija como *Sceloporus floridanus*; ⁷El nombre de estas localidades no corresponde con alguna en la ciudad de México, aunque “Xarhimilco” podría referirse a Xochimilco; ⁸Lane (1954) registra este huésped en esta subespecie que actualmente es considerada como especie; ⁹Jack (1959) menciona a este huésped como esta subespecie, la cual no tiene un registro actual en la taxonomía de reptiles, por esta causa se manejó solo como *Sceloporus undulatus*, es probable que se trate de la especie *Sceloporus occidentalis*.

Recientemente, Trejo-Palacios (2019) al analizar la morfología y la diversidad genética de poblaciones de *G. texana* y *G. trombidiformis* del Altiplano Mexicano (Chihuahua, Coahuila, Zacatecas, San Luis Potosí, Aguascalientes y Guanajuato), no encontró congruencia entre sus hipótesis y concluye que la variación observada se debió a la plasticidad fenotípica de las especies estudiadas.

En general los estudios sobre ácaros pterigosomátidos han sido escasos, por lo que se desconocen varios aspectos sobre su biología, incluidos posibles eventos de especiación críptica. Con respecto a *Geckobiella texana* tiene una distribución amplia (*i. e.*, Estados Unidos, México y Costa Rica) asociada principalmente con especies de lagartijas del género *Sceloporus*, el cual es uno de los más diversos en México (Flores-Villela y García-Vázquez, 2014). Tomando en cuenta que el taxón *Geckobiella texana* posee ambas condiciones mencionadas en el trabajo de Nadler y Pérez-Ponce de León (2011) como propiedades de especies de parásitos en las que se sugiere una elevada probabilidad de especiación críptica, para este trabajo planteamos los siguientes objetivos.

V. OBJETIVOS

V.1 Objetivo General

Realizar una prospección molecular para la búsqueda de especies crípticas en el ácaro parásito *Geckobiella texana* (Banks, 1904).

V.2 Objetivos Particulares

Analizar las divergencias genéticas de los ejemplares de *G. texana* de la localidad tipo (Texas) y de otras localidades en México, con base en el marcador citocromo c oxidasa I (Cox1).

Realizar un análisis filogenético mediante métodos probabilísticos para poner a prueba si las poblaciones reconocidas de *G. texana* conforman grupo monofilético.

Obtener evidencia para determinar si *G. texana* puede considerarse un conjunto de especies crípticas.

VI. MATERIALES Y MÉTODOS

VI.1 Muestras de ácaros analizadas

Para la realización de este trabajo se utilizaron 30 secuencias de ácaros pterigosomátidos obtenidas de dos fuentes: 1) la base de secuencias de DNA inéditas de la Colección Nacional de Ácaros (CNAC) del Instituto de Biología, UNAM y 2) la base de GenBank (GB) (cuadros 3 y 4). La nomenclatura de los taxones de Pterygosomatidae fue actualizada conforme a las propuestas vigentes (Paredes-León *et al.*, 2012). En la figura 2 se muestran los sitios de recolecta de los individuos de *Geckobiella texana* secuenciados y albergados en la CNAC.

Las secuencias inéditas del acervo de la CNAC fueron generadas durante la participación del personal en la Red Temática del Código de Barras de la Vida (MEXBOL) y se obtuvieron a partir de ejemplares recolectados entre los años 2005 a 2013, en diferentes localidades de la República Mexicana. Con excepción de los ácaros (Gt01) provenientes del huésped tipo (*Sceloporus olivaceus*) del condado de Hays, un sitio cercano (2.5 km al Suroeste) a la localidad tipo de *Geckobiella texana* en el condado de Travis, Texas, Estados Unidos (Anexo 1).

Los ácaros recién recolectados fueron preservados en frascos con etanol absoluto y transportados a las instalaciones de la CNAC. La identificación taxonómica fue realizada por el Dr. Ricardo Paredes-León quien elaboró preparaciones semi-permanentes con medio Hoyer de los ejemplares voucher de estas muestras.

Por otro lado, en la base de datos pública Genbank, se realizó una búsqueda utilizando como palabra clave “Pterygosomatidae” y se descargaron todas las secuencias disponibles del gen citocromo c oxidasa 1 (Cox1) de los géneros de la familia. Se utilizó una secuencia del género *Neophyllobius* (Prostigmata: Raphignathina: Camerobiidae) como grupo externo, clasificado en la misma cohorte que Pterygosomatidae (Lindquist *et al.*, 2009; Klimov *et al.*, 2018).

Cuadro 3. Ejemplares de *Geckobiella* incluidos en los análisis de distancia y filogenéticos. CNAC = Colección Nacional de Ácaros; GB = GenBank.

Especie	País de recolecta	Repositorio	Identificador
<i>Geckobiella texana</i>	Estados Unidos	CNAC-TXFL18	Gt01
	México	CNAC-DNA0037	Gt02
	México	CNAC-DNA0039	Gt03
	México	CNAC-DNA0074	Gt04
	México	CNAC-DNA0075	Gt05
	México	CNAC-DNA0040	Gt06
	México	CNAC-DNA0079	Gt07
	México	CNAC-DNA0078	Gt08
	México	CNAC-DNA0070	Gt09
	México	CNAC-DNA0004	Gt10
<i>Geckobiella variabilis</i>	México	CNAC-DNA0072	Gv01
	México	CNAC-DNA0077	Gv02
<i>Geckobiella pelaezi</i>	México	CNAC-DNA0038	Gpe
<i>Geckobiella</i> sp.	Estados Unidos	GB-KY922434.1	Gsp

Cuadro 4. Ejemplares de otros géneros y especies de Pterygosomatidae y el grupo externo incluidos en los análisis de distancia y filogenéticos. CNAC = Colección Nacional de Ácaros; GB = GenBank.

Especie	País de recolecta	Repositorio
<i>Bertrandiella chamelaensis</i>	México	CNAC-DNA0011
	México	CNAC-DNA0005
	México	CNAC-DNA0009
<i>Geckobia leonilae</i>	México	CNAC-DNA0007
<i>Geckobia keegani</i>	México	CNAC-DNA0052
<i>Pimeliaphilus rapax</i>	México	CNAC-DNA0020
	México	CNAC-DNA0021
<i>Pimeliaphilus hemidactyli</i>	India	GB-MT668541.1
	India	GB-MT668542.1
	India	GB-MT668543.1
	India	GB-MT668544.1
	India	GB-MT668545.1
<i>Tequisistlana oaxacensis</i>	México	CNAC-DNA0035
<i>Pterygosoma pallidum</i>	Jordania	GB-KT962104.1
<i>Pterygosoma theobaldi</i>	India	GB-KT962103.1
<i>Neophyllobius</i> sp.	Estados Unidos	GB-KY922444.1



Figura 2. Localidades de recolecta de los individuos de *Geckobiella texana* (Banks, 1904) de los que se obtuvieron secuencias de Cox1 que se encuentran depositadas en la CNAC (Mapa realizado con el software QGIS 3.26.3)

VI.2 Secuenciación de material biológico

La extracción de DNA de los ácaros pterigosomátidos (a excepción de una) de las muestras (a excepción de una), se llevó a cabo en el Canadian Centre of DNA Barcoding (CCDB), Guelph, Canadá. Se utilizó el protocolo modificado de Ivanova *et al.* (2006), el cual consistió en colocar la muestra en el buffer de lisis mezclado con proteinasa K por 24 horas a 56°C; al finalizar este tiempo se centrifuga a 1,000g por 1 minuto. Posteriormente se añadió una mezcla de unión (Binding mix) y se homogenizó por rotación para centrifugarla a 1,000g por 20 segundos. Al finalizar este paso, el lisado se transfirió a una placa de fibra de vidrio, se tapó cada una de las reacciones con papel auto-adherente y se centrifugó nuevamente a 5,000g por 5 minutos. Una vez que terminó este paso se procedió a eliminar los contenidos celulares, en principio con un buffer de lavado de proteínas y después con un segundo buffer de lavado, al añadir cada solución se centrifuga a 5,000g primero por 2 minutos y después por 5 minutos. Para eluir el DNA de la placa de fibra de vidrio se utilizó agua bidestilada y por último se volvió a centrifugar a 5,000g por 5 minutos.

La Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) se llevó a cabo de acuerdo con las siguientes especificaciones: se utilizó un volumen final de 6 µL, en los que se incluyeron 3 µL de D-(+)-Trehalosa microbiológica dihidratada (Fluka Analytical), 0.92 µL de agua ultrapura (Hyclone, Thermo Scientific), 0.60 µL de buffer Platinum Taq (Invitrogen), 0.30 µL de MgCl₂ 50 mM (Invitrogen), 0.06 µL de cada oligonucleótido (ver cuadro 5) a una concentración de 0.1 µM, 0.03 µL de dNTP's 10 mM, 0.03 µL de Platinum Taq DNA Polimerasa a 5 U/µL (Invitrogen) y 1 µL de templado. Las condiciones de termociclado fueron: 94°C por 1 minuto; 5 ciclos de: 40 segundos a 94°C, 40 segundos a 45°C y 1 minuto a 72°C; seguidos por 35 ciclos de: 40 segundos a 94°C, 40 segundos a 51°C y 1 minuto a 72°C; finalizando con una extensión final de 5 minutos a 72°C.

Los productos de PCR fueron diluidos en agua de grado molecular en una proporción de 1:4 y secuenciados unidireccionalmente con los oligonucleótidos LepR1 y HCO2138. El volumen total de la reacción de secuenciación fue de 5.5 µL que incluyó: 0.14 µL de Big Dye Terminator v3.1 (Applied Biosystems), 1.04 µL de buffer de

secuenciación 5X (400 mM Tris-HCl pH 9.0 y MgCl₂ 10 mM (Invitrogen)), 2.78 µL de D-(+)-Trehalosa dihidratada de *Saccharomyces cerevisiae* (Sigma Aldrich), 0.48 µL de agua ultrapura (Hyclone Thermo Scientific), 0.56 µL de oligonucleótido (ver Cuadro 5) a una concentración 0.1 µM y 0.5 µL de templado de DNA diluido. Las condiciones de termociclado fueron: 1 minuto a 96°C, 15 ciclos de: 10 segundos a 96°C, 5 segundos a 55°C, 1.25 minutos a 60°C; 5 ciclos de: 10 segundos a 96°C, 5 segundos a 55°C, 1.75 minutos a 60°C, 15 segundos a 60°C y finalmente 15 ciclos de: 10 segundos a 96°C, 5 segundos a 55°C y 2 minutos a 60°C; la extensión final fue por 1 minuto a 60°C. Todo este procedimiento se llevó a cabo en el equipo ABI 3730x1 DNA Analyzer (Applied Biosystems).

