

LA DISTRIBUCIÓN ANATÓMICA DE *AMBLYOMMA NEUMANNI* Y *AMBLYOMMA PARVUM* (ACARI: IXODIDAE) SOBRE SUS HOSPEDADORES PRINCIPALES

NAVA, S.¹; MANGOLD, A. J.¹ & GUGLIELMONE, A. A.¹

RESUMEN

En este trabajo se estudió la distribución anatómica de las garrapatas *Amblyomma neumanni* y *Amblyomma parvum* sobre sus hospedadores principales, que corresponden a bovinos para todos los estadios de *A. neumanni* y adultos de *A. parvum*, y al roedor *Galea musteloides* para larvas y ninfas de *A. parvum*. La fijación de *A. neumanni* abarcó varios sitios corporales; las larvas se fijaron principalmente sobre la cabeza, orejas, tronco y cuello, las ninfas sobre el tronco, cuello, pecho, cola y abdomen, y los adultos sobre la cabeza, tronco, cola, cuello, pecho, abdomen y ubre. Por el contrario, la preferencia de los tres estadios de *A. parvum* se restringió mayormente a la cabeza y orejas. La variación que se da naturalmente en el número de garrapatas fijadas tanto a bovinos como a *G. musteloides* de acuerdo a la estación del año, no produjo cambios significativos en la preferencia por un área corporal del hospedador.

Palabras clave: *Amblyomma neumanni*, *Amblyomma parvum*, distribución anatómica, bovinos, *Galea musteloides*

SUMMARY

Anatomical distribution of *Amblyomma neumanni* and *Amblyomma parvum*

(Acari: Ixodidae) on their principal hosts

The anatomical distribution of all parasitic stages of *Amblyomma neumanni* and *Amblyomma parvum* on their principal hosts (cattle for all stages of *A. neumanni* and adults of *A. parvum*, and *Galea musteloides* for *A. parvum* immature) was studied. *A. neumanni* has preference for several corporal areas; most of larvae were attached to head, ears, trunk and neck, nymphs on trunk, neck, tail, chest and abdomen, and the adults were principally attached to head, ears, trunk, tail, neck, chest, abdomen and udder. Contrarily, both immature and adults specimens of *A. parvum* were principally attached to head and ears of their hosts. The seasonal variation in the number of ticks parasitizing both cattle and *G. musteloides* did not produce significant changes in the preference for a corporal area of the host.

Key words: *Amblyomma neumanni*, *Amblyomma parvum*, anatomical distribution, cattle, *Galea musteloides*

INTRODUCCIÓN

Las fases de búsqueda y contacto de un ectoparásito con su hospedador son seguidas por una selección activa de un sitio corporal para fijarse, el cual puede constituir su hábitat final (Balashov, 1999; Krasnov *et al.*, 2006). Una proporción considerable de ectoparásitos muestran una predilección para colonizar determinadas áreas corporales de sus hospedadores para fijarse y alimentarse, y el patrón de distribución resultante es la consecuencia de una interacción entre los parásitos y los hospedadores, la coexistencia entre parásitos y la influencia de factores extrínsecos e intrínsecos (Marshall, 1981; Nilsson, 1981; Reiczigel & Rózsa, 1998). Entre los factores inherentes al ectoparásito, se pueden mencionar sus requerimientos de un microhábitat adecuado para alimentarse y completar la fase parasítica de uno o todos sus estadios, competencia intra e interespecífica por sitios de fijación, producción de feromonas que regulan la agregación y fijación, y procesos densodependientes como cambios en la distribución de acuerdo a diferentes densidades de individuos (Nelson *et al.*, 1975; Rechav *et al.*, 1976; Andrews & Petney, 1981; Norval *et al.* 1989; Hamilton, 1992; Ogden *et al.*, 2002; Sonenshine, 2004; Wertheim *et al.*, 2005; Braz Louly *et al.*, 2008). Dentro de los factores propios del hospedador que pueden regular la distribución anatómica de sus ectoparásitos, se encuentran la respuesta activa al parasitismo por acicalamiento y la resistencia inmunológicamente adquirida, producción de feromonas con efectos tanto atrayentes como repelentes, variación de la temperatura corporal, sexo, estatus reproductivo, estructura del pelaje y del tegumento, y la localización y densidad de las glándulas sebáceas (Nelson *et al.*, 1975; Nilsson, 1981; Mooring *et al.*, 1996; Wikel, 1996; Reed *et al.*, 2000; Wanzala *et al.*, 2004).

El conocimiento de los sitios de fijación de las garrapatas puede contribuir al diseño de métodos de control más efectivos con aplicación de acaricidas sólo en sitios predefinidos, minimiza el tiempo de muestreo al limitar la observación a las áreas donde se concentran las garrapatas y permite una evaluación más precisa del número de éstas sobre un hospedador, facilitando de esa manera el desarrollo de estudios de dinámica poblacional (Guglielmone, 1990; Fourie & van Zyl, 1991; Matthee *et al.*, 1997; Stachurski & Lancelot 2006).

La mayor parte de los estudios sobre distribución anatómica de garrapatas sobre bovinos fueron realizados en África y en Estados Unidos. Con respecto a las especies africanas, Londt *et al.* (1979) encuentran que todos los estadios de *Rhipicephalus appendiculatus* comparten el mismo sitio de fijación, estando confinados casi enteramente a la oreja, mientras que los subadultos e imagos de *Rhipicephalus evertsi* y *Amblyomma hebraeum* muestran una diferenciación en el uso del espacio corporal. Los principales sitios anatómicos donde se fija *Amblyomma variegatum* son el área perianal, la ingle, axila, pecho y ubre (Stachurski 2000), y Fourie & Kok (1995) y Dioli *et al.* (2001) muestran como *Amblyomma gemma*, *Amblyomma lepidum*, *Rhipicephalus pravus*, *Rhipicephalus pulchellus*, *R. evertsi* y *Hyalomma marginatum* prefieren las mismas áreas anatómicas de los bovinos y ovinos (inguinal y anaogenital) para fijarse. Los estudios realizados en Estados Unidos muestran que el 78 % de las hembras de *Ixodes scapularis* se fijan a la cabeza, orejas, cuello y axilas de los bovinos, y que los machos están casi exclusivamente en la cabeza (Barnard, 1981), mientras que los sitios primarios de fijación de adultos y ninfas de *Amblyomma americanum* sobre los bovinos son la axila y las regiones inguinal y perianal, y las orejas y cabeza son los si-

tios preferidos de las larvas (Barnard *et al.*, 1982, 1989). En este mismo país, Ketchum *et al.* (2005) hallan el 68 % de las ninfas de *Amblyomma maculatum* fijadas en el área escapular, lomo y parte superior de la cola de los bovinos analizados.

Aunque menos numerosos, existen estudios acerca de los sitios de preferencia de garrapatas inmaduras en roedores. Nilsson (1981) describe la preferencia de las larvas y ninfas de *Ixodes ricinus* por las orejas y cabeza de los roedores, y un patrón similar presentan en pequeños roedores los estadios inmaduros de *Ixodes trianguliceps* en Gran Bretaña y Suecia (Hussein, 1980; Nilsson, 1981). En Brasil, Bittencourt & Duarte Rocha (2002) indican una estricta especificidad de larvas y ninfas de *Ixodes* sp. por la parte interna del miembro posterior de los roedores sigmodontinos a los que parasitan, y en Argentina Lareschi (2000) señala que los sitios principales de fijación de *Ixodes loricatus* sobre roedores sigmodontinos son cabeza, cuello y proximidades de las orejas.

Particularmente para la Argentina, no existen estudios donde se analice cuali y cuantitativamente la distribución anatómica de garrapatas que parasitan animales domésticos. En este sentido, *Amblyomma neumanni* y *Amblyomma parvum* son garrapatas cuyas infestaciones sobre bovinos suelen ser altas en extensas áreas del norte argentino. La primera puede desarrollar toda la fase parasítica de su ciclo biológico sobre bovinos (Nava *et al.*, 2009), mientras que la segunda tiene un ciclo donde el roedor *Galea musteloides* (Caviidae: Caviinae) es el hospedador fundamental y casi exclusivo de los estadios inmaduros, siendo los bovinos uno de los principales grupos de hospedadores para los adultos (Nava *et al.*, 2008).

El objetivo de este trabajo es conocer la localización de todos los estadios parasíticos de *A. neumanni* y *A. parvum* en las distintas

áreas corporales de sus hospedadores principales, haciendo hincapié en las preferencias por los diferentes sitios y en la variación de la distribución de acuerdo a la estacionalidad y la carga parasitaria.

MATERIALES Y MÉTODOS

La distribución anatómica de larvas, ninfas y hembras de *A. neumanni* se evaluó en base a la prospección mensual de 5 bovinos (hembras de 3 a 5 años de edad) entre enero de 2005 y diciembre de 2006 en Dean Funes (30°22' 64°22'), Provincia de Córdoba, Argentina, utilizando la técnica universal de la estimación cuantitativa que suma el número de garrapatas presentes sobre uno de los lados de los bovinos. Para el análisis estadístico el número de garrapatas obtenidas de cada bovino fue duplicado, y en el caso de larvas y ninfas sólo se cuantificaron especímenes ingurgitados. Cinco bovinos examinados mensualmente en el mismo período y con el mismo método en Quilino (30°12' 64°30'), Provincia de Córdoba, Argentina, se consideraron para conocer la distribución anatómica de las hembras de *A. parvum*, mientras que para estudiar la distribución anatómica de los preimagos de *A. parvum* sobre *G. musteloides* se llevaron a cabo muestreos mensuales de estos roedores en Quilino, siguiendo la metodología descrita en Nava *et al.* (2006). Las garrapatas se determinaron taxonómicamente en base a caracteres morfológicos siguiendo a Guglielmone *et al.* (1990) y Estrada-Peña *et al.* (2005).

El cuerpo de los bovinos se dividió en las siguientes áreas: 1) Cabeza [CA]; 2) Orejas [OR]; 3) Cuello [CU]; 4) Pecho [PE]; 5) Tronco [TR]; 6) Abdomen [AB]; 7) Axila [AX]; 8) Pata anterior [PA]; 9) Pata posterior [PP]; 10) Ubre [UB]; 11) Cuarto

trasero [CT]; 12) Cola [CO] (Fig. 1), y el de los roedores en: 1) Cabeza [CA]; 2) Oreja [OR]; 3) Región dorsal anterior [RDA]; 4) Región dorsal posterior [RDP]; 5) Región ventral anterior [RVA]; 6) Región ventral posterior [RVP]; 7) Patas anteriores [PA]; 8) Patas posteriores [PP]; 9) Región inguinal [RI] (Fig. 2).

Los datos analizados con la prueba de

Shapiro-Wilk (Zar, 1999) no mostraron una distribución normal, de allí que la significancia de las diferencias entre las áreas corporales se testeó con métodos no paramétricos. Cuando la infestación se restringió únicamente a dos áreas, se utilizó la prueba *U* de Mann-Whitney, y cuando se presentó en más de dos áreas se recurrió al test de

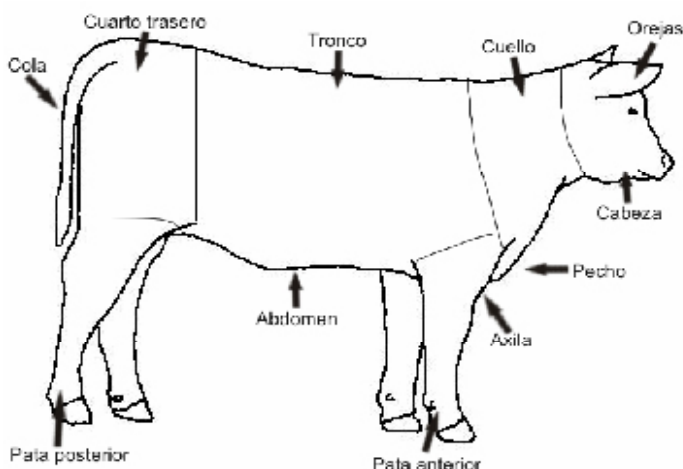


Fig. 1: Áreas corporales de los bovinos examinados para el estudio de los sitios de fijación de todos los estadios de *Amblyomma neumannii* y de los adultos de *Amblyomma parvum*.

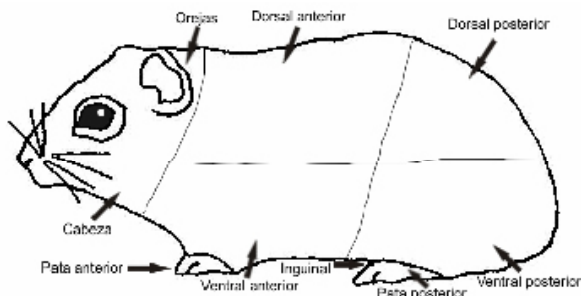


Fig. 2: Áreas corporales de los especímenes de *Galea musteloides* examinados para el estudio de los sitios de fijación de larvas y ninfas de *Amblyomma parvum*.

Kruskal-Wallis con la prueba de Dunn para comparaciones múltiples por pares (Zar, 1999). La información acerca de los meses donde se concentran los picos de abundancia de cada uno de los estadios de *A. neumanni* y *A. parvum* fue obtenida de Nava *et al.* (2009) y Nava *et al.* (2008), respectivamente.

RESULTADOS

Amblyomma neumanni

Larvas de *A. neumanni* fueron colectadas de todas las áreas corporales con excepción de PP. La mayor parte se hallaron fijadas a CA y OR, y en menor medida, a TR y CU (Cuadro 1 A). Cuando se consideran para el análisis todos los bovinos parasitados con larvas (n: 30), el análisis de Kruskal-Wallis indica diferencias significativas entre las áreas ($P < 0,0001$). Las áreas CA, OR, CU y TR constituyen el grupo de áreas corporales, obtenido con el procedimiento de Dunn, donde se concentra casi toda la infestación (Cuadro 1 A). Los resultados son similares tomando para el análisis únicamente aquellos animales examinados en los meses de infestación pico, abril y mayo (n: 20), con la sola diferencia que en la prueba de Dunn queda excluido del grupo anterior CU (Cuadro 1 A).

Las ninfas se concentraron en CU, PE, TR, CO y AB (Cuadro 1 B). Las diferencias entre las áreas fueron significativas (Kruskal-Wallis $P < 0,0001$). Tanto en el análisis para la muestra total de hospedadores parasitados (n: 47), como el que considera únicamente los bovinos muestreados en los meses de mayor infestación (n: 29), CU, PE, TR, CO y AB se agruparon juntas tras la aplicación de la prueba de Dunn (Cuadro 1 B).

Las hembras de *A. neumanni* se encontraron en todas las áreas corporales de los bovi-

nos (Cuadro 1 C). Considerando la muestra completa (n: 90), las diferencias entre las áreas fueron significativas (Kruskal-Wallis $P < 0,0001$), y las áreas más infestadas que la prueba de Dunn agrupó fueron PE, CO, CA, AB, CU y TR (Cuadro 1 C). Al analizarse sólo la muestra tomada en los meses donde se presenta el pico de infestación, septiembre a noviembre (n: 23), los resultados son similares, con la única diferencia de la incorporación al grupo de las áreas más infestadas de UB en lugar de CA (Cuadro 1 C).

Amblyomma parvum

Todas las larvas de *A. parvum* colectadas sobre 48 *G. musteloides* estaban fijadas en el margen superior de las orejas, y de las 819 ninfas colectadas sobre 65 *G. musteloides*, 799 (97,5 %) se encontraron en las orejas, y las 20 restantes (2,4 %) se hallaron fijadas en la parte ventral de la cabeza, sobre la región submandibular. Estas garrapatas fijadas en la región submandibular se obtuvieron en su totalidad en agosto de 2005 y 2006, el mes donde se registró el pico de infestación en los dos años (ver Nava *et al.* 2008). En varios de los ejemplares examinados de *G. musteloides* se presentó coinfección de inmaduros de *A. parvum* con inmaduros de *Amblyomma tigrinum*.

Los sitios de fijación de las hembras de *A. parvum* en bovinos se restringieron a CA y OR, con algunos pocos especímenes colectados en CU (Cuadro 2). Dentro de CA, el sitio de fijación correspondió en todos los casos a la región periocular. Las diferencias de la infestación entre CA y OR no fueron significativas (U de Mann-Whitney $p = 0,33$), pero sí entre estas áreas y el resto (U de Mann-Whitney $P < 0,0001$). Al ser siempre CA y OR las áreas de fijación de las hembras de esta garrapata en bovinos, no se juzgó necesario realizar un análisis diferenciado para los meses de máxima infestación.

Cuadro 1. Sitios de fijación de las larvas (A), ninfas (B) y hembras (C) de *Amblyomma neumanni* sobre bovinos considerando la muestra total de hospedadores (MT) y aquellos únicamente examinados en los meses donde se concentra la infestación (MI). CA: Cabeza; OR: Oreja; CU: Cuello; PE: Pecho; TR: Tronco; AB: Abdomen; AX: Axila; PA: Pata anterior; PP: Pata posterior; UB: Ubre; CT: Cuarto trasero; CO: Cola.

* Kruskal-Wallis con la prueba de Dunn para comparaciones múltiples por pares. Números seguidos por diferentes letras son estadísticamente diferentes ($P < 0,01$).

(A)

	CA	OR	CU	PE	TR	AB	AX	PA	PP	UB	CT	CO
MT												
Nº total de garrapatas*	652 ^d	319 ^d	91 ^{bcd}	56 ^{ab}	169 ^{cd}	33 ^{ab}	10 ^{ab}	2 ^{ab}	0 ^a	5 ^{ab}	28 ^{ab}	35 ^{ab}
Porcentaje del total	46,5	22,7	6,50	4,0	12,1	2,3	0,7	0,1	0,0	0,3	2,0	2,0
MI												
Nº total de garrapatas*	646 ^c	295 ^c	41 ^{ab}	50 ^{ab}	157 ^{bc}	26 ^{ab}	10 ^a	2 ^a	0 ^a	3 ^a	28 ^{ab}	34 ^{ab}

(B)

	CA	OR	CU	PE	TR	AB	AX	PA	PP	UB	CT	CO
MT												
Nº total de garrapatas*	48 ^{abc}	25 ^{ab}	233 ^d	156 ^{cd}	195 ^d	119 ^{bc}	4 ^a	8 ^a	0 ^a	3 ^a	9 ^a	145 ^{bcd}
Porcentaje del total	5,1	2,6	24,6	16,5	20,6	12,5	0,4	0,8	0,0	0,3	0,9	15,3
MI												
Nº total de garrapatas*	39 ^{ab}	20 ^{ab}	207 ^c	132 ^{bc}	149 ^c	109 ^{bc}	2 ^a	3 ^a	0 ^a	3 ^a	7 ^a	140 ^{bc}

(C)

	CA	OR	CU	PE	TR	AB	AX	PA	PP	UB	CT	CO
MT												
Nº total de garrapatas*	388 ^{cd}	197 ^{1bc}	391 ^{cd}	1342 ^e	424 ^d	342 ^{cd}	88 ^{ab}	26 ^a	41 ^a	415 ^{cd}	291 ^{bc}	1245 ^e
Porcentaje del total	7,5	3,8	7,5	25,8	8,2	6,6	1,7	0,5	0,8	7,9	5,7	23,9
MI												
Nº total de garrapatas*	157 ^{bc}	39 ^a	283 ^c	1039 ^d	332 ^c	203 ^{bc}	68 ^{ab}	18 ^a	31 ^a	386 ^c	222 ^{bc}	1087 ^d

Cuadro 2. Sitios de fijación de las hembras de *Amblyomma parvum* sobre bovinos y caprinos. CA: Cabeza; OR: Oreja; CU: Cuello; PE: Pecho; TR: Tronco; AB: Abdomen; AX: Axila; PA: Pata anterior; PP: Pata posterior; UB: Ubre; CT: Cuarto trasero; CO: Cola. * Las diferencias en la infestación entre CA y OR no fueron significativas para bovinos (U de Mann-Whitney $p= 0,33$) ni para caprinos (U de Mann-Whitney $p= 0,19$)

	CA*	OR*	CU	PE	TR	AB	AX	PA	PP	UB	CT	CO
BOVINOS												
Nº total de garrapatas	66	78	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Porcentaje del total CAPRINOS	44,2	52,3	3,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Nº total de garrapatas	79	101	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Porcentaje del total	43,4	55,6	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

DISCUSIÓN

Excepto por la ausencia de larvas y ninfas en PP, los tres estadios parásitos de *A. neumanni* se encontraron en todas las áreas corporales de los bovinos. Sin embargo, la distribución anatómica de estas garrapatas no fue uniforme. El 88,9 % de las larvas se concentraron en CA, OR, TR y CU, las cuales formaron un grupo con soporte estadístico, y al analizar sólo los datos de los meses en que las larvas encuentran su pico de abundancia, la preferencia se aglutina en CA, OR y TR. No existieron diferencias en el patrón de distribución anatómica de las ninfas de *A. neumanni* entre la muestra completa y la muestra de los meses del pico de la abundancia poblacional, donde las áreas preferidas fueron TR, CU, PE, CO y AB. Si bien las preferencias por el área corporal de larvas y ninfas no son iguales, tienen en común la ausencia de cambios importantes en la distribución sobre el cuerpo de los bovinos en relación a la estacionalidad, representada por un cambio en la abundancia de garrapatas, y en que las principales regiones

corporales a las que los dos estadios se fijan se encuentran en la mitad dorsal del animal, con la única salvedad de PE. Los sitios del cuerpo de los bovinos donde se encontró el mayor número de hembras de *A. neumanni*, agrupadas por el método de Dunn, fueron más numerosas que para los inmaduros, y a diferencia de éstos, las garrapatas se fijaron tanto en áreas dorsales (CA, TR, CO, CU) como ventrales (PE, AB, UB). La variación de la distribución anatómica de las hembras de *A. neumanni* en relación al cambio en la AM no fue sustancial, siendo la modificación estadísticamente más significativa un aumento del número de garrapatas en UB en detrimento de CA.

El tamaño de la infrapoblación de una especie parásita, definida como todos los individuos de una especie de parásito sobre un hospedador individual en un momento dado (Bush *et al.* 1997), es determinante en las características del ambiente al que está sujeto cada individuo de esa especie parásita debido a la presencia de procesos denso-dependientes que inciden en sus ciclos biológicos (Reiczigel *et al.* 2005). Así, se podría esperar que la dispersión de las

garrapatas sobre la superficie corporal de su hospedador aumentara en relación directa a un incremento en su abundancia, como causa de los efectos de la competencia intra-específica por el sitio de fijación y por una disminución en la capacidad de un sitio para dar sustento a todas las garrapatas fijadas en él. No obstante, los resultados obtenidos durante el período de este trabajo muestran que el cambio en el número de preimagos y adultos de *A. neumanni* sobre los bovinos no conlleva a una modificación sustancial en la proporción de individuos fijados a cada región corporal, al menos con los niveles de infestación hallados en este estudio.

La preferencia de larvas y ninfas de *A. parvum* por OR también se manifiesta en inmaduros de otras especies de garrapatas parásitas de roedores como *I. ricinus* (Hussein, 1980), *I. trianguliceps* (Nilsson, 1981) y *A. tigrinum* (datos no publicados). Las ventajas de este comportamiento son la fijación a una superficie tegumentaria delgada con alta vascularización y que en estas áreas la defensa mecánica del hospedador por acicalamiento tiene una menor efectividad que en otras áreas del cuerpo (Nelson *et al.* 1975; Andrews & Petney, 1981; Nilsson, 1981). En las ninfas, la única variante a la preferencia exclusiva por OR se registró en agosto, cuando se da el pico de abundancia (ver Nava *et al.* 2008), donde se registraron garrapatas de este estadio fijadas a la región submandibular de *G. musteloides*, probablemente relacionado a la ausencia de espacio en OR por una alta densidad de garrapatas alimentándose allí.

En muchos de los roedores examinados se encontró con frecuencia en OR casos de co-infestación de larvas o ninfas de *A. parvum* con larvas y/o ninfas de *A. tigrinum*, existiendo una marcada segregación espacial. Como se mencionó anteriormente, las larvas y ninfas de *A. parvum* se fijaron al margen

superior de OR, mientras que larvas y ninfas de *A. tigrinum* lo hicieron en la base inferior de esta zona anatómica. La co-infestación con dos o más especies de garrapatas o con dos estadios distintos de la misma, tiene implicancias epidemiológicas por la posibilidad del pasaje de agentes patógenos desde un vector artrópodo infectado a un artrópodo vector no infectado, mientras se alimentan simultáneamente sobre el mismo sitio corporal del hospedador, amplificando de esa manera el número de vectores infestados (Randolph *et al.* 1996; Perkins *et al.* 2003).

El patrón de distribución anatómica de los adultos de *A. parvum* caracterizado por una marcada preferencia por OR y la región periocular de CA, también fue observado para caprinos (Nava *et al.* 2008), que representan otro grupo de hospedadores de importancia para los imagos de esta garrapata. En Quilino, se pudieron observar adultos de *A. parvum* en la parte inferior de la vegetación, cerca del nivel del suelo. Una hipótesis es que las hembras de *A. parvum* accedan a los bovinos por la cabeza mientras éstos se alimentan, y que luego se fijen a sus sitios de alimentación, OR y la región periocular de CA, pero se requieren estudios adicionales para validar esto. Del mismo modo, sería de interés evaluar la distribución anatómica de este estadio con niveles más altos de infestación.

Además de aportar elementos al conocimiento de la biología y de la relación parásito-hospedador de *A. neumanni* y *A. parvum*, este estudio tiene relevancia desde la perspectiva del control de estas garrapatas. La aplicación de acaricidas en el área infestada aparenta ser una estrategia conveniente para reducir la cantidad de antiparasitario utilizado sin perder eficacia. Este tipo de estrategia podría ser aplicada fácilmente para el control de los adultos de *A. parvum*, pero no para el de *A. neumanni*, debido a

que su distribución sobre los bovinos abarca una superficie importante del cuerpo de este hospedador.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece la colaboración de Oscar Warnke y José Martínez en las tareas de campo, y a INTA, Asociación Cooperadora INTA Rafaela y CONICET por el apoyo financiero.

BIBLIOGRAFÍA

- ANDREWS, R.H. & T. N. PETNEY.** 1981. Competition for sites of attachment to host in three parapatric species of reptile tick. *Oecologia*. 51: 227-232.
- BALASHOV, Y.S.** 1999. Evolution of haematophagy in insects and ticks. *Entomol. Rev.* 79: 943-954
- BARNARD, D.R.** 1981. Seasonal activities and preferred attachment sites of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) on cattle in southeastern Oklahoma. *J. Kansas Entomol. Soc.* 54: 547-552.
- BARNARD, D.R.; B. G. JONES & G. D. ROGERS.** 1982. Sites of attachment of *Amblyomma americanum* to cattle. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 75: 222-223.
- BARNARD, D.; R. D. MORRISON & R. T. ERVIN.** 1989. Sites of attachment and density assessment in *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae) on nursing beef calves. *Exp. Appl. Acarol.* 6: 245-252.
- BITTENCOURT, E.B. & C. F. DUARTE ROCHA.** 2002. Spatial use of rodents (Rodentia: Mammalia) host body surface by ectoparasites. *Braz. J. Biol.* 62: 419-425.
- BRAZ LOULY, C.C.; D. NÓBREGA SILVEIRA; S. FERNANDES SOARES; P. H. FERRI; A. C. CAMPOS DE MELO & L. M. FERREIRA BORGES.** 2008. More about the role of 2,6-dichlorophenol in tick courtship: identification and olfactometer bioassay in *Amblyomma cajennense* and *Rhipicephalus sanguineus*. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 103: 60-65.
- BUSH, A.O.; K. D. LAFFERTY; J. M. LOTZ & A. W SHOSTAK.** 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *J. Parasitol.* 83: 575-583.
- DIOLI, M., S. JEAN-BAPTISTE & M. FOX.** 2001. Ticks (Acari: Ixodidae) of the one-humped camel (*Camelus dromedarius*) in Kenya and southern Ethiopia: species, composition, attachment sites, sex ratio and seasonal incidence. *Rev. Élev. Méd. Vét. Pays Trop.* 54: 115-122.
- ESTRADA-PEÑA, A.; J. M. VENZAL; A. J. MANGOLD; M. M. CAFRUNE & A. A. GUGLIELMONE.** 2005. The *Amblyomma maculatum* Koch, 1844 (Acari: Ixodidae: Amblyomminae) tick group: diagnostic characters, description of the larva of *A. parvitarsum* Neumann, 1901, 16S rDNA sequences, distribution and hosts. *Syst. Parasitol.* 60: 99-112.
- FOURIE, L.J. & D. J. KOK.** 1995. Attachment preferences of *Hyalomma truncatum* and *Hyalomma marginatum rufipes* ticks (Acari: Ixodidae) on two sheep breeds. *Onderstepoort J. Vet. Res.* 62: 211-213.
- FOURIE, L.J. & J. M. VAN ZYL.** 1991. Interspecific variations in attachment sites and density assessment in female *Ixodes rubicundus* (Acari: Ixodidae) on domestic and natural hosts. *Exp. Appl. Acarol.* 13: 1-10.
- GUGLIELMONE, A.A.** 1990. Sites of attachment in *Amblyomma triguttatum* Koch (Acari: Ixodidae) on natural hosts. *Ann. Parasit. Hum. Comp.* 65: 145-148.
- GUGLIELMONE, A.A.; A. J. MANGOLD & J. E. KEIRANS.** 1990. Redescription of the male and female of *Amblyomma parvum* Aragão, 1908, and description of the nymph and larva, and description of all

- stages of *Amblyomma pseudoparvum* sp.n. (Acari: Ixodida: Ixodidae). *Acarologia*, 31: 144-159.
- HAMILTON, J.G.C.** 1992. The role of pheromones in tick biology. *Parasitol. Today*. 8: 130-133.
- HUSSEIN, H.S.** 1980. *Ixodes trianguliceps*: seasonal abundance and role in the epidemiology of *Babesia microti* infection in north-western England. *Ann. Trop. Med. Parasitol.* 74: 531-539.
- KETCHUM, H.R.; P. D. TEEL; O. F. STREY & M. T. LONGNECKER.** 2005. Feeding predilection of gulf coast tick, *Amblyomma maculatum* Koch, nymphs on cattle. *Vet. Parasitol.* 133: 349-356.
- KRASNOV, B.R.; R. POULIN & S. MORAND.** 2006. Patterns of macroparasite diversity in small mammals. (pp. 197-231). En: **MORAND, S.; KRASNOV, B. R. & POULIN, R.** (eds). *Micromammals & Macroparasites. From evolutionary ecology to management.* Springer-Verlag, Tokyo.
- LARESCHI, M.** 2000. Estudio de la fauna ectoparásita (Acari, Phthiraptera y Siphonaptera) de roedores sigmodontinos (Rodentia: Muridae) de Punta Lara, provincia de Buenos Aires. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- LONDT, J.G.H.; I. G. HORAK & I. L. DE VILLIERS.** 1979. Parasites of domestic and wild animals in South Africa. XIII. The seasonal incidence of adults ticks (Acarina: Ixodidae) on cattle in the northern Transvaal. *Onderstepoort J. Vet. Res.* 46: 31-39.
- MARSHALL, A.G.** 1981. The ecology of ectoparasitic insects. New York Academic Press, New York, 459 pp.
- MATTHEE, S.; D. G. A. MELTZER & I. G. HORAK.** 1997. Sites of attachment and density assessment of ixodid ticks (Acari: Ixodidae) on impala (*Aepyceros melampus*). *Exp. Appl. Acarol.* 21: 179-192.
- MOORING, M. S.; A. A MCKENZIE & B. L. HART.** 1996. Role of sex and breeding status in grooming and total tick load impala. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39: 259-266.
- NAVA, S.; A. J. MANGOLD & A. A. GUGLIEL-MONE.** 2006. The natural hosts for larvae and nymphs of *Amblyomma neumanni* and *Amblyomma parvum* (Acari: Ixodidae). *Exp. Appl. Acarol.* 40: 123-131.
- NAVA, S.; A. J. MANGOLD & A. A. GUGLIELMONE.** 2008. Aspects of the life cycle of *Amblyomma parvum* (Acari: Ixodidae) under natural conditions. *Vet. Parasitol.* 156: 270-276.
- NAVA, S.; A. ESTRADA-PEÑA; A. J. MANGOLD & A. A. GUGLIELMONE.** 2009. Ecology of *Amblyomma neumanni* (Acari: Ixodidae). *Acta Trop.* 111, 226-236.
- NELSON, W.A.; J. E. KEIRANS; J. F. BELL & C. F. CLIFFORD.** 1975. Host-ectoparasite relationship. *J. Med. Entomol.* 13: 143-166.
- NILSSON, A.** 1981. Spatial differentiation of ectoparasites on small mammals. *Holarct. Ecol.* 4: 184-190.
- NORVAL, R.A.I.; H. R. ANDREW & C. E. YUNKER.** 1989. Pheromone-mediation of host-selection in bont ticks (*Amblyomma hebraeum* Koch). *Science.* 243: 364-365.
- OGDEN, N.H.; A. N. J. CASEY; N. P. FRENCH; J. D. W. ADAMS & Z. WOLDEHIWET.** 2002. Field evidence for density-dependent facilitation amongst *Ixodes ricinus* ticks feeding on sheep. *Parasitology.* 124: 117-125.
- PERKINS, S.E.; I. M. CATTADORI; V. TAGLIAPIETRA; A. P. RIZZOLI & P. J. HUDSON.** 2003. Empirical evidence for key hosts in persistence of a tick-borne disease. *Int. J. Parasitol.* 33: 909-917.
- RANDOLPH, S.E.; L. GERN & P. A. NUTTALL.** 1996. Co-feeding ticks: epidemiological significance for tick-borne pathogen transmission. *Parasitol. Today.* 12: 472-479.

- RECHAV, Y.; G. B. WHITEHEAD & M. M. KNIGHT.** 1976. Aggregation response of nymphs to pheromone(s) produced by males of the tick *Amblyomma hebraeum* (Koch). *Nature*. 259: 563-564.
- REED, D.L.; M. S. HAFNER; S. K. ALLEN & M. B. SMITH.** 2000. Spatial partitioning of host habitat by chewing lice of the genera *Geomydoecus* and *Thomomydoecus* (Phthiraptera: Trichodectidae). *J. Parasitol.* 86: 951-955.
- REICZIGEL, J. & L. RÓZSA.** 1998. Host-mediated site segregation of ectoparasites: an individual-based simulation study. *J. Parasitol.* 84: 491-498.
- REICZIGEL, J.; Z. LANG; L. RÓZSA & B. TÓTHMÉRÉSZ.** 2005. Properties of crowding indices and statistical tools to analyze parasite crowding data. *J. Parasitol.* 91: 245-252.
- SONENSHINE, D.E.** 2004. Pheromones and other semiochemicals of ticks and their use in tick control. *Parasitology*. 129: 405-425.
- STACHURSKI, F.** 2000. Invasion of West African cattle by the tick *Amblyomma variegatum*. *Med. Vet. Entomol.* 14: 391-399.
- STACHURSKI, F. & R. LANCELOT.** 2006. Footbath acaricide treatment to control cattle infestation by the tick *Amblyomma variegatum*. *Med. Vet. Entomol.* 20: 402-412.
- WANZALA, W.; N. F. K. SIKI; S. GULE & A. HASSANALI .** 2004. Attractive and repellent host odours guide ticks to their respective feeding sites. *Chemoecology*. 14: 229-232.
- WERTHEIM, B.; E. J. A. VAN BAALEN; M. DICKE & L. E. M. VET.** 2005. Pheromone-mediated aggregation in nonsocial arthropods: an evolutionary ecological perspective. *Ann. Rev. Entomol.* 50: 321-346.
- WIKEL, S.K.** 1996. Host immunity to ticks. *Ann. Rev. Entomol.* 41: 1-22.
- ZAR, J.H.** 1999. *Biostatistical analysis*. 4th ed., Prentice-Hall, New Jersey. 663 pp.