



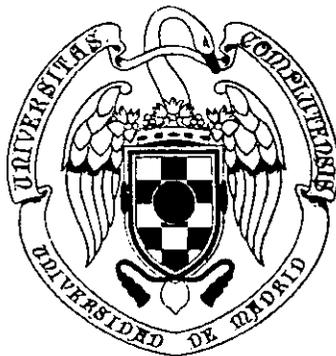
* 5 3 0 9 6 6 0 0 7 3 *

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE

21.351

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

**DEPARTAMENTOS DE PARASITOLOGIA
Y BIOLOGÍA ANIMAL I**



TESIS DOCTORAL

***ESTUDIO DE NEMATODOS PARASITOS
DE LACERTIDOS DE LA PROVINCIA DE TENERIFE***



Archivo

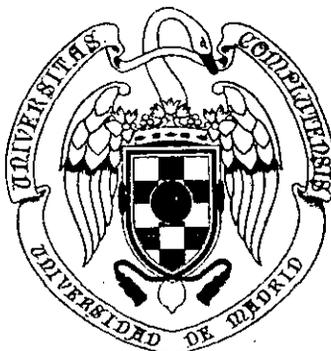
SOLEDAD L. RUIZ SANCHEZ

MADRID, 1996

21.351

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

DEPARTAMENTOS DE PARASITOLOGIA
Y BIOLOGÍA ANIMAL I



TESIS DOCTORAL

**ESTUDIO DE NEMATODOS PARASITOS
DE LACERTIDOS DE LA PROVINCIA DE TENERIFE**

Memoria que presenta para optar al grado de
Doctor, la licenciada en Ciencias Biológicas,
Soledad L. Ruiz Sánchez

Tesis Doctoral dirigida por los Profesores Dres. Luis M. Zapatero Ramos y Catalina
Castaño Fernández.

MADRID, 1996

Esta Tesis Doctoral ha sido subvencionada por el Proyecto de Investigación
nº PB-0115 de la DGICYT

No hubiera podido hacer este trabajo sin la ayuda de muchísimas personas que han colaborado directa o indirectamente en su realización. Me resulta imposible agradecerse personalmente a cada uno ya que, de intentarlo, podría omitir los nombres de personas cuyas contribuciones fueron más que simplemente importantes.

A los que han colaborado en mi formación científica y académica, a los que me han dado su amistad y apoyo durante estos años y, por supuesto, a los que han permitido que descuidara algunas de mis obligaciones para poder dedicarme a este trabajo, GRACIAS.

A la memoria de mi tía Esperanza

INDICE

INDICE

1.- INTRODUCCION	1
2.- REVISION	
2.1.- Descripción del área biogeográfica de distribución del hospedador ...	3
2.1.1.- Situación geográfica	3
2.1.2.- Origen geológico de las Islas Canarias	3
2.1.3.- Origen del poblamiento biológico	4
2.1.4.- Evolución del poblamiento biológico insular	6
2.1.5.- Clima	7
2.1.6.- Vegetación	8
2.1.7.- Fauna	10
2.2.- Hospedador	12
2.2.1.- Reptiles canarios	12
2.2.2.- Género <i>Gallotia</i>	13
2.2.3.- <i>Gallotia galloti</i>	14
2.2.3.1.- Encuadre taxonómico	14
2.2.3.2.- Descripción del adulto	14
2.2.3.3.- Dimorfismo sexual	15
2.2.3.4.- Variación	15
2.2.3.5.- Biología y Ecología	16
2.2.3.6.- Filogenia y evolución del género <i>Gallotia</i>	17
2.3.- Clasificación de los nematodos parásitos de reptiles	19
2.3.1.- Revisión de los géneros de la subfamilia Pharyngodoninae ..	22
2.3.1.1.- Revisión del género <i>Parathelandros</i>	23
2.3.1.2.- Revisión del género <i>Spauligodon</i>	24
2.3.2.- Revisión de los géneros de la subfamilia Thelandroinae	25
2.3.2.1.- Revisión de los géneros <i>Thelandros</i> y <i>Parapharyngodon</i>	25
2.3.2.2.- Revisión del género <i>Alaeuris</i>	29

2.3.3.- Evolución y relaciones filogenéticas y biogeográficas de la familia Pharyngodonidae	32
2.4.- Reproducción en nematodos	37
2.4.1.- Sistema reproductor femenino	37
2.4.2.- Sistema reproductor masculino	38
2.4.3.- Ovogénesis	39
2.4.4.- Espermatogénesis	41
2.4.4.1.- Espermatogénesis en los Oxyurida	42
2.4.5.- Espermatozoides	43
2.5.- Biología de los Oxyurida	48
2.6.- Haplodiploidía	50
2.6.1.- Obstáculos en el desarrollo de la haplodiploidía	52
2.6.1.1.- Alelos recesivos deletéreos	52
2.6.1.2.- Desventaja de los machos haploides frente a los diploides	53
2.6.1.3.- Inviabilidad del tejido haploide	53
2.6.1.4.- Modificación de la espermatogénesis	54
2.6.1.5.- Iniciación de la embriogénesis sin fecundación	55
2.6.1.6.- Determinación cromosómica del sexo	55
2.6.1.7.- Fecundación de una parte de la puesta	56
2.6.2.- Estrategias ecológicas y etológicas asociadas a la haplodiploidía	57
2.6.2.1.- Control de la proporción de sexos	57
2.6.2.2.- Puesta agrupada	61
2.6.2.3.- Progénesis del macho	62
2.6.2.4.- Inseminación traumática	64
2.6.2.5.- Telitoquia	65
2.7.- Estudios citogenéticos del orden Oxyurida	65
3.- MATERIAL Y METODOS	71

3.1.- Muestras biológicas	71
3.1.1.- Ejemplares estudiados	71
3.1.2.- Capturas y mantenimiento en el laboratorio	71
3.1.3.- Recogida de nematodos	72
3.1.4.- Conservación de las muestras	72
3.2.- Estudio morfológico	73
3.2.1.- Aclarado y montaje	73
3.2.2.- Observación del extremo apical	73
3.2.3.- Técnicas de calibrado y medición	73
3.3.- Estudio citogenético	74
3.3.1.- Estudio de los cromosomas	75
3.3.2.- Estudio de los espermatozoides	75
3.4.- RAPD (Amplificación al azar del ADN polimorfo)	76
3.4.1.- Extracción de ADN	76
3.4.2.- Amplificación	77
3.4.3.- Electroforesis en geles de poliacrilamida	78
3.4.4.- Tinción	78
3.4.5.- Conservación de los geles	79
3.5.- Análisis estadístico	79
4.- RESULTADOS	81
4.1.- Distribución de nematodos	81
4.2.- Descripción de las especies halladas	85
4.2.1.- <i>Spauligodon atlanticus</i> Astasio-Arbiza et al., 1987	85
4.2.2.- <i>Parathelandros canariensis</i> Solera-Puertas et al., 1987	103
4.2.3.- <i>Thelandros echinatus</i> (Rudolphi, 1819) Seurat, 1917	119
4.2.4.- <i>Thelandros filiformis</i> Astasio-Arbiza et al., 1989	135
4.2.5.- <i>Thelandros galloti</i> Astasio-Arbiza et al., 1988	151

4.2.6.- <i>Thelandros tinerfensis</i> n. ssp. 1 y n. ssp. 2	167
4.2.7.- <i>Parapharyngodon micipsae</i> (Seurat, 1917) Freitas, 1957	187
4.2.8.- <i>Alaeuris numidica</i> n. ssp.	203
4.3.- Resultados de RAPD	219
4.4.- Resultados citogenéticos	233
4.4.1.- Sistema reproductor	233
4.4.2.- Mitosis	234
4.4.3.- Meiosis	235
4.4.4.- Mitosis en embriones	237
5.- DISCUSION	287
5.1.- Sobre la distribución y posición taxonómica de las especies halladas	287
5.1.1.- Sobre <i>Spauligodon atlanticus</i>	289
5.1.2.- Sobre <i>Parathelandros canariensis</i>	292
5.1.3.- Sobre <i>Thelandros echinatus</i>	294
5.1.4.- Sobre <i>Thelandros filiformis</i>	297
5.1.5.- Sobre <i>Thelandros galloti</i>	298
5.1.6.- Sobre <i>Thelandros tinerfensis</i>	300
5.1.7.- Sobre <i>Parapharyngodon micipsae</i>	304
5.1.8.- Sobre <i>Alaeuris numidica</i> n. ssp.	306
5.2.- Sobre los resultados citogenéticos	309
6.- CONCLUSIONES	317
BIBLIOGRAFIA	319

INTRODUCCION

1.- INTRODUCCION

En 1981, se inició en el Departamento de Parasitología de la Facultad de Farmacia de la U.C.M., el estudio de la parasitofauna de los reptiles canarios. Esta línea de investigación ha llevado a la identificación de numerosas especies de parásitos, muchas de ellas nuevas.

Los nematodos han sido el grupo más ampliamente estudiado, basándose en la caracterización morfobiométrica de los ejemplares aislados. Todos ellos pertenecen a la familia Pharyngodonidae y plantean algunos problemas cuando se aborda este tipo de estudio:

- En especies muy próximas resulta difícil dilucidar si ciertas variaciones en las características morfobiométricas se deben a variabilidad intra o interespecífica.
- Además de existir un acusado dimorfismo sexual, las hembras, incluso de géneros diferentes, poseen características morfológicas muy similares y un cierto grado de variabilidad intraespecífica.
- En la mayoría de los casos, la especificidad de hospedador y/o localización geográfica, y el antagonismo entre especies parecen ser muy bajos o inexistentes.

Estas circunstancias hacen necesario abordar el estudio con técnicas de biología molecular que permitan complementar y contrastar los datos obtenidos de la observación de los caracteres fenotípicos de los nematodos. Por ello, nos pareció interesante utilizar la técnica de RAPD que permite trabajar directamente con el DNA de los parásitos.

Por otra parte, Adamson (1981), descubrió la existencia de haplodiploidía en un faringodónido. Posteriormente, el estudio citogenético de otras especies de oxiúridos, le llevó a considerar la haplodiploidía como una característica general del orden Oxyurida y a realizar un estudio detallado de las particularidades biológicas y etológicas que este sistema de reproducción implica.

El descubrimiento de Adamson, unido a la ausencia de datos citogenéticos sobre los oxiuros de reptiles canarios, nos hizo pensar en la conveniencia de realizar un estudio citogenético de estos nematodos.

Objetivos:

- Identificación y descripción morfobiométrica de la nematofauna de lacértidos de la provincia de Tenerife.
- Estudio citogenético de los nematodos encontrados.
- Diferenciación de especies próximas y emparejamiento correcto de machos y hembras aplicando la técnica RAPD.

REVISION

2.1.- DESCRIPCION DEL AREA BIOGEOGRAFICA DE DISTRIBUCION DEL HOSPEDADOR

2.1.1.- SITUACION GEOGRAFICA

Las Islas Canarias, junto con los archipiélagos de las Azores, Madeira y Cabo Verde, constituyen una unidad biogeográfica denominada Macaronesia que incluye, además, un pequeño enclave de la costa occidental africana situado frente al Archipiélago Canario.

Los archipiélagos macaronésicos presentan grandes analogías geológicas y climáticas y, en cuanto a fauna y flora, existe un alto grado de afinidad que varía según la distancia de cada uno de los archipiélagos a los continentes europeo y africano.

El Archipiélago Canario está situado entre los 27° 37' y 29° 23' de latitud norte y los 13° 20' y 18° 10' de longitud oeste, frente a la costa noroccidental de Africa. La distancia mínima entre Canarias (sureste de Fuerteventura) y la costa africana (Cabo Juby) es de unos 100 Km.

Está formado por siete islas mayores (Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria, Tenerife, Gomera, Hierro y La Palma) y varios islotes y roques de menor tamaño. La superficie total es de 7.542 Km².

2.1.2.- ORIGEN GEOLOGICO DE LAS ISLAS CANARIAS

La antigüedad de las Islas Canarias es de 35-40 millones de años, aumentando de oeste a este y su origen parece deberse a fenómenos volcánicos asociados con la formación de la cordillera dorsal-atlántica y la deriva continental.

Las diversas teorías emitidas por los investigadores se basan en dos hipótesis fundamentales: la que afirma que las Islas estuvieron unidas al continente africano y la que niega rotundamente esta conexión.

A grandes rasgos, estas teorías serían las siguientes:

1. Las Islas son restos desgajados de los continentes cuando estos se separaron y se formó el Océano Atlántico. Posteriormente, un intenso vulcanismo sepultó esos hipotéticos núcleos de origen continental.
2. Las Islas son de origen exclusivamente volcánico y nunca formaron parte ni tuvieron conexión directa con el continente.

La primera teoría se apoya, entre otros puntos, en la presencia de rocas sedimentarias con fósiles del Cretácico (100 millones de años) en algunas islas. A favor de la segunda se consideran las grandes profundidades que separan el archipiélago de los continentes africano y europeo y las islas entre sí, además de la ausencia de rocas continentales.

Actualmente, se ha intentado unificar las dos teorías proponiendo un nuevo modelo. Según éste, la continua expansión del fondo oceánico, al encontrar el freno que supone la corteza continental, produciría el levantamiento de bloques desde el fondo del océano. Así la expansión horizontal del suelo oceánico quedaría compensada con el levantamiento vertical de estos bloques que darían lugar a una o varias islas. Esto explicaría la presencia de rocas sedimentarias, previamente acumuladas sobre la corteza oceánica a lo largo del tiempo, en algunas islas.

2.1.3.- ORIGEN DEL POBLAMIENTO BIOLÓGICO

Existen numerosos datos sobre la forma en que se establecen las poblaciones biológicas en una isla. Este proceso sigue un orden ecológicamente establecido:

Los primero visitantes son aves marinas necesitadas de tierra firme para construir sus nidos en época de reproducción. Estas aves dejan grandes acúmulos de excrementos que permiten la germinación de esporas o semillas y se inicia una vida

vegetal de plantas inferiores (líquenes, musgos, etc.). Los vegetales van formando y enriqueciendo un suelo orgánico que favorece aun más la germinación de nuevas semillas y así sucesivamente. Cuando el suelo es ya relativamente rico en materia orgánica pueden asentarse comunidades de pequeños animales (ácaros, pequeños insectos, gusanos, etc.) y éstos sirven de alimento a insectos predadores. A su vez, la diversidad florística, en aumento con la riqueza del suelo, permite la existencia de insectos fitófagos que son alimento de insectos mayores de hábitos carnívoros. También pueden ya alimentarse las aves granívoras y los reptiles herbívoros, así como aves, reptiles y mamíferos insectívoros. Por último aparecerían las aves rapaces que tienen ya el alimento asegurado.

Este sería, en general, el proceso que permitiría el establecimiento sucesivo de poblaciones biológicas en una isla pero hay que analizar, además, cómo pueden llegar estos organismos a ella.

Los animales voladores como las aves, los murciélagos y algunos insectos han podido desplazarse de una forma activa. Las plantas y otros animales han tenido que sufrir desplazamientos de tipo pasivo.

Existen varios tipos de desplazamiento pasivo:

- VIENTO (Anemocoria).- Pequeños organismos como algas, bacterias, esporas y semillas muy pequeñas pueden ascender por corrientes de aire locales y ser transportados a grandes distancias, siendo precipitados por las lluvias o corrientes de aire descendentes.
- CORRIENTES MARINAS (Hidrocoria).- La deriva sobre el agua del mar es muy importante en la dispersión de semillas de plantas superiores (fanerógamas) e insectos, capaces de resistir varios días flotando en el agua del mar. Los vertebrados pueden desplazarse mediante las corrientes marinas sobre "balsas flotantes" de composición más o menos compleja.

- ANIMALES (Exo- y Endozoocoria).- Es de gran importancia para plantas y pequeños animales que se adhieren al plumaje o al fango de las patas de las aves. Algunas semillas pueden viajar en el sistema digestivo de las aves sin perder su poder germinativo.
- HOMBRE .- Participa en el transporte involuntario de algunas especies y en la introducción voluntaria de gran número de especies vegetales y animales.
- ICEBERG .- Existen pruebas de la llegada de bloques de hielo a la isla del Hierro. Los icebergs podrían transportar semillas y pequeños animales.

En el proceso de dispersión tiene gran importancia la distancia entre las islas y los centros de dispersión de donde llegan los organismos. La flora y fauna de Canarias presentan gran afinidad con las de la región mediterránea y norte de Africa. Al ser el archipiélago macaronésico más próximo a un continente, Africa, es también el más rico en relación al resto de la macaronesia.

2.1.4.- EVOLUCION DEL POBLAMIENTO BIOLOGICO INSULAR

Las islas constituyen un medio ideal para la diversificación de las especies debido al aislamiento de las poblaciones y su tamaño relativamente pequeño. Canarias presenta un alto porcentaje de endemismos tanto en flora como en fauna.

La presencia de endemismos puede deberse a dos causas: su extinción en otras zonas del área de distribución o su aparición como nuevas especies por evolución local.

Algunas especies endémicas de Canarias y Madeira, como el drago y los laureles, son idénticas o muy similares a restos fósiles encontrados en la región mediterránea y sur de Rusia que datan del Terciario. Debido a las glaciaciones en el Cuaternario, estas especies se extinguieron en otras zonas, sobreviviendo en las islas atlánticas protegidas, por su posición oceánica, de los bruscos cambios climáticos.

Por otra parte, el tiempo de existencia del Archipiélago Canario es suficiente para que muchas especies se hayan diferenciado de las continentales y, además, entre las distintas islas.

El aislamiento de las poblaciones y su pequeño tamaño limitan el intercambio genético, lo que propicia una evolución local potenciada por la deriva genética.

Como proceso de evolución local, puede citarse el ejemplo de los reptiles canarios de los que se hablará más adelante. Su diferenciación parece deberse a la evolución independiente de estas poblaciones respecto a las continentales de las que proceden. En la actualidad, este proceso está teniendo lugar entre las poblaciones que permanecen aisladas dentro de cada isla del Archipiélago, dando lugar a varias subespecies insulares.

2.1.5.- CLIMA

El clima de Canarias viene determinado por la influencia conjunta de varios factores: la latitud geográfica y las características de los vientos y corrientes oceánicas que las rodean.

Su latitud, a sólo 4° del Trópico de Cáncer, le confiere características subtropicales al situarse dentro de la zona de influencia de los alisios.

Los vientos alisios del NE, cargados de humedad, chocan con las islas más altas, se condensan y dan origen a grandes cantidades de agua.

La corriente de Canarias, que forma parte de la gran "corriente del Golfo", trae aguas frías de latitudes más septentrionales, ejerciendo un efecto amortiguador que impide grandes variaciones de temperatura.

Estas características climáticas generales son modificadas por el relieve de las islas y la orientación de las distintas zonas. Fuerteventura y Lanzarote, con alturas máximas de unos 800 m. no pueden frenar los vientos alisios y carecen de las características de humedad de las otras islas. Así mismo, por encima de los 1.500 m. (Tenerife, La Palma y Gran Canaria) los vientos dominantes, de dirección NE, son más secos y cálidos que los alisios. Por último, por encima de los 3.000 m. (Tenerife) aparecen los vientos contralisios del SE que son bastante fríos y van acompañados frecuentemente de nevadas.

Por otra parte, el efecto amortiguador de la corriente de Canarias, disminuye con la altura, haciéndose nulo por encima de los 1.500 m.

La accidentada orografía de las islas y la distinta constitución de suelos y rocas, propician la existencia de infinidad de microclimas que posibilitan y condicionan la presencia de biocenosis vegetales de composición distinta a la dominante en la zona. Esto tiene una gran influencia en el mantenimiento y desarrollo de otros grupos vivientes, contribuyendo de forma clara y notable al desarrollo y evolución de las especies existentes.

2.1.6.- VEGETACION

El origen volcánico de los terrenos y lo abrupto del relieve hacen especialmente importante el papel que juega la vegetación canaria en la formación y fijación del suelo. Además, interviene en la absorción de humedad y transmisión del agua al subsuelo y actúa de pantalla amortiguadora frente a los fuertes aguaceros característicos de Canarias.

La flora canaria está formada por más de 1.800 especies de las que poco más del millar son autóctonas y unas 550 son endemismos. Las islas más ricas en vegetación son las centrales y, en general, más las occidentales que las orientales.

En cuanto a la zonación de la vegetación se pueden considerar tres pisos:

- PISO BASAL O ZONA BAJA:

Por debajo de los 400 m. de altitud por término medio, con un clima cálido y seco, insolación alta y escasa pluviometría.

Aparece una primera franja hasta los 50-100 m. de plantas psammófilas adaptadas a la arena y halófilas resistentes a las sales.

Por encima encontramos las formaciones de cardonales y tabaibales que constituyen un lugar ideal para animales como los lagartos.

En las cotas más altas existían diversas especies arbóreas como el drago, la palmera y la sabina formando verdaderos bosques que actualmente están muy reducidos.

- PISO MONTANO O ZONA MEDIA:

De los 400 a los 1.800 m., hay que distinguir las dos vertientes: la norte con un clima húmedo y fresco en su parte inferior y mucho más seco a partir de los 1.400 m. y la sur seca y soleada.

En las laderas orientadas al norte, hasta los 1.400 m., aparece la laurisilva acompañada de arbustos, helechos, musgos y líquenes. Es la zona que más llueve de la isla y, además, se recoge agua por condensación sobre hojas y troncos.

En las cotas más altas de estos bosques se desarrolla el fayal-brezal como transición natural al pinar, aumentando en la actualidad por la tala y degradación del bosque de laurisilva.

El pinar tiene su hábitat desde los 1.400 m., por encima del fayal-brezal en las laderas norte y, desde menores altitudes, en el sur. El bosque de pinos está formado únicamente por pino canario aunque en los últimos años se ha repoblado con otras especies de pino foráneas y con eucalipto.

La tala masiva de árboles ha dado lugar al desarrollo de una formación arbustiva conocida como escobonal. La desaparición del bosque, además, favorece la erosión del suelo.

- PISO SUPRACANARIO O ZONA SUPERIOR:

Desde los 1.800-1900 m., con clima bastante seco y grandes oscilaciones de temperatura (encima de las nubes).

Existen algunos cedros que en otras épocas fueron abundantes, pero la vegetación característica de esta zona en la actualidad son los retamares y codesales. Estas formaciones, bastante densas, llegan hasta los 2.500 m. Por encima, en condiciones muy desfavorables, sólo quedan restos de retamares y la violeta del Teide.

2.1.7.- FAUNA

La fauna canaria es la más rica de toda la Macaronesia como consecuencia de la mayor área de este archipiélago, de su altitud y de su proximidad al continente.

Los mamíferos están ampliamente representados, pero los únicos que han colonizado las islas por sus propios medios son los murciélagos de los que existen seis especies. El resto de los mamíferos que habitan actualmente en las islas han sido directa o indirectamente introducidos por el hombre y entre ellos se encuentran especies domésticas, ratas, ardillas, etc.

Los vertebrados más numerosos son las aves, con unas 60 especies nidificantes y más de 100 especies migradoras que invernan regularmente en las islas. Existen 3 especies de aves endémicas del archipiélago y varias con razas insulares.

En conjunto, la avifauna canaria presenta un marcado carácter europeo y mediterráneo con algunos representantes de la fauna desértica norteafricana.

En cuanto a anfibios, existen 2 especies de ranas, supuestamente introducidas.

Los reptiles se agrupan en tres tipos: los lagartos, las lisas y los perenquenes, cada uno representado a su vez por varias especies.

Entre los invertebrados domina la presencia de artrópodos y, dentro de estos, los insectos con más de 4.000 especies. Las afinidades de la fauna de insectos son, en general, principalmente europeas y norteafricanas.

Los arácnidos están representados por aproximadamente 200 especies de las cuales un 40% son endémicas, presentando grandes afinidades con la fauna mediterránea y norteafricana.

Por último, existen en estas islas alrededor de 200 especies de moluscos terrestres.

BIBLIOGRAFIA CONSULTADA:

Los datos recogidos en este apartado se han tomado de los siguientes autores:

- Bacallado Aránega y Báez Fumero (1983)
- Baez Fumero y Sánchez Pinto (1983)
- Carracedo Gómez (1980)
- Pulido Mañes y Alvarez Alonso (1980)
- Santos Guerra (1983)

2.2.- HOSPEDADOR

2.2.1.- REPTILES CANARIOS

Los reptiles representan, desde el punto de vista evolutivo, uno de los grupos más interesantes de las Islas Canarias debido a la diferenciación de poblaciones aisladas, que ha dado lugar a endemismos, y a la existencia de especies de gran tamaño fósiles y vivientes.

En cuanto a los restos fósiles, se conocen cuatro especies: dos lagartos, *Gallotia maxima* y *G. goliath*, y dos tortugas, *Geochelone burchardi* y *G. vulcanica*.

G. maxima y *G. goliath* podrían haber alcanzado un metro y medio de largo y estarían emparentados con la especie actual *G. simonyi* con la que constituirían un grupo monofilético. En su extinción han podido influir varios factores: competencia con especies de menor tamaño como *G. galloti*, destrucción de hábitats por actividad volcánica y la intensa acción depredadora del hombre desde la llegada de los primeros pobladores aborígenes.

Respecto a la presencia de fósiles de tortuga, hay que considerar su distribución cosmopolita en el pasado y la colonización de otras islas oceánicas más alejadas, como Galápagos, Cuba, Baleares, etc., no representando problema su llegada a este Archipiélago.

El gran tamaño de los reptiles fósiles no es una característica evolutiva insular, sino una condición relictica, ya que se han encontrado fósiles continentales de tamaño similar o mayor.

Las especies existentes actualmente pertenecen a las familias Lacertidae, Scincidae y Geckonidae que cuentan al menos con un representante endémico en cada una de las islas, excepto el Género *Chalcides* ausente en La Palma.

Los reptiles pertenecientes a la familia Lacertidae se caracterizan por ser saurios diurnos, escasamente especializados, de cabeza y cuello bien desarrollados, miembros no reducidos y larga cola. Poseen poros femorales.

2.2.2.- GENERO *Gallotia*

Los Lacértidos canarios pertenecen al género endémico *Gallotia* establecido por Arnold (1973), basándose en las características morfológicas del grupo. Anteriormente se consideraba como un subgénero del género *Lacerta* pero estudios anatomo-morfológicos, inmunológicos, genéticos y etológicos han confirmado su validez como género propio.

El género *Gallotia* está representado en las Islas por 4 especies (*G. galloti*, *G. simonyi*, *G. stehlini*, y *G. atlantica*) y varias subespecies. Excepto en El Hierro donde coexisten *G. galloti* y *G. simonyi* (restringida a un área muy pequeña), todas las demás especies son alopátricas. En Gran Canaria, junto a *G. stehlini*, existe una pequeña población de *G. atlantica* que parece haber sido introducida por el hombre.

En las islas occidentales (Tenerife, La Palma, Gomera y El Hierro) tiene su hábitat la especie *Gallotia galloti*. Esta comprende varias subespecies de las que *G. galloti galloti* y *G. galloti eisentrauti* son simpátricas en la isla de Tenerife, siendo el resto alopátricas.

No constituye problema considerar las subespecies alopátricas como entidades evolutivas aisladas. La duda se plantea al tratar la situación de las 2 subespecies que conviven en Tenerife, no existiendo además una línea clara de separación geográfica entre las 2 subpoblaciones. Tratando de aclarar esta cuestión Thorpe (1985a) estudió individuos de poblaciones de las distintas subespecies de *G. galloti* llegando a la conclusión que *galloti* y *eisentrauti* son tan divergentes como las otras subespecies alopátricas entre sí.

2.2.3.- Gallotia galloti

2.2.3.1.- Encuadre taxonómico

Clase REPTILIA

Orden SQUAMATA

Suborden SAURIA

Familia LACERTIDAE

2.2.3.2.- Descripción del adulto

Lagarto rechoncho de cabeza grande y ancha. La cola mide dos veces la longitud de cabeza y cuerpo. Escama rostral separada del orificio nasal. Postnasal en contacto con la primera y segunda supralabial. Normalmente hay 5 supralabiales por delante de la subocular. Occipital de tamaño muy variable. Posee cuatro supraoculares, que están separadas de las superciliares por una serie de gránulos. En contacto con la parietal están 4 a 6 supratemporales.

Escamas temporales pequeñas y no aquilladas, con masetérica y timpánica presentes. En general sólo están en contacto los dos primeros pares de submaxilares. Collar débilmente aserrado, formado por 9 a 15 escamas. Pliegue gular manifiesto. Se cuentan 38 a 45 escamas gulares entre la sínfisis mandibular y la escama central del collar. Escamas dorsales pequeñas, aquilladas en el dorso y lisas en los costados, con pequeños gránulos entre ellas, en número de 87 a 106 en un anillo en el centro del cuerpo. Ventrals dispuestas en 10 a 14 series longitudinales y 29 a 31 transversales. A cada lado del cuerpo se cuentan 24 a 31 poros femorales. Escamas de la parte superior de la cola aquilladas.

La coloración es variable dependiendo de las formas y subespecies.

2.2.3.3.- Dimorfismo sexual

Los machos presentan cabezas más largas y robustas que las hembras, alcanzando además mayor tamaño. La coloración y diseño son también diferentes.

2.2.3.4.- Variación

HIERRO: Poblaciones de muy pequeño tamaño, con longitud máxima de cabeza y cuerpo de 82 mm. en machos y 78 mm. en hembras. Los machos son negros con pequeñas manchas azules en los hombros y manchas claras en las patas. Las hembras y jóvenes muestran líneas longitudinales claras muy conspicuas.

GOMERA: Lagartos un poco mayores alcanzando 102 mm. los machos y 83 mm. las hembras. Coloración parecida a la de Hierro pero no tan oscura.

LA PALMA: Poblaciones de mayor tamaño con un máximo de 112 mm. en machos y 98 mm. en hembras. Los machos tienen la parte anterior negruzca con las mejillas azules. Los costados son pardos y en la parte posterior del cuerpo hay bandas transversales fragmentadas en ocelos. Las hembras muestran bandas longitudinales muy conspicuas.

TENERIFE: Son los lagartos mayores de la especie, alcanzando 135 mm. en machos y 126 mm. en hembras. Muestran variación dentro de la isla, distinguiéndose los lagartos de Roque de Anaga y costa norte por su coloración verde y azulada y su mayor tamaño, frente a los del centro y sur de la isla que son menores y presentan coloración gris oscura con ocelos azules.

2.2.3.5.- Biología y Ecología

Vive desde el nivel del mar hasta la montaña, alcanzando los 3.200 m. en Tenerife. Está ausente en las áreas de laurisilva y es poco abundante en los pinares.

La dieta es tanto herbívora como insectívora, aunque predominan los vegetales. En algunas ocasiones constituyen una verdadera plaga para los cultivos, sobre todo de vid, tomate y fresa.

Se ha estudiado detalladamente el comportamiento de *G. galloti* en Tenerife (Molina Borja, 1981 Y 1985) observándose numerosas pautas de desplazamiento, alimentación, apareamiento, etc.

Es un reptil diurno. Pasa las primeras horas del día dedicado al asoleamiento para elevar la temperatura corporal antes de iniciar las actividades alimenticias.

García Casanova (citado por Molina Borja, 1981) observa en algunos ejemplares machos la proyección de la lengua sobre excrementos presentes en su área de campeo y pertenecientes a la propia especie. Esta pauta de comportamiento podría ser simplemente "exploración olfativa" del hábitat o implicar el "reconocimiento" de estímulos químicos propios o de otros congéneres.

Los machos pueden exhibir comportamiento territorial dependiendo de las épocas pero los territorios defendidos no son fijos, solapándose las áreas de desplazamiento de varios de ellos.

La época reproductiva va de mitad de la primavera a final del verano, citándose 2 puestas en cautividad. El macho muerde a la hembra durante la cópula.

Los enemigos naturales de estos lagartos son córvidos, cernícalos, alcaudones y otras rapaces diurnas. En Tenerife y La Palma los campesinos han utilizado contra ellos cebos envenenados y otros tipos de trampas.

2.2.3.6.- Filogenia y evolución del género *Gallotia*

Aunque el cálculo de la época en que estos reptiles llegaron al Archipiélago resulta difícil, por la escasez de restos fósiles y el desconocimiento de las conexiones de estos con las especies vivientes, Báez (1982) da como probable finales del Plioceno o durante el Pleistoceno. Para ello se basa en el hecho que en las islas más jóvenes, Hierro y La Palma (menos de 3 millones de años), la fauna de reptiles está igualmente diferenciada que en el resto de las islas más antiguas del Archipiélago.

Arnold (1973), estudió las características del esqueleto y los hemipenes de los lagartos canarios, llegando a la conclusión que el género *Gallotia* es más afín con *Psammodromus* que con *Lacerta* con el que se relacionaba anteriormente.

Respecto a la evolución insular, las especies fósiles *G. máxima* y *G. goliath* y la viviente *G. simonyi* son las más primitivas (Boulenger, 1920; Arnold, 1973). *G. atlantica* es la más diferenciada de las otras especies del género. La especie más joven, aun diferenciándose, parece ser *G. galloti*.

En cuanto al origen de dispersión de *G. galloti*, Thorpe (1985b) elaboró un cladograma numérico, basado en caracteres fenotípicos, analizando las poblaciones de las 4 islas en que está distribuida. Los resultados apoyaban dos hipótesis, igualmente posibles, considerando como origen de dispersión Tenerife o La Palma.

Posteriormente, estudios del DNA mitocondrial de las distintas subespecies de *G. galloti* con enzimas de restricción, permitieron elaborar un árbol filogenético con dos líneas principales (Thorpe et al., 1993a, 1993b). El origen estaría situado en Tenerife donde se diferenciarían una línea Norte, que colonizó La Palma, y una línea Sur, que colonizó Hierro a través de Gomera. Las distancias genéticas obtenidas están de acuerdo con los tiempos geológicos de formación de las distintas islas. Los autores de estos estudios plantean la reducción de subespecies de *G. galloti* a sólo dos: *G. g. galloti* (línea Norte) y *G. g. caesaris* (línea Sur).

BIBLIOGRAFIA CONSULTADA:

Además de la bibliografía citada específicamente, en este apartado se han consultado las Guías de Reptiles y Anfibios de la Península Iberica, Islas Baleares y Canarias de Salvador (1985) y Barbadillo Escriva (1987).

2.3.- CLASIFICACION DE LOS NEMATODOS PARASITOS DE REPTILES

Para el encuadre taxonómico de los nematodos estudiados se han seguido fundamentalmente las claves de la Commonwealth Agricultural Bureaux (C.A.B.). Estas claves se recogen en la serie "CIH Keys to the Nematode parasites of vertebrates" editada por Anderson et al. (1974-1983).

Según estas publicaciones, la situación taxonómica de los géneros que parasitan reptiles es la siguiente:

Nematoda - Secernentea - Oxyurida - Oxyuroidea - Pharyngodonidae.

Existen posteriores propuestas de modificación de los taxones superiores a orden (Inglis, 1983; Adamson 1986, 1987; Maggenti, 1987) que no serán tratadas en esta revisión.

En la primera de las publicaciones de las claves de la C.A.B., en 1974, Chabaud da las siguientes características para el orden Oxyurida:

- Parásitos de cuerpo corto y robusto, esófago con bulbo, con una sola glándula excretora ventral, ventosa preanal ausente (excepto en *Hoplodontophorus*).
- Hembra con ovoyector complejo con esfínteres bien desarrollados, con huevos embrionados que a menudo están achatados en una cara.
- Macho sin bolsa caudal, con reducido número de papilas caudales y, generalmente, una sola espícula.
- Monoxenos con dos mudas en el huevo, sin generaciones de vida libre.
- Parásitos del colon o el recto.

En 1984(c), Adamson, añade otra característica para los **Oxyurida**:

- Todos sus miembros se reproducen por haplodiploidía.

En la superfamilia **Oxyuroidea** Petter y Quentin (1976) reconocen tres familias, de las cuales, sólo **Pharyngodonidae** parasita reptiles. Las características que dan para esta familia son las siguientes:

- Anfidios sobre un pedúnculo, muy juntos, adheridos a la superficie o saliendo hacia atrás.
- Cono genital, a menudo, reforzado con una estructura esclerotizada en forma de V.
- Parásitos de vertebrados de sangre fría, raramente de mamíferos arcaicos.

Estos autores, en su clasificación publicada por la C.A.B., incluyen dentro de esta familia numerosos géneros citados sobre reptiles. Todos presentan un bulbo esofágico con aparato esclerotizado y están divididos en dos grupos diferenciados según la posición de la vulva y la disposición de las papilas genitales. Uno de los grupos se encuentra en reptiles herbívoros y el otro en carnívoros, con la excepción del género *Thelandros* que aparece indistintamente en hospedadores con uno u otro tipo de dieta.

Astasio-Arbiza (1984) y Castaño (1985) apreciaron diferencias notables entre los dos grupos debido a la forma y estructura del poro excretor y a diferencias anatómicas y posicionales de la vagina y el útero.

En el primer grupo se incluirían los géneros que presentan el poro excretor rodeado de un fuerte repliegue cuticular que le confiere forma de ojal y la vulva de las hembras está siempre en la mitad anterior del cuerpo e inmediatamente después del poro excretor.

El segundo grupo estaría formado por los géneros que tienen el poro excretor sobre una placa esclerotizada, elíptica o circular, y las hembras presentan la vulva en la parte media o posterior del cuerpo.

Debido a estas diferencias entre los dos grupos, Solera-Puertas (1986) creyó conveniente proponer dos nuevas subfamilias:

- Subfamilia **Pharyngodoninae**: vulva situada anteriormente, cerca del poro excretor, vagina ancha y musculosa, las ramas uterinas no se enrollan al esófago. Cola larga y fusiforme en ambos sexos. Poro excretor en forma de ojal y sin presentar placa. Incluye los géneros *Pharyngodon*, *Parathelandros*, *Spauligodon* y *Skrjabinodon*.
- Subfamilia **Thelandroinae**: vulva en la región media del cuerpo (excluyendo la cola) o en la región posterior. Vagina corta que termina en un ovoyector lobulado. Una rama uterina enrollada al esófago. Poro excretor redondeado y siempre rodeado de una placa esclerotizada en ambos sexos. Incluye los géneros: *Veversia*, *Paralaeuris*, *Ortleppnema*, *Thelandros*, *Parapharyngodon*, *Alaeuris*, *Tachygonetria*, *Mehdiella*, *Thaparia* y *Ozolaimus*.

En 1989, Adamson da las siguientes características para las dos subfamilias:

- **Pharyngodoninae**: Posición anterior de la vulva, huevos en forma de huso y alas caudales en el macho.
- **Thelandroinae**: Apertura de la bolsa espicular posterior al ano.

La distribución de los géneros en las dos subfamilias coincide con Solera-Puertas (1986), a excepción de *Parapharyngodon* que es situado como *incerta sedis* por Adamson.

2.3.1.- REVISION DE LOS GENEROS DE LA SUBFAMILIA PHARYNGODONINAE Travassos, 1919

Dentro de esta subfamilia se incluyen los géneros *Pharyngodon* Diesing, 1981; *Parathelandros* Baylis, 1930; *Spauligodon* Skrjabin *et al.*, 1960; y *Skrjabinodon* Inglis, 1968.

El primer género creado, *Pharyngodon*, incluía especies con una gran diversidad de estructuras morfológicas y su situación taxonómica, junto con *Thelandros* y *Parapharyngodon*, se vio comprometida para muchos autores.

En 1926, Spaul agrupa las especies conocidas de *Pharyngodon* en tres grupos:

- Machos con alas caudales muy desarrolladas que constituyen una bolsa genital característica, la cual envuelve también el par posterior de papilas pedunculadas.
- Machos con alas caudales manifiestas que constituyen la bolsa genital, la cual envuelve solamente el par anterior postanal de papilas pedunculadas, mientras que el par posterior postanal está situado fuera de la bolsa.
- Machos sin alas caudales y con una marcada reducción de las papilas.

En esta división de Spaul se apoyarán otros autores para crear los géneros *Parathelandros* y *Spauligodon*.

Por último, *Skrjabinodon*, surgirá de una segunda división hecha por Inglis (1968) de las especies encuadradas en *Parathelandros*.

Las especies encontradas por nosotros pertenecen a los géneros *Parathelandros* y *Spauligodon*.

2.3.1.1.- REVISION DEL GENERO *PARATHELANDROS* Baylis, 1930

Este género fue creado por Baylis en 1930, para la especie *Parathelandros mastigurus* encontrada en el intestino de una rana arbórea de Australia. El diagnóstico dado es el siguiente:

"Pharyngodonidae. Labios bilobulados. Cápsula bucal ausente. Esófago con bulbo desarrollado. Alas laterales presentes, tanto en el macho como en la hembra. Las alas laterales del macho pueden extenderse hasta la cloaca pero no son alas caudales porque no se extienden por detrás de la cloaca. Carecen de alas caudales. Papilas genitales reducidas. Cola del macho terminada en un flagelo largo y fino. Espícula normalmente ausente, cuando existe es muy pequeña y está débilmente quitinizada. Dos pares de papilas caudales, un par postanal en la cara ventral de la cola y otro par detrás de la cloaca. Gubernáculo ausente. Cola de la hembra ahusada, tendiendo a formar un largo flagelo por detrás del ano. Vulva situada a nivel del esófago. Huevos oblongos, sin embrión".

Skrjabin y Schikhobalova (1951) no aceptaron el género *Parathelandros* y lo consideraron sinónimo de *Pharyngodon*.

En 1960, Skrjabin et al., revisan el género *Pharyngodon* y lo dividen en tres de acuerdo con los grupos establecidos por Spaul en 1926. En el género *Parathelandros* se incluyen las especies caracterizadas por la ausencia de alas caudales en el macho y la marcada reducción de las papilas. Mantienen el diagnóstico dado para el género por Baylis en 1930.

Inglis (1968) revisó el género y encontró diferencias entre las especies australianas caracterizadas por "papilas cloacales situadas en un cono genital". Creó el nuevo género *Skrjabinodon* y dio un nuevo diagnóstico para el género *Parathelandros*:

"Oxyuridae: Pharyngodonidae. Boca rodeada por tres labios bilobulados, alas laterales en ambos sexos, poro excretor y vulva de posición variable desde el extremo anterior del esófago al extremo posterior. Cola terminada en una punta larga en ambos sexos. Machos con espícula y gubernáculo poco desarrollados, región cloacal elevada en un cono poco patente, dos pares de papilas naciendo del cono cloacal; sin alas caudales; par de papilas caudales en forma de roseta, frecuentemente naciendo de una base común. Parásitos de anfibios australianos".

Petter y Quentin, en 1976, aceptan los dos géneros y siguen restringiendo *Parathelandros* a parásitos de anfibios australianos.

2.3.1.2.- REVISION DEL GENERO *SPAULIGODON* Skrjabin et al., 1960

Spauligodon fue establecido por Skrjabin, Schikhobalova y Lagodovskaya en 1960 para las especies pertenecientes al segundo grupo de Spaul (1926). El diagnóstico dado para el género es el siguiente:

"Pharyngodonidae. Boca con seis labios pequeños o tres bilobulados. Alas laterales presentes. Vulva situada en el extremo anterior del cuerpo. Con alas caudales en el macho que no envuelven la totalidad de las papilas genitales, sólo su parte anterior, incluyendo el par preanal y el postanal anterior. Par posterior situado en la base del apéndice caudal y fuera de la bolsa que forman las alas caudales. Parásito del intestino de lacértidos. Especie tipo: *S. extenuatus* (Rudolphi, 1819).

Chabaud, en 1965, acepta únicamente los géneros *Pharyngodon* y *Parathelandros*.

Petter y Quentin (1976) y Sharpilo (1976), admiten el género *Spauligodon*, manteniendo el mismo diagnóstico dado por Skrjabin et al. (1960).

En 1984(a), Adamson hace referencia a una clave dada por Chabaud y Golvan (1957) para las especies de *Pharyngodon*, indicando que el género *Spauligodon* se corresponde con el grupo "Ab" de dicha clave, caracterizado por tener alas caudales bien desarrolladas en el macho y un par de papilas postanales no incluidas en dichas alas caudales.

2.3.2.- REVISION DEL LOS GENEROS DE LA SUBFAMILIA THELANDROINAE Skrjabin et al., 1960

De los diez géneros incluidos en esta subfamilia, únicamente revisaremos *Thelandros* Wedl, 1862, *Parapharyngodon* Chatterji, 1933 y *Alaeuris* Thapar, 1925, a los que pertenecen las especies encontradas en este trabajo.

La revisión del género *Thelandros* debe hacerse junto con *Parapharyngodon* ya que ambos han estado relacionados a lo largo de los años, siendo sinónimos o subgéneros entre sí según los autores.

Junto a *Alaeuris* se hará una breve revisión de otros géneros considerados sinónimos de este.

2.3.2.1.- REVISION DE LOS GENEROS *Thelandros* Wedl, 1862 Y *Parapharyngodon* Chatterji, 1933

El género *Thelandros* fue creado por Wedl en 1862 al describir la especie *T. alatus* del recto y ciego de reptiles.

Linstow (1879) describió especies de este género pero las incluyó en el género *Oxyuris*.

En 1916, Railliet y Henry elaboran una clasificación en la que *Thelandros* aparece en el grupo de géneros cuyos machos presentan espícula pero carecen de gubernáculo y la vulva de las hembras se sitúa en la mitad posterior del cuerpo.

En 1926, Yorke y Maplestone, dan el siguiente diagnóstico para el género:

"Boca rodeada por seis labios (tres bilobulados); en el margen bucal posee seis papilas sésiles que se corresponden con los labios. Con alas laterales. Esófago con bulbo posterior. El macho posee una extremidad posterior truncada, sin alas caudales, un par de grandes papilas preanales pedunculadas y dos pares postanales, de las cuales el último se sitúa sobre un proceso que nace de la línea media dorsal, frente al ano y se prolonga posteriormente como una cola corta. Espícula corta acicular, sin gubernáculo. La hembra posee una vulva en la mitad del cuerpo con labios ligeramente prominentes. Ovíparas. Parásitos de reptiles. La especie tipo es *T. alatus* Wedl, 1862".

En 1933, Chatterji instauró el nuevo género *Parapharyngodon* con la especie *P. maplestoni* y el siguiente diagnóstico:

"Boca con tres labios simples; cápsula bucal ausente. Esófago con bulbo con aparato valvular; extremidad del cuerpo truncada. Macho con alas caudales ausentes; dos pares de papilas caudales preanales, un par postanal y una papila media postanal; espícula simple. Hembra con el ano cerca de la extremidad posterior del cuerpo. Vulva situada en la zona media, con labios ligeramente prominentes. Huevos ovalados y alargados".

Baylis (1936) opina que los caracteres genéricos de *Parapharyngodon* son idénticos a los de *Thelandros*, por lo que transfiere *P. maplestoni* a este género.

Karwe (1938), Walton (1941, 1942), López-Neyra (1947), García-Calvente (1948) y Skrjabin y Schikhobalova (1951) siguen considerando *Thelandros* y *Parapharyngodon* como sinónimos.

Read, Amrein y Walton (1952) establecieron el género *Pseudothelandros* para las especies de *Thelandros* en que los machos tuvieran alas laterales. Según Freitas (1957), la creación de este nuevo género no tiene objeto pues *Parapharyngodon* fue establecido por Chatterji precisamente para las especies de *Thelandros* con esa característica.

Skrjabin, Schikhobalova y Ladogovskaya (1960) están de acuerdo al considerar la presencia o ausencia de alas laterales como un carácter distintivo entre *Thelandros* y *Parapharyngodon*.

Yamaguti (1961) utiliza el mismo carácter diferencial pero establecen dos subgéneros dentro del género *Thelandros*: *T. (Thelandros)* Wedl, 1862 y *T. (Parapharyngodon)* Chatterji, 1933.

Petter (1966), con el mismo criterio, denomina a los subgéneros *T. (Thelandros)* y *T. (Archithelandros)*.

Sulahian y Shacher, en 1968, prefieren la denominación de Yamaguti para los dos subgéneros.

Barus (1973) y Sharpilo (1976) consideran *Thelandros* y *Parapharyngodon* dos géneros independientes.

En 1976, Petter y Quentin, no admiten como carácter esencial la presencia o ausencia de gubernáculo y de alas laterales, sinonimizando los dos géneros. Siguen proponiendo dos subgéneros: *Thelandros (Thelandros)*, sin alas caudales, y *Thelandros (Archithelandros)*, con alas caudales (Petter, 1966).

Adamson, en 1981(b), reinstaura *Parapharyngodon* en base a las características morfológicas de las estructuras caudales del macho y de la hembra, la posición del opérculo en el huevo y su estado embrionario en la puesta, teniendo también en cuenta los hábitos alimenticios del hospedador.

En 1984, junto a Nasher, cambia de criterio y se basa fundamentalmente en la morfología de las papilas genitales de los machos.

Castañó, Zapatero y Solera, en 1987, revisan los géneros *Parapharyngodon* y *Thelandros* y redefinen los caracteres morfológicos diferenciales basándose principalmente en la estructura del extremo caudal del macho. Consideran más significativas las diferencias que da Adamson en 1981 para la separación de los géneros que las utilizadas tres años más tarde junto a Nasher, ya que, según Petter (1966), las papilas genitales en *Pharyngodonidae* evolucionan, como el resto de estructuras, hacia la simplificación. Este hecho ha sido observado en especies de estos dos géneros, así como en otros como *Pharyngodon* y *Spauligodon* en los que pueden encontrarse papilas pedunculadas o sésiles.

Por otra parte, Castañó *et al.*, no están de acuerdo en la diferenciación de los géneros por los hábitos alimenticios de los hospedadores, ya que *Parapharyngodon*, atribuido a hospedadores exclusivamente carnívoros, ha sido encontrado en lacértidos onmívoros de las islas Baleares y Canarias.

Los caracteres morfológicos diferenciales para *Parapharyngodon* y *Thelandros* son los siguientes:

- *Parapharyngodon*: "Región cloacal elevada, sin cono genital. Papilas genitales situadas alrededor de la cloaca. Sin pieza en V. Cola subterminal en forma de apéndice curvado".
- *Thelandros*: "Región cloacal con un cono estrecho y alargado. A veces, con pieza en V. Papilas cloacales situadas fuera del cono genital. Cola terminal".

2.3.2.2.- REVISION DEL GENERO *Alaeuris* Thapar, 1925

El género *Alaeuris* fue creado por Thapar en 1925 con la especie tipo *Alaeuris alaeuris*, encontrada en una tortuga del Jardín Zoológico de Londres, diferenciándolo de *Tachygonetria* por la presencia de alas caudales.

Yorke y Maplestone (1926) lo incluyeron en la subfamilia Syphaciinae, familia Oxyuridae, superfamilia Oxyuroidea, definiéndolo como:

"Macho con el cuerpo truncado ventralmente por debajo de la cloaca y terminado en una cola cónica provista con amplias alas caudales, con tres pares de papilas circunanales y un par de papilas cerca del extremo de la cola; espícula muy larga, delgada y acicular, gubernáculo presente en forma de V. La hembra presenta cola corta y cónica; vulva situada debajo de la mitad del cuerpo; ovoyector largo; ovarios mazudos. Ovíparas. Parásitos de reptiles".

Sanground (1929), Ortlepp (1933) y Cuckler (1938) describieron nuevas especies de este género, algunas sin alas caudales.

Walton, en 1942, tras estudiar gran parte del material obtenido de los hospedadores examinados por Thapar, Cuckler y Sanground, estableció dentro de Syphaciinae los siguientes grupos:

- *Tachygonetria* Wedl, 1962: Sin alas laterales ni caudales.
- *Alaeuris* Thapar, 1925: Con alas laterales y caudales.
- *Veversia* Thapar, 1925: Sólo con alas laterales.
- *Pseudoalaeuris* n. gen.: Sólo con alas caudales.

En las clasificaciones de López-Neyra (1947), Chabaud (1957), Skrjabin *et al.* (1960) y Yamaguti (1961), el género *Alaeuris* es incluido en distintas familias y subfamilias.

El diagnóstico dado por Skrjabin *et al.* (1960) es el siguiente:

"Boca con tres labios, cutícula con alas laterales. Esófago alargado, con bulbo conteniendo un aparato valvular en la parte posterior. Los machos presentan el cuerpo truncado ventralmente debajo de la cloaca y terminado en una cola cónica con extensas alas caudales. Tres pares de papilas alrededor de la cloaca, un par próximo al final de la cola. Espícula larga, fina y acicular. Gubernáculo en forma de V. La hembra posee una cola corta y cónica, vulva situada por debajo de la mitad del cuerpo; ovoyector alargado; ovarios en forma de maza. Ovíparas. Parásitos de reptiles"

Petter y Quentin en las claves de la C.A.B., publicadas en 1976, consideran sinónimos los géneros *Alaeuris* (Thapar, 1925), *Pseudoalaeuris* (Walton, 1942), *Travassozolaimus* (Vigueras, 1938) y *Thelastomoides* (Walton, 1927), definiendo el género *Alaeuris* como:

"Gusanos con abertura oral sin elevaciones cuticulares laterales de conductos anfidiales. El esófago es cilíndrico. La cola del macho termina en punta y tiene papilas subterminales. Alas caudales no sostenidas por el par posterior de papilas genitales. Parásitos de Testudinidae e Iguanidae herbívoros, raramente de reptiles carnívoros".

Posteriormente, Adamson y Nasher (1984), se refieren al género *Alaeuris* de la siguiente forma:

"Machos con un apéndice caudal bastante robusto con unas prominentes alas caudales y con el último par de papilas caudales en posición ventral".

A continuación se revisan brevemente los géneros *Pseudoalaeuris*, *Travassozolaimus* y *Thelastomoides*, sinónimos de *Alaeuris*:

- *Pseudoalaeuris* Walton, 1942:

Fue propuesto por Walton en 1942 para incluir aquellas especies de *Alaeuris* que carecían de alas laterales.

Las definiciones dadas por Skrjabin *et al.* (1960), Yamaguti (1961) y Chabaud (1965) coinciden en la ausencia de alas laterales como principal característica.

Petter (1966) piensa que "las alas laterales pueden o no estar presentes en una especie dependiendo de la muestra examinada", por lo que esta diferencia no es considerada como tal y sinonimiza *Pseudoalaeuris* con *Alaeuris*.

- *Thelastomoides* Walton, 1927:

Fue establecido por Walton en 1927 para dos especies que Leydi (1856) había incluido en el género *Thelastomun*.

Skrjabin *et al.* (1960) lo definen como:

"Extremo caudal del macho con pequeñas alas no sostenidas por papilas caudales. Vulva situada en la mitad o cerca del cuerpo. Pocos huevos. Parásitos de tortugas marinas."

Chabaud (1965) lo diferencia de *Alaeuris* por la ausencia de gubernáculo.

Petter y Douglas (1976) indican que entre los machos descritos por Walton en 1927 con 9 u 11 pares de papilas caudales y los observados por ellos no hay diferencias, observando que los lóbulos formados por las alas caudales y los labios de

la cloaca pueden ser confundidos con papilas. Por ello piensan que *Thelastomoides* es sinónimo de *Alaeuris*.

- *Travassozolaimus* Viguera, 1938:

Fue establecido por Viguera en 1938 para la especie *Travassozolaimus travassosi*. La descripción dada fue considerada insuficiente por Dosse (1939), quien mencionó la presencia de un gubernáculo de complicada estructura.

López-Neyra (1947) destaca en el macho la presencia de una cola terminada en punta fina, con tres procesos digitiformes inmediatamente postcloacales y dos láminas articuladas convexocóncavas de ángulos redondeados, sostenidas por dos ramas quitinosas y dos alas caudales membranosas.

Skrjabin *et al.* (1960) añaden que presenta alas laterales y caudales y una espícula delgada.

Petter y Quentin (1976) lo sinonimizan con *Alaeuris* por el número de papilas genitales y la estructura de la pieza en V, la cual está muy esclerotizada en *Travassozolaimus*, cuyas ramas se prolongan ventralmente.

2.3.3.- EVOLUCION Y RELACIONES FILOGENETICAS Y BIOGEOGRAFICAS DE LA FAMILIA PHARYNGODONIDAE

Dada la escasez de registros fósiles existentes para los nematodos, no hay evidencias directas de cuando surgió cada grupo. Los parásitos pueden ser datados por sus grupos hospedadores, si asumimos que surgen cuando ellos (Chabaud, 1982; Adamson, 1994).

Poinar (1978) sugirió que los anélidos fueron el primer hospedador de oxiuros, pero la existencia de una única especie hace pensar en que se trata de una captura.

La diversidad morfológica de los Thelastomatoidea de artrópodos, mayor que la de Oxyuroidea de vertebrados, apoya la idea de que los oxiuros surgieron en artrópodos.

Los hospedadores de oxiuros pertenecen a muy diversos grupos filogenéticos, pero todos ellos coinciden en que poseen la porción intestinal posterior modificada como una cámara de fermentación. Esta característica es imprescindible para los oxiuros que se alimentan de la flora bacteriana.

Los primeros vertebrados terrestres fueron probablemente carnívoros y por tanto no serían hospedadores adecuados. Los Diadectidae seymouriamorfos son supuestamente los primeros tetrápodos herbívoros y podrían haber tenido oxiuros. Es posible que los oxiuros abundaran en los primeros diapsidos terrestres. Adamson y Nasher (1985), piensan que los faringodónidos de tortugas son más recientes y probablemente derivados de los de estos reptiles. Adamson (1994) cree posible que incluso los dinosaurios hayan podido ser hospedadores de los Oxyurida.

La evolución de los faringodónidos y sus relaciones filogenéticas y biogeográficas han sido estudiadas por distintos autores a lo largo del tiempo.

Seurat (1917) consideró al género *Thelandros* más evolucionado que *Pharyngodon*, ya que la conformación del extremo caudal del macho del primero se reduce con respecto a la del segundo, se produce pérdida de las alas caudales y hay una disminución del pedúnculo del primer par de papilas postanales y reducción de la punta caudal dorsal.

En 1957, Chabaud y Golvan afirman que las formas que presentan alas caudales y papilas más desarrolladas son las más primitivas, siendo las más evolucionadas las que se aproximan a *Thelandros*, con una atrofia más o menos completa de dichos caracteres.

Petter (1966) afirma que la anatomía cefálica es una característica importante para el establecimiento de una clasificación filogenética de nematodos, pero inutilizable en el caso de los faringodónidos por la extrema diversidad que presentan estas estructuras. Dentro de una misma especie, los machos y las hembras suelen tener estructuras apicales diferentes, siendo las de los machos más primitivas y menos variadas. Por ello, considera que la evolución de la extremidad caudal del macho es la que mejor define la filogenia del grupo, por tener y llevar una evolución distinta del ápice caudal en los diferentes grupos de hospedadores.

Se pueden distinguir dos líneas evolutivas que resultan de una reducción de la cola por dos vías distintas:

- a) Reducción del diámetro, tomando el aspecto de una fina punta caudal, donde la inserción puede estar sobre la cara dorsal.
- b) Se conserva un diámetro importante a lo largo del cuerpo pero la punta terminal se reduce y la cola se encuentra finalmente truncada a nivel del último par de papilas.

Correlativamente se aprecia en cada línea:

- 1.- Reducción de los pedúnculos de las papilas que las independiza de las alas caudales.
- 2.- Desaparición de las alas caudales.

Por otra parte, ciertos géneros se diferencian por caracteres que los sitúan en pequeñas líneas divergentes:

- 1.- Modificación de la simetría trirradiada de la extremidad cefálica.

2.- Conservación del ensanchamiento ancestral del cuerpo esofágico que es cilíndrico en los otros géneros.

3.- Alargamiento del itsmo esofágico.

Estas dos líneas corresponden a dos grupos de hospedadores diferenciados. A la primera línea pertenecen todos los parásitos de anfibios y reptiles carnívoros, principalmente saurios. La segunda línea agrupa los parásitos de tortugas herbívoras.

Entre estos dos grupos, las especies parásitas de *Uromastix* e Iguanidae herbívoros forman un conjunto intermedio, situándose en géneros particulares o en ciertos géneros pertenecientes a una u otra de las dos líneas principales.

Los géneros de faringodónidos están ampliamente distribuidos y datan al menos del Mesozoico. Son especialmente diversos y numerosos en lacértidos herbívoros y tortugas terrestres, ya que están predispuestos a infestarse a través de sus hábitos alimenticios. Es raro que aparezcan en reptiles carnívoros y anfibios.

Adamson (1984a) comparó las estructuras de la bolsa caudal de especies del género *Pharyngodon*, pertenecientes a regiones distintas del mundo y sugirió (de acuerdo con Chabaud y Golvan, 1957) que las especies más primitivas aparecen en Australia y las más evolucionadas en el Nuevo Mundo.

Los géneros de distribución más amplia son *Alaeuris*, *Tachygonetria* y *Thaparisa*, que están en las regiones Paleártica, Oriental, Etiópica, Neoártica, Neotropical y Malgache, parasitando tortugas, iguánidos, xantúxidos y agámidos.

Paralaeuris y *Ozolaimus* se encuentran en iguánidos del Nuevo Mundo.

Thelandros se restringe al Viejo Mundo, en tortugas, agámidos y lagartos iguánidos.

La gran dispersión de estos parásitos en tortugas puede deberse a que han sido en su mayor parte herbívoras desde su origen, por lo que poseen un voluminoso intestino posterior, particularmente apto para los faringodónidos.

Los primeros fósiles claramente identificables como tortugas (Testudinidae) datan del Eoceno primario y medio y aparecen en Norteamérica, Europa y Asia. las tortugas colonizaron Madagascar desde Africa y, de forma similar América del Sur directamente desde Norteamérica o desde Asia vía Norteamérica.

La distribución actual de los faringodónidos de reptiles herbívoros sería consecuencia de los desplazamientos de los hospedadores, así como de ramificaciones evolutivas locales. *Alaeuris*, *Tachygonetria* y *Thaparria* fueron llevados a Sudamérica, Africa y Madagascar con las tortugas.

Los faringodónidos que no pertenecen a esta línea de reptiles herbívoros, se encuentran en Australia, la mayor región biogeográfica en la que las tortugas no están presentes. Las especies herbívoras de los escíncidos de Australia, están parasitadas por el género *Pharyngodon* que pertenece a otra línea diferente y descrito en lagartos estrictamente insectívoros (Adamson, 1984).

2.4.- REPRODUCCION EN NEMATODOS

La mayoría de los nematodos son dioicos, aunque se conocen algunas especies monoicas. Suele existir un dimorfismo sexual, más o menos acusado, con las hembras más desarrolladas que los machos.

El sistema reproductor de los nematodos, en ambos sexos, está formado por estructuras tubulares con regiones diferenciadas. Generalmente, existe una gónada en los machos y dos en las hembras de longitud muy variable.

2.4.1.- SISTEMA REPRODUCTOR FEMENINO

La terminología más comúnmente empleada en la descripción del tracto reproductor femenino es la siguiente:

- Por el número de ovarios:

- Monovarial: Un ovario.
- Diovarial: Dos ovarios.
- Poliovarial: Más de dos ovarios.

- Por el número de úteros:

- Monodélfico: Un solo útero.
- Didélfico: Dos úteros.
- Polidélfico: Más de dos úteros.

- Por la dirección de los úteros:

- Anfidélfico: Úteros opuestos.
- Prodélfico: Úteros paralelos dirigidos anteriormente.
- Opistodélfico: Úteros paralelos dirigidos posteriormente.

En la mayoría de las especies de nematodos, el sistema reproductor femenino está formado básicamente por dos ovarios conectados por los oviductos a dos úteros que se unen en una vagina común.

El ovario puede dividirse en dos regiones: la zona germinativa y la zona de crecimiento. En la zona germinativa se encuentran las oogonias dividiéndose mitóticamente. Esta zona, relativamente corta, da paso a la zona de crecimiento, mucho más larga, en la que los oocitos aumentan de tamaño.

El oviducto es un tubo estrecho que une el ovario con el útero. La región más próxima al ovario puede convertirse en receptáculo seminal, produciéndose la penetración del esperma en los oocitos que llegan a ella.

Al principio del útero existen células secretoras que contribuyen a formar una capa adicional en la cubierta del huevo. La región distal del útero puede actuar como receptáculo seminal, formándose en algunas especies estructuras especializadas con esta función. El epitelio uterino está recubierto por fibras musculares que empujan los embriones en desarrollo hacia la vagina.

La musculatura de la vagina es prolongación de la uterina pero está mucho más desarrollada. El interior de la vagina está revestido de cutícula que es continua con la que recubre el exterior del cuerpo del nematodo.

La vulva es la apertura del tracto reproductivo al exterior. Su localización es variable y tiene valor diagnóstico para la especie.

2.4.2.- SISTEMA REPRODUCTOR MASCULINO

El sistema reproductor masculino, en nematodos, es generalmente monórquico (un solo testículo). Básicamente, se distinguen testículo, vesícula seminal y vaso deferente. En algunos casos, entre el testículo y la vesícula seminal se interpone el vaso eferente.

Al igual que en las gónadas femeninas, en el testículo se distingue una zona germinativa seguida de una zona de crecimiento. Algunos autores diferencian una tercera zona de transformación inmediatamente anterior a la vesícula seminal.

En la vesícula seminal se almacenan los espermatozoides antes de pasar al vaso deferente. En este existen distintos tipos de células secretoras. Los productos vertidos por estas células intervienen en la movilidad de los espermatozoides y provocan contracciones en el tracto reproductor femenino, facilitando la ascensión del esperma.

El vaso deferente se une al recto para formar la cloaca. Esta es exclusiva de los machos, excepto para los géneros *Lauratonema* y *Rondonia*. La cloaca es una estructura compleja con receptáculos para albergar las espículas, el gubernáculo y, en estrongiloideos, el télamon.

Las espículas son estructuras acelulares esclerotizadas, que se insertan en la vulva para mantenerla abierta durante la cópula. Suele haber una o dos espículas, aunque algunas especies carecen de ellas. Su forma y tamaño son caracteres taxonómicos significativos.

El gubernáculo es la esclerotización de la pared dorsal de la cloaca. Cuando existe, su función es guiar la excreción de las espículas en el momento de la cópula.

El télamon, sólo en estrongiloideos, es la esclerotización de la parte ventral de la cloaca y su función es similar a la del gubernáculo.

2.4.3.- OVOGENESIS

En el sistema reproductor femenino, las oogonias ocupan la parte apical de la zona germinativa del ovario. A lo largo de esta zona, se producen divisiones mitóticas que dan lugar a oogonias hijas con $2n$ cromosomas. Las mitosis oogoniales se producen normalmente en el ovario del adulto, pero pueden ocurrir en la larva 4 e, incluso, en la larva 3.

En la zona de crecimiento del ovario cesan las divisiones y la cromatina se condensa formando una red. Este periodo de condensación es el equivalente al apareamiento de cromosomas homólogos observado en otros animales.

Los primeros estadios meióticos -leptotena, zigotena y paquitena- son raramente observados en nematodos. Varios autores (Triantaphyllou y Hirschmann, 1966; Valero *et al.*, 1982a; Cutillas *et al.*, 1987) han citado la existencia de un estado difuso en la meiosis de algunas especies y parece ser un fenómeno común en la oogénesis animal.

Tras esta etapa la masa de cromatina se resuelve en largas hebras dobles, haciéndose visibles uno o más nucleolos. El oocito entra en una fase de rápido crecimiento y se elaboran inclusiones citoplásmicas. Triantaphyllou (1971b) observa una gran actividad de síntesis de ARN y ADN en el núcleo.

Los oocitos migran hacia el oviducto en una o varias filas y la cromatina se hace difusa. Después de producirse la diacinesis, la membrana nuclear desaparece y son visibles las tetradas bivalentes. Normalmente, como observaron Valero *et al.* (1982b) en *Gongylonema pulchrum*, la meiosis se detiene antes de entrar en metafase I hasta que se produce la fecundación.

La entrada del núcleo espermático desencadena el proceso de formación de la cubierta del huevo, a la vez que continúa la meiosis. En anafase I se produce la separación de los bivalentes, formándose el primer cuerpo polar que es expulsado en las especies anfimícticas y retenido en las especies partenogénicas (Triantaphyllou, 1971a).

La segunda división meiótica produce un segundo cuerpo polar, que puede ser expulsado, y un pronúcleo haploide con n cromátidas.

En la mayoría de las especies estudiadas, las dos divisiones meióticas se localizan en un polo del oocito. Después de telofase II, el pronúcleo femenino se sitúa en el centro del huevo donde se produce la fusión con el pronúcleo masculino.

Como ya se ha dicho, la formación de la cubierta del huevo es un resultado inmediato de la fecundación. Esta cubierta se compone de tres capas formadas por el propio oocito y una capa exterior adicional secretada por las células uterinas.

Al producirse la penetración del esperma, el citoplasma se retrae y se separa de él una capa vitelina densa. Queda un espacio que es ocupado con material quitinoso formado a partir de las reservas de glicógeno del oocito. Esta capa quitinosa confiere rigidez a la cubierta del huevo.

La capa más interna está formada mayoritariamente por lípidos que proporcionan impermeabilidad, evitando la desecación y permitiendo el desarrollo del huevo en medios hiper o hipotónicos.

En el útero, los huevos son recubiertos por material mucoproteico o mucopolisacárido. Esta capa puede dar un aspecto característico a la superficie del huevo con valor taxonómico.

2.4.4.- ESPERMATOGENESIS

Las primeras fases de la espermatogénesis son similares a las de la gametogénesis femenina. Las espermatogonias, en la parte apical del testículo, se dividen mitóticamente para producir espermatoцитos primarios que sufrirán meiosis.

Generalmente, la meiosis suele ser igual en ambos sexos. Sin embargo, los estudios realizados sobre tres especies del género *Trichuris* ponen de manifiesto unas configuraciones meióticas muy diferentes en machos y hembras (Valero *et al.*, 1983; Špakulová *et al.*, 1994).

En los machos, los primeros estadios meióticos se han observado con más frecuencia que en las hembras, pero no es inusual la existencia de un estado difuso igual que en la oogénesis.

En metafase I los bivalentes se orientan en el huso, separándose en anafase I. Se forman dos espermatocitos con n cromosomas. Una segunda división produce un resultado final de cuatro espermatocitos. Estos sufren reorganización celular y por espermateleosis se transforman en espermátidas. Posteriores modificaciones morfológicas darán origen a los espermatozoides.

2.4.4.1.- ESPERMATOGENESIS EN LOS OXYURIDA

En el orden Oxyurida, la meiosis de los espermatocitos sufre una importante modificación. La haploidía de los machos hace imposible el apareamiento de homólogos y, por supuesto, la división reduccional. Puesto que todas las especies estudiadas en esta Tesis pertenecen a dicho orden, esto será tratado detalladamente junto con otros rasgos característicos de la haplodiploidía.

En cuanto al proceso de transformación del espermatocito en espermatozoide, fue descrito detalladamente por Lee y Anya (1967) que lo estudiaron con microscopía electrónica en *Aspiculuris tetraptera*.

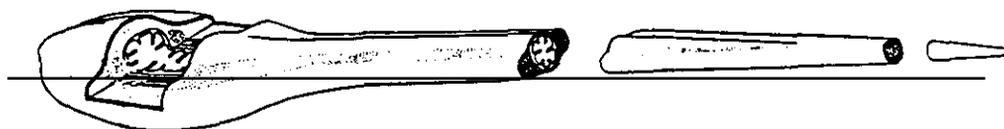
Tras la división del espermatocito no hay reconstitución del núcleo. La cromatina y las mitocondrias quedan en el centro de la célula. Un par de centriolos permanecen en polos opuestos y aparecen microtúbulos que irradian desde ellos y pasan a través y alrededor de la cromatina, con aspecto de fibras de un huso.

Al desarrollarse la espermátida, la cromatina se hace más compacta y forma un arco alrededor de la mitocondria.que permanece en el centro de la célula. Los microtúbulos continúan asociados con la cromatina.

Las mitocondrias se fusionan en 2 ó 3 más grandes y luego en una sola que se alarga y adelgaza. El arco de cromatina-microtúbulos rodea a la mitocondria formando dos haces. Se forma una vaina membranosa alrededor de las tres caras de cada haz de microtúbulos y la mitocondria.

La mitocondria y los dos haces de microtúbulos, al alargarse, empujan un extremo de la célula para formar la parte filamentosa del espermatozoide. El ADN se localiza en la vaina alrededor de los dos haces de microtúbulos o entre estos.

A continuación se muestra un diagrama del espermatozoide de *Aspicularis tetraptera*:



2.4.5.- ESPERMATOZOIDES

Los espermatozoides de nematodos son descritos generalmente como no flagelados y ameboides. Aunque se han estudiado relativamente pocas especies, éstas han mostrado una gran diversidad morfológica en sus espermatozoides. Las características comunes son la ausencia de flagelo y acrosoma.

La mayoría de los datos existentes sobre morfología y formación de espermatozoides en nematodos se han obtenido con microscopía electrónica.

Foor (1970) agrupó los espermatozoides de 14 especies estudiados hasta entonces en 4 tipos básicos:

- Ascárido: *Ascaris megalocephala*, *Ascaris lumbricoides*, *Polydelphis* sp., *Toxocara canis*, *Physaloptera* sp., *Gnathostoma* sp., *Dirofilaria immitis*, *Dipetalonema witei*, *Rhabditis pellio*.
- Strongylido: *Nippostrongylus brasiliensis*, *Ancylostoma caninum*, *Angiostrongylus cantonensis*.

- Dioctophymoide: *Dioctophyma renale*.
- Oxyúrido: *Aspiculuris tetraptera*.

Los nombres corresponden al orden en que fue descrito por primera vez cada tipo.

En el tipo ascárido se distingue una región anterior, con elementos fibrilares, y una región posterior con numerosos orgánulos. Estos incluyen un núcleo denso, no limitado por membrana, rodeado de una capa electrón-densa, pequeñas esferas de densidad variable y mitocondrias. La característica más destacable en el citoplasma posterior del espermatozoide de todos los ascáridos estudiados es la presencia de una masa lipídica de tamaño, forma y electrón-densidad variables, al que se ha llamado cuerpo refringente.

El tipo strongylido tiene una parte anterior ancha, con los orgánulos de membrana y las mitocondrias, y una parte posterior algo más estrecha que contiene el material cromatínico. No se observa ninguna estructura similar al cuerpo refringente.

El tipo dioctophymoide presenta una forma alargada, redondeándose a medida que madura hasta hacerse esférico. No tiene mitocondrias ni orgánulos de membrana, pero la superficie de la membrana está muy modificada.

En el tipo oxyúrido se observa una parte anterior ancha ("cabeza") y otra parte posterior filiforme ("cola"). No hay orgánulos de membrana y una, única y muy grande, mitocondria ocupa la porción central de la cola, rodeada por un complejo sistema de microtúbulos. El material cromatínico está también en la cola.

Dentro de los tipos ascárido y strongylido, Foor incluye varias especies cuyo esperma difiere en algunos aspectos del tipo morfológico básico. Anya (1976) piensa que existen más de cuatro tipos morfológicos en los espermatozoides de nematodos. Los cuatro tipos de Foor pueden ser interpretados como productos finales de líneas

divergentes de evolución de la estructura del espermatozoide. Estas divergencias pueden surgir por la interacción de diferentes requerimientos estructurales y funcionales durante la espermiogénesis y las exigencias del proceso de fertilización en distintas especies.

El examen detallado de la ultraestructura de 23 especies descritas muestra ciertas características citoplásmicas de los espermatozoides de nematodos, aunque no siempre están presentes todas en cada especie individual. Estas características ultraestructurales incluirían la presencia de:

- orgánulos de membrana;
- mitocondrias, con una marcada tendencia a la fusión;
- sistema de microtúbulos, a menudo periférico pero, ocasionalmente organizado de otra forma;
- capacidad para elaborar material de reserva como gránulos lipídicos o el cuerpo refringente.

Aunque se han encontrado centriolos en algunos, todos los espermatozoides de nematodos carecen de estructuras ciliares o flagelares y poseen capacidad para formar pseudópodos.

El espermatozoide esférico de *Rhabditis pellio*, que tiene orgánulos de membrana, microtúbulos y mitocondrias, sería el menos especializado. De él podrían derivarse dos, o quizás tres, tipos diferentes. *Heterodera rostochiensis* conserva la forma esférica, tiene orgánulos de membrana, mitocondrias y un sistema periférico de microtúbulos. En *Trichinella spiralis* hay orgánulos de membrana y mitocondrias, pero no tiene sistema microtubular. *Heterakis gallinarum* tiene orgánulos de membrana y mitocondrias, careciendo de sistema microtubular, pero posee capacidad para almacenar material de reserva en forma de lípidos.

Otros tipos morfológicos se derivarían de los anteriores tomando formas no esféricas y resaltando alguna de las características particulares.

El tipo strongylido típico de Foor (*Ancylostoma caninum* y *Nippostrongylus brasiliensis*) podría surgir del heterákido adoptando una forma bipolarizada, con el material cromatínico en la parte posterior y los orgánulos de membrana en la anterior. Existiría un intermediario, *Angiostrongylus cantonensis*, que es esférico en la vesícula seminal y adopta una forma alargada en el receptáculo seminal.

El tipo ascárido típico derivaría también del heterákido por la incorporación de material proteico en las inclusiones lipídicas para formar los precursores del cuerpo refringente. *Polydelphis* sp., esférico, sería el origen de los espermatozoides de forma conoide de *Ascaris*, *Toxocara* y *Porrocaecum*.

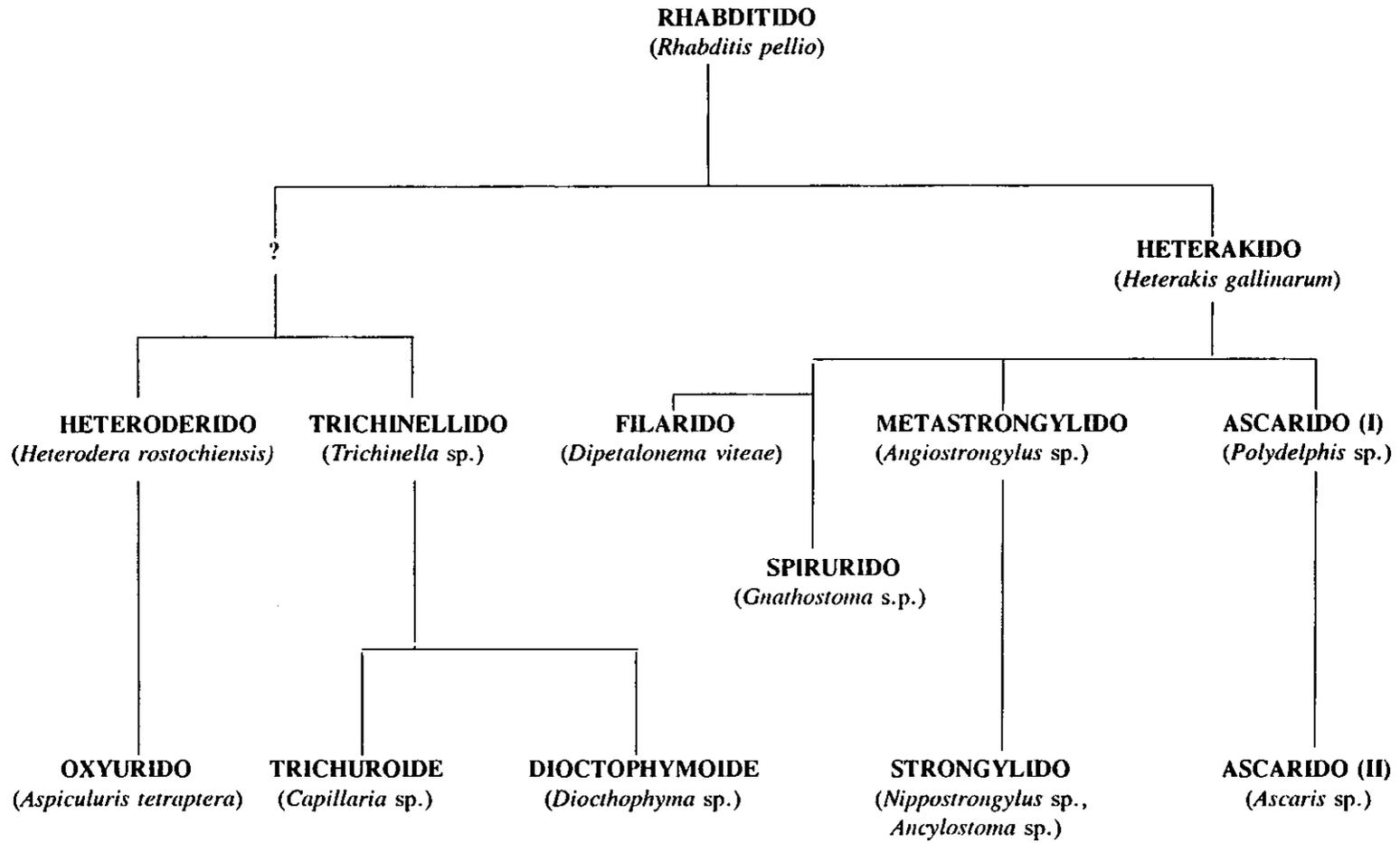
Una tercera derivación del tipo heterákido serían los espermatozoides de filarias (*Dirofilaria immitis* y *Dipetalonema vitae*) y spirúridos (*Gnathostoma* sp.), por elaboración de inclusiones lipídicas y adopción de una forma alargada no bipolarizada.

El tipo dictiophymoide descrito por Foor podría derivarse del trichinélido por adopción de forma alargada, pérdida de orgánulos de membrana y desarrollo de una superficie de membrana modificada.

El espermatozoide bipolarizado de *Capillaria hepatica* pudo surgir de un espermatozoide esférico similar a *Trichinella spiralis*. Aunque por su forma se parece al tipo ascárido, difiere de éste en la localización y estructura del material cromatínico, así como en la ausencia de cuerpo refringente. Por otra parte, la presencia de una vaina tubular indica una línea de desarrollo distinta.

El tipo oxyúrido (*Aspiculuris tetraptera*) sería el resultado final del desarrollo de la línea de *Heterodera rostochiensis*. Los microtúbulos corticales, la tendencia a la fusión de la mitocondria y la ausencia de orgánulos de membrana, marcan una clara separación de los tipos heterákido y trichinélido.

A continuación se presenta un esquema resumen de la posible evolución morfológica del esperma de nematodos según Anya (1976).



2.5.- BIOLOGIA DE LOS OXYURIDA

La mayoría de los estudios realizados sobre los Oxyurida son meramente descriptivos y, en comparación con otros grupos, existen pocos datos sobre su biología. Esto puede deberse en parte a la ausencia en el grupo de patógenos importantes para el hombre o los animales domésticos. Por otra parte, la sospecha de los primeros autores como Galeb (1878), confirmada por los trabajos de Dobrovolny y Ackert en 1934, de un ciclo vital directo, ha restado interés frente al estudio de la biología de otros parásitos con ciclos vitales indirectos.

El descubrimiento de la reproducción haplodiploide en *Gyrinicola batrachiensis* (Adamson, 1981c) supuso el inicio de una línea de investigación que conduce a la generalización de esta característica para todos los Oxyurida (Adamson, 1984c, 1989). Esto introduce elementos peculiares en los ciclos vitales (progénesis del macho, control de la proporción de sexos, autorregulación de la población, etc.) que merecen ser estudiados. Todo esto será tratado más adelante con detalle.

Los Oxyurida son nematodos parásitos del intestino posterior de numerosas especies de invertebrados y vertebrados. Aunque la distribución de hospedadores es muy amplia, casi todos coinciden en poseer un intestino posterior modificado como cámara de fermentación. Los parásitos se alimentan de la microflora bacteriana.

Como ya se ha dicho, el ciclo vital es directo. Anderson (1988) habla de una "monoxenia primaria" ya que no parece que hayan existido hospedadores intermediarios para este grupo en el curso de la evolución. El estado infestante se encuentra en un huevo que pasa al exterior con las heces o es depositado en la región perianal del hospedador. La transmisión es por contaminación oral.

Al igual que el resto de nematodos, pasan por 5 estados separados por 4 mudas (Maupas, 1899). Generalmente, las 2 primeras mudas ocurren en el huevo antes de la ingestión por el hospedador, pero Adamson (1989) cita algunas excepciones en las que la segunda muda tendría lugar justo después de la ingestión, aunque siempre antes de

la eclosión. Las dos últimas mudas se producen fuera del huevo, en el intestino del hospedador.

La eclosión de los huevos tiene siempre lugar dentro del hospedador. En el interior del intestino se dan las condiciones adecuadas para estimular la secreción, por parte de la larva, de enzimas que atacan la cubierta, produciéndose una abertura por la que sale.

El primer estado larval es muy similar en la forma a la de los adultos. Se produce el fenómeno de "constancia celular", es decir, al terminar la embriogénesis el número de células somáticas es el definitivo que tendrá el adulto. En los siguientes estados las células somáticas aumentan de tamaño y sólo se dividen mitóticamente las células germinales para dar lugar a las gónadas.

Los huevos de los oxyuros son particularmente sensibles a la baja humedad (Geller, 1944; Anya, 1966). La humedad óptima para los huevos de *Enterobius vermicularis* es casi el 100% (Geller, 1944) y los de oxyuros de lagartos y artrópodos pueden ser almacenados en agua durante periodos prolongados (Zervos, 1988). La única excepción parece ser *Oxyuris equi*, parásito de caballos, cuyos huevos permanecen viables tras largo tiempo de exposición a baja humedad.

Los huevos de *Enterobius vermicularis* y *Passalurus ambiguus* no pueden resistir exposiciones prolongadas a temperaturas de 15°C (Geller, 1944; Kharichkova, 1946). Por el contrario, los huevos de *Aspicularis tretapectera* toleran las temperaturas bajas, aunque se desarrollan más lentamente, y no pueden soportar exposiciones prolongadas a temperaturas de 37°C (Anya, 1966).

Dobrovolny y Ackert (1934) encontraron que las larvas en huevos de thelastomatoideos eran sensibles a la luz. Hasta ahora se ha investigado poco la sensibilidad de huevos de otras especies.

Los huevos de los Oxyurida no son tan resistentes a las condiciones adversas como los de otros nematodos. Esto implica una pobre dispersión de los mismos que, generalmente, depende de la dispersión del hospedador en el tiempo y en el espacio (Adamson, 1989).

Entre los Oxyurida se conocen algunos casos de dimorfismo intrasexual, todos dentro de los Pharyngodonidae. *Tachygonetria vivipara* y 3 especies de *Alaeuris* presentan dos tipos de hembras (poeciloginia). Respecto al desarrollo de los huevos, una es ovípara y la otra ovovivípara (Seurat, 1912, 1913; Petter, 1969; Adamson, 1988). Los dos tipos de hembras presentan alternancia de generaciones. La poeciloginia será tratada en detalle más adelante en relación con la haplodiploidía.

En 1990, Ainsworth cita el primer caso conocido de machos dimórficos (poicilandria) dentro de los Oxyurida: *Skrjabinodon trimorphi* y *S. poicilandri*. Cada especie está representada por una hembra y un par de machos. Estos se encuentran juntos en el mismo hospedador, por lo que parece un caso distinto a la poeciloginia en la que existe alternancia de generaciones.

Aunque no parece ser común entre los nematodos, la poicilandria es frecuente en los Ostertagiinae (Isenstein, 1971; Lancaster y Hong, 1981). Varios autores han especulado sobre el origen y significado de este fenómeno pero sin llegar a una conclusión clara. La presión selectiva en circunstancias cambiantes podría explicar su persistencia pero no su origen (Ainsworth, 1990).

2.6.- HAPLODIPLOIDIA

La haplodiploidía es un sistema de reproducción en el que los machos se originan a partir de huevos no fecundados y son haploides, mientras que las hembras se originan a partir de huevos fecundados y son diploides.

Existen varios tipos de sistemas haplodiploides:

- 1) Arrenotoquia: Producción partenogenética de machos.
- 2) Ginogénesis: Utilización del esperma para iniciar el desarrollo pero sin incorporar la información genética paterna.
- 3) Parahaploidía: Los machos son diploides, pero el juego cromosómico paternal es heterocromático y no interviene en la producción de esperma.

La haplodiploidía se presenta de forma característica en grandes categorías taxonómicas como orden y familia. Esto sugiere que la aparición y persistencia de esta forma de reproducción depende más de factores ecológicos y genéticos que morfológicos y fisiológicos. Además supone que, una vez producida la transición desde la diplodiploidía a la haplodiploidía, es poco probable que se produzca una reversión.

Entre los artrópodos, la haplodiploidía es el único modo de reproducción en los órdenes Hymenoptera y Thysanoptera. También ocurre en varias familias y subfamilias de Homoptera y Acarina, así como en algunos géneros de Coleoptera. Los dípteros pertenecientes a Sciaridae y Cecidomyidae, algunos cóccidos y una familia de ácaros son parahaploides.

Existen otros dos grupos haplodiploides en el reino animal, los rotíferos monogonantes y el orden Oxyurida.

Los organismos haplodiploides, aunque pertenezcan a distintos grupos taxonómicos, tienen algunas características biológicas y ecológicas similares. Todos ellos deben colonizar un hospedador (animal o vegetal) o un biotopo particular, formando una gran población a partir de un número muy reducido de colonizadores. El resultado es un conjunto de subpoblaciones semiaisladas con un alto nivel de endogamia.

Los Oxyurida son el único grupo haplodiploide endoparásito y, entre los nematodos, los únicos con esta forma de reproducción.

2.6.1.- OBSTACULOS EN EL DESARROLLO DE LA HAPLODIPLOIDIA

El origen y establecimiento de la haplodiploidía plantea una serie de obstáculos que han debido ser superados por las especies con este tipo de reproducción.

2.6.1.1.- ALELOS RECESIVOS DELETEREOS

Los machos haploides son hemizigotos y, por tanto, los genes recesivos se expresan en ellos, estando expuestos a la selección. Como señaló Brown (1964), esto hace improbable la aparición de la haplodiploidía en poblaciones que dependan de la heterozigosidad.

Por el contrario, en una población con un alto grado de homocigosidad los alelos recesivos deletéreos se habrán expresado y, por tanto, desaparecido. Esto lleva a la necesidad de al menos una mínima endogamia como prerrequisito para la evolución del macho haploide.

No se sabe si los ancestros de los Oxyuros eran haplodiploides antes de convertirse en parásitos o si el parasitismo fue anterior a la haplodiploidía. En todo caso, los hospedadores más antiguos de los Oxyuros, los Diplopodos, ocupan un biotopo muy limitado y es probable que sus parásitos soporten una consanguineidad elevada (Adamson, 1984c).

2.6.1.2.- DESVENTAJA DE LOS MACHOS HAPLOIDES FRENTE A LOS DIPLOIDES

Podría suponerse que los machos haploides con un solo locus para cada alelo tendrán desventaja al competir con machos diploides. Esto es cierto en poblaciones exogámicas en las que el intercambio genético proporciona a los individuos diploides una alta variabilidad.

En una población endogámica, la variación genética está severamente reducida y es probable que los diploides sean homocigotos para la mayoría de los alelos, perdiendo los posibles beneficios de la heterosis (Borgia, 1980).

Respecto a la producción de gametos, los machos diploides exogámicos, mediante meiosis, son capaces de generar casi una variedad infinita de espermatozoides. Williams y Mitton (1973) y Williams (1975) sugieren que la variación sexual que un individuo produce en la descendencia puede tener efectos importantes sobre la supervivencia y la reproducción de la misma. Aceptando esto, los machos haploides serían desventajados en condiciones de apareamiento no restringidas ya que, mitóticamente, producen un solo tipo de gameto. En condiciones de endogamia los gametos de los diploides, aún produciéndose por meiosis, serán prácticamente idénticos debido a la homocigosidad en los padres. Esto reduciría considerablemente las diferencias entre haploides y diploides en cuanto a la variabilidad de los gametos (Borgia, 1980).

2.6.1.3.- INVIABILIDAD DEL TEJIDO HAPLOIDE

El tejido haploide es generalmente poco viable. Esto se debe, en parte, a la falta de protección contra los alelos recesivos deletéreos ya tratada anteriormente.

Por otra parte, se plantea el problema de la dosis génica. White (1973) sugiere que en los organismos haplodiploides sólo es necesario que el tejido germinal del macho sea haploide. Las células somáticas podrían, por endomitosis, alcanzar distintos

grados de poliploidía. Adamson (1981c) supuso que esto es lo que sucede en *Gyrinicola batrachiensis* aunque no pudo comprobarlo en su estudio. Ainsworth (1991) observó un número diploide de cromosomas en mitosis somáticas de machos haploides de *Skrjabinodon trimorphi* y *S. poicilandri*.

2.6.1.4.- MODIFICACION DE LA ESPERMATOGENESIS

El patrón básico de la espermatogénesis en los nematodos es el siguiente (Anya, 1976):

Cada espermatogonia pasa por una fase de crecimiento y diferenciación, seguida de varias divisiones mitóticas que dan lugar a los espermatocitos primarios. Estos, tras dos divisiones de maduración, se transforman en espermatocitos secundarios que sufren reorganización celular y por espermateleosis se convierten en espermátidas. Posteriores modificaciones morfológicas originan las células espermáticas maduras. Del espermatocito primario resultan 4 espermatozoides por división meiótica.

En las especies haplodiploides la espermatogénesis debe ser modificada para evitar la reducción del número de cromosomas, ya haploide, en el macho.

En algunos coleópteros haplodiploides los espermatocitos sufren 2 divisiones mitóticas dando lugar a 4 espermátidas haploides (White, 1973). En abejas la segunda división meiótica es desigual, resultando una espermátida funcional y una célula no funcional que degenera (Sharma *et al.*, 1961). En rotíferos, homópteros y ácaros la meiosis en el macho es reemplazada por una sola división mitótica (Whitney, 1929; Tausen, 1927; Hughes-Schrader, 1930; Schrader, 1923).

En los oxyuros sólo se produce una división de maduración en los espermatocitos (Adamson, 1981c; Adamson y Petter, 1983a y b). Al no existir cromosomas homólogos es imposible una división reduccional y todo ocurre como si la meiosis empezara en la segunda división meiótica. Los cromosomas en la división final

de los espermatozoides son formas más parecidas a las meióticas (contraídos y rizados) que a las mitóticas, pero sufren una sola división ecuacional.

Adamson y Petter (1983b) creen que las modificaciones necesarias en la espermatogénesis pueden ser una consecuencia natural de la haploidía del tejido germinal de los machos.

2.6.1.5.- INICIACION DE LA EMBRIOGENESIS SIN FECUNDACION

Es obvio que, en un sistema reproductivo en el que los machos se originan de huevos no fecundados, el estímulo de la entrada de un espermatozoide en el oocito no es imprescindible.

Aunque se ha considerado importante la fecundación para estimular el desarrollo del huevo (Foor, 1967; Bird, 1971), este obstáculo ha sido superado con éxito por varias especies partenogénicas de nematodos (Anya, 1976). Triantaphyllow (1966, 1970, 1971) estudió varias especies fitoparásitas con reproducción partenogénica en las que no era necesaria la intervención del espermatozoide para activar el desarrollo del oocito maduro. Lo mismo ocurre en algunos parásitos de animales como *Strongyloides papillosus* (Zaffagnini, 1973).

Adamson (1984c, 1989) piensa que la ausencia de fecundación no es una dificultad importante para el desarrollo del huevo en nematodos.

2.6.1.6.- DETERMINACION CROMOSOMICA DEL SEXO

Como señala Adamson (1981c, 1984c, 1989), ciertos sistemas de determinación del sexo presentan grandes problemas para la aparición de la haplodiploidía. En los casos en que el sexo depende de la presencia o ausencia de un cromosoma Y, o del

balance génico entre cromosomas X y autosomas, los individuos haploides serían siempre hembras.

Hartl y Brown (1970) consideran el sistema de determinación sexual X_0/XX como un probable punto de inicio para la evolución de los sistemas haplodiploides. Este sistema ha sido descrito en numerosas especies de nematodos pertenecientes a distintos órdenes.

White (1973) afirma que la haplodiploidía puede ser considerada como un sistema genético en el que hay varios cromosomas X y ningún autosoma, es decir, $X_1, \dots, X_n/0$. La femineidad se produce cuando en un locus determinado existe heterocigosis para cualquiera de las combinaciones posibles entre los términos de una serie alélica compuesta por "n" miembros. La hemicigosis del estado haploide da lugar a machos (Lacadena, 1981).

2.6.1.7.- FECUNDACION DE UNA PARTE DE LA PUESTA

En un sistema de reproducción haplodiploide, la aparición de machos depende de la existencia de huevos no fecundados.

La descendencia de las hembras puede ser todo hembras (fecundación de todos los huevos), todo machos (no fecundación) o alguna combinación intermedia (fecundación de una parte de los huevos). Esta última opción implica la necesidad de un mecanismo de control de la proporción de huevos fecundados. Borgia (1980) considera este aspecto de la biología haplodiploide como una característica adaptativa más que como un obstáculo, porque permitiría a las hembras controlar el sexo de su progenie según las circunstancias.

En *Desmicola*, *Thelastoma* y *Coronostoma*, oxyuros parásitos de invertebrados, las hembras son didélficas pero poseen un único receptáculo seminal que asegura la presencia del esperma sólo en una rama del sistema reproductivo (Adamson, 1984b,

1985; Van Waerebeke y Adamson, 1986). En *Skrjabinodon trimorphi* y *S. poicilandri*, parásitos de reptiles, Ainsworth (1991) no encontró ningún tipo de modificación anatómica, existiendo un receptáculo seminal para cada rama del sistema reproductor.

Adamson (1983) sugirió para *Gyrinicola batrachiensis* un mecanismo basado en secreciones del oviducto superior que intervendrían en la fecundación del huevo estimulando la formación de la cubierta o alterando la actividad de los espermatozoides.

Borgia (1980) piensa que la proporción de sexos en la progenie puede depender de la disponibilidad de esperma. Las hembras no fecundadas producirían machos que posteriormente fecundarían a sus madres para producir más hembras. Esto permitiría a las hembras, además, controlar la proporción de sexos regulando la cantidad de huevos puestos antes de la fecundación.

2.6.2.- ESTRATEGIAS ECOLOGICAS Y ETOLOGICAS ASOCIADAS A LA HAPLODIPLOIDIA

La haplodiploidía, en sí misma, podría ser considerada una adaptación al tipo de estructura poblacional de los Oxyurida. Esta forma de reproducción lleva asociada una serie de estrategias ecológicas y etológicas que introducen variantes en el ciclo vital de los oxyuros.

2.6.2.1.- CONTROL DE LA PROPORCION DE SEXOS

Fisher (1930) postuló que la selección favorece el establecimiento de una proporción de sexos 1:1, a pesar del hecho de que una población con mayoría de hembras tiene un potencial reproductivo mayor.

Hamilton (1967) llamó la atención sobre poblaciones altamente estructuradas de pequeños artrópodos que presentaban espanandria, es decir, una desviación de la

proporción de sexos favorable a las hembras. Esto es ventajoso cuando el número de individuos colonizadores es bajo. El caso extremo sería cuando el hospedador es colonizado sólo por hembras.

El modelo propuesto por Hamilton implica hembras inseminadas que colonizan un hospedador, produciendo descendencia que se desarrolla y aparea en el mismo hospedador. Las hembras hijas inseminadas por sus hermanos saldrían a colonizar nuevos hospedadores. Ya que un macho puede inseminar varias hembras, la hembra colonizadora sólo produce los necesarios para fecundar toda su descendencia hembra. Desviando la proporción de sexos a favor de las hembras, consigue aumentar el potencial reproductivo y minimiza la competición por el apareamiento entre los machos hermanos.

Ciclos vitales similares son conocidos en algunos tisanópteros (Pussard-Radulesco, 1930), himenópteros (Hamilton, 1967), escolítidos haplodiploides (Entwhistle, 1964) y ácaros (André, 1949).

Aunque la haplodiploidía no es condición necesaria para este tipo de ciclo, la mayoría de las especies conocidas que presentan espanandria son haplodiploides. Los mecanismos adaptativos que permiten a una hembra haplodiploide asegurar una mezcla de huevos fecundados y no fecundados en la puesta podrían servir para controlar la proporción de sexos de su descendencia. Además, los haplodiploides son tolerantes con la endogamia porque los alelos recesivos deletéreos habrán sido prácticamente eliminados de la población.

Entre los diplodiploides se conocen algunos casos de control del sexo de la descendencia pero siempre son mecanismos complejos y en ningún caso son capaces de responder a las contingencias inmediatas (Borgia, 1980). Las hembras haplodiploides inseminadas podrían adquirir fácilmente la capacidad de no fertilizar una pequeña proporción de huevos sin necesidad de desarrollar nuevas estructuras complejas. También podrían variar la proporción de sexos de su descendencia en respuesta a las señales de machos jóvenes producidos por otras hembras cercanas (Hamilton, 1967).

Otro tipo de ciclo que da lugar a la espanandria es descrito por Oliver (1962) en *Histiostoma murchiei*, un ácaro haplodiploide. La generación colonizadora está formada por hembras no fecundadas que colonizan el hospedador y ponen un pequeño número de huevos haploides que originan machos. Estos se aparean con la madre para producir un gran número de huevos diploides que originarán la siguiente generación de hembras colonizadoras.

Los acoplamientos entre madre e hijos son frecuentes en ácaros haplodiploides (André, 1949; Oliver, 1962), rotíferos (Tannreuther, 1919, 1920), himenópteros (Browne, 1922; Van Enden, 1931) y escolítidos haplodiploides (Entwistle, 1964; Norris y Baker, 1968).

En nematodos, la espanandria parece basarse en la capacidad de hembras haplodiploides aisladas para colonizar hábitats por apareamiento con sus hijos producidos partenogénicamente y producción de descendencia hembra (Adamson, 1989).

Teniendo en cuenta que los huevos de los oxyuros deben pasar al medio externo tras la puesta para ser infestantes, los acoplamientos entre madre e hijo parecen muy improbables. Esto anularía la supuesta ventaja de las hembras haplodiploides como colonizadoras de un nuevo hospedador. Como respuesta a este problema surge la poecilogonia.

La poecilogonia es la producción por parte de una especie de más de un tipo de huevos. Este fenómeno, extremadamente raro en nematodos, ha sido citado en varios oxyuros: 4 especies de *Gyrincola* (Dinnik, 1930; Volgar, 1959; Adamson, 1981a y c; Araujo y de Toledo Artigas, 1983), *Tachygonetria vivipara* (Adamson y Petter, 1983a) y 3 especies de *Alaëuris* (Petter, 1969; Adamson, 1988). En estos nematodos se producen dos tipos de huevos: uno de cubierta gruesa que debe salir al medio externo (estado de transmisión) y otro de cubierta fina (autoinfestante) que eclosiona en el intestino tras la puesta.

En *Gyrinicola batrachiensis*, las hembras son didélficas y los dos tipos de huevos se producen en ramas separadas del sistema reproductor. En cada hembra predomina un tipo de huevo y existe una alternancia de generaciones, hembras provenientes de huevos de cubierta gruesa producen predominantemente huevos de cubierta fina, mientras que las que derivan de huevos de cubierta fina producen, casi exclusivamente, huevos de cubierta gruesa.

Más del 70 % de los huevos de cubierta gruesa son diploides por lo que los nuevos hospedadores serán infestados casi sólo por hembras. La mayoría de estas quedarán vírgenes y producirán partenogenéticamente huevos haploides autoinfestantes. Los machos así originados fecundarán a las hembras que seguirán produciendo huevos de cubierta fina pero esta vez haploides y diploides. Las hembras de esta segunda generación podrán ser fecundadas por sus hermanos para producir huevos de cubierta gruesa que salen al medio exterior para recomenzar el ciclo. Así, en esta especie nos encontramos un ciclo similar al de *Histiostoma murchiei* en el que además de los acoplamientos entre madre e hijo en la generación colonizadora, son posibles los acoplamientos entre hermanos en la segunda generación.

En *Tachygonetria vivipara* y en las especies de *Alaeuris* en las que se conoce la poecilogonia, hay dos tipos de hembras (poeciloginia). Las hembras ovíparas producen huevos de cubierta gruesa y las hembras ovovíparas (larvíparas) producen huevos autoinfestantes de cubierta fina.

El ciclo parece ser similar al de *Gyrinicola*. Existe una alternancia entre una generación ovovivípara (autoinfestante) y otra ovípara (colonizadora). En las hembras ovíparas alrededor del 70 % de los huevos son diploides y por tanto desarrollarán hembras.

La espanandria permite una colonización más fácil del hospedador. Un macho aislado en un hospedador moriría sin dejar descendencia. Por el contrario, una hembra puede asegurar con éxito la colonización del medio produciendo partenogenéticamente machos y, en una segunda etapa, después de haber sido fecundada por estos machos,

producir descendencia hembra. Por otra parte, la producción de más machos de los necesarios para fecundar la progenie sería un gasto superfluo del esfuerzo reproductivo que puede aprovecharse más efectivamente en hembras que aumenten la reproducción.

2.6.2.2.- PUESTA AGRUPADA

En un gran número de especies de oxyuros se han observado adaptaciones para agrupar la puesta. En *Gryllophila* y *Cameronia*, los huevos se depositan en hilera, pegados por secreciones uterinas (Leibersperger, 1960; Jarry, 1964). En *Binema*, *Mirzaiella*, *Chitwodiella*, *Indiana*, *Pulchrocephala* y *Pseudonymus*, los huevos poseen filamentos que los unen unos a otros, además de estar rodeados los paquetes de huevos por una cápsula membranosa en algunas especies (Basir, 1956; Leibersperger, 1960; Jarry, 1964). En *Cephalobellus ovomglutinosus*, los huevos están cubiertos de una sustancia pegajosa que los aglutina (Van Waerebeke, 1978). En *Passalurus ambiguus* y *Wellcomia*, todos los huevos de cada hembra forman una sola masa incorporada a una ooteca (Hugot *et al.*, 1982; Hugot, 1982).

En algunos Pharyngodonidae, en los que aparentemente no existen adaptaciones especiales de agrupamiento de la puesta, las hembras grávidas salen del hospedador con sus huevos, convirtiéndose cada una de ellas en una especie de ooteca (Seurat, 1920; Adamson, 1989).

En la mayoría de especies parásitas de mamíferos las hembras grávidas salen del hospedador por el ano y depositan sus huevos en la región perianal. La transmisión ocurrirá por contaminación local y por contactos entre los hospedadores. Además, existe una gran probabilidad de reinfestación. En cualquier caso, los huevos ingeridos pertenecerán frecuentemente a la descendencia de una misma hembra.

En *Aspiculuris tetraptera* no existe oviposición perianal (Anya, 1966), pero la puesta se realiza de forma periódica. Phillipson (1974) observó que la máxima producción de huevos ocurre durante la noche. De igual forma, Zervos (1988) demostró

la periodicidad de la puesta en *Blatticola monandros* y discutió varios mecanismos por los que podría lograrse este agrupamiento, incluyendo efectos hormonales del hospedador.

El agrupamiento de la puesta asegura que cuando un hospedador se infesta lo hace con muchos huevos a la vez, lo que incrementa la probabilidad de que la subpoblación contenga machos y hembras. Por otra parte, como los grupos de huevos representan la progenie de una sola hembra, se aumenta la probabilidad de apareamiento entre hermanos.

2.6.2.3.- PROGENESIS DEL MACHO

En los Oxyurida el dimorfismo sexual es pronunciado y a menudo implica estructuras no relacionadas con la reproducción, como el esófago o la cápsula bucal. El macho es siempre el que presenta el estado más primitivo en los caracteres afectados (Chitwood y Wehr, 1934; Osche, 1952, 1960). Osche interpreta este fenómeno como una paedomorfosis, la retención en adultos de ciertos caracteres juveniles.

Gould en 1977, en una revisión sobre el tema, señala que la paedomorfosis puede resultar de 2 fenómenos diferentes, la neotenia y la progénesis. En la neotenia, el desarrollo de los órganos somáticos está retardado con respecto a los reproductivos. En la progénesis, el desarrollo de los órganos reproductivos está acelerado respecto a los somáticos. En los dos casos el resultado es que alcanzan la madurez sexual mientras aún retienen ciertos caracteres del estado juvenil pero, mientras las formas neoténicas suelen ser más grandes y más lentas para madurar que las no paedomórficas, las formas progenéticas son generalmente más pequeñas y maduran antes. La neotenia tiende a estar asociada con situaciones en que determinadas características morfológicas del estado juvenil son ventajosas. La progénesis surge normalmente en situaciones en que el tiempo de generación corto es importante.

En los oxyuros, la paedomorfosis de los machos es muy acentuada (Dolfus y Chabaud, 1955; Osche, 1960; Leibersperger, 1960; Jarri, 1964) y parece tratarse de una progénesis. Los machos son más pequeños, se desarrollan más rápidamente y tienen vida más corta que las hembras.

La ventaja de los machos progenéticos es evidente en ciclos biológicos que implican apareamientos madre-hijo. Si una hembra es capaz de producir hijos machos que maduren rápidamente tendrá que esperar menos tiempo antes de ser inseminada y se reducirá el tiempo de generación.

En especies en las que se producen acoplamientos entre hermanos el hospedador es colonizado por varios individuos a la vez (fenómeno de puesta agrupada). Existe competencia entre los machos y los primeros que maduren serán los que podrán fecundar a sus hermanas. En este caso puede existir el problema de que las hembras no sean aún aptas para ser inseminadas.

La progénesis estaría favorecida en las especies en que se produce una fuerte competición intraespecífica de forma que se eliminan todos los individuos menos un macho y una hembra en cada hospedador (Zervos, 1988; Adamson *et al.*, 1992). Tanto en los machos como en las hembras se seleccionará el desarrollo rápido porque el primero de cada sexo inhibirá a los demás de ese mismo sexo en el mismo hospedador. La precocidad de las hembras quedará limitada por la necesidad de tener un tamaño suficiente que le permita producir bastantes huevos. Los machos, sin esta limitación, serán paedomórficos en relación a las hembras.

Por otra parte, la progénesis del macho haploide, puede contemplarse como una consecuencia de la haplodiploidía. Se ha demostrado que el tiempo de duplicación celular y de generación es proporcional al nivel de ploidía del individuo (Goin *et al.*, 1968; Bennett, 1972; Cavalier-Smith, 1980; Taylor y Shuter, 1981). El rápido desarrollo y el pequeño tamaño del macho oxyuro adulto puede ser debido al hecho de que son haploides.

El fenómeno de la progénesis no es general pero sí muy frecuente entre especies haplodiploides. En rotíferos monogonontes los machos son descritos como enanos o degenerados pero sería más exacto llamarlos progenéticos porque son reproductivamente maduros aún antes del nacimiento (Tannreuther, 1919, 1920). En ácaros haplodiploides, tisanópteros, himenópteros y escolítidos se produce a menudo un pronunciado dimorfismo sexual, siendo los machos más pequeños que las hembras (André, 1949; Pesson, 1951; Entwistle, 1964; Hamilton, 1967; Beardsley y Gonzalez, 1975).

2.6.2.4.- INSEMINACION TRAUMATICA

La progénesis del macho implica una maduración precoz y una vida más corta que la de las hembras. Esto no supone ventaja alguna para los machos si en el momento de llegar al estado adulto no existen hembras maduras con las que aparearse. Para superar esta limitación surge, en algunos oxyuros, la inseminación traumática. Esta consiste en que el macho pincha la cutícula de la hembra de cuarto estado e introduce el esperma, inseminándola antes de que la vulva esté formada.

Este fenómeno ha sido citado en oxyuros parásitos de mamíferos. En *Passalurus*, el esperma es introducido dentro de una bolsa hipodérmica. Las células hipodérmicas forman una estructura tubular por la que el esperma alcanza el útero y no se desarrolla nunca una verdadera vulva (Hugot *et al.*, 1982). En *Citellina*, *Auchenacantha* y *Austroxyuris*, la inseminación ocurre cerca del primordio vulvar y el esperma accede al huevo a través de la vagina y el útero (Chabaud *et al.*, 1983; Hugot, 1984, 1986; Hugot y Bougnoux, 1987).

La inseminación traumática parece ir asociada a la puesta perianal en la que son frecuentes los apareamientos entre hermanos. En estos casos existe una fuerte competición entre los machos por ser los primeros en aparear. Su rápido desarrollo hará que machos adultos se encuentren con hembras de cuarto estado y la selección probablemente favorecerá a los que sean capaces de inseminarlas antes.

Este tipo de inseminación no es frecuente ni exclusivo de haplodiploides. Los rotíferos monogonontes son el único grupo haplodiploide, aparte de los Oxyurida, en que ha sido citado este fenómeno (Tannreuther, 1919, 1920).

2.6.2.5.- TELITOQUIA

La telitoquia es la producción partenogenética de hembras. Puede ser ameiótica (apomixis), con una sola división de maduración, o meiótica (automixis), restituyéndose la diploidía por duplicación premeiótica o fusión del pronúcleo con un cuerpo polar.

Esta forma de reproducción está esporádicamente distribuida en todos los grupos haplodiploides: rotíferos (Wesenberg-Lund, 1923), ácaros haplodiploides (Oliver, 1971), himenópteros y homópteros haplodiploides (Slobodchikoff y Daly, 1971; Nur, 1971).

Entre los nematodos, la telitoquia es extremadamente rara. Ocurre de forma obligada en algunas razas poliploides de los Tylenchoidea parásitos de plantas cultivadas (Triantaphyllou, 1971). Dentro de los zooparásitos han sido descritos varios casos de posible telitoquia en oxyuros de invertebrados (Van Waerebeke, 1973; Adamson, 1985), pero sin confirmarlos citológicamente. La única especie telítoca estudiada en detalle es *Gyrincola batrachiensis*, oxyuro parásito de anuros en fase de renacuajo (Adamson, 1981c).

G. batrachiensis comprende una raza haplodiploide en anuros con fase de renacuajo larga y varias razas telítocas apomícticas en anuros con fase de renacuajo breve. La imposibilidad de persistir en el hospedador tras la metamorfosis hace necesaria una rápida reproducción. Con la telitoquia la reproducción puede comenzar en cuanto las hembras son sexualmente maduras sin necesidad de buscar un macho o, en el caso de los haplodiploides, sin tener que producir machos y esperar a que maduren.

En la telitoquia apomictica la meiosis es sustituida por una división mitótica. Esto es lo que ocurre en la gametogénesis de los machos haploides pero, a diferencia de estos, en la producción de hembras el resultado es un oocito diploide.

Por otra parte, la telitoquia no supone desventaja frente a la reproducción sexual, al tratarse de poblaciones originalmente haplodiploides con un alto grado de endogamia.

2.7.- ESTUDIOS CITOGENETICOS DEL ORDEN OXYURIDA

Los nematodos, junto con los insectos, han sido considerados un material favorable para el estudio citogenético. Las primeras referencias se remontan a finales del siglo pasado (Carnoy, 1886).

Las primeras observaciones sobre la gametogénesis de un oxyuro son las de Meves (1920) que encuentra 3 ó 4 cromosomas en las espermátidas de *Passalurus ambiguus*. Walton (1924), con estos datos, supone que en el macho hay 7 cromosomas y en la hembra 8, con un sistema XX-X0 para la determinación del sexo. En el mismo artículo, Walton da un número cromosómico de 15 para el macho y 16 para la hembra de *Syphacia obvelata*, con el mismo sistema de determinación del sexo.

En 1959, Walton hace una recopilación de los datos obtenidos por él y otros autores sobre 55 especies pertenecientes a varios grupos de nematodos. En ella figuran *Passalurus ambiguus* y *Syphacia obvelata* con un número haploide de 4 y 8, respectivamente.

Hasta 1976 no aparecen más datos citogenéticos sobre oxyuros. Goswani (1976, 1977) estudia *Aspicularis kazakstanica*, asignándole un número cromosómico de 11 para los machos y 12 para las hembras. Esto confirmaba la existencia de un sistema de determinación cromosómica del sexo XX-X0 para los Oxyurida.

Los estudios de Adamson (1981c) sobre *Gyrinicola batrachiensis*, oxyuro parásito de renacuajos, ofrecen un resultado sorprendente a la vista de los datos anteriores. El macho tiene 4 cromosomas y la hembra 8. El sistema de determinación sexual es la haplodiploidía. Este modo de reproducción, bien conocido en algunos grupos de artrópodos y en rotíferos monogonotes, no había sido encontrado hasta entonces en nematodos. Otro dato interesante es la existencia de poecilogonia en *G. batrachiensis*. Las hembras producen huevos de cubierta fina en una rama del tracto reproductivo y huevos de cubierta gruesa en la otra rama. Además de las formas haplodiploides, Adamson comprueba la existencia de razas telitocas en esta especie.

En 1982, Adamson y Petter publican una nota preliminar sobre el estudio citogenético de varias especies de oxyuros, todos ellos pertenecientes a los Pharyngodonidae. *Tachygonetria longicollis longicollis*, *T. l. pusilla*, *T. macrolaimus*, *T. dentata*, *Alaeuris numidica* y *Mehdiella uncinata* son haplodiploides con un número cromosómico de 5 para los machos y 10 para las hembras.

Estos autores publican en 1983(b) los resultados de un estudio detallado sobre la gametogénesis de 9 pharyngodonidos: *Tachygonetria conica*, *T. dentata*, *T. macrolaimus*, *T. numidica*, *T. longicollis longicollis*, *T. l. pusilla*, *T. l. setosa*, *Mehdiella uncinata* y *M. microstoma*. Todas las especies coinciden en el número de cromosomas y en el sistema de determinación sexual.

La meiosis en las hembras se produce de forma normal y los oocitos completan su desarrollo independientemente de si han sido fecundados o no. En la mayoría de las especies se observan embriones con 5 y con 10 cromosomas en el útero de una misma hembra.

En los machos la meiosis es sustituida por una división mitótica, pero los cromosomas tienen un aspecto distinto al que presentan en las divisiones mitóticas de la zona germinativa, al principio del testículo.

En el mismo año, Adamson y Petter, estudian la gametogénesis de *Thelandros alatus* y *Tachygonetria vivipara*. Esta última especie presenta algunas diferencias respecto a la mayor parte de pharyngodónidos estudiados hasta entonces. Las hembras tienen 6 cromosomas y los machos 3. Las hembras de *T. vivipara* son de 2 tipos (poeciloginia): ovíparas y ovovivíparas. Esta característica había sido observada ya por Seurat (1912, 1913) en la misma especie (*Oxyuris vivipara*) y por Petter (1959) en 2 especies del género *Alaeuris*.

En 1984(c), Adamson publica los resultados del estudio citogenético de 2 oxyuros parásitos de invertebrados, *Thelastoma* sp. y *Hammerschmidtella andersoni*. Los números cromosómicos son 8 y 10 en las hembras, respectivamente. Los machos son haploides. En este trabajo se recopilan los datos existentes hasta entonces y se discuten ampliamente las implicaciones biológicas y ecológicas de la haplodiploidía. Se cuestiona la validez de los estudios anteriores sobre *Passalurus ambiguus*, *Syphacia obvelata* y *Aspicularis kazakstanica* y, por primera vez, se propone considerar la haplodiploidía como una característica biológica suplementaria para definir el orden Oxyurida.

En ese mismo año, Adamson publica su estudio sobre *Syphacia obvelata* y *Aspicularis tetraptera*, cuyos resultados habían sido parcialmente recogidos en un trabajo anterior. Las 2 especies son haplodiploides, con 8 y 12 cromosomas en las hembras, respectivamente. Las observaciones de Walton (1924) y Goswani (1976, 1977) que proponían un sistema XX-X0 para la determinación sexual de oxyuros de mamíferos debían ser erróneas. Así mismo, Adamson revisa las ilustraciones del trabajo de Meves (1920) sobre *Passalurus ambiguus* que muestran 3 bivalentes en los huevos, indicando 6 cromosomas en las hembras y, probablemente, 3 en los machos.

En 1985 aparece el único estudio hispano sobre citogenética de oxyuros. Cutillas *et al.* describen la oogénesis de *Hammerschmidtella diesingi* y *Leidynema appendiculata* que presentan 5 bivalentes en los huevos. Al no existir datos sobre la espermatogénesis no se propone ningún sistema de determinación sexual.

Los datos completos de *Hammerschmidtella diesingi* fueron dados por Adamson y Nasher en 1987. Los machos tienen 5 cromosomas y son haploides.

En 1989, se publica "Evolutionary Biology of the Oxyurida: Biofacies of a Haplodiploid Taxon". En este trabajo, Adamson recoge los datos citogenéticos de 18 especies del orden Oxyurida, analizando detalladamente las relaciones taxonómicas y filogenéticas dentro del orden y las implicaciones biológicas y ecológicas de la haplodiploidía.

Los últimos estudios publicados sobre gametogénesis de oxyuros corresponden a *Skryabinodon trimorphi* y *S. poicilandri* (Ainsworth, 1991). Ambas especies son haplodiploides con 20 y 8 cromosomas en las hembras, respectivamente.

A continuación se da una lista con las especies estudiadas hasta la fecha y sus números cromosómicos.

Nematodos de lacértidos de Tenerife

TAXON	Nº CROM. ♂, ♀	REFERENCIA
Thelastomatoidea		
Thelastomatidae		
<i>Hammerschmidtella diesingi</i>	5, 10	Adamson & Nasher (1987)
<i>H. andersoni</i>	5, 10	Adamson (1984)
<i>Thelastoma</i> sp.	4, 8	Adamson (1984)
Oxyuroidea		
Pharyngodonidae		
<i>Tachygonetria vivipara</i>	3, 6	Adamson & Petter (1983)
<i>Ta. conica</i>	5, 10	Adamson & Petter (1983)
<i>Ta. dentata</i>	5, 10	Adamson & Petter (1983)
<i>Ta. macrolaimus</i>	5, 10	Adamson & Petter (1983)
<i>Ta. numidica</i>	5, 10	Adamson & Petter (1983)
<i>Ta. longicollis</i>	5, 10	Adamson & Petter (1983)
<i>Ta. setosa</i>	5, 10	Adamson & Petter (1983)
<i>Ta. pusilla</i>	5, 10	Adamson & Petter (1983)
<i>Mehdiella microstoma</i>	5, 10	Adamson & Petter (1983)
<i>M. uncinata</i>	5, 10	Adamson & Petter (1983)
<i>Thelandros alatus</i>	5, 10	Adamson & Petter (1983)
<i>Gyrinicola batrachiensis</i>	4, 8	Adamson (1981)
<i>Skrjabinodon trimorphi</i>	10, 20	Ainsworth (1991)
<i>S. poicilandri</i>	4, 8	Ainsworth (1991)
Oxyuridae		
<i>Syphacia obvelata</i>	4, 8	Adamson (1984)
<i>Passalurus ambigua</i>	3, 6	No publicado (Adamson, 1989)
Heteroxynematidae		
<i>Aspiculuris tetraptera</i>	6, 12	Adamson (1984)

MATERIAL Y METODOS

3.- MATERIAL Y METODOS

3.1.- MUESTRAS BIOLÓGICAS

3.1.1.- EJEMPLARES ESTUDIADOS

Los ejemplares estudiados en este trabajo son nematodos parásitos de 4 subespecies del lacértido *Gallotia galloti* de la provincia de Tenerife. El número de capturas de cada subespecie y la isla a la que pertenecen se relacionan en el cuadro siguiente:

LOCALIDAD	HOSPEDADOR	Nº
Tenerife	<i>Gallotia galloti galloti</i>	33
La Palma	<i>Gallotia galloti palmae</i>	37
Gomera	<i>Gallotia galloti gomerae</i>	11
Hierro	<i>Gallotia galloti caesaris</i>	5

3.1.2.- CAPTURAS Y MANTENIMIENTO EN EL LABORATORIO

La captura de los lagartos se realizó con ayuda de trampas. Estas consistieron en recipientes cilíndricos de paredes lisas y boca ancha, con trozos de tomate o plátano como cebo.

Los ejemplares capturados se trasladaron al laboratorio donde se acomodaron en terrarios, agrupados según sus lugares de procedencia. La alimentación de los lagartos en cautividad fue a base de plátano y tomate.

Las capturas se realizaron en Agosto de 1991, Febrero de 1992 y Septiembre de 1994.

3.1.3.- RECOGIDA DE NEMATODOS

Los lagartos fueron sacrificados con éter etílico. Una vez muertos, se procedió a la necropsia de los animales para extraer el intestino, que fue colocado en una placa Petri con solución salina al 0,9 %.

Bajo una lupa binocular, con unas agujas enmangadas, se abrió longitudinalmente el intestino. El contenido intestinal fue disgregado para dejar libres los nematodos y se raspó cuidadosamente la mucosa. Los nematodos se recogieron con las agujas enmangadas, trasladándolos a otra placa Petri con solución salina.

La identificación de los parásitos se realizó por observación a la lupa de las características morfológicas externas. En caso de duda, la identificación fue confirmada al microscopio.

3.1.4.- CONSERVACION DE LAS MUESTRAS

Una vez identificados los parásitos se procedió a su conservación según el tipo de estudio al que se destinaban:

- **Estudio morfológico:** Los nematodos fueron fijados en alcohol de 70° a una temperatura aproximada de 70° C con agitación. Posteriormente se introdujeron en eppendorfs con alcohol de 70°, convenientemente etiquetados, hasta el momento de su montaje.
- **Estudio citogenético:** Los parásitos se mantuvieron en placas Petri con solución salina a temperatura ambiente.

- **RAPD:** Los ejemplares se colocaron individualmente en eppendorfs con solución salina y se conservaron a -20° C hasta el momento de su procesamiento.

3.2.- ESTUDIO MORFOLOGICO

3.2.1.- ACLARADO Y MONTAJE

Los nematodos, previamente fijados con alcohol de 70°, fueron montados individualmente para su observación al microscopio. Como líquido de montaje se utilizó Glicerina-Alcohol de 70° a partes iguales. Esta mezcla hace que los ejemplares se rehidraten rápidamente y se produzca el aclaramiento suficiente para el estudio de las estructuras internas del parásito. Por otra parte, el ejemplar puede ser movido, con ayuda de una aguja enmangada, y colocado en la posición más conveniente para su examen.

Este tipo de preparaciones no es permanente. Por ello, una vez estudiados los ejemplares, se desmontaron y se conservaron en eppendorfs con alcohol de 70°.

3.2.2.- OBSERVACION DEL EXTREMO APICAL

Se colocó cada ejemplar objeto de estudio en un portaobjetos bajo una lupa binocular y se realizó un corte lo más cerca posible del extremo apical. Se montó con una gota de Lactofenol de Amman, colocándolo en posición adecuada para la observación de las estructuras apicales. Esta observación se realizó al microscopio a 100x.

3.2.3.- TECNICAS DE CALIBRADO Y MEDICION

Para la medición de los nematodos encontrados se utilizó un microscopio al que se acopló un micrómetro ocular previamente calibrado.

Las medidas realizadas en cada uno de los ejemplares fueron las siguientes:

En los machos:

- Longitud total
- Anchura a nivel del bulbo
- Longitud del esófago y el bulbo
- Diámetro del bulbo
- Diámetro del esófago
- Distancia del extremo cefálico al poro excretor
- Distancia del extremo cefálico a las alas laterales
- Longitud de la cola
- Longitud de la espícula

En las hembras:

- Longitud total
- Anchura a nivel del bulbo
- Longitud del esófago y el bulbo
- Diámetro del bulbo
- Diámetro del esófago
- Distancia del extremo cefálico al poro excretor
- Distancia del extremo cefálico a la vulva
- Longitud de la cola
- Longitud y anchura de los huevos

3.3.- ESTUDIO CITOGENETICO

Los ejemplares utilizados para este estudio deben estar vivos y en plena actividad. Por ello, no pudieron mantenerse más de 2 ó 3 horas antes de su procesamiento.

3.3.1.- ESTUDIO DE LOS CROMOSOMAS

La técnica empleada fue la de Slizynski (tomada de Gonzales y Malmann, 1970), ligeramente modificada.

La extracción de las gónadas se realizó sobre un portaobjetos, con una gota de solución salina, bajo la lupa. Con una aguja enmangada se sujetó el ejemplar y con otra se seccionó el extremo apical, en el caso de los machos, o el extremo terminal, en el caso de las hembras. Con una de las agujas se ejerce presión a lo largo del cuerpo del nematodo para que salgan totalmente los genitales.

En los ejemplares de menor tamaño se practicó un corte en la mitad del cuerpo y se presionó para que salieran las gónadas, pero sin separarse totalmente. Esto permitió manipular mejor el material sin dañarlo.

Las gónadas extraídas fueron trasladadas a un portaobjetos albuminado, con una gota de acético al 50 % en tampón fosfato a pH 6,8. Sobre la preparación se colocó un cuadrado de celofán de 2 x 2 cm y se presionó con el pulgar. A continuación se introdujo el portaobjetos en acético al 50 % hasta que el celofán se desprendió.

Una vez secas las preparaciones, se tiñeron con GIEMSA al 15 % en tampón fosfato, a pH 6,8, durante 20 minutos.

3.3.2.- ESTUDIO DE LOS ESPERMATOZOIDES

Para la observación de los espermatozoides *in vivo*, algunos machos se depositaron individualmente en un porta con una gota de solución salina, se seccionó el extremo terminal a la altura de la espícula y se presionó ligeramente con un cubre.

Las preparaciones se miraron inmediatamente al microscopio con contraste de fase.

3.4.- RAPD (Amplificación al azar de ADN polimorfo)

3.4.1.- EXTRACCION DE ADN

El protocolo utilizado se basa en el de Simpson *et al.* (1982) modificado para adaptarlo a nuestro material. En este proceso todos los materiales y reactivos utilizados deben estar estériles. Los pasos seguidos son los siguientes:

- a) Descongelación de los ejemplares a temperatura ambiente.
- b) Depositar los ejemplares individualmente en eppendorf de 0,5 ml con 50 μ l de tampón de extracción (Tris 50 mM - EDTA 50 mM - NaCl 100 mM, pH 8) y 2,5 μ l de SDS al 10 %.
- c) Homogeneizar con una varilla de maceración.
- d) Someter a choque térmico, congelando en nitrógeno líquido y descongelando en agua hirviendo, 3 veces.
- e) Añadir 1 μ l de proteinasa K (20 mg/ml; SIGMA) y una gota de aceite mineral (para evitar la evaporación) e incubar en baño a 37°C durante 2 horas en agitación.
- f) Extraer la fase acuosa, añadirle un volumen igual de fenol-cloroformo (1:1) y centrifugar a 13.000 g, 5 minutos.
- g) Recoger la fase acuosa y añadirle 150 μ l de etanol absoluto a -20° y 15 μ l de acetato sódico 3M, pH 8.
- h) Dejar reposar 15 minutos a -70°C o toda la noche a -20°C.

- i) Centrifugar 15 minutos a 13.000 g, decantar y secar el sedimento a temperatura ambiente.
- j) Resuspender el ADN en 25 μ l de tampón TE (Tris 10 mM - EDTA 1 mM, pH 7,5).

3.4.2.- AMPLIFICACION

El protocolo utilizado se basa en el descrito por Willians *et al.* (1990).

La mezcla de reacción que se preparó fue la siguiente:

- 0,1 μ l de Taq DNA Polimerasa -5 unidades/ μ l- (Replitherm DNA Polymerase; Epicentre Tech.)
- 1,7 μ l de nucleótidos -dATP, dCTP, dGTP y dTTP- 2,5 mM (Epicentre Tech.)
- 1 μ l de la solución de ADN molde.
- 1,33 μ l del cebador elegido (Pharmacia)
- 1,2 μ l de tampón de reacción (Epicentre Tech.)
- 1,44 μ l de ClMg (Epicentre Tech.)
- 3,23 μ l de agua destilada estéril para completar un volumen total de reacción de 10 μ l.

En cada tubo se añadió una gota de aceite mineral (Sigma) para evitar la evaporación durante los ciclos de amplificación.

Los cebadores utilizados, elegidos al azar, fueron los siguientes:

- AD1 5'-CAAAGGGCGG
- B10 5'-CTGCTGGGAC
- Q2 5'-TCTGTCCGTC
- Z3 5'-CAGCACCGCA

La reacción de amplificación se realizó en un termociclador GTC-2 de Precision Scientific. El programa utilizado se basó en el descrito por Williams *et al.* (1990) modificado por Yu y Pauls (1992), .

3.4.3.- ELECTROFORESIS EN GELES DE POLIACRILAMIDA

A los productos de amplificación se añadieron 5 µl de tampón de muestra (Sacarosa 20%-Azul de bromofenol 0,2%). De esta mezcla, 5 µl fueron sometidos a electroforesis en gel de poliacrilamida en TAE (Tris-acetato sódico 0,04 M-EDTA 1 mM, pH 8) al 4% y un voltaje constante de 100 V.

3.4.4.- TINCION

Una vez terminada la electroforesis, los geles se tiñeron con nitrato de plata tal como describen Díaz Neto *et al.* (1993).

- a) Introducir los geles en una cubeta con fijador (10% etanol; 0,5% ac. acético) durante 5' en agitación.
- b) Añadir AgNO₃ (0,2%) disuelto en fijador y mantener durante 10' en agitación.
- c) Hacer dos lavados de los geles con agua destilada, el primero de 5" y el segundo de 30".

- d) Añadir el revelador (NaOH 0,75 M, Formaldehído 0,1 M) y agitar hasta que aparezcan las bandas.
- e) Quitar el revelador y dejar los geles en fijador.

3.4.5.- CONSERVACION DE LOS GELES

Los geles se colocan entre dos láminas de papel celofán empapado en fijador y se dejan secar.

3.5.- ANALISIS ESTADISTICO

Para realizar el análisis estadístico de los datos se calculó la media aritmética y la desviación típica de cada muestra. Para el estudio comparativo de las muestras entre sí y con los paratipos de las especies ya descritas se utilizó la prueba de la "t" de Student con un nivel de significación de $P=0,05$.

Los datos de prevalencia e intensidad media de parasitación para las distintas especies se calcularon según Margolis *et al.* (1982).

Nematodos de lacértidos de Tenerife

RESULTADOS

4.- RESULTADOS

4.1.- DISTRIBUCION DE NEMATODOS

Se capturaron un total de 86 lagartos en las cuatro islas que forman la provincia de Tenerife. La distribución de hospedadores por isla, así como el número de los que resultaron positivos a la parasitación por nematodos, se muestra en la tabla I.

TABLA I

ISLA	TOTAL HOSPEDADORES	HOSPEDADORES POSITIVOS
EL HIERRO	5	5
GOMERA	11	9
LA PALMA	37	35
TENERIFE	33	33

Se recogieron un total de 6.645 nematodos adultos. Su distribución por especie y sexo, prevalencia, intensidad media de parasitación y porcentaje de cada especie frente al total de nematodos en cada isla se presentan en las tablas II, III, IV y V y en las gráficas 1, 2 y 3.

TABLA II.- DISTRIBUCION DE NEMATODOS EN LA ISLA DE EL HIERRO

ESPECIES	♂	♀	TOTAL	PREVALENCIA	INTENSIDAD MEDIA DE PARASITACION	% FRENTE TOTAL NEMATODOS
<i>Spauligodon atlanticus</i>	27	23	50	60,00 %	16,67	59,52 %
<i>Parathelandros canariensis</i>	6	3	9	40,00 %	4,50	10,71 %
<i>Thelandros echinatus</i>	1	0	1	20,00 %	1,00	1,19 %
<i>Thelandros galloti</i>	12	9	21	40,00 %	10,50	25,00 %
<i>Parapharyngodon micipsae</i>	2	1	3	40,00 %	1,50	3,57 %
NEMATODOS TOTALES	48	36	84	100,00 %	16,80	-----

TABLA III.- DISTRIBUCION DE NEMATODOS EN LA ISLA DE LA GOMERA

ESPECIES	♂	♀	TOTAL	PREVALENCIA	INTENSIDAD MEDIA DE PARASITACION	% FRENTE TOTAL NEMATODOS
<i>Spauligodon atlanticus</i>	2	10	12	18,18 %	6,00	1,57 %
<i>Thelandros echinatus</i>	3	10	13	18,18 %	6,50	1,70 %
<i>Thelandros filiformis</i>	24	41	65	45,45 %	13,00	8,49 %
<i>Thelandros galloti</i>	14	43	57	54,55 %	9,50	7,44 %
<i>Thelandros tinerfensis</i>	237	379	616	72,73 %	77,00	80,42 %
<i>Parapharyngodon micipsae</i>	2	0	2	9,09 %	2,00	0,26 %
<i>Alaeuris numidica</i>	1	0	1	9,09 %	1,00	0,13 %
NEMATODOS TOTALES	283	483	766	81,82 %	85,11	-----

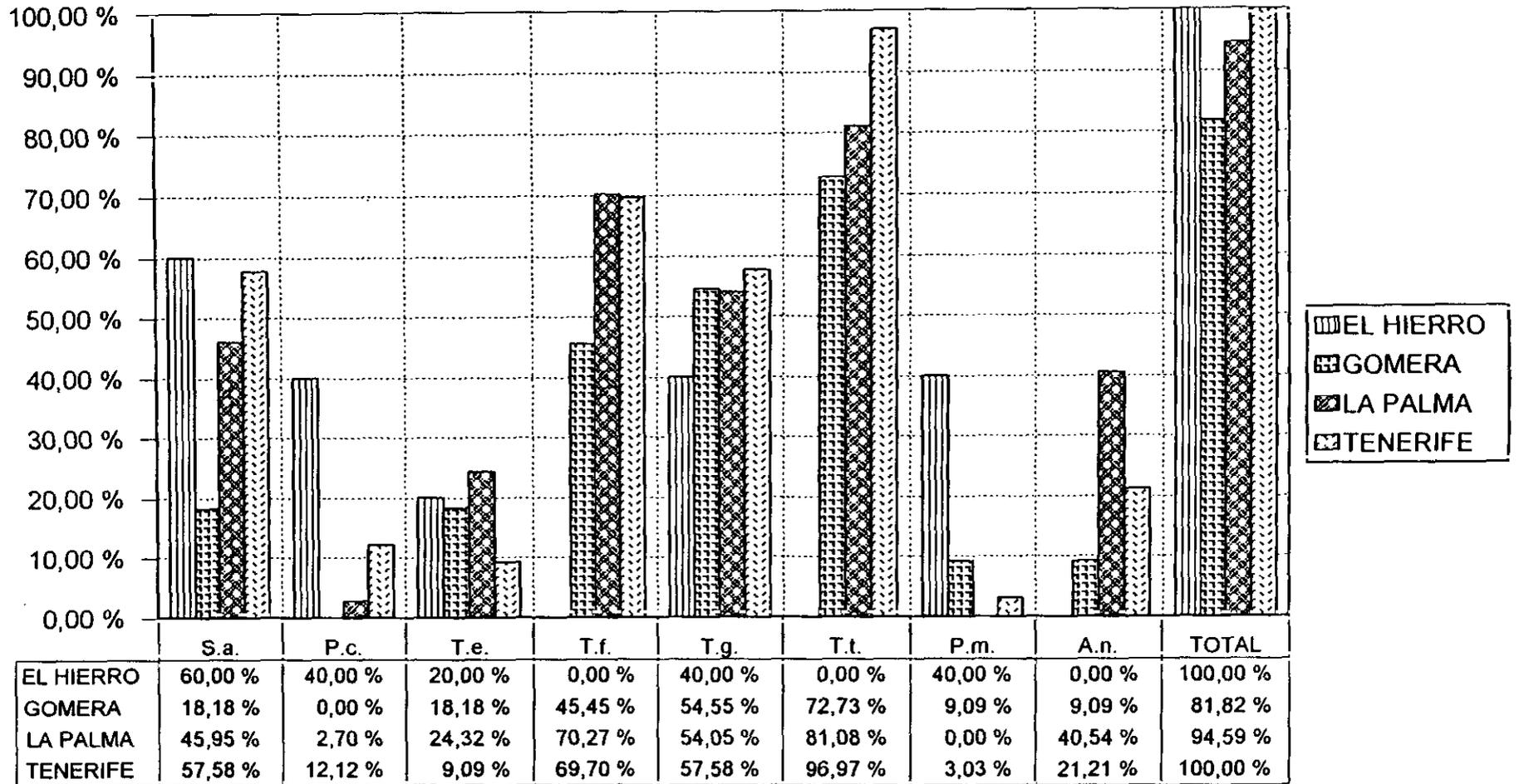
TABLA IV.- DISTRIBUCION DE NEMATODOS EN LA ISLA DE LA PALMA

ESPECIES	♂	♀	TOTAL	PREVALENCIA	INTENSIDAD MEDIA DE PARASITACION	% FRENTE TOTAL NEMATODOS
<i>Spauligodon atlanticus</i>	116	96	212	45,95 %	12,47	10,88 %
<i>Parathelandros canariensis</i>	4	0	4	2,70 %	4,00	0,21 %
<i>Thelandros echinatus</i>	69	11	80	24,32 %	8,89	4,11 %
<i>Thelandros filiformis</i>	236	273	509	70,27 %	19,58	26,13 %
<i>Thelandros galloti</i>	73	265	338	54,05 %	16,90	17,35 %
<i>Thelandros tinerefensis</i>	196	359	555	81,08 %	18,50	28,49 %
<i>Alaeuris numidica</i>	106	144	250	40,54 %	16,67	12,83 %
NEMATODOS TOTALES	800	114	1948	94,59 %	55,66	-----

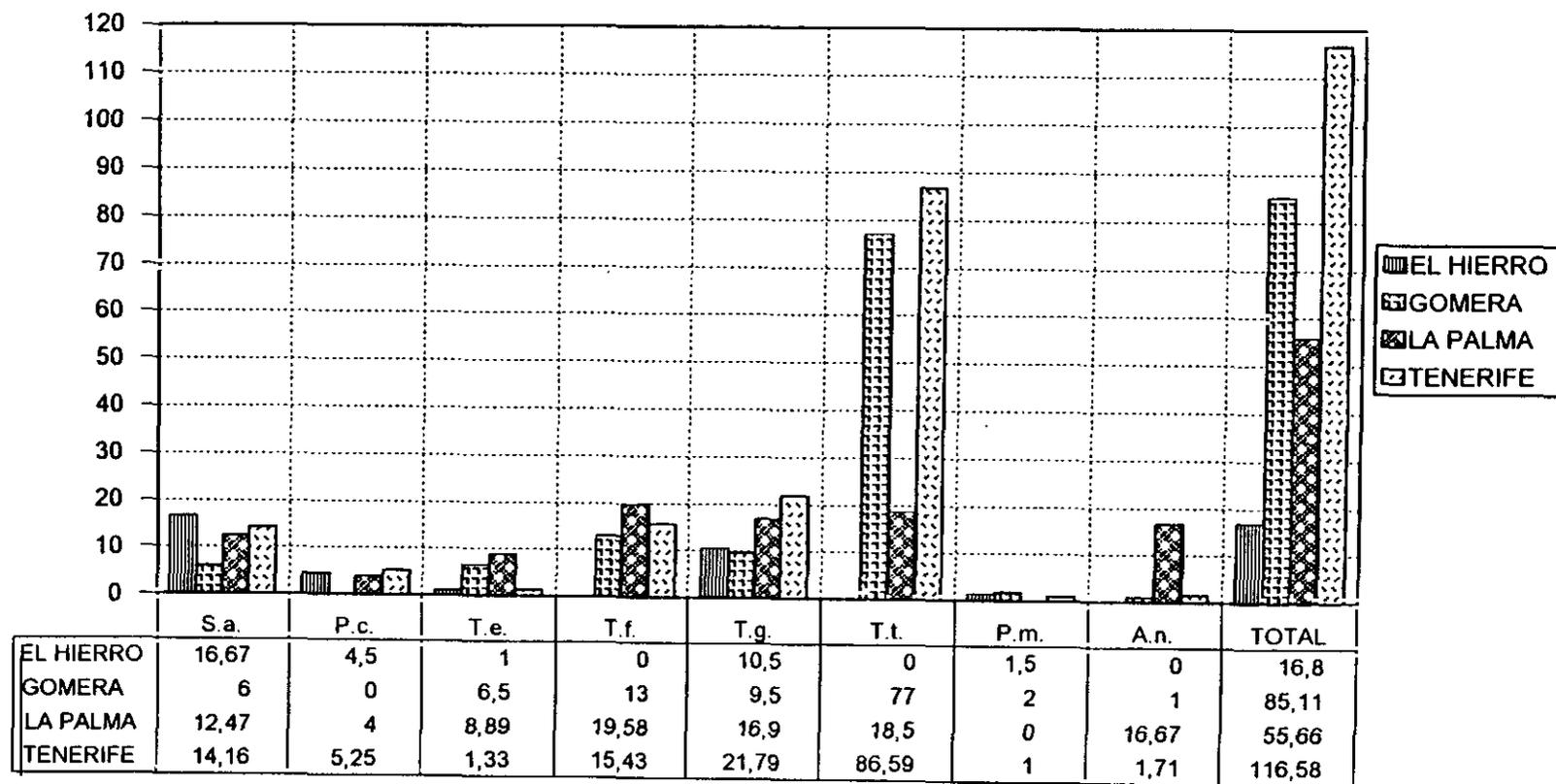
TABLA V.- DISTRIBUCION DE NEMATODOS EN LA ISLA DE TENERIFE

ESPECIES	♂	♀	TOTAL	PREVALENCIA	INTENSIDAD MEDIA DE PARASITACION	% FRENTE TOTAL NEMATODOS
<i>Spauligodon atlanticus</i>	247	22	269	57,58 %	14,16	6,99 %
<i>Parathelandros canariensis</i>	6	15	21	12,12 %	5,25	0,55 %
<i>Thelandros echinatus</i>	3	1	4	9,09 %	1,33	0,10 %
<i>Thelandros filiformis</i>	179	176	355	69,70 %	15,43	9,23 %
<i>Thelandros galloti</i>	147	267	414	57,58 %	21,79	10,76 %
<i>Thelandros tinerefensis</i>	138	1385	2771	96,97 %	86,59	72,03 %
<i>Parapharyngodon micipsae</i>	1	0	1	3,03 %	1,00	0,03 %
<i>Alaeuris numidica</i>	8	4	12	21,21 %	1,71	0,31 %
NEMATODOS TOTALES	197	1870	3847	100,00 %	116,58	-----

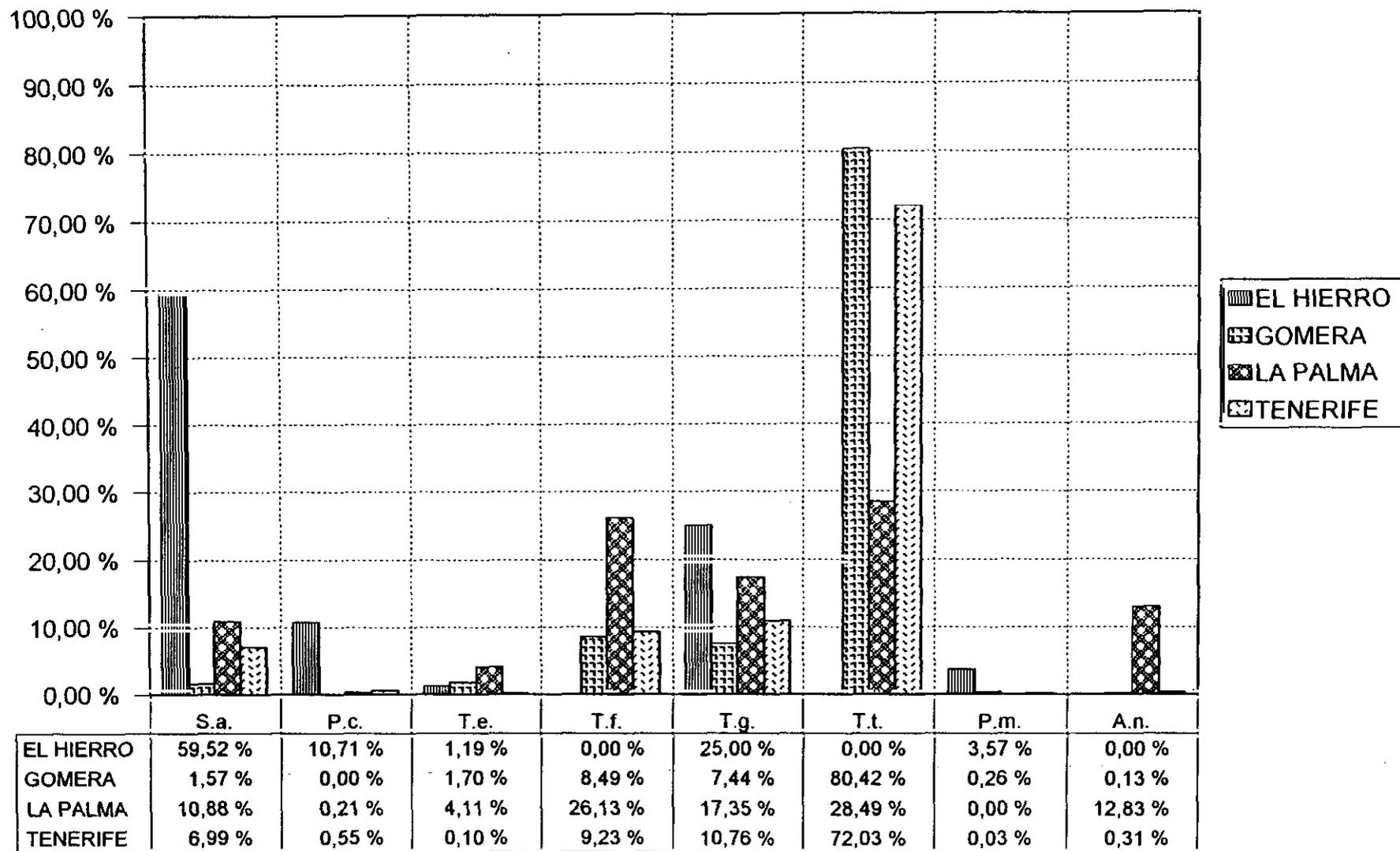
Nematodos de lacértidos de Tenerife



GRAFICA 1.- Prevalencia de cada especie por islas.



GRAFICA 2.- Intensidad media de parasitacion de cada especie por islas.



GRAFICA 3.- Porcentaje de cada especie por Islas.

4.2.- DESCRIPCION DE LAS ESPECIES HALLADAS

4.2.1.- *Spauligodon atlanticus* Astasio-Arbiza et al., 1987.

Macho

Entre los machos de *Spauligodon atlanticus* se observaron dos grupos, de similares características morfológicas, que diferían notablemente en sus medidas. Esto nos ha llevado a medir los ejemplares de cada grupo por separado, denominándolos "tipo 1" y "tipo 2". En la descripción se incluyen las características morfológicas comunes a los machos y las diferenciales de cada tipo.

Características comunes

Cuerpo rectilíneo, con cutícula finamente estriada desde la parte posterior de la boca hasta la cloaca. Boca de contorno ditrigonal con seis pequeños labios y 3 laminillas cuticulares, por debajo, cerrando la cavidad bucal. Al final de la cápsula bucal se observan, en el círculo externo, seis terminaciones nerviosas y los dos canales anfidiales. Esófago corto y recto que finaliza en un bulbo en el que existe un aparato valvular trirradiado, cuyas válvulas penetran en la luz intestinal. Intestino rectilíneo, más ancho en su inicio, que abraza al bulbo. Poro excretor situado al final del tercio anterior del cuerpo, en posición ventral y rodeado de un fuerte anillo cuticular con aspecto de ojal.

Alas laterales hialinas, muy estrechas en su comienzo a corta distancia del extremo apical, que se ensanchan paulatinamente a lo largo de su recorrido, para alcanzar su máxima anchura a nivel de la cloaca donde adoptan forma auricular.

Genitalia con tres pares de papilas, dos de ellos situados alrededor de la cloaca y el tercero aislado en el proceso caudal. Todas las papilas son mamelonadas y pezonadas. Las bases de las papilas caudales se sitúan separadas y formando una cruz

con respecto al eje del filamento caudal. Este proceso caudal es largo, fino y sin espinas.

Alas caudales hialinas que forman una pequeña bolsa englobando los dos primeros pares de papilas.

Presenta mamelón troncocónico con pieza en V. Carece de espícula.

Características diferenciales

Tipo 1:

Son los de mayor tamaño. La cortinilla es simple, desflecada y trilobulada, siendo el lóbulo central más corto que los laterales.

Tipo 2:

Son de menor tamaño. La cortinilla es doble y desflecada, siendo la superior más corta. Está dividida en el centro formando dos lóbulos laterales.

Los dibujos se muestran en las láminas I, II y III

En la tabla VI se relacionan las medidas de los machos de esta especie.

Análisis estadístico

Se han realizado análisis estadísticos de los parámetros biométricos, enfrentando los dos grupos entre sí y con los paratipos. Los resultados fueron los siguientes:

- **Tipo 1-Tipo 2:** Difieren significativamente para todos los parámetros medidos, excepto para la longitud de la cola.

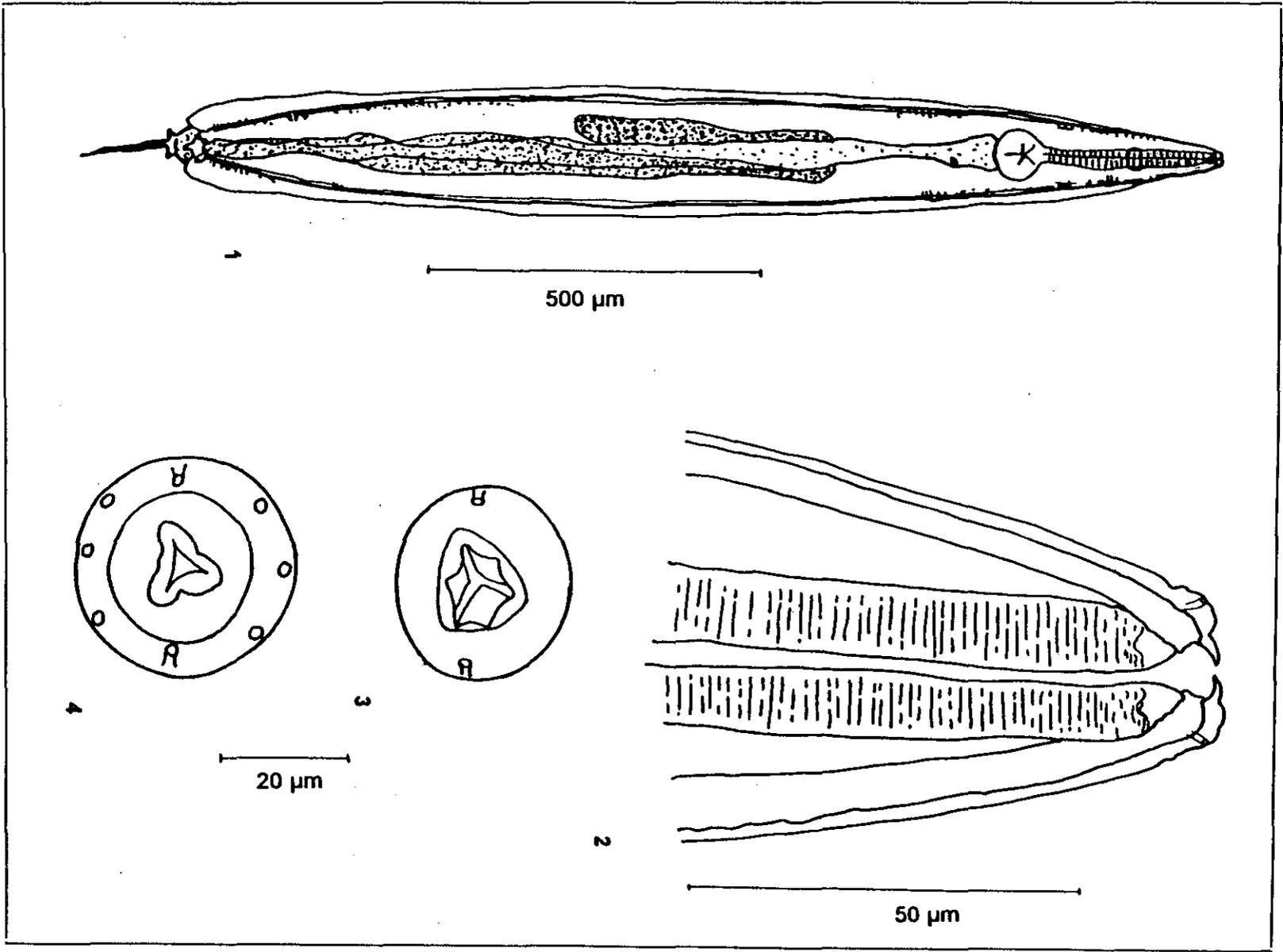
- **Tipo 1-Paratipos:** Sólo existen diferencias significativas para la longitud de la cola, siendo algo mayor la de los paratipos.
- **Tipo 2-Paratipos:** Difieren significativamente para todos los parámetros medidos.

TABLA VI

<i>♂ Spauligodon atlanticus</i>	Tipo 1		Tipo 2	
	μ	σ	μ	σ
Longitud total	1.723	151	950	121
Anchura corporal a nivel del bulbo	130	8	108	13
Longitud esófago y bulbo	359	27	292	39
Diámetro del bulbo	88	12	78	6
Diámetro del esófago	32	2	25	2
Distancia extremo cefálico-poro excretor	523	48	338	68
Distancia extremo cefálico- alas laterales	127	16	84	13
Longitud de la cola	138	11	142	9

Lámina I.- Macho de *S. atlanticus*

- 1.- Vista general
- 2.- Extremo cefálico en visión lateral
- 3.- Extremo cefálico en visión apical superficial
- 4.- Extremo cefálico en visión apical submediana



LAMINA I

Resultados

Lámina II.- Macho de *S. atlanticus*

- 1.- Extremo caudal macho tipo I en visión ventral
- 2.- Extremo caudal en visión lateral

LAMINA II

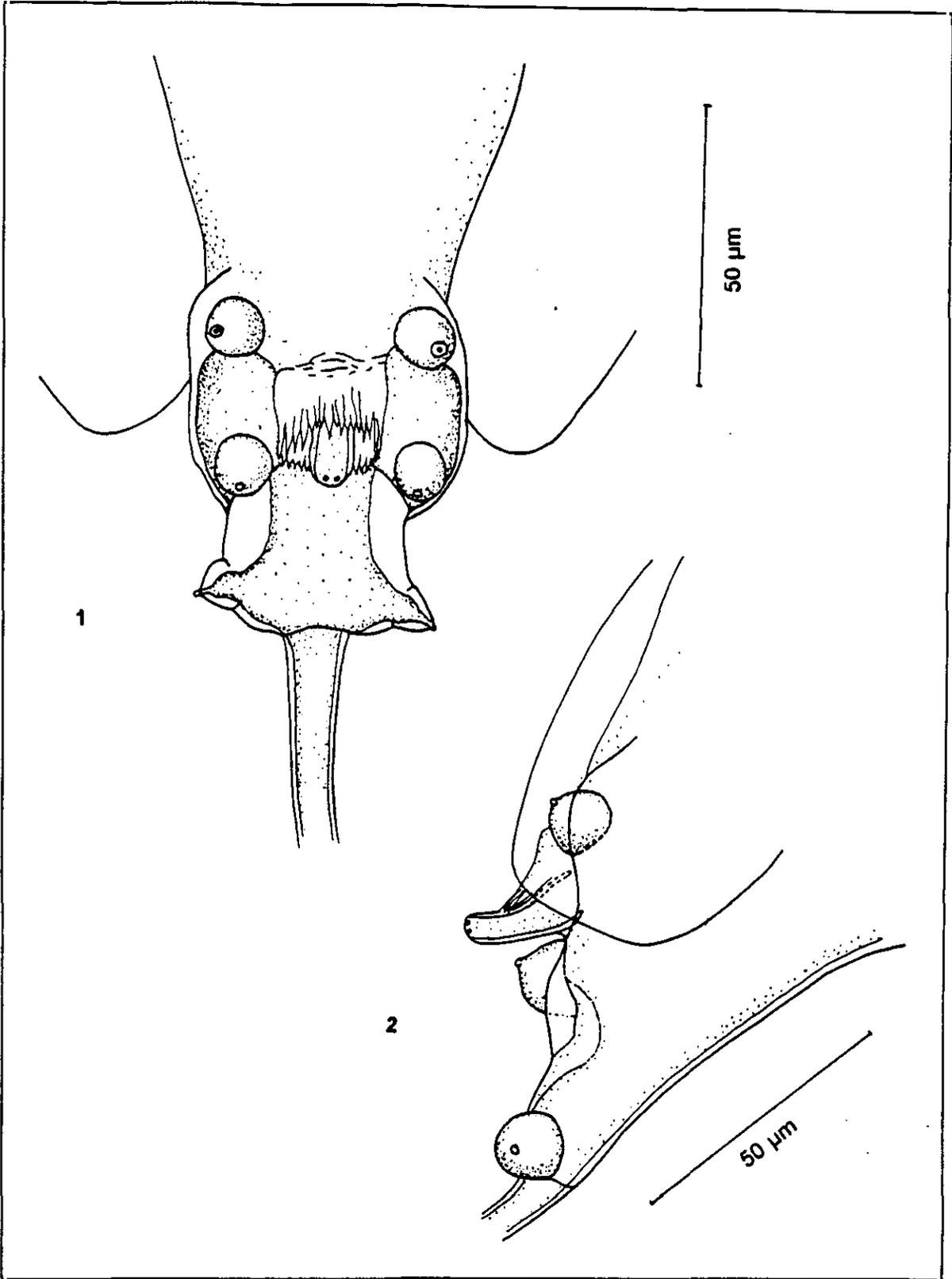
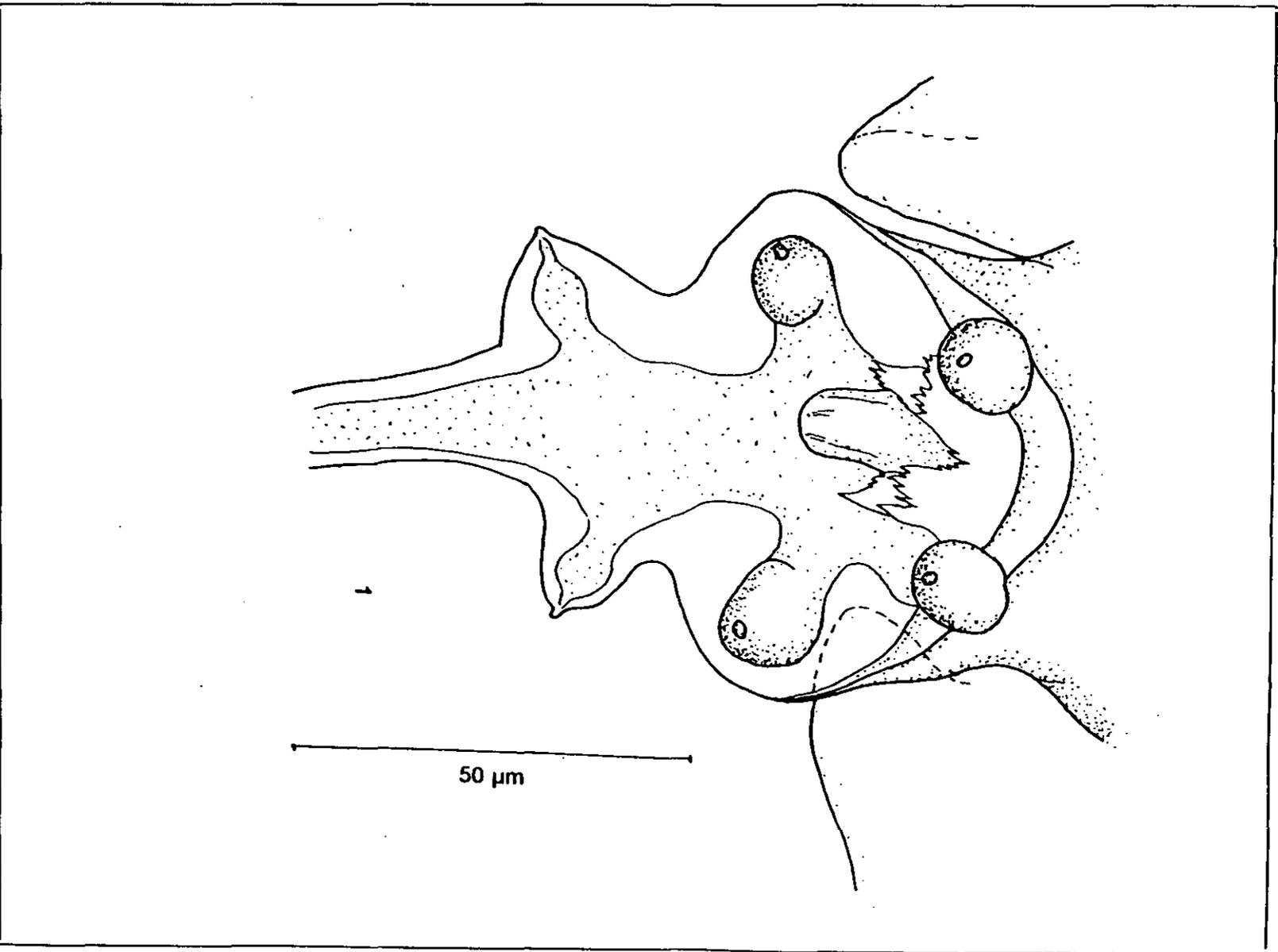


Lámina III.- Macho de *S. atlanticus*

1.- Extremo caudal del macho tipo 2 en visión ventral

LAMINA III



Hembra

De mayor tamaño que el macho, cuerpo macizo y rectilíneo, con estriaciones transversales desde el extremo cefálico hasta la vulva. Boca de contorno hexagonal con seis labios muy marcados, con reforzamientos internos de aspecto dentado. Con 3 laminillas cuticulares internas. Al final de la cápsula bucal se observan, en el círculo externo, 6 terminaciones nerviosas y, en el círculo interno, los dos canales anfidiales. Esófago corto y recto terminado en un bulbo al que abraza el intestino. Este último, posteriormente se afina y discurre en línea recta, a lo largo del cuerpo, hasta el tercio posterior donde se ensancha levemente para estrecharse de nuevo al llegar al ano. Posee surcos laterales que recorren todo el cuerpo.

El poro excretor se sitúa en el tercio anterior del cuerpo, por encima del bulbo esofágico y su estructura es idéntica a la descrita en el macho. Inmediatamente después del poro excretor y por encima del bulbo esofágico se abre la vulva, fuerte y musculosa, cuyos labios sobresalen apreciablemente. Son didélficas opistodélficas.

El apéndice caudal es largo y fino y está cubierto de 6 a 8 fuertes espinas, que en hembras maduras pueden no aparecer en su totalidad, pero siempre es posible apreciar los puntos donde se insertaban.

Los huevos son fusiformes, de extremos truncados y cubierta lisa e hialina. Presentan tapones en ambos polos y están desarrollados embrionariamente en la puesta.

Los dibujos se muestran en las láminas IV y V.

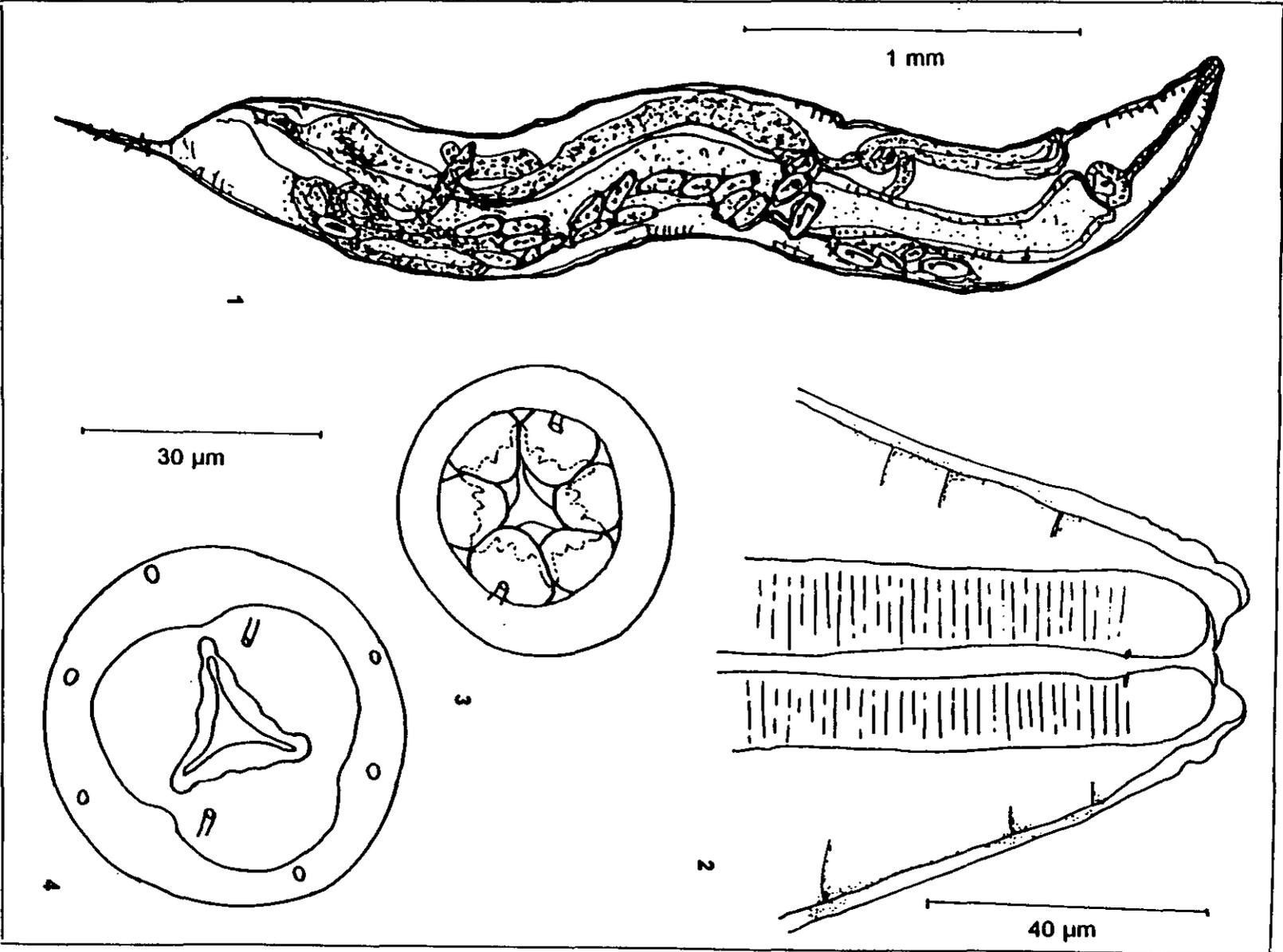
Las medidas de las hembras de esta especie se relacionan en la tabla VII

TABLA VII

<i>♀ Spauligodon atlanticus</i>	μ	σ
Longitud total	4.213	756
Anchura corporal a nivel del bulbo	313	20
Longitud esófago y bulbo	542	11
Diámetro del bulbo	138	9
Diámetro del esófago	43	4
Distancia extremo cefálico-vulva	409	114
Distancia extremo cefálico-poro excretor	482	125
Longitud de la cola	471	50
Longitud de los huevos	137	3
Anchura de los huevos	51	2

Lámina IV.- Hembra de *S. atlanticus*

- 1.- Vista general
- 2.- Extremo cefálico en visión lateral
- 3.- Extremo cefálico en visión apical superficial
- 4.- Extremo cefálico en visión apical submediana



LAMINA IV

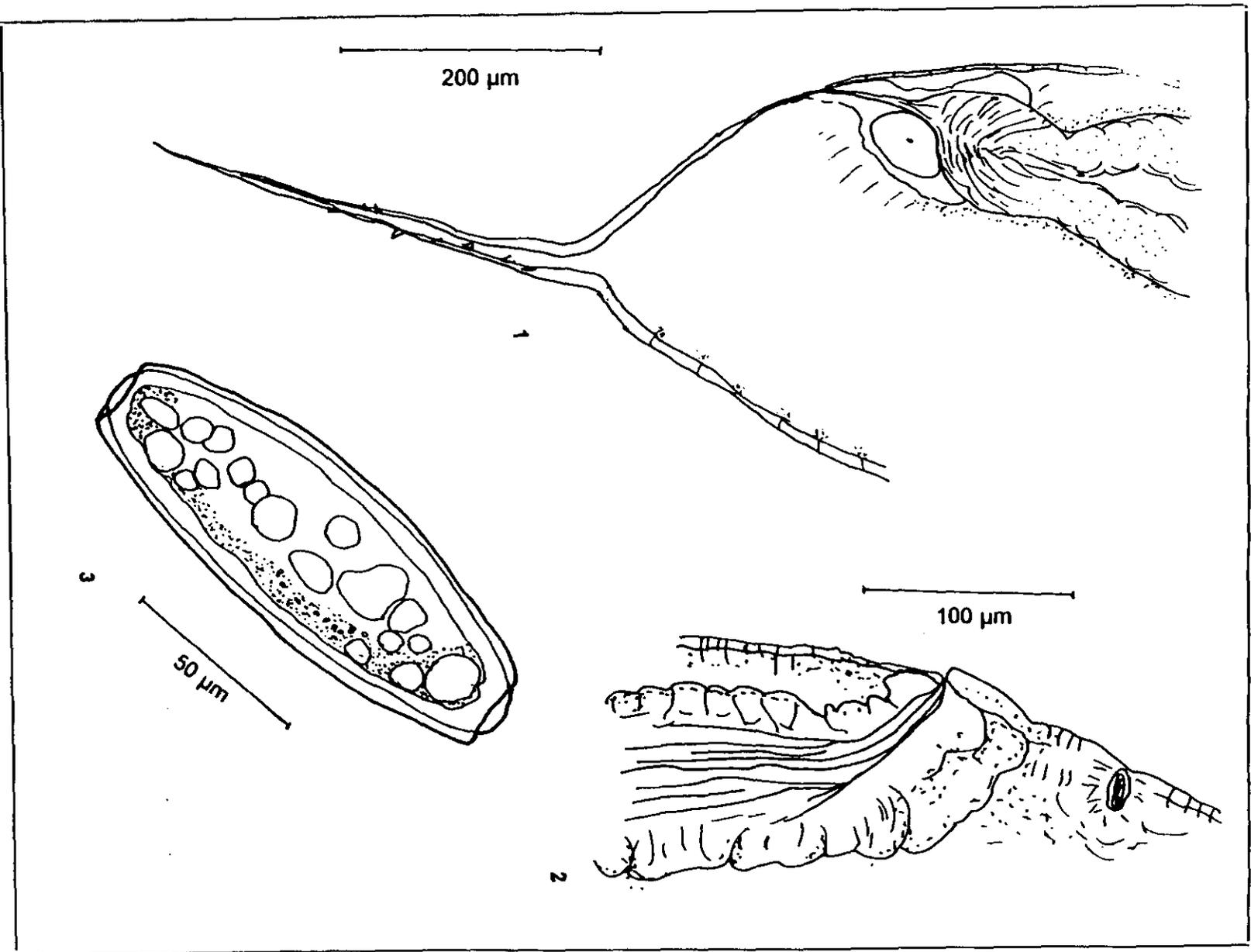
Resultados

Lámina V.- Hembra de *S. atlanticus*

- 1.- Extremo caudal
- 2.- Vulva
- 3.- Huevo

LAMINA V

Resultados



4.2.2.- *Parathelandros canariensis* Solera-Puertas et al., 1987

Macho

Cuerpo rectilíneo, con la extremidad caudal curvada, y cutícula estriada transversalmente. Boca triangular de tres labios, con un fino reforzamiento que rodea la abertura bucal. Se observan cuatro papilas en el anillo externo que se corresponden con cuatro terminaciones nerviosas a nivel submediano. Con tres laminillas cuticulares cerrando la cavidad bucal. Esófago corto oxiuriforme.

Alas laterales hialinas que comienzan en la parte media del esófago, terminando antes del extremo posterior del cuerpo.

Poros excretor en forma de ojal, con los bordes fuertemente reforzados, situado por debajo del bulbo esofágico.

La espícula es manifiesta y terminada en punta. Presenta como genital marcado, con tres pares de papilas: uno preanal y dos postanales. En la base del proceso caudal aparece otro par de papilas que surgen de una base común. Cortinilla doble, la inferior bilobulada con borde desflecado y la superior, mucho más corta, también desflecada. Cola larga, fina y sin espinas.

Sin alas caudales.

Los dibujos se muestran en las láminas VI y VII.

Las medidas se relacionan en la tabla VIII.

TABLA VIII

<i>♂ Parathelandros canariensis</i>	μ	σ
Longitud total	1.500	136
Anchura corporal a nivel del bulbo	93	5
Longitud esófago y bulbo	307	22
Diámetro del bulbo	59	2
Diámetro del esófago	16	2
Distancia extremo cefálico-poro excretor	466	68
Distancia extremo cefálico- alas laterales	101	5
Longitud de la cola	115	5
Longitud de la espícula	73	2

Lámina VI.- Macho de *P. canariensis*

- 1.- Vista general
- 2.- Extremo cefálico en visión lateral
- 3.- Extremo cefálico en visión apical superficial
- 4.- Extremo cefálico en visión apical submediana

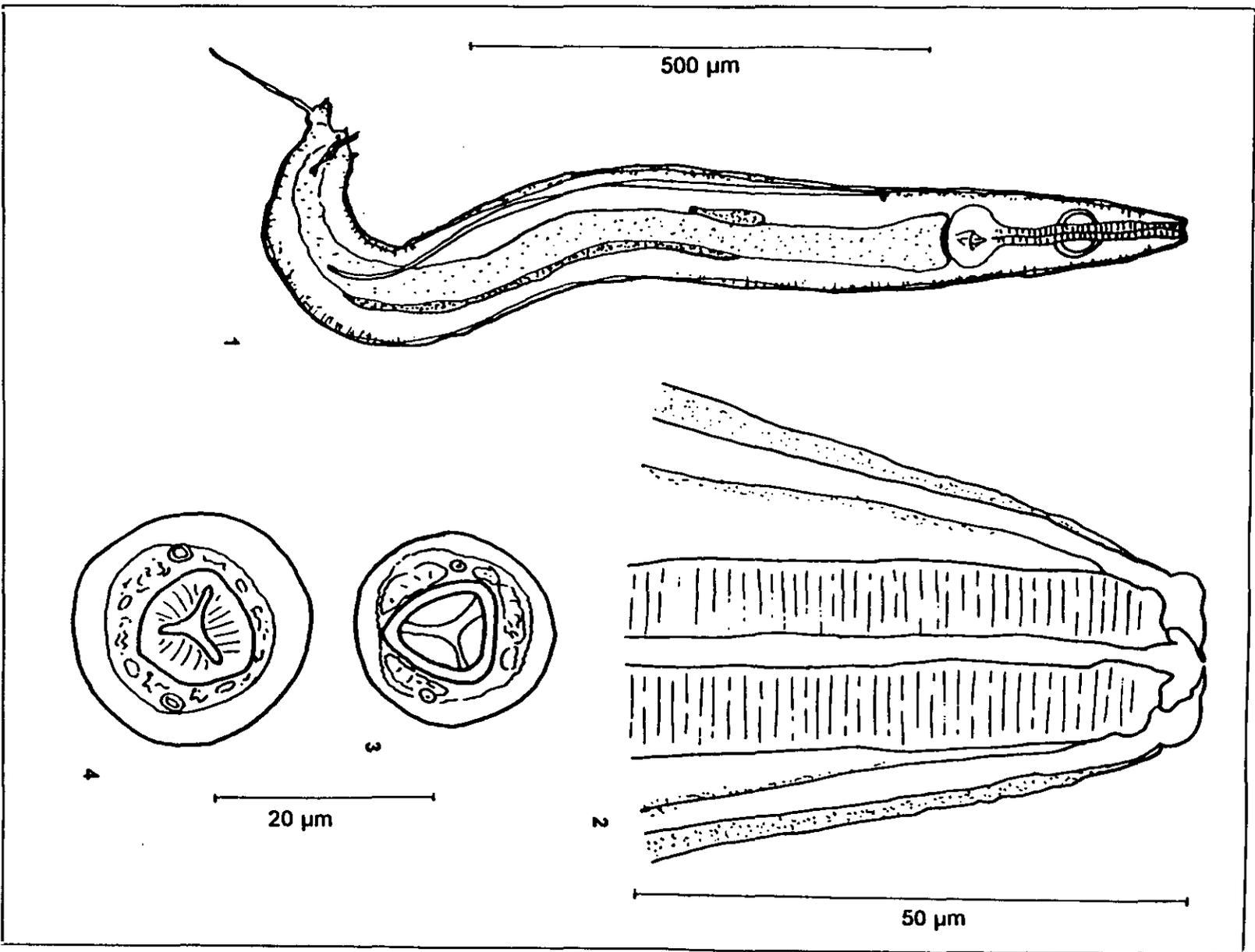
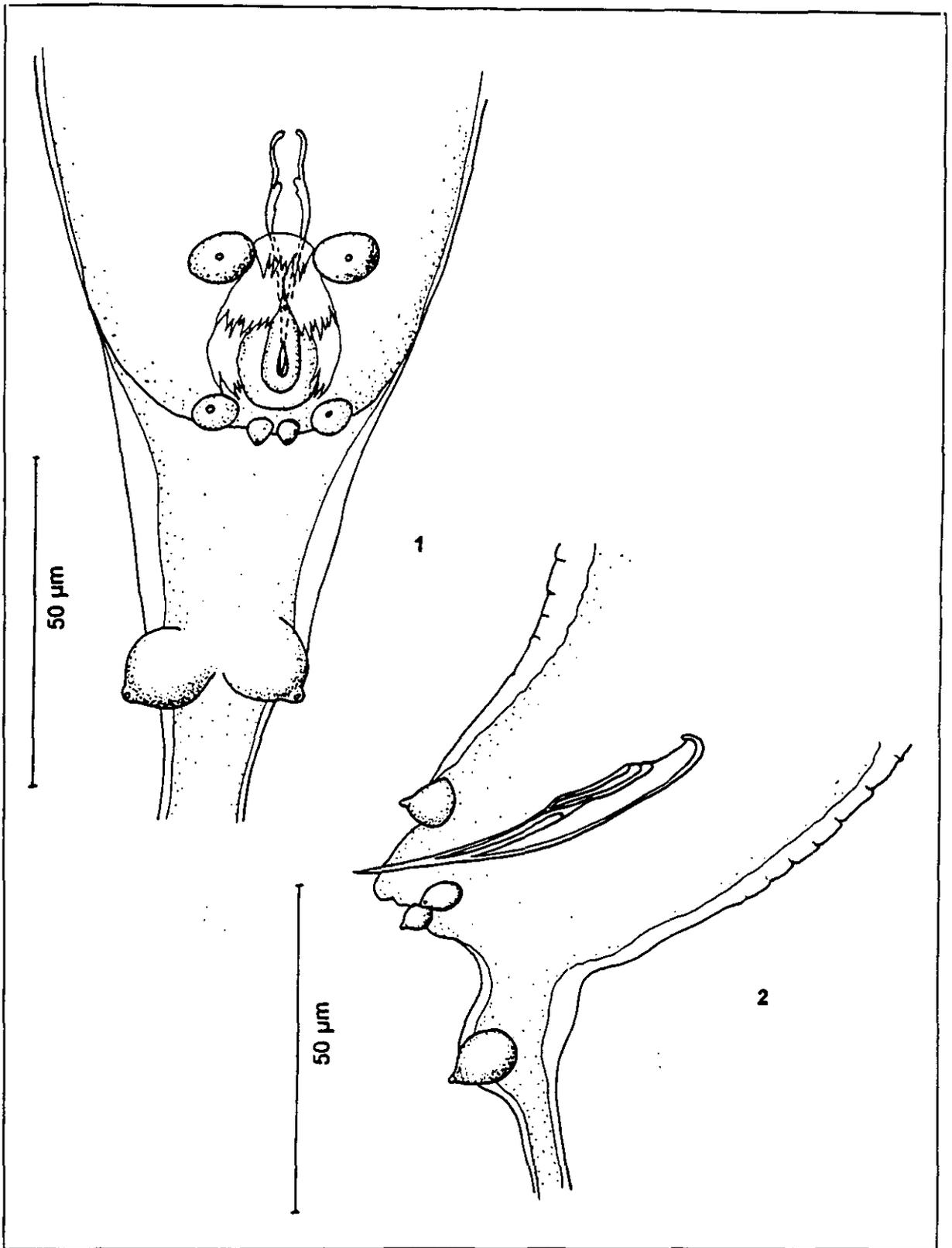


Lámina VII.- Macho de *P. canariensis*

- 1.- Extremo caudal en visión ventral
- 2.- Extremo caudal en visión lateral

LAMINA VII



Hembra

Cuerpo rectilíneo con la cutícula estriada transversalmente. Boca de contorno hexagonal constituida por tres labios bilobulados con débiles reforzamientos internos de aspecto dentado. Al final de la cápsula bucal, en el anillo externo, se observan seis terminaciones nerviosas y los dos canales anfiales. Esófago corto de tipo oxiuriforme. El intestino abraza al bulbo y continúa hasta el ano.

Poros excretor en forma de ojal con los bordes fuertemente reforzados, situado en el tercio anterior del cuerpo. Por debajo se encuentra la vulva, situada por detrás del extremo posterior del esófago. Son didélficas opistodélficas.

Cola larga, fina y recubierta de numerosas espinas.

Huevos fusiformes, con dos tapones en sus extremos. Desarrollados embrionariamente en la puesta.

Los dibujos se muestran en las láminas VIII y IX.

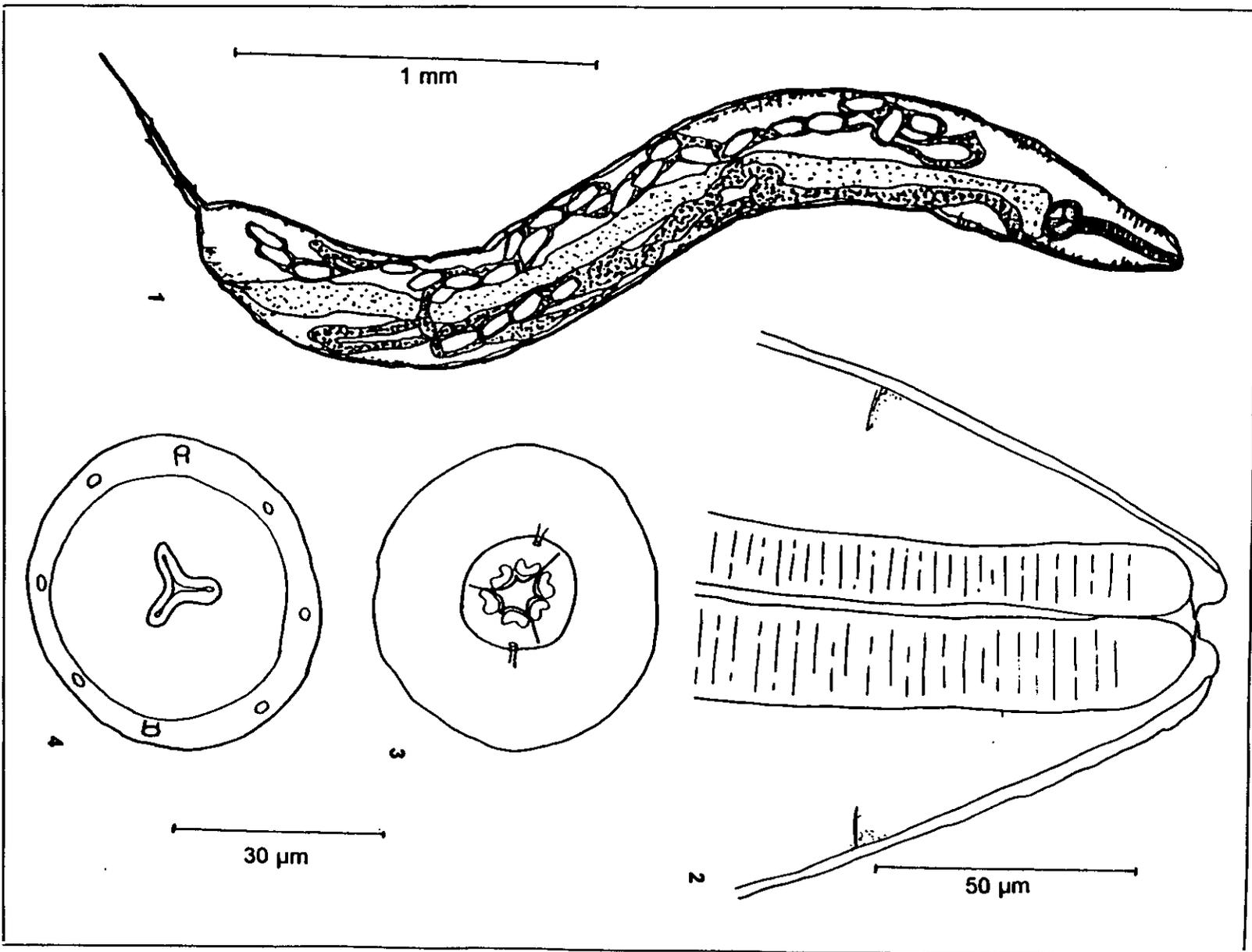
Las medidas se relacionan en la tabla IX. Debido al bajo número de ejemplares encontrados sólo fue posible medir una hembra de esta especie.

TABLA IX

<i>♀ Parathelandros canariensis</i>	
Longitud total	4.375
Anchura corporal a nivel del bulbo	283
Longitud esófago y bulbo	545
Diámetro del bulbo	141
Diámetro del esófago	40
Distancia extremo cefálico-vulva	750
Distancia extremo cefálico-poro excretor	700
Longitud de la cola	375
Longitud de los huevos	120
Anchura de los huevos	50

Lámina VIII.- Hembra de *P. canariensis*

- 1.- Vista general
- 2.- Extremo cefálico en visión lateral
- 3.- Extremo cefálico en visión apical superficial
- 4.- Extremo cefálico en visión apical submediana



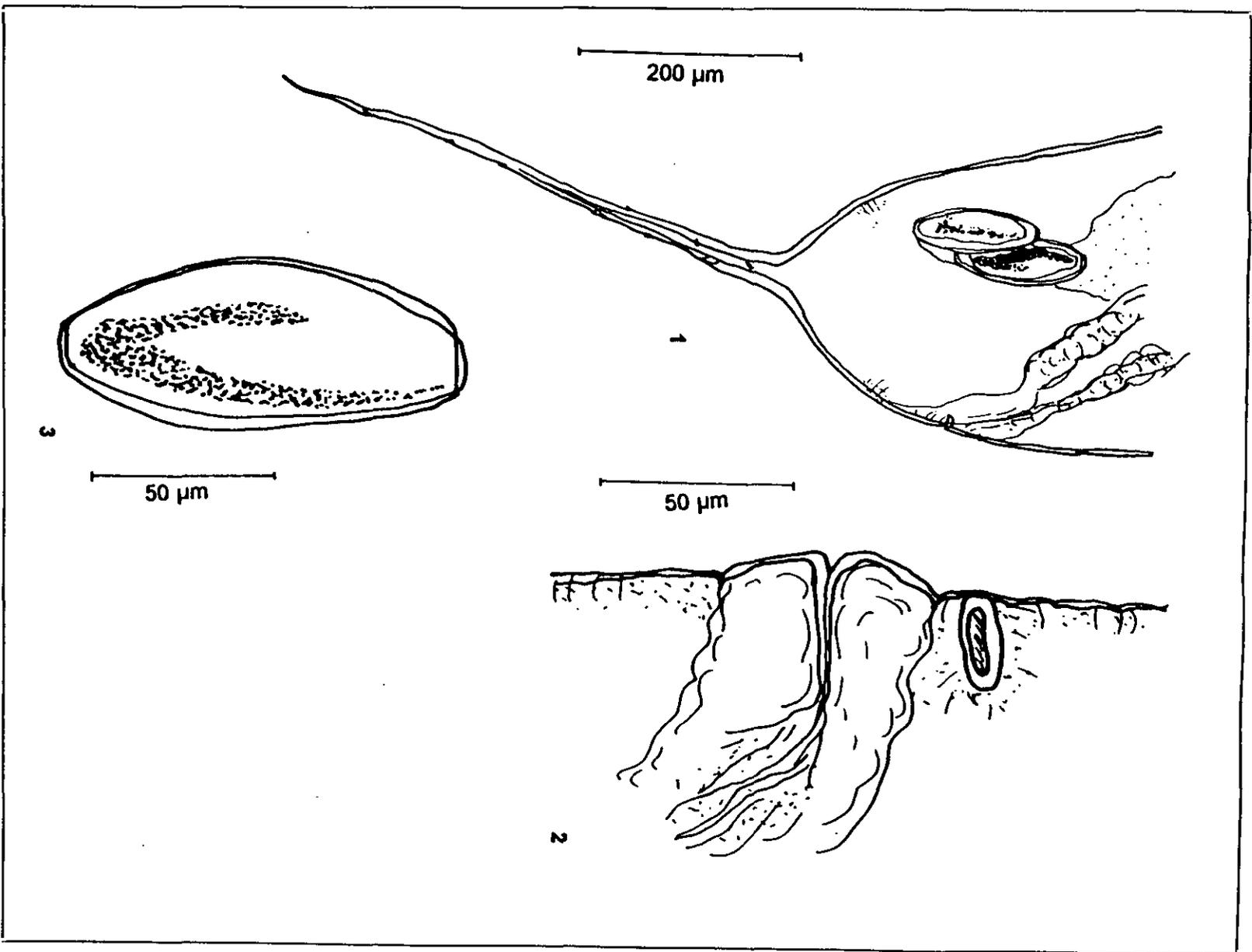
LAMINA VIII

Resultados

Lámina IX.- Hembra de *P. canariensis*

- 1.- Extremo caudal
- 2.- Vulva
- 3.- Huevo

LAMINA IX



4.2.3.- *Thelandros echinatus* (Rudolphi, 1819) Seurat, 1917

Macho

Cuerpo rectilíneo con cutícula gruesa y transversalmente estriada formando grandes anillos. Alas caudales ausentes. Alas laterales hialinas que comienzan al nivel del bulbo esofágico; a este nivel son muy estrechas, ensanchándose paulatinamente hasta llegar a la altura del ano, donde adoptan forma auricular.

Boca triangular de tres labios con un fino reborde rodeando la abertura bucal y tres laminillas cuticulares internas. Al final de la cápsula bucal se observan cuatro terminaciones nerviosas y los dos canales anfidales. Esófago recto y cilíndrico unido a un bulbo esofágico por una pequeña constricción; bulbo piriforme con aparato valvular trirradiado, penetrando los extremos de las válvulas en la luz intestinal. Intestino rectilíneo, con su parte anterior más ensanchada que abraza al bulbo esofágico. Poro excretor postbulbar, redondeado y rodeado de una placa quitinizada de forma cuadrangular.

Presenta mamelón troncocónico muy desarrollado, situado ventro-posteriormente, con una placa esclerotizada en forma de V. Por encima sale la espícula quitinizada de punta roma. El extremo caudal presenta tres pares de papilas mamelonadas grandes y manifiestas: un par preanal, un par postanal situado lateralmente y un tercer par situado en el proceso caudal. Labio anal anterior cubierto por una cortinilla bien desarrollada, desflecada con bordes irregulares y de varias capas. Proceso caudal situado en posición subterminal y generalmente rectilíneo.

Los dibujos se muestran en las láminas X y XI.

Las medidas se relacionan en la tabla X.

TABLA X

<i>♂ Thelandros echinatus</i>	μ	σ
Longitud total	1.985	213
Anchura corporal a nivel del bulbo	241	19
Longitud esófago y bulbo	663	60
Diámetro del bulbo	123	8
Diámetro del esófago	43	5
Distancia extremo cefálico-poro excretor	778	133
Distancia extremo cefálico- alas laterales	506	89
Longitud de la cola	86	14
Longitud de la espícula	91	7

Lámina X.- Macho de *T. echinatus*

- 1.- Vista general
- 2.- Extremo cefálico en visión lateral
- 3.- Extremo cefálico en visión apical superficial
- 4.- Extremo cefálico en visión apical submediana

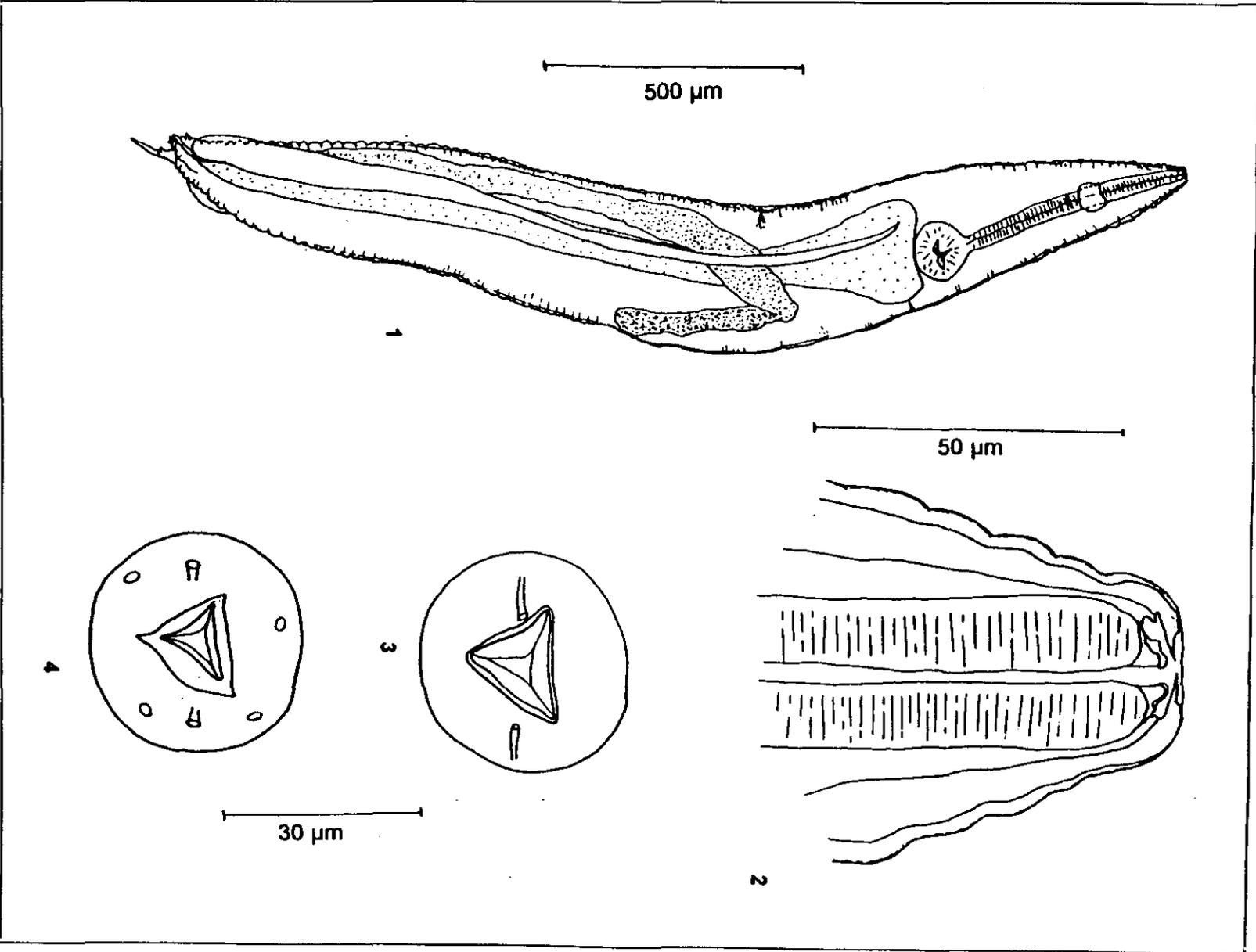
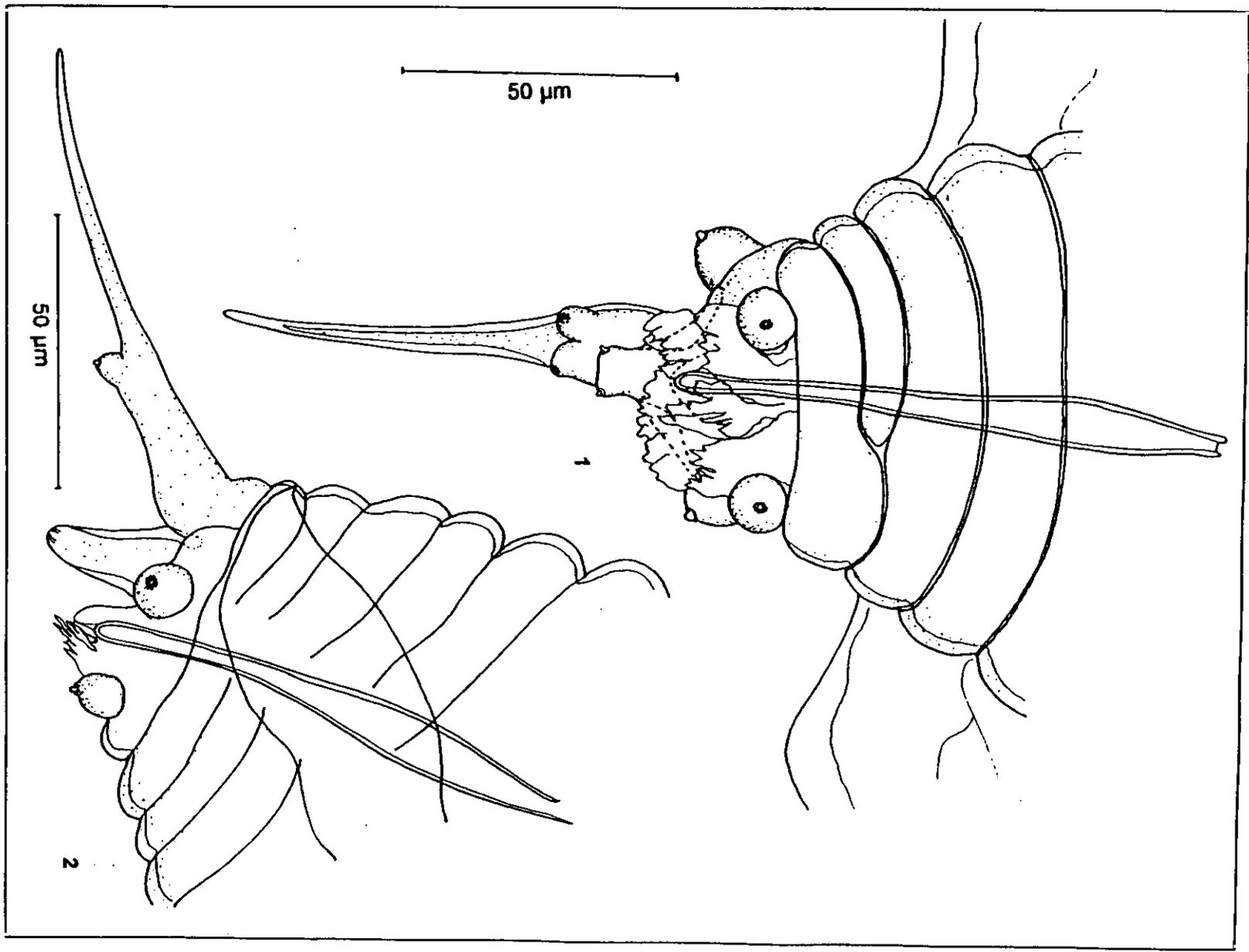


Lámina XI.- Macho de *T. echinatus*

- 1.- Extremo caudal en visión ventral
- 2.- Extremo caudal en visión lateral

LAMINA XI



Hembra

Cuerpo robusto, con la cutícula estriada lateralmente. Carece de alas laterales. Boca hexagonal con seis labios prominentes reforzados interiormente y tres laminillas cuticulares internas. Sobre cada labio se observa una protuberancia pedunculada. Al final de la cápsula bucal, en el círculo externo, se ven seis terminaciones nerviosas y los dos canales anfidiales. La longitud del esófago y el bulbo es muy larga y llega hasta casi la mitad del cuerpo. El bulbo presenta aparato valvular trirrariado, cuyos extremos penetran en la luz intestinal. Intestino rectilíneo que se ensancha en su parte anterior. Poro excretor prebulbar, situado a la altura de la porción media del esófago y rodeado por una placa esclerotizada. Vulva en la parte posterior del cuerpo por detrás del bulbo esofágico. Son didélficas y prodélficas. Los ovarios comienzan en la región del bulbo esofágico y luego envuelven al esófago. Ramas uterinas con una fila de huevos que se unen en una rama común cerca del oviducto. Huevos asimétricos con una cubierta fina y operculados en posición subterminal. Cola corta, redondeada y con apéndice caudal puntiagudo. Labio anal situado ventralmente y cubierto por una ancha cortinilla.

Los dibujos se muestran en las láminas XII y XIII.

Las medidas se relacionan en la tabla XI.

TABLA XI

<i>♀ Thelandros echinatus</i>	μ	σ
Longitud total	4.184	174
Anchura corporal a nivel del bulbo	587	23
Longitud esófago y bulbo	1.462	79
Diámetro del bulbo	245	5
Diámetro del esófago	73	6
Distancia extremo cefálico-vulva	2.091	89
Distancia extremo cefálico-poro excretor	1.393	35
Longitud de la cola	147	11
Longitud de los huevos	101	2
Anchura de los huevos	58	3

Lámina XII.- Hembra de *T. echinatus*

- 1.- Vista general
- 2.- Extremo cefálico en visión lateral
- 3.- Extremo cefálico en visión apical superficial
- 4.- Extremo cefálico en visión apical mediana
- 5.- Extremo cefálico en visión apical submediana

LAMINA XII

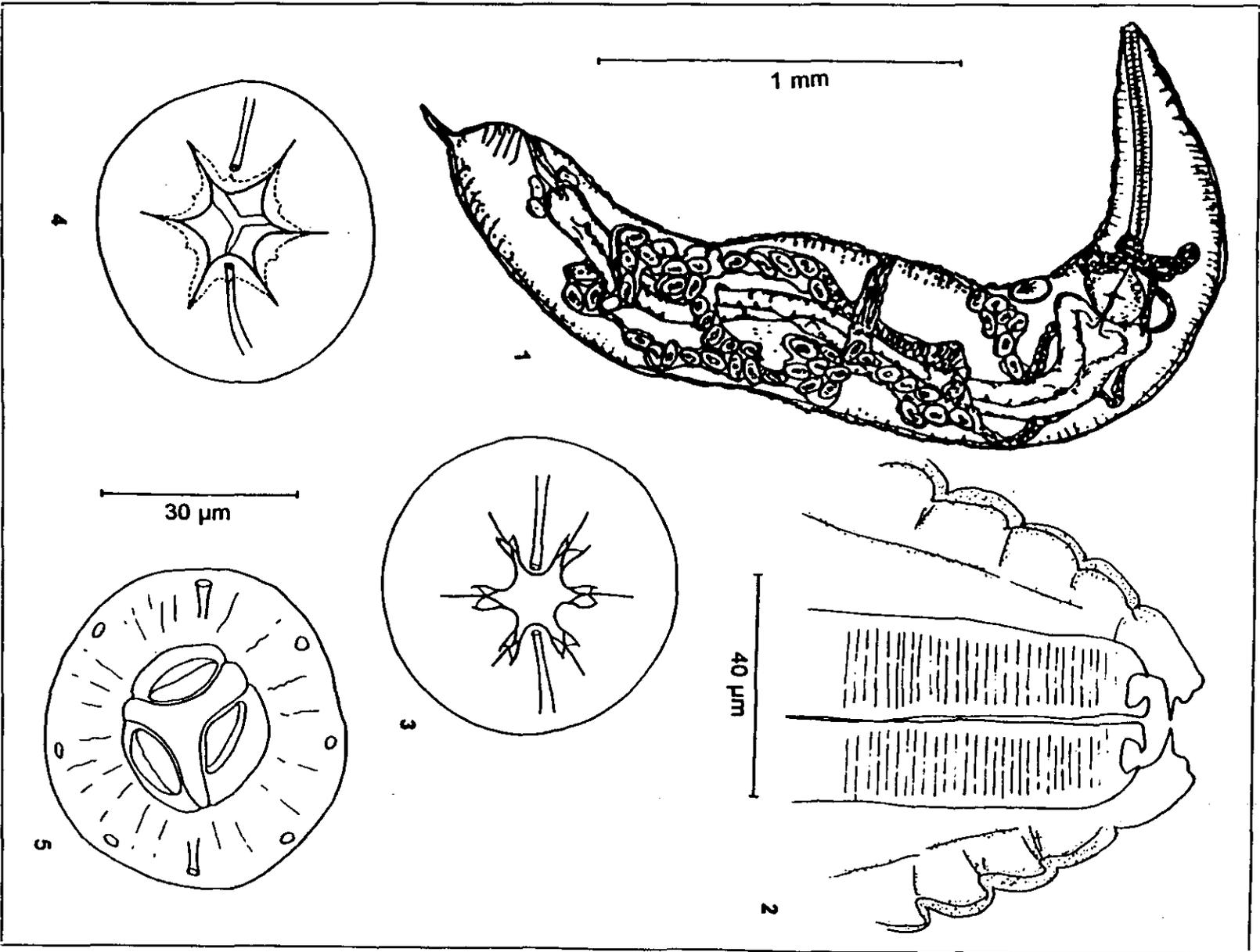
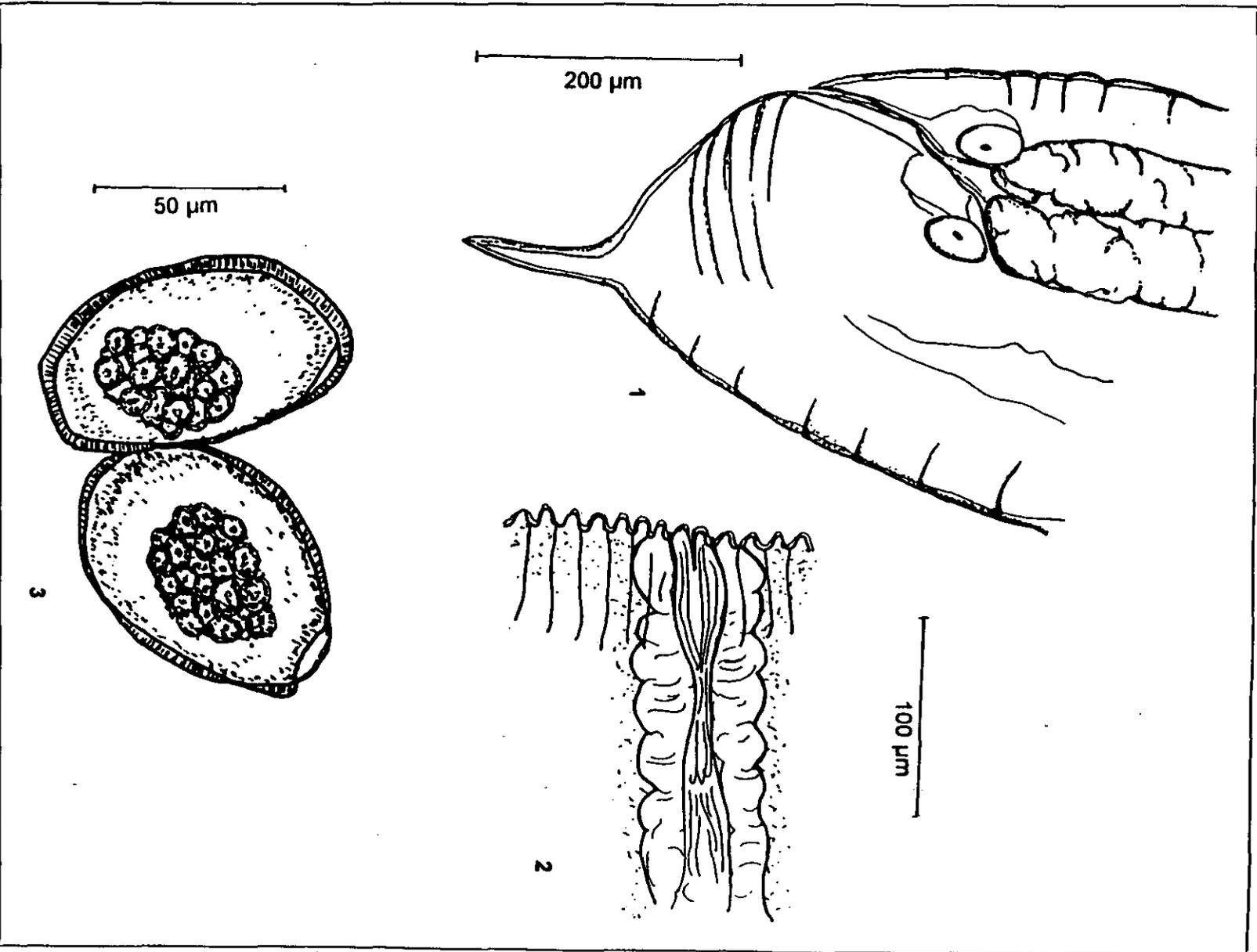


Lámina XIII.- Hembra de *T. echinatus*

- 1.- Extremo caudal
- 2.- Vulva
- 3.- Huevo

LAMINA XIII



4.2.4.- *Thelandros filiformis* Astasio-Arbiza, 1989

Macho

Cuerpo fino con estriaciones transversales y aspecto esbelto. Boca triangular con tres labios reforzados por un anillo ditrigonal alrededor de la abertura bucal. Presenta tres solapas cuticulares de forma trapezoidal por encima de las tres laminillas cuticulares internas. En vista lateral, se observa el principio del esófago con estructuras ganchudas. La longitud del esófago junto con la del bulbo oxiuriforme es corta en relación a la total (1/5). El intestino está ligeramente dilatado en su comienzo, por detrás del bulbo, pero luego se afina y concluye en la cloaca. El poro excretor se sitúa sobre una placa esclerotizada y elíptica.

En el tercio posterior del cuerpo nacen las alas caudales que se ensanchan suavemente hasta alcanzar la máxima anchura a nivel de la cloaca y adoptan forma auricular, llegando hasta por detrás de la papila caudal.

En la genitalia se observan dos pares de papilas mamelonadas y pezonadas, un par preanal y otro adanal de papilas grandes y colgantes. Sobre el comienzo del proceso caudal se sitúa una única papila procedente de la fusión de dos.

La espícula es corta y fina. Se observa mamelón troncocónico reforzado por una pieza esclerotizada en forma de V, así como también una cortinilla grande, bilobulada, de borde liso.

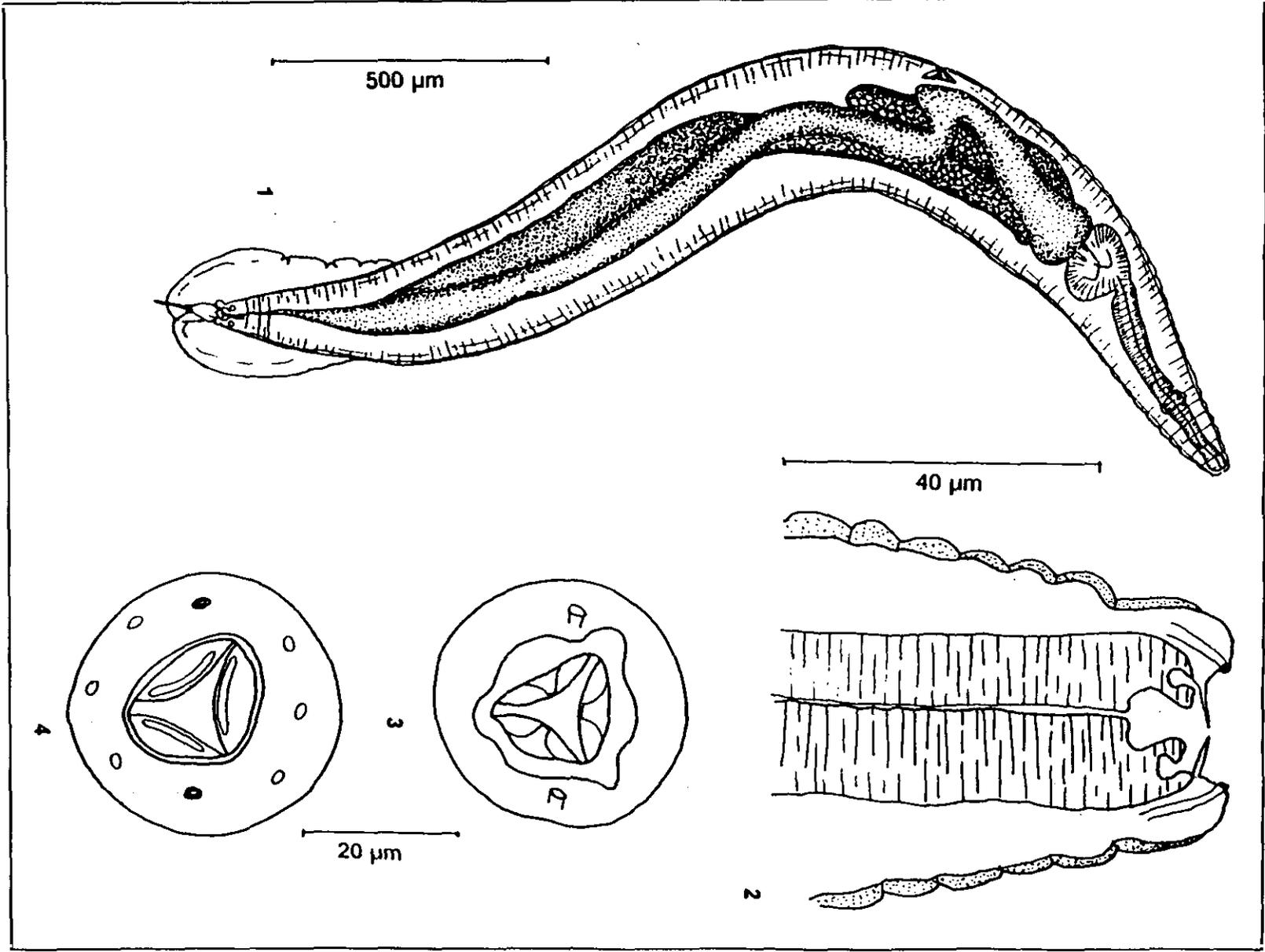
Por último, presenta un filamento caudal corto y fino que comienza en la base de la papila caudal.

Los dibujos se muestran en las láminas XIV y XV.

Las medidas se relacionan en la tabla XII.

Lámina XIV.- Macho de *T. filiformis*

- 1.- Vista general
- 2.- Extremo cefálico en visión lateral
- 3.- Extremo cefálico en visión apical superficial
- 4.- Extremo cefálico en visión apical submediana



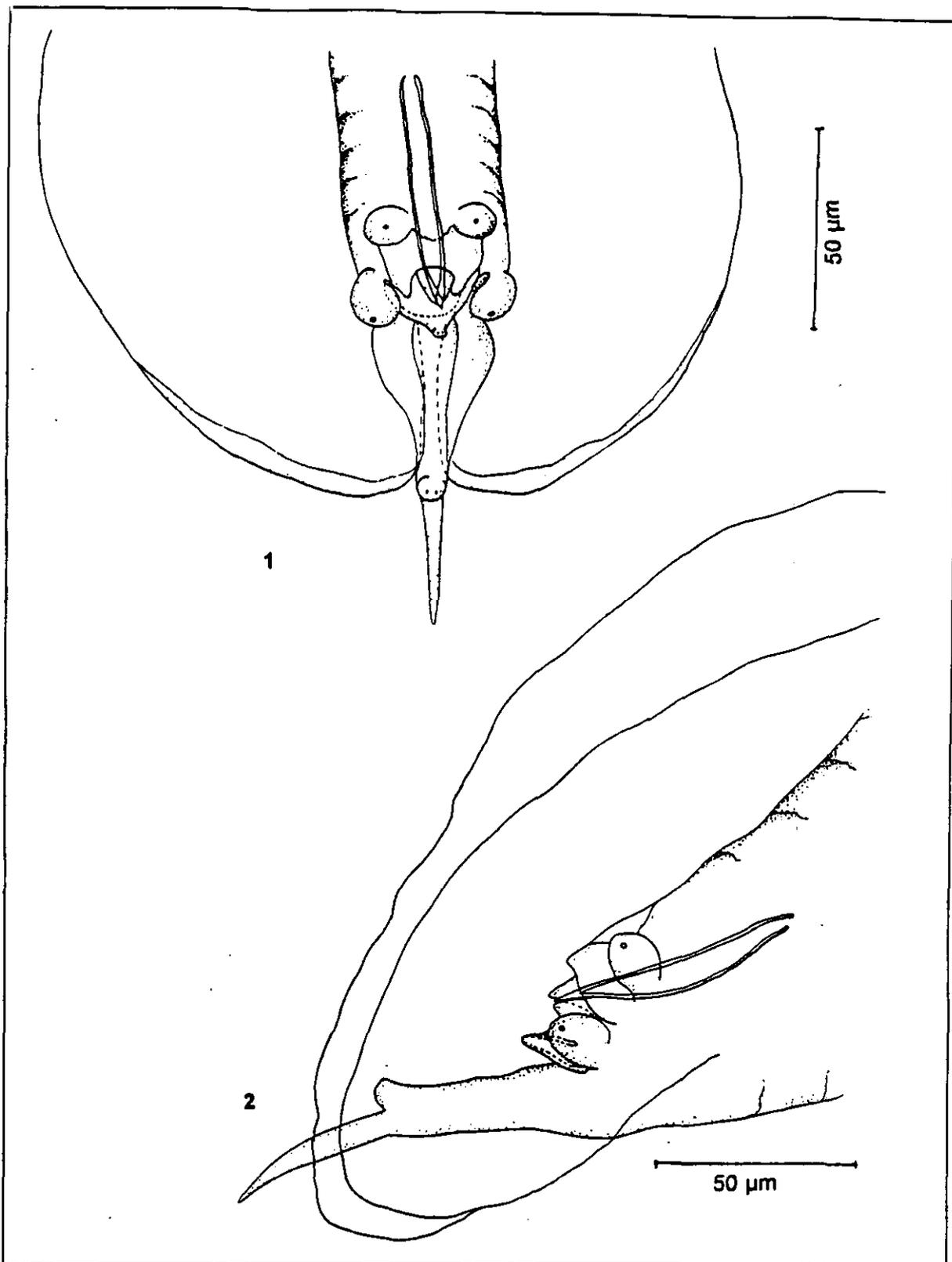
LAMINA XIV

Resuñados

Lámina XV.- Macho de *T. filiformis*

- 1.- Extremo caudal en visión ventral
- 2.- Extremo caudal en visión lateral

LAMINA XV



Hembra

Presenta un cuerpo rectilíneo que termina en una cola relativamente corta y fusiforme. Sin alas laterales. Boca hexagonal, con seis labios con reforzamientos terminados en pico. Las tres laminillas interiores están bilobuladas. En visión lateral, al principio del esófago se observan estructuras en forma de gancho. Esófago oxiuriforme, rectilíneo, cuyo bulbo posee aparato valvular trirradiado donde las válvulas penetran en la luz del intestino que es recto y ensanchado en su parte anterior; en su extremo se observa el labio anal ventral con una ancha cortinilla.

Poros excretor postbulbar rodeado de una placa esclerotizada elipsoidal.

Vulva ligeramente posterior a la mitad del cuerpo que se continúa con la vagina y posee un ovoyector con seis lóbulos. Didélficas. Huevos de forma elipsoidal, con doble cubierta, la externa estriada radialmente. Con opérculo.

Los dibujos se muestran en las láminas XVI y XVII.

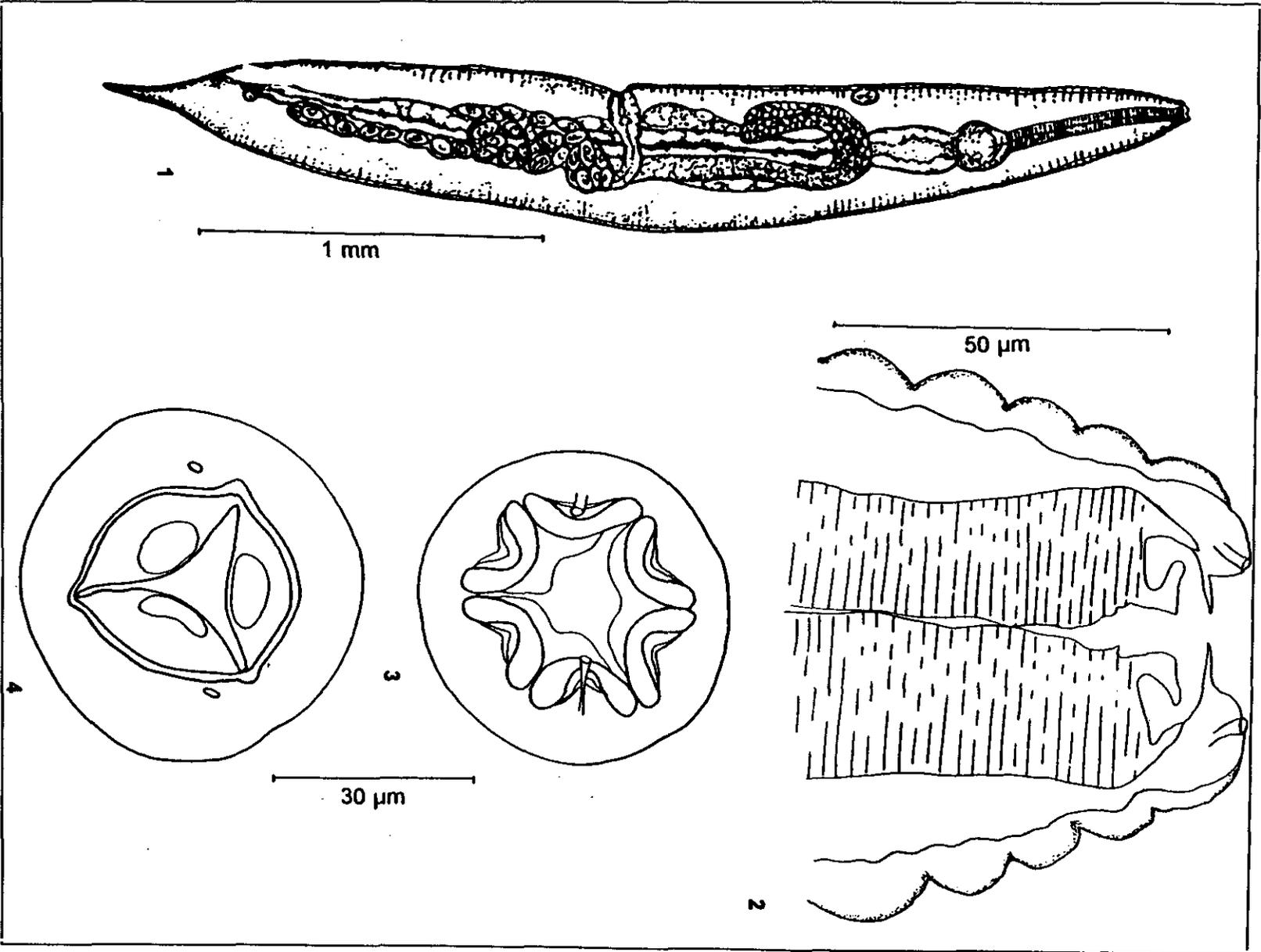
Las medidas se relacionan en la tabla XIII.

TABLA XIII

<i>♀ Thelandros filiformis</i>	μ	σ
Longitud total