Finalmente, la muestra CNAC-TXFL18, recolectada en Estados Unidos fue procesada en las instalaciones del Instituto de Biología de la UNAM, de acuerdo con el protocolo referido por Alfonso-Toledo y Paredes-León (2021).

Cuadro 5. Oligonucleótidos utilizados para la amplificación y secuenciación de DNA por Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR)

Oligonucleótido	Secuencia 5' — 3'	Referencia
LepF1(F)	ATT CAA CCA ATC ATA AAG ATA TTG G	Hebert <i>et al.</i> , 2003
LepR1(R)	TAA ACT TCT GGA TGT CCA AAA AAT CA	
LCO1490(F)	GGT CAA CAA ATC ATA AAG ATA TTG G	Folmer <i>et al.</i> , 1994
HCO2198(R)	TAA ACT TCA GGG TGA CCA AAA AAT CA	

VI.3 Alineamiento y análisis de las divergencias genéticas.

Las secuencias se alinearon con el programa MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization (Kato *et al.*, 2019). El software Mega X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (v. 10.1.8) (Kumar *et al.*, 2018) fue utilizado para el cálculo de las distancias “p” no corregidas entre especies y entre

géneros, éstas últimas se obtuvieron de acuerdo con un árbol de Neighbor-Joining construido en el mismo programa en el que se consideró la similitud entre secuencias, las transiciones y las transversiones.

VI.4 Análisis filogenéticos.

La filogenia de los representantes de *Geckobiella texana* y especies cercanas con base en las secuencias del gen Cox1 fue inferida utilizando métodos probabilísticos: inferencia bayesiana y máxima verosimilitud.

Para la inferencia bayesiana se utilizó el software BEAST 1.10.4 (Drumond y Rambaut, 2007), en el que se utilizaron dos modelos de evolución nucleotídica diferentes uno para las posiciones 1 y 2 del codón (GTR+F+I+G) y otro para la posición 3 (TIM2+F+I+G), esto de acuerdo con Modelfinder (Kalyaanamoorthy *et al.*, 2017). Posteriormente se estableció número de categorías usadas para aproximar a la distribución gamma de 4 y se corrieron 4 cadenas de Markov para 10,000,000 generaciones. Los valores en este árbol son interpretados como los valores de probabilidad posterior de los nodos.

El análisis de máxima verosimilitud se realizó con la versión en línea del programa IQTree (Minh *et al.*, 2020). Los modelos de sustitución de nucleótidos previamente seleccionados (GTR+F+I+G y TIM2+I+G) fueron utilizados para el mismo y el soporte de ramas se evaluó con el estimador estadístico *Ultrafast Bootstrap* a 1,000 réplicas.

VII. RESULTADOS

Se analizaron 30 secuencias parciales del marcador citocromo c oxidasa 1 (Cox1), fragmento de una longitud promedio de 658 pares de bases. Las secuencias representan 12 especies que pertenecen a seis géneros de ácaros de la familia Pterygosomatidae, más un grupo externo. De las 30 secuencias, 10 representan ácaros identificados como *Geckobiella texana*, incluyendo una (Gt01) obtenida de un individuo recolectado a 2.5 km al suroeste del condado de Travis, Texas, Estados Unidos, la localidad tipo de la especie; en lo sucesivo, nos referiremos a este ejemplar como *G. texana sensu stricto* y a esta más el resto (Gt02 – Gt10) como *G. texana s. l.*

VII.1 Distancias genéticas

Los valores de divergencia intragenérica son muy contrastantes. En *Geckobia*, registramos a partir de secuencias de dos especies (*G. leonilae* y *G. keegani*) la divergencia más elevada (22.51%). Dentro de los otros tres géneros se encontró una divergencia genética de 12.36% a 17.62% (cuadro 6).

Cuadro 6. Valores de divergencia genética intragenérica registrados en los ácaros Pterygosomatidae analizados en este estudio.

Género	Porcentaje promedio de divergencia	Número de especies
<i>Geckobia</i>	22.51	2
<i>Geckobiella</i>	12.56	4
<i>Pterygosoma</i>	17.62	2
<i>Pimeliaphilus</i>	12.36	2
<i>Tequisistlana</i> ¹	-	1
<i>Bertrandiella</i> ²	-	1

¹En el caso del género *Tequisistlana* no se obtuvo un valor de divergencia promedio ya que solo se contaba con una secuencia; ²No se presenta la divergencia promedio para *Bertrandiella* ya que las tres secuencias obtenidas corresponden a una sola especie.

Con respecto a las divergencias observadas entre *Geckobiella* y el resto de los géneros de Pterygosomatidae se observó que los valores más altos se presentan entre *Geckobiella* con respecto a *Pimeliaphilus* y *Bertrandiella*; además de la comparación con el grupo externo *Neophyllobius* (Camerobiidae) (cuadro 7).

Cuadro 7. Comparación entre los valores de divergencia genética interespecífica entre especies de cinco géneros de Pterygosomatidae y el género *Geckobiella*, así como con el grupo externo.

Género	Promedio de divergencia	Valor mínimo de divergencia	Valor máximo de divergencia
<i>Neophyllobius</i> (Grupo externo)	30.49	28.96	32.52
<i>Bertrandiella</i>	27.47	24.6	29.61
<i>Geckobia</i>	25.57	22.65	27.9
<i>Pimeliaphilus</i>	27.06	25.37	28.48
<i>Pterygosoma</i>	21.56	18.79	24.41
<i>Tequisistlana</i>	26.39	25.08	27.35

Las divergencias genéticas observadas entre las especies del género *Geckobiella* muestran que entre *Geckobiella* sp. y *Geckobiella texana* s. l. hay una distancia de 16.34%, entre *G. pelaezi* y *G. texana* s. l. de 13.92% y entre *G. variabilis* y *G. texana* s. l. un promedio de 12.62%. Mientras que los valores observados de divergencia intraespecífica de *G. texana* s. l. varían entre 1.29% y 14.72%. Por otro lado, la secuencia de *G. texana* s. str. muestra una divergencia genética alta (11.17% - 14.08%) en relación con las secuencias de *G. texana* s. l. (cuadro 8). Estos valores de divergencia son similares a los exhibidos por *G. texana* s. str. con respecto a las otras especies de *Geckobiella* estudiadas: 12.62% con *G. variabilis*, 13.92% con *G. pelaezi* y 16.34% con *Geckobiella* sp.

Cuadro 8. Valores de divergencia genética (%) para las secuencias de especies del género *Geckobiella*.

	Gsp	Gpe	Gv01	Gv02	Gt01	Gt02	Gt03	Gt04	Gt05	Gt06	Gt07	Gt08	Gt09	Gt10
Gsp	0													
Gpe	13.92	0												
Gv01	16.34	14.08	0											
Gv02	15.86	13.11	2.75	0										
Gt01	16.34	13.92	12.3	12.94	0									
Gt02	17.15	14.89	13.43	13.92	13.59	0								
Gt03	16.83	14.72	13.27	13.75	13.59	3.56	0							
Gt04	16.67	15.21	13.43	13.92	13.59	3.56	1.29	0						
Gt05	16.18	15.21	13.75	13.59	13.11	3.4	4.37	4.37	0					
Gt06	16.83	12.78	11.97	11.97	11.17	7.93	7.28	7.93	8.74	0				
Gt07	15.05	12.62	12.3	12.62	11.33	12.14	12.3	12.3	13.11	10.84	0			
Gt08	14.89	14.4	13.11	13.11	13.11	12.78	12.78	12.94	13.92	11.65	13.59	0		
Gt09	17.31	12.78	14.24	14.56	14.08	13.43	12.94	13.27	13.59	11.49	12.78	14.08	0	
Gt10	16.34	12.94	14.56	14.4	13.92	13.27	14.08	13.75	13.27	12.46	12.46	14.72	3.24	0

VII.2 Análisis filogenéticos

En la hipótesis obtenida con el método de inferencia filogenética de máxima verosimilitud se recuperaron como grupos monofiléticos todos los géneros de la familia Pterygosomatidae incluidos, con valores de ultrafast Bootstrap mayores a 94%, a excepción del género *Pimeliaphilus*, en el que se obtuvo un bajo soporte (60%). Por otro lado, en la inferencia bayesiana los resultados fueron similares, ya que las secuencias del género *Pimeliaphilus* se asociaron conformando dos grupos separados no soportados (pp=0.45) (Figura 3 y 5). En cuanto a las relaciones entre los géneros, en el caso de la inferencia bayesiana el agrupamiento entre *Pterygosoma*, *Geckobiella* y *Geckobia* tiene una probabilidad posterior de 0.97, lo que nos indica un clado soportado, así como el clado conformado por *Bertrandiella* y *Tequisistlana* (pp=1) (Figura 3). La hipótesis de máxima verosimilitud tiene resultados contrastantes ya que las relaciones entre los géneros no se soportan a excepción del clado que incluye a *Bertrandiella* y *Tequisistlana* (ultrafast Bootstrap de 97%) (Figura 5).

Con respecto a las relaciones entre las cuatro especies del género *Geckobiella* analizadas por el método de inferencia bayesiana, se encontró que *Geckobiella pelaezi* y *Geckobiella* sp. Se separan formando un grupo monofilético soportado (valor de probabilidad posterior de 0.93). El grupo conformado por *G. texana* s. l. y *G. variabilis* tiene un soporte alto (0.98). Las relaciones resultantes de los ejemplares de diferentes poblaciones de *G. texana* podemos resumirlas de la siguiente manera: 1) *G. texana* s. l. no representa un grupo monofilético (Figura 4), 2) *G. texana* (Gt09), Oaxaca y (Gt10) de Jalisco forman un grupo monofilético (pp=1) (Clado "A"), 3) el clado "A" es el grupo hermano del clado formado por *G. variabilis* + los representantes restantes de *G. texana*, incluyendo el ejemplar de la localidad tipo (Gt01 - Gt08), aunque como podemos ver (Figura 4) no está soportado (0.83 de probabilidad posterior), 4) *G. variabilis* se recupera como un grupo monofilético soportado (pp=1) y 5) cinco terminales de *G. texana* (Gt02- Gt06) integran un grupo monofilético (Clado "B") con alto valor de soporte (1) (= Clado "B").

Por otro lado, en el análisis de máxima verosimilitud (log verosimilitud del árbol: 6068.75) los resultados obtenidos son similares al análisis de inferencia bayesiana, *Geckobiella* sp. y *G. pelaezi* de igual forma se separan en un clado no soportado (77%) y el clado formado por *G. texana* s. l. y *G. variabilis* tiene un soporte alto (98%). Finalmente, los clados A (bootstrap de 100%) y B (bootstrap de 98%) obtenidos en el análisis de inferencia bayesiana también se recuperaron con máxima verosimilitud (Figura 6).

La posición filogenética de *G. texana* s. str. (Gt01) es incierta, ya que en la hipótesis con inferencia bayesiana representa el grupo hermano del clado "A" aunque esta relación no está soportada (pp=0.2), ambos conforman el grupo hermano de *G. variabilis* con soporte bajo (0.36) (ver Figura 4). Mientras que en la hipótesis con verosimilitud máxima se recupera como grupo hermano de *G. variabilis* con un soporte bajo (37%) (ver Figura 6).

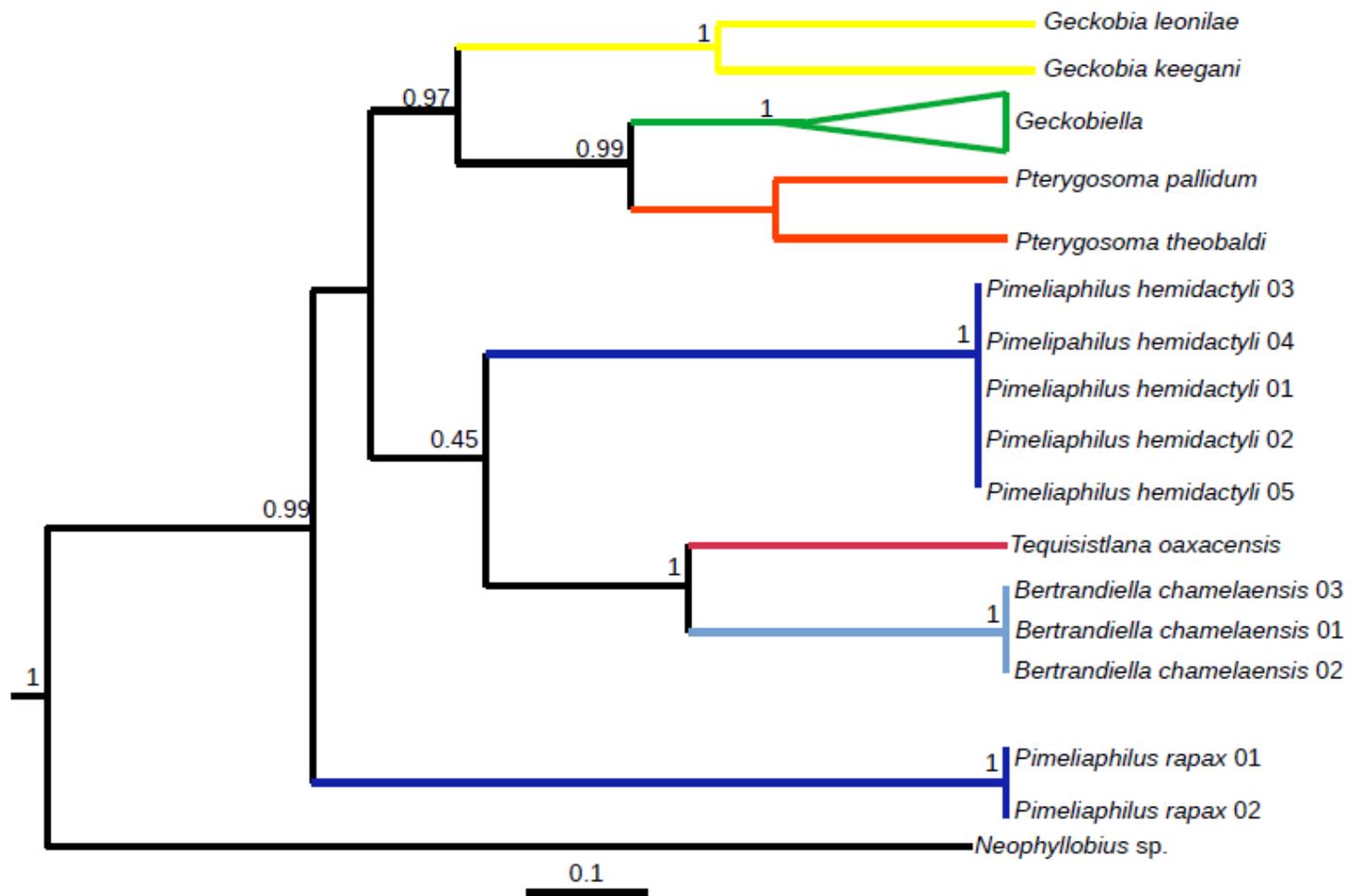


Figura 3. Árbol filogenético obtenido con inferencia bayesiana a partir de secuencias parciales del gen Cox1. Los valores de probabilidad posterior se muestran sobre las ramas. El taxón *Geckobiella* se muestra resumido

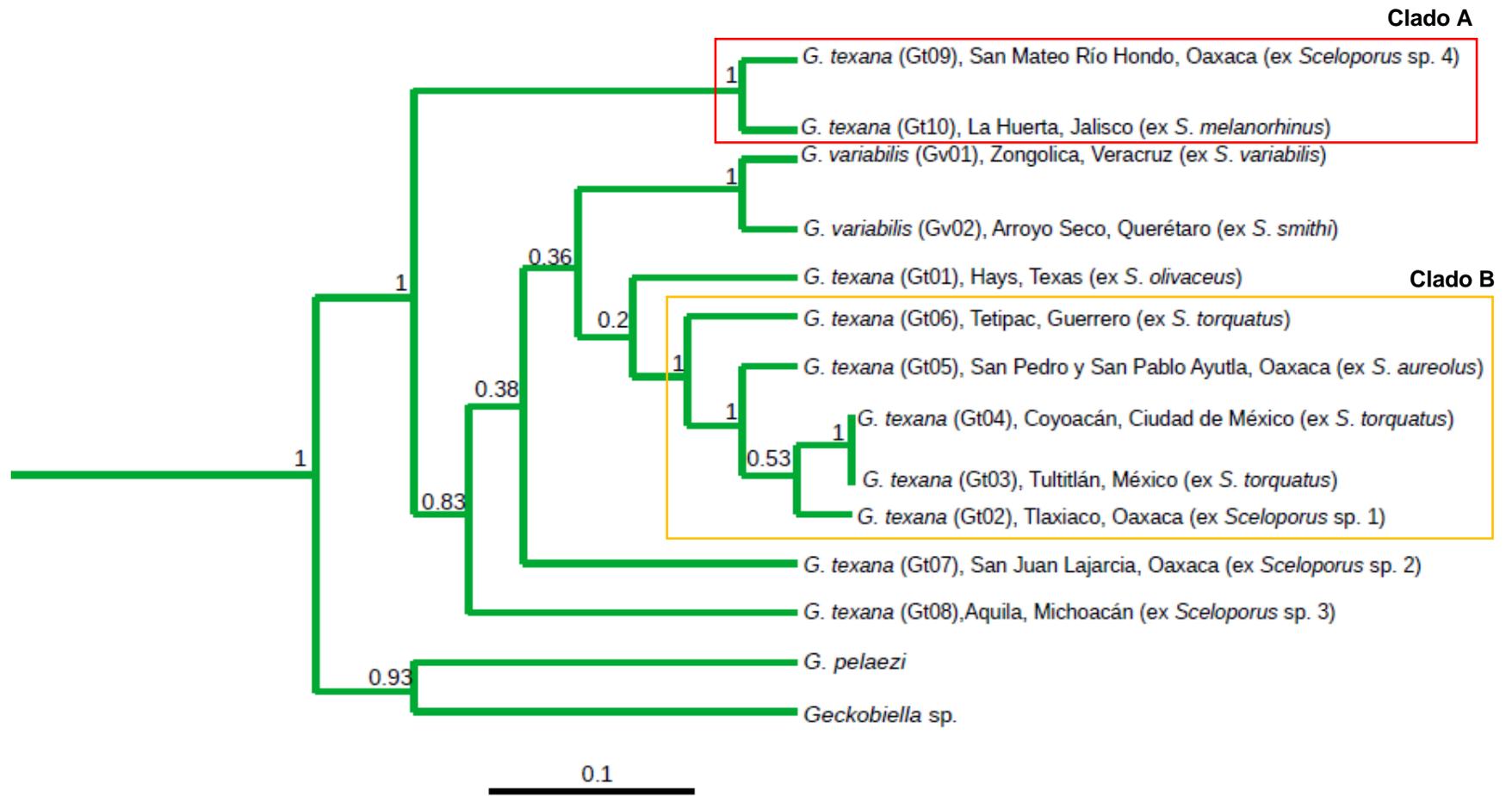


Figura 4. Hipótesis filogenética al interior de *Geckobiella*, a partir del árbol obtenido con inferencia bayesiana. Los valores de probabilidad posterior (%) se muestran sobre las ramas.

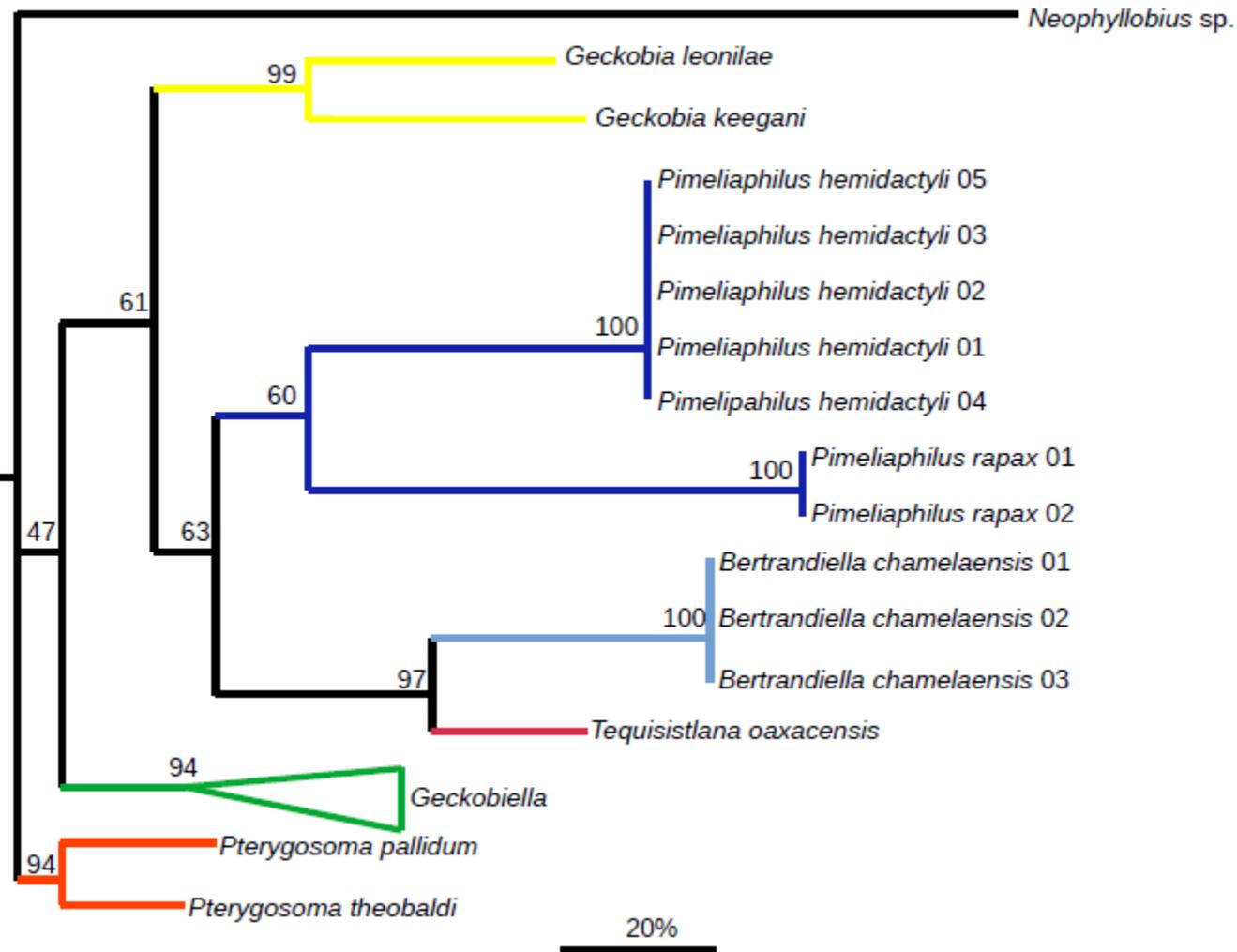


Figura 5. Árbol filogenético obtenido con máxima verosimilitud a partir de secuencias parciales del gen Cox1 (log verosimilitud -6068.75). Los valores de ultrafast Bootstrap (%) se muestran sobre las ramas. El taxón *Geckobiella* se muestra resumido.

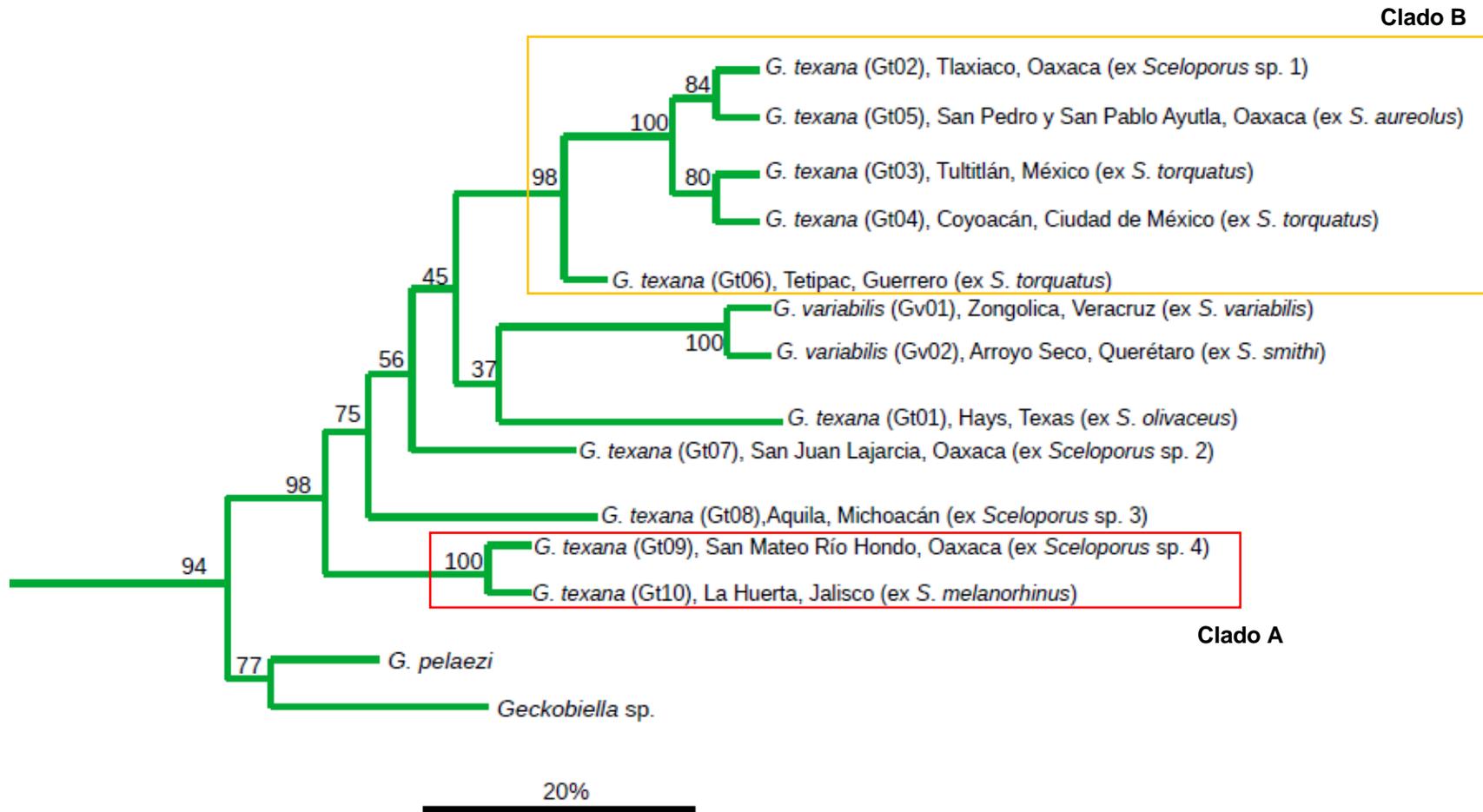


Figura 6. Hipótesis filogenética al interior de *Geckobiella*, a partir del árbol obtenido con máxima verosimilitud. Los valores de ultrafast Bootstrap (%) se muestran sobre las ramas.

VIII. DISCUSIÓN

El objetivo principal de este estudio fue realizar una prospección molecular para la búsqueda de especies crípticas en *Geckobiella texana*, la cual, como ya se mencionó, es una especie parásita de lagartijas, cuya delimitación taxonómica se ha basado principalmente en el análisis de caracteres morfológicos tales como: forma corporal, hipertriquia idiosomal y quetotaxia de las patas.

Nadler y Pérez-Ponce de León (2011) mencionan que la distancia o divergencia genética se ha usado para evaluar qué tan diferentes son los individuos que pertenecen a dos presuntos taxones. Este enfoque se basa en la premisa de que existe un valor mínimo de diferencia, que cuando se rebasa permite el reconocimiento de especies separadas, para esto es necesario comparar estas cifras con las obtenidas para otros grupos, generalmente congéneres. Considerando esto, en esta investigación realizamos comparaciones con varios grupos externos que, en este caso, fueron: las especies de otros géneros de la familia Pterygosomatidae (*Pterygosoma*, *Geckobia*, *Pimeliaphilus*, *Bertrandiella* y *Tequisistlana*) y además otras tres especies del género *Geckobiella* distintas a *G. texana*.

Como resultado de estas comparaciones se obtuvieron los datos mostrados que indican que las secuencias analizadas del gen Cox1 de las diferentes especies de cada género de Pterygosomatidae, presentan valores de divergencia relativamente altos que van de 12.36% en *Pimeliaphilus* (*P. hemidactyli* y *P. rapax*) a 22.51% en *Geckobia* (*G. leonilae* y *G. keegani*), este último género representado por especies clasificadas en diferentes grupos de especies. Estos datos de divergencias genéticas a nivel de géneros son cercanos a los obtenidos en otros trabajos con pterigosomátidos, como el de Fajfer y Karanth (2022), quienes registran valores de divergencia dentro de los géneros *Geckobia* y *Pterygosoma* (21.8% y 20.1% respectivamente), y con otros prostigmados, tal es el caso de Duarte *et al.* (2019) que en ácaros del género *Abacarus* (Prostigmata: Eupodides: Eriophyidae) observan que la divergencia promedio del gen Cox1 entre especies del género es de 21.1% (± 2.4).

Por otro lado, los valores de divergencia interespecífica obtenidas entre *Geckobiella* y especies de los otros géneros de Pterygosomatidae (desde 21.56% con *Pterygosoma* hasta 27.47% con *Bertrandiella*, ver cuadro 7) son muy similares a los reportados en otros estudios; por ejemplo, Navajas *et al.* (1998) obtienen valores de 6.2 y 10.2 a 11.6% en su análisis que incluyó a *Tetranychus urticae*, *Amphytetranychus viennensis* y *Mononychellus progresivus* (Prostigmata: Raphignathina: Tetranychidae). Mientras que Skoracka y Dabert (2010) registran un valor de divergencia de 20.4% \pm 4.5 entre especies de *Aceria* y *Abacarus histrix* (Prostigmata: Eupodides: Eriophyidae), además, mencionan que en insectos y otros arácnidos no ácaros se han documentado valores de hasta 29.9%. Fajfer y Karanth (2021) reportan hasta 31% de diferencia entre secuencias de *Pimeliaphilus* y *Geckobia* (Prostigmata: Raphignathina: Pterygosomatidae) y Fajfer y Karanth (2022) mencionan valores de 32.5% de divergencia entre *Geckobia* y *Pterygosoma*.

Con respecto a los valores de las divergencias interespecíficas promedio (11.97 a 17.31%) en el género *Geckobiella* (*i. e.*, *G. texana s. l.*, *G. variabilis*, *G. pelaezi* y *Geckobiella* sp. (anteriormente *Cyclurobia* sp.)) también son similares a los valores reportados para otros pterigosomátidos como *Geckobia* con 7.1 a 32.7% (Fajfer y Karanth, 2022) e incluso para géneros de prostigmados como en las especies de *Hygrobates* (Prostigmata: Parasitengonina: Hygrobatidae) con 22.57% (Martin *et al.*, 2010) y *Torotroglia* (Prostigmata: Raphignatina: Syringophilidae) de 9.6 a 14.7% (Glowska *et al.*, 2013). En este sentido, es importante señalar que nuestros valores de divergencia genética también son similares al 8.3% obtenido por Trejo-Palacios (2019) al analizar secuencias de Cox1 entre *G. texana* y *G. trombidiformis*.

La divergencia genética intraespecífica en pterigosomátidos fue de 0.22% en *Bertrandiella chamelaensis* y 2.75% en *Geckobiella variabilis*. Sin embargo, en lo que respecta a *Geckobiella texana s. l.* la divergencia es mucho más variable, de 1.29 a 14.08%, estos valores intraespecíficos son muy amplios comparados con los observados en otros trabajos realizados para el gen mitocondrial Cox1; Navajas *et al.* (1998) reportan porcentajes de 1.5 a 5% en *Tetranychus urticae*; Martin *et al.* (2010) mencionan cifras entre 0.56 y 1.36% en poblaciones de *Hygrobates nigromaculatus*, mientras que Glowska

et al. (2013) encuentran divergencias de 0.1 a 2% en especies de *Torotroglia* (*T. merulae*, *T. rubeculi* y *T. philomelos*); y Fajfer y Karanth (2021) registran divergencias intraespecíficas de 0.3% (± 0.002) en *Pimeliaphilus hemidactyli*. Adicionalmente, Hebert *et al.* (2004) y Witt *et al.* (2006), describen el uso de un Umbral de Diferenciación de Especies (Species Screening Threshold, SST) el cual puede utilizarse para reconocer especies provisionales y equivale a 10 veces el porcentaje de divergencia intraespecífica del grupo de estudio, estos autores reportan valores de 4.3 y 3.75% con aves y anfípodos respectivamente. Por lo tanto, es evidente que los valores más altos de divergencia nos están indicando la presencia de más de una especie dentro de *Geckobiella texana s. l.*

Respecto a *Geckobiella texana s. str.*, cuyos ejemplares tipo fueron recolectados sobre la lagartija *Sceloporus olivaceus* provenientes del condado de Travis, Texas, Estados Unidos, en este estudio se obtuvo una secuencia de Cox1 de un individuo recolectado sobre el mismo huésped tipo, de un condado colindante (Hays), ubicado aproximadamente a 2.5 km al suroeste del condado de Travis. Ahora bien, los valores de divergencia observados entre la secuencia de *G. texana s. str.* (que consideramos el representante de la localidad tipo) comparado con el resto de las secuencias de otras *G. texana* de México, se encuentran en el intervalo de 11.1 a 14.08%, muy por arriba de los valores descritos en la literatura. Por lo tanto, con la evidencia brindada por el Cox1 podemos considerar que *G. texana s. str.* (Gt01) no es conespecífica con los restantes *G. texana s. l.* (Gt02 – Gt10) y que se trata de un conjunto de especies crípticas.

Con respecto a los análisis filogenéticos, es importante recalcar que las relaciones no se resuelven a nivel de género, y no son concuerdan con las hipótesis morfológicas de Paredes-León *et al.* (2012), Paredes-León (2013) y Fajfer (2019), excepto que se recupera a *Tequisistlana* y a *Bertrandiella* como grupos hermanos (Figuras 3 y 5) al igual que Paredes-León (2013) y que en nuestra hipótesis generada con máxima verosimilitud los géneros *Tequisistlana*, *Bertrandiella* y *Pimeliaphilus* forman un grupo monofilético como en la hipótesis de Paredes-León *et al.* (2012). Sin embargo, hay que tomar en cuenta que en los trabajos publicados se tuvo una representatividad diferente de géneros y especies, y que, en este caso, al haber utilizado el fragmento Cox1 se conoce que no

es tan informativo para dilucidar las relaciones por arriba del nivel de especie (Navajas y Fenton, 2000; Cruickshank, 2002; Dabert, 2006).

Ahora bien, en el caso de las secuencias de *G. texana s. l.*, se puede apreciar que estas se agrupan formando un grupo parafilético con respecto a *G. variabilis*, sin embargo, hay que considerar que en estas ramas no se soportan (Figuras 4 y 6). Por otro lado, al igual que en el caso de las divergencias genéticas, la secuencia de *G. texana s. str.* (Gt01) proveniente del estado de Texas en Estados Unidos se agrupa en un clado interno que incluye a otras *G. texana s. l.* (Gt02 - Gt08) y a *G. variabilis* con soporte bajo (0.36 de probabilidad posterior y 45% de ultrafast Bootstrap) en las hipótesis con inferencia bayesiana y máxima verosimilitud. Con respecto a los clados observados en este estudio (Clados A y B), es posible que factores como la especificidad de huésped y la distribución geográfica de los ejemplares incluidos influyan en la conformación de los mismos, ya que se ha propuesto que estas variables intervienen en la especiación de especies crípticas de parásitos (Nadler y Pérez-Ponce de León, 2011).

Retomando a Nadler y Pérez-Ponce de León (2011) las especies de parásitos consideradas como complejos de especies crípticas generalmente presentan una distribución geográfica extensa y una amplia gama de huéspedes. A este respecto, los ejemplares de *G. texana* secuenciados provienen de distintas zonas dentro del área de distribución de esta especie (ver figura 2), particularmente de diferentes especies de lagartijas del género *Sceloporus* en México (ver Anexo 1); en concordancia con esto, estudios como el de Navajas *et al.* (1998) con *Tetranychus urticae* y el de Skoracka y Dabert (2010) con *Abacarus hystrix* respaldan sus hipótesis de especies crípticas con, entre otros elementos, las distribuciones amplias de estas especies.

Por otro lado, en cuanto a la especificidad de huéspedes, como ya se mencionó los diferentes registros de *G. texana s. l.* la asocian con lagartijas de la familia Phrynosomatidae (cuadro 2), mencionándose a los géneros *Phrynosoma*, *Petrosaurus*, *Urosaurus* y *Sceloporus*, siendo las especies de este último, sus huéspedes más frecuentes. Con base en esto, *G. texana s. l.* es una especie pleioxena (*sensu* Walter y Proctor, 2013) ya que se asocia con organismos de géneros distintos en una misma

familia. Sin embargo, un aspecto muy relevante de estos artrópodos es que la totalidad de su ciclo de vida transcurre sobre un solo individuo huésped, por lo que han establecido una relación muy estrecha con sus huéspedes. Evidencia de esto último lo vemos en *G. variabilis* que se ha encontrado parasitando a lagartijas *Sceloporus* del grupo *variabilis* (*i. e.*, *S. variabilis* Wiegmann, 1834, *S. smithi* Hartweg & Oliver, 1937, *S. teapensis* Günther 1890) (Paredes-León y Guzmán Cornejo, 2015; Buendía-Quiñones *en prep.*). Por lo tanto es fundamental estudiar más especies de *Sceloporus* en busca de *Geckobiella texana s. l.*, así como explorar detalladamente la morfología de estos ácaros, ya que existe una alta posibilidad de que los individuos aquí estudiados que fueron recolectados en diferentes especies de lagartijas *Sceloporus* puedan conformar especies distintas.

Diferentes estudios muestran fenómenos similares, como los de Lohse *et al.* (2002), quienes mencionan un posible evento de coespeciación en el ácaro *Otodectes cynotis* Hering, 1838 (Astigmatina: Psoroptidae) relacionado con los diferentes organismos a los que parasita, o Glowska *et al.* (2013) quienes reportan que ácaros del género *Torotroglia* tienen diferencias morfológicas, que no se habían descrito hasta su trabajo y que estas se deben a la diversidad estructural de las plumas de sus huéspedes; y Fajfer y Karanth (2021) quienes apuntan que organismos del género *Pimeliaphilus*, otro miembro de la familia Pterygosomatidae, tiene preferencias por parasitar a ciertas especies de geckos, aun cuando estos vivan en comunidades diversas que ofrezcan a los ácaros gran cantidad de huéspedes distintos, y proponen que las diferencias en factores ambientales como la exposición al sol y las condiciones térmicas son los determinantes detectados por los ácaros que les permiten diferenciar entre los geckos.

Es importante referir nuevamente el trabajo de Nadler y Pérez-Ponce de León (2011), en el que se menciona que una vez que se evidencia la presencia de potenciales especies crípticas debe hacerse uso de otras herramientas propuestas por la taxonomía integrativa, como el análisis de otros fragmentos del DNA y una revisión morfológica minuciosa; con estos datos puede establecerse que en realidad las especies son “pseudocrípticas”, definidas como aquellas en las que tras una revisión morfológica minuciosa se encuentran diferencias suficientes para clasificarlas como especies

distintas. En este sentido, en el trabajo de Trejo-Palacios (2019) se realizan análisis filogenéticos y de divergencia genética de ácaros del género *Geckobiella* en el Altiplano Mexicano e incluye a las especies *G. texana* y *G. trombidiformis* y la divergencia genética reportada para Cox1 (8.3%) es muy similar a la registrada en este trabajo. En su análisis se incluye también la descripción de caracteres morfológicos con los que concluye que *G. texana* es una especie con una gran plasticidad fenotípica; sin embargo, es importante señalar, que en dicho trabajo no se propusieron hipótesis de homología para las sedas de las patas y únicamente se contabilizaron, lo que pudo haber generado incongruencia entre las hipótesis filogenéticas generadas con caracteres morfológicos y moleculares. Así que sus conclusiones podrían estar subestimando la biodiversidad de estos pterigosomátidos, ya que de acuerdo con Laska *et al.* (2018) deben consultarse otras fuentes de datos (ecológicos, geográficos, etc.) para definir si esta variabilidad morfológica puede estar asociada a una separación genética total o parcial.

Para finalizar, se debe enfatizar que los resultados obtenidos en este trabajo tienen grandes limitantes asociadas a la amplia distribución de los individuos de *G. texana*. Moritz y Cicero (2004) mencionan que se debe tener mucha cautela con el uso de marcadores moleculares únicos, como los fragmentos de Cox1, para realizar una delimitación de especies, ya que establecen que debe conocerse la variación de este gen en todos los miembros del género y que lo ideal es obtener secuencias de diferentes subpoblaciones que se encuentren a lo largo de toda el área de distribución de las especies a trabajar. Es en este sentido que puede plantearse, como perspectivas a futuro, ampliar la obtención de secuencias de otros individuos dentro del amplia área de distribución de *G. texana*, así como obtener muestras de individuos provenientes de diferentes especies de huéspedes y respaldar los datos obtenidos con observaciones de la morfología de los ácaros.

IX. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

- El análisis de las divergencias genéticas interespecíficas realizado en este estudio con secuencias del gen citocromo c oxidasa I, arrojó valores que son cercanos a aquellos de divergencia interespecífica reportados en la literatura para otros grupos de ácaros.
- Las divergencias genéticas entre *Geckobiella texana s. str.* (Gt01) y las *G. texana s. l.* (Gt02 – Gt10) son muy altas (11.17 a 14.08%), por lo que es posible que representen especies diferentes. En particular para las muestras mexicanas de *Geckobiella texana* (Gt02 - Gt10) la divergencia genética es más variable (3.24 a 14.08%), por lo que, al menos con los datos del gen Cox1, pueden representar un complejo de especies crípticas.
- En los análisis filogenéticos realizados con ambos métodos, todos los géneros de la familia Pterygosomatidae analizados se obtuvieron como grupos monofiléticos.
- *Geckobiella texana s. l.* es un grupo parafilético con respecto a *G. variabilis*. Las secuencias de *G. texana s. l.* y *G. variabilis* conforman un clado soportado con valores de probabilidad posterior de 99% y Ultrafast bootstrap de 98%.
- La posición filogenética de *G. texana s. str.* es incierta ya que las agrupaciones que forma con otras secuencias de *G. texana s. l.* no se soportan (pp=0.2 y Ultrafast bootstrap de 37%)
- En los análisis filogenéticos la secuencia de *Geckobiella texana* del estado de Texas presentó relaciones poco claras con las de otros individuos de la especie recolectados de localidades en México.
- Características como la distribución geográfica y la especificidad de huésped coincidieron con los resultados de los análisis filogenéticos, es decir, algunas muestras procedentes de localidades cercanas (estado de México) y de huéspedes de la misma especie (*Sceloporus torquatus*) se agruparon (Gt03 y Gt04), .

- Con los datos obtenidos, basados en el análisis de secuencias del gen Cox1, se puede establecer que *Geckobiella texana* conforma un conjunto de especies crípticas.
- Es indispensable realizar los análisis morfológicos de los ejemplares estudiados, así como explorar organismos provenientes de más huéspedes *Sceloporus* de otras localidades del área de distribución y por último incluir algún marcador adicional que brinde mayor soporte a nuestras observaciones.

X. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alberti, G., Peretti, A. 2002. Fine structure of male genital system and sperm in Solifugae does not support a sister-group relationships with Pseudoscorpiones (Arachnida). *The Journal of Arachnology*. 30: 268-274.
- Alfonso-Toledo, J., Paredes-León, R. 2020. Molecular and morphological identification of Dermanyssoid mites (Parasitiformes: Mesostigmata: Dermanyssoidea) causatives of parasitic outbreak on captive snakes. *Journal of Medical Entomology*. 58(1): 246-251.
- Allred, D., Beck, E. 1962. Ecological distribution of mites on lizards at the Nevada Atomic Test site. *Herpetologica*. 18(1): 47-51.
- Anderson, D., Trueman, J. 2000. *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) is more than one species. *Experimental and applied Acarology*. 24: 165-189.
- Antonovskaia, A. 2018. Using DNA markers in studies of chigger mites (Acariformes: Trombiculidae). *Entomological review*. 98(9): 1351-1368.
- Baldwin, K. 1999. *Effects of mites on the physiology and performance of the Florida scrub lizard Sceloporus woodi*. Doctoral thesis. University of Florida. 142pp. <https://archive.org/details/effectsofmiteson00bald/page/n153/mode/2up>.
- Banks, N. 1904. A treatise on the Acarina, or mites. *Proceedings of the United States National Museum*. 28: 1-114.
- Banks, N. 1915. Descriptions of some new mites. *Proceedings of the entomological Society of Washington*. 7(2): 133-142.
- Belozherov, V. 2008. Calyptostasy: its role in the development and life histories of the parasitengone mites (Acari: Prostigmata: Parasitengona). *Acarina*. 16(1): 3-19.
- Bertrand, M., Pedrono, M., 1999. Euryxenie et stenoxenie du genre *Geckobia* Mégnin (Actinedida: Pterygosomatidae): recolte de *Geckobia enigmatica* n. sp. sur une tortue terrestre malgache (*Geochelone yniphora*). *Acarologia*. 40: 147-153.

- Bertrand, M., Modry, D. 2004. The role of mite pocket-like structures of *Agama caudospinosa* (Agamidae) infested by *Pterygosoma livingstonei* sp. n. (Acari: Prostigmata: Pterygosomatidae). *Folia Parasitologica*. 51: 61-66.
- Bickford, D., Lohman, D., Sodhi, N., Ng, P., Meier, R., Winker, K., Ingram, K., Das, I. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*. 22(3): 148-155.
- Blouin, M. 2002. Molecular prospecting for cryptic species of nematodes: mitochondrial DNA versus internal transcribed spacer. *International journal of parasitology*. 32: 527-531.
- Bochkov, A., O'Connor, B. 2006. A review of the external morphology of the family Pterygosomatidae and its position within the Prostigmata (Acari: Acariformes). *Parazitologiya*. 40: 201-214.
- Cabus, L., da Silva, F., Barbosa, G., Bianque, J. 2019. Parasites of *Gymnodactylus darwiini* Gray, 1845 (Squamata: Phyllodactylidae) from an Atlantic Rainforest fragment. *Acta Tropica*. 192: 123-128.
- Cruickshank, R. 2002. Molecular markers for the phylogenetics of mites and ticks. *Systematic and applied Acarology*. 7: 3-14.
- Dabert, M. 2006. DNA markers in the phylogenetics of the Acari. *Biological Letters*. 43(2): 97-107.
- Davidson, J. 1958. A new species of lizard mite and a generic key to the family Pterygosomatidae. *Proceedings of the entomological society of Washington*. 60(2): 75-79.
- Delfino, M., Ribeiro, S., Furtado, I., Anjos, L., Almeida, W. 2011. Pterygosomatidae and Trombiculidae mites infesting *Tropidurus hispidus* (Spix, 1825) (Tropiduridae) lizards in northeastern Brazil. *Brazilian journal of biology*. 71(2): 549-555.

- Dominguez, L., Lezcano, J., Rodríguez, I., Miranda, R., Bermúdez, R. 2020. Is *Geckobiella stamii* (Acari: Pterygosomatidae) a hyperparasite or phoretic on *Amblyomma dissimile* (Acari: Ixodidae) associated with *Iguana iguana* from Panama? *Acarologia*. 60(1): 40-44.
- Drummond, A., Rambaut, A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*. 7: 214.
- Duarte, M., Santos, R., Skoracka, A., Santos, E., Navia, D. 2019. Integrative taxonomy of *Abacarus* mites (Eriophyidae) associated with hybrid sugarcane plants, including descriptions of a new species. *Experimental and applied acarology*. 78: 373-401.
- Fajfer, M. 2012. Acari (Chelicerata) parasites of reptiles. *Acarina*. 20: 108-129.
- Fajfer, M., Melnikov, D., Dabert, M. 2016. Three new species of the genus *Pterygosoma* Peters (1849) (Acariformes: Pterygosomatidae) from agamid lizards (Sauria: Agaminae) with DNA barcode data. *Systematic parasitology*. 93: 791-814.
- Fajfer, M. 2019. Systematics of reptile associated scale mites of the genus *Pterygosoma* (Acariformes: Pterygosomatidae) derived from external morphology. *Zootaxa*. 4603(3): 401-440.
- Fajfer, M., Karanth, P. 2021. Integrating a morphological description with DNA barcode data of a new species of the genus *Pimeliaphilus* (Acariformes: Pterygosomatidae). with the analysis of its host specificity and a key to the genus. *Systematic & applied acarology*. 26(2): 438-454.
- Fajfer, M., Karanth, P. 2022. New morphological and molecular data reveal an underestimation of species diversity of mites of the genus *Geckobia* (Acariformes: Pterygosomatidae) in India. *Diversity*. 14. <https://doi.org/10.3390/d14121064>
- Farmaki, R., Simou, C., Papadopoulos, E., Koutinas, A., Saridomichelakis, M. 2013. Effectiveness of a single application of 0.25% fipronil solution for the treatment of hirsutielliosis in captive green iguanas (*Iguana iguana*): an open-label study. *Parasitology*. 140: 1144-1148.

- Flores-Villela, O., García-Vázquez, U. 2014. Biodiversidad de reptiles en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Supl. 85: S467-S475.
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., Vrijenhoek, R. 1994. DNA primers for amplifications of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular marine biology and biotechnology*. 3(5): 294-299.
- Francke, O. 2014. Biodiversidad de Arthropoda (Chelicerata: Arachnida ex Acari) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85: 408-418.
- Gadsden, H. 1988. Comparación altitudinal de ectoparásitos de lagartijas del complejo *Sceloporus grammicus* (Reptilia, Iguanidae) en la sierra de Tepoztlán, Morelos, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 30: 21-31.
- Giribet, G., Edgecombe, G. 2012. Reevaluating the Arthropod Tree of Life. *Annual Review of Entomology*. 57: 167-186.
- Giribet, G., Edgecombe, G. 2020. *The invertebrate tree of life*. Oxfordshire, U. K. Princeton University Press. 589 pp.
- Glowska, E., Dragun-Damian, A., Dabert, J. 2013. DNA-barcoding contradicts morphology in quill mite species *Torotroglia merula* and *T. rubeculi* (Prostigmata: Syringophilidae). *Folia parasitologica*. 60(1): 51-60.
- Goff, M. 1979. *Geckobiella texana* (Banks). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society for 1976*. 23(1): 10.
- Goldberg, S., Bursey, C. 1991a. Integumental lesions caused by ectoparasites in a wild population of the side-blotched lizard (*Uta stansburiana*). *Journal of wildlife diseases*. 27(1): 68-73.
- Goldberg, S., Bursey, C. 1991b. Duration of attachment by mites and ticks on the iguanid lizards *Sceloporus graciosus* and *Uta stansburiana*. *Journal of Wildlife Diseases*. 27(4): 719-722.

- Goldberg, S., Bursey, C. 1993. Duration of attachment of the chigger, *Eutrombicula lipovskyana* (Trombiculidae) in mite pockets of Yarrow's spiny lizard, *Sceloporus jarrovi* (Phrynosomatidae) from Arizona. *Journal of wildlife diseases*. 29(1): 142-144.
- Goldberg, S., Bursey, C. 1994. Prevalence of ectoparasite infestation in neonate Yarrow's Spiny Lizards, *Sceloporus jarrovi* (Phrynosomatidae), from Arizona. *Great Basin Naturalist*. 54(2): 189-190.
- Goodwin, M. 1954. Observations on the biology of the lizard mite *Geckobiella texana* (Banks) 1904 (Acarina: Pterygosomatidae). *Journal of Parasitology*. 40: 54-59.
- Grayson, M. 1954. *Studies on Geckobiella texana, Banks, with a key to the family Pterygosomidae*. Masters Theses. University of Massachusetts Amherst. 70pp. <https://scholarworks.umass.edu/theses>.
- Guzmán-Cornejo, C., García-Prieto, L., Zúñiga-Vega, J. 2018. First quantitative data on the ectoparasitic mites of *Sceloporus torquatus* (Squamata) from the Ecological Reserve of Pedregal de San Angel in Central Mexico. *Acarologia*. 58(4): 868-874.
- Hebert, P., Cywinska, A., Ball, S., de Waard, J. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London*. 270: 313-321.
- Hebert, P., Stoeckle, M., Zemlak, T., Francis, C. 2004. Identification of birds through DNA barcodes. *PLOS Biology*. 2(10): 1657-1663.
- Hirst, A. 1917. On some new mites of the suborder Prostigmata living on lizards. *Annals and Magazine of Natural History*. 8: 136-143.
- Hoffmann, A. 1969. Ácaros parásitos de batracios y reptiles en México. *Revista Latinoamericana de Microbiología y Parasitología*. 11: 209-016.
- Hoffmann, A., López-Campos, G. 2000. *Biodiversidad de los ácaros de México*. Ciudad de México. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México. 230 pp.

- Ivanova, N., Dewaard, J., Hebert, P. 2006 An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high quality DNA. *Molecular ecology notes*. 6: 998-1002.
- Jack, K. 1959. Additional hosts and locality records for *Geckobiella texana* (Banks), 1904 (Acarina, Pterygosomatidae). *Parasitology*. 49: 462-463.
- Jackson, A. 2015. Preface: the evolution of parasite genomes and the origins of parasitism. *Parasitology*. 142: S1-S5.
- Juárez-Heredia, V., Vicente, N., Robles, C., Halloy, M. 2014. Mites in the neotropical lizard *Liolaemus pacha* (Iguania: Liolaemidae): Relation to body size, sex and season. *South American journal of Herpetology*. 9(1): 14-19.
- Kalúz, S., Literák, I. 2019. A description of the male of *Geckobiella donnae* Paredes-León, Klompen et Pérez, 2012 (Acari: Pterygosomatidae) from captive iguanas in Honduras. *Folia Parasitologica*. 66:003 doi: 10.14411/fp.2019.003.
- Kalyaanamoorthy, S., Minh, B., Wong, T., von Haeseler, A., Jermini, L. 2017. ModelFinder: Fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods*. 14: 587-589. <https://doi.org/10.1038/nmeth.4285>.
- Katoh, K., Rozewicki, J., Yamada, K. 2019. MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics*. 20(4): 1160-1166.
- Klimov, P., OConnor, B., Chetverikov, P., Bolton, S., Pepato, A., Mortazavi, A., Tolstikov, A., Bauchan, G., Ochoa, R. 2018. Comprehensive phylogeny of acariform mites (Acariformes) provides insights on the origin of the four-legged mites (Eriophyoidea), a long branch. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 119: 105-117.
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyas, C., Tamura, K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*. 35(6): 1547-1549.

- Lane. J. 1954. A redescription of the american lizard mite *Geckobiella texana* (Banks), 1904, with notes on systematics of the species (Acarina: Pterygosomatidae). *Journal of Parasitology*. 40: 93-99.
- Laska, A., Majer, A., Szydło, W., Karpicka-Ignatowska, K., Hornyák, M., Labrzycka, A., Skoracka, A. 2018. Cryptic diversity within grass-associated *Abacarus* species complex (Acariformes: Eriophyidae), with the description of a new species , *Abacarus plumigem*. sp. *Experimental and applied Acarology*. 76: 1-28.
- Lawrence, R. 1953. Two new scale-mite parasites of lizards. *Proceedings of the United States National Museum*. 103(3312): 9-18.
- Lindquist, E. 1984. Current theories on the evolution on major groups of Acari and on their relationships with other groups of Arachnidawith consequent implications for their classification. En Griffiths, D., Bowman, C. *Acarology VI*. Chichester. Ellis Horwood. 28-62.
- Lindquist, E., Krantz, G., Walter, D. 2009. Classification. En: Krantz, G., Walter, D. *A manual of acarology*. 3^a Edición. Texas. E. U. A. Texas Tech University Press. 233-420.
- Lohse, J., Rinder, H., Gothe, R., Zahler, M. 2002. Validity of species status of the parasitic mite *Otodectes cynotis*. *Medical and veterinary entomology*. 16(2): 133-138.
- Marques, P. 2017. *Parasitology: A conceptual approach*. U. S. A., New York. Arcler Press.
- Martin, P., Dabert, M., Dabert, J. 2010. Molecular evidence for species separation in the water mite *Hygrobates nigromaculatus* Lebert, 1879 (Acari, Hydrachnidia): evolutionary consequences of the loss of larval parasitism. *Aquatic sciences*. 72: 347-360.
- Maurer, J., Burton, F., McClave, C., Kinsella, J., Wade, S., Cooley, J., Calle, P. 2019. Parasites of the blue iguana (*Cyclura lewisi*) from Grand Cayman Island. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. 50(4): 947-955.

- Megía-Palma, R., Paranjpe, D., Cooper, R., Blaimont, P., Sinervo, B. 2020. Male color armaments in lizards and a role for parasites in intrasexual selection. *Authorea*. <http://dx.doi.org/10.22541/au.160315197.71173128/v1>
- Mendoza-Roldán, J., Rocha, S., Castilho-Onofrio, V., Marcili, A., Borghi, B., Latrofa, M., Benelli, G., Otranto, D., Barros-Batesti, D. 2021. Molecular detection of vector-borne agents in ectoparasites and reptiles from Brazil. *Ticks and tick-borne diseases*. 12. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2020.101585>.
- Minh, B., Schmidt, H., Chernomor, O., Schrempf, D., Woodhams, M., von Haeseler, A., Lanfear, R. 2020. IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era. *Molecular Biology and Evolution*. 37(5): 1530-1534. <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa015>.
- Montiel-Parra, G., Paredes-León, R., Guzmán-Cornejo, C., Pérez-Ortiz, T. 2007. Nuevos registros de ácaros asociados a las aves y reptiles de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) México. En: Estrada-Venegas, E., Equihua-Martínez, A., Luna-León, C., Rosas-Acevedo, J. *Entomología Mexicana* 6. Toluca, Estado de México, México. 65-70 pp.
- Moritz, C., Cicero, C. 2004. DNA Barcoding: Promise and Pitfalls. *PloS Biology*. 2(10): e354. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020354>.
- Murgas, D., Dutary, S., Miranda, R. 2013. First report of *Geckobiella stamii* (Acari: Pterygosomatidae) parasitizing *Iguana iguana* (Squamata: Iguanidae) in Panama. *Revista ibérica de Aracnología*. 22: 97-98.
- Nadler, S., Pérez-Ponce de León, G. 2011. Integrating molecular and morphological approaches for characterizing parasite cryptic species: implications for parasitology. *Parasitology*. 138: 1688-1709.
- Navajas, M., Lagnel, J., Gutierrez, J., Boursot, P. 1998. Species-wide homogeneity of nuclear ribosomal ITS2 sequences in the spider mite *Tetranychus urticae* contrasts with extensive mitochondrial COI polymorphism. *Heredity*. 80: 742-752.

- Navajas, M., Fenton, B. 2000. The application of molecular markers in the study of diversity in acarology: a review. *Experimental and applied Acarology*. 24: 751-774.
- Northrop-Clewes, C., Shaw, C. 2000. Parasites. *British Medical Bulletin*. 56(1): 193-208.
- Norton, R., Kethley, J., Johnston, D., O'Connor, B. 1993. Phylogenetic perspectives on genetic systems and reproductive modes of mites. En: Wrensch, D., Ebbert, M. *Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites*. New York. Chapman & Hall. 8-99.
- de Oliveira, C., Mendes, I., de Oliveira, J., Barbosa, G. 2019. Acari of lizards from Atlantic Forest in northeastern Brazil. *Neotropical Biology and Conservation*. 14(1): 109-116.
- Paredes-León, R. 2013. *Sistemática de la familia Pterygosomatidae*. Tesis para obtener el grado de Doctor en Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 132.248.9.195/ptd2013/abril/0692756/Index.html.
- Paredes-León, R. 2018. Capítulo 5. La Acarología de Alfredo Dugès. En: Flores-Villela, O., Magaña-Cota, G., Chávez-Galván, B. *Alfredo Dugès. La zoología en México en el siglo XIX*. 1ª edición. Ciudad de México, UNAM. Facultad de Ciencias. 137-155.
- Paredes-León, R., García-Prieto, L., Guzmán-Cornejo, C., León-Regàgnon, V. Pérez, T. 2008. Metazoan parasites of mexican amphibians and reptiles. *Zootaxa*. 1904: 1-166.
- Paredes-León, R., Guzmán-Cornejo, C. 2015. A new species of pterygosomatid mite and its phylogenetic position within the genus *Geckobiella* (Acariformes: Prostigmata: Pterygosomatidae). *International journal of Acarology*. 41(1): 19-30.
- Paredes-León, R., Klompen, H., Pérez, T. 2012. Systematic revision of the genera *Geckobiella* Hirst, 1917 and *Hirstiella* Berlese, 1920 (Acari: Prostigmata: Pterygosomatidae) with description of a new genus for american species parasites on geckos formerly placed in *Hirstiella*. *Zootaxa*. 3510: 1-40.

- Pepato, A., da Rocha, C., Dunlop, J. 2010. Phylogenetic position of the acariform mites: sensitivity to homology assessment under total evidence. *BMC Evolutionary Biology*. 10(235): 1-23.
- Pérez, T., Guzmán-Cornejo, C., Montiel-Parra, G., Paredes-León, R., Rivas, G. 2014. Biodiversidad de ácaros de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85: 399-407.
- Posada, D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution*. 25(7): 1253-1256.
- Prasad, V. 1975. A new genus and species of pterygosomatid mite (Acarina: Pterygosomatidae) from India. *International Journal of Acarology*. 1: 14-17.
- Radford, C. 1950. The mites (Acarina) parasitic on mammals, birds and reptiles. *Parasitology*. 40: 366-394.
- Schall, J., Prendeville, H., Hanley, K. 2000. Prevalence of the tick *Ixodes pacificus* on western fence lizards, *Sceloporus occidentalis*: trends by gender, size, season, site and mite infestation. *Journal of Herpetology*. 34(1): 160-163.
- Schall, J., Smith, t. 2006. Detection of a Malaria Parasite (*Plasmodium mexicanum*) in etoparasites (mites and ticks), and possible significance for transmission. *Journal of Parasitology*. 92(2): 413-415.
- Sidorchuk, E., Khaustov, A. 2018. A parasite without host. The first fossil pterygosomatid mite (Acari: Prostigmata: Pterygosomatidae) from French Lower Cretaceous amber. *Cretaceous Research*. 91: 131-139.
- Skoracka, A., Dabert, M. 2010. The cereal rust mite *Abacarus hystrix* (Acari: Eriophyoidea) is a complex of species: evidence from mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Bulletin of entomological research*. 100: 263-272.
- Skoracka, A., Magalhães, S., Rector, B., Kuczyński, L. 2015. Cryptic speciation in the Acari: a function of species lifestyle or our ability to separate species?. *Experimental and applied Acarology*. 67: 165-182.

- Swoford, D. 2002. *PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and other methods) versión 4.0b10*. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates.
- Trejo-Palacios, S., Martínez-Salazar, E., Rosas-Valdez, R. 2015. *Primeros registros de ácaros (Trombidiformes: Pterygosomatidae) parásitos de Lacertilia Günther, 1867 en el estado de Zacatecas*. Avances en el estudio, manejo y conservación de la diversidad zoológica de México: El XXII Congreso Nacional de Zoología, Mazunte, Oaxaca. https://editorial.uaa.mx/catalogo/ccb_diversidad_zoologica_9786078359912.html
- Trejo-Palacios, S. 2019. *Sistemática biológica de Geckobiella spp. (Trombidiformes: Pterygosomatidae) asociadas a lagartijas (Squamata) de algunas localidades del Altiplano Mexicano*. Tesis para obtener el grado de Maestra en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Zacatecas "Francisco García Salinas" Unidad Académica de Ciencias Biológicas. 131pp.
- Vogler, A., Monaghan, M. 2007. Recent advances in DNA taxonomy. *Journal of zoological systematics and evolutionary research*. 45(1): 1-10.
- Walter, D., Lindquist, E., Smith, I., Cook, D., Krantz, G. 2009. Order Trombidiformes. En: Krantz, G., Walter, D. *A manual of acarology*. 3ª. Edición. Texas. E. U. A. Texas Tech University Press. 233-420.
- Walter, D., Proctor, H. 2013. *Mites: Ecology, evolution & Behaviour. Life at a microscale*. 2a. edición. New York. Springer. 494 pp.
- Weigmann, B., Mitter, C. 1993. Diversification of carnivorous parasitic insects: extraordinary radiation or specialized dead end? *The american naturalist*. 142(5): 737-754.
- Werman, S. 1983. Population dynamics of the lizard mite *Hirstiella piryformis* (Acari: Pterygosomatidae) in the chuckwalla, *Sauromalus obesus* (Sauria: Iguanidae). *The Journal of Parasitology*. 69(2): 381-386.

- Wiens, J., Hutter, C., Mulcahy, D., Noonan, B., Townsend, T., Sites, J., Reeder, T. 2012. Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species. *Biology Letters. Phylogeny*. 8: 1043-1046.
- Witt, J., Threlhoff, D., Hebert, P. 2006. DNA barcoding reveals extraordinary cryptic diversity in an amphipod genus: implications for desert spring conservation. *Molecular ecology*. 15: 3073-3082.
- Zhang, Z., Fan, Q., Pesic, V., Smit, H., Bochkov, A., Khaustov, A., Baker, A., Wholtmann, A., Wen, T., Amrine, J., Beron, P., Lin, J., Gabrys, G., Husband, R. 2011. Order Trombidiformes Reuter, 1909. En: Zhang, Z. (Ed). *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness* (Addenda 2013). *Zootaxa*. 2013;3703:1-82. doi: 10.11646/zootaxa.3703.1.1. PMID: 26146682.
- Zhang, Z. 2014. Phylum Arthropoda. *Zootaxa*, 3703(1): 17-26.
- Zhang, Y., Chen, X., Wang, J., Zhang, Z., Wei, H., Yu, H., Zheng, H., Chen, Y., Zhang, L., Lin, J., Sun, L., Liu, D., Tang, J., Lei, Y., Li, X., Liu, M. 2019. Genomic insights into mite phylogeny, fitness, development and reproduction. *BMC Genomics*. 20. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-6281-1>

XI. ANEXO I. Datos generales de los ejemplares de los que se obtuvieron secuencias del gen Cox1.

Clave	Repositorio	Huésped	Sitio de recolecta	Coordenadas
Gt01	TXFL18	<i>Sceloporus olivaceus</i>	Condado de Hays, Texas, Estados Unidos	30.15949°N, 97.93422°W
Gt02	CNAC-DNA0037	<i>Sceloporus</i> sp. 1	6 km W de Tlaxiaco, Oaxaca, México	17.32840°N, 97.63627°W
Gt03	CNAC-DNA0039	<i>Sceloporus torquatus</i>	Sierra de Guadalupe, Tlaxiaco, México, México	19.5938°N, 99.12832°W
Gt04	CNAC-DNA0074	<i>Sceloporus torquatus</i>	Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, México	19.31194°N, 99.17361°W
Gt05	CNAC-DNA0075	<i>Sceloporus aureolus</i>	Puente Azul, San Pedro y San Pablo Ayutla, Oaxaca, México	17.00264°N, 96.11938°W
Gt06	CNAC-DNA0040	<i>Sceloporus torquatus</i>	Parque Cerro del Huixteco, Tetipac, Guerrero, México	18.60227°N, 99.60851°W
Gt07	CNAC-DNA0079	<i>Sceloporus</i> sp. 2	Carretera Mitla-Tehuantepec, San Juan Lajarcia, Oaxaca, México	16.53547°N, 95.96656°W
Gt08	CNAC-DNA0078	<i>Sceloporus</i> sp. 3	Carretera 200, Aquila, Michoacán, México	18.48627°N, 103.5422°W
Gt09	CNAC-DNA0070	<i>Sceloporus</i> sp. 4	1 km W de San José del Pacífico, San Mateo Río Hondo, Oaxaca, México	16.17129°N, 96.51230°W

ANEXO I. Continuación

Clave	Repositorio	Huésped	Sitio de recolecta	Coordenadas
Gt10	CNAC-DNA0004	<i>Sceloporus melanorhinus</i>	Estación de Biología Chamela UNAM, La Huerta, Jalisco, México	19.49692°N, 105.0443°W
Gv01	CNAC-DNA0072	<i>Sceloporus variabilis</i>	7 km W de Zongolica, Veracruz, México	18.62676°N, 97.03172°W
Gv02	CNAC-DNA0077	<i>Sceloporus smithi</i>	Río Conca, Arroyo Seco, Querétaro, México	21.45977°N, 99.6446°W
Gpe	CNAC-DNA0038	<i>Sceloporus aureolus</i>	6 km W de Tlaxiaco, Oaxaca, México	17.32840°N, 97.63627°W
Gsp	GB-KY922434.1	<i>Cyclura lewisi</i> (cautiverio)	Parque Zoológico Nacional, Columbia, Washington, Estados Unidos	Sin Datos
Bch01	CNAC-DNA0011	<i>Phyllodactylus benedetti</i>	Playa Negritos, La Huerta, Jalisco, México	19.5293°N, 105.08028°W
Bch02	CNAC-DNA0005	<i>Phyllodactylus benedetti</i>	Playa Negritos, La Huerta, Jalisco, México	19.5293°N, 105.08028°W
Bch03	CNAC-DNA0009	<i>Phyllodactylus benedetti</i>	Estación de Biología Chamela, UNAM, La Huerta, Jalisco, México	19.49692°N, 105.0443°W
Gle	CNAC-DNA0007	<i>Phyllodactylus benedetti</i>	Estación de Biología Chamela, UNAM, La Huerta, Jalisco, México	19.49692°N, 105.0443°W

ANEXO I. Continuación

Clave	Repositorio	Huésped	Sitio de recolecta	Coordenadas
Gke	CNAC-DNA0052	<i>Hemidactylus frenatus</i>	Cascadas Agua Blanca, Ejido Paloma, Tabasco, México	17.62126°N, 92.47928°W
Pra01	CNAC-DNA0020	<i>Vaejovis ca. nitidus</i>	Campamento "El Jabali", Pinal de Amoles, Querétaro, México	21.03381°N, 99.59063°W
Pra02	CNAC-DNA0021	<i>Diplocentrus sp.</i>	Grutas de Tolantongo, Cardonal, Hidalgo, México	20.65166°N, 99.00107°W
Phe01	GB-MT668541.1	<i>Hemidactylus parvimaculatus</i>	Indian Institute of Science, Bengaluru, Karnataka, India	Sin Datos
Phe02	GB-MT668542.1	<i>Hemidactylus parvimaculatus</i>	Indian Institute of Science, Bengaluru, Karnataka, India	Sin Datos
Phe03	GB-MT668543.1	<i>Hemidactylus murrayi</i>	Indian Institute of Science, Bengaluru, Karnataka, India	Sin Datos
Phe04	GB-MT668544.1	<i>Hemidactylus murrayi</i>	Indian Institute of Science, Bengaluru, Karnataka, India	Sin Datos
Phe05	GB-MT668545.1	<i>Hemidactylus frenatus</i>	Indian Institute of Science, Bengaluru, Karnataka, India	Sin Datos
Toa	CNAC-DNA0035	<i>Lepidophyma smithi</i>	Nizanda, Agua Tibia, Asunción Ixtaltepec, Oaxaca México	16.65817°N, 95.01057°W
Ppa	GB-KT962104.1	<i>Trapelus pallidus</i>	Provincia de Ma'an, Jordania	Sin Datos

ANEXO I. Continuación

Clave	Repositorio	Huésped	Sitio de recolecta	Coordenadas
Pth	GB-KT962103.1	<i>Phrynocephalus theobaldi</i>	Lago Pangong, Himalaya, India	Sin Datos
Nsp	GB-KY922444.1	<i>Cladonia evansii</i>	Condado de Levy, Florida, Estados Unidos	Sin Datos

	<i>Geckobiella texana</i>
	<i>Geckobiella variabilis</i>
	<i>Geckobiella pelaezi</i>
	<i>Geckobiella</i> sp.
	<i>Bertrandiella chamelaensis</i>
	<i>Geckobia leonilae</i>
	<i>Geckobia keegani</i>
	<i>Pimeliaphilus rapax</i>
	<i>Pimeliaphilus hemidactyli</i>
	<i>Tequisistlana oaxacensis</i>
	<i>Pterygosoma pallidum</i>
	<i>Pterygosoma theobaldi</i>
	<i>Neophyllobius</i> sp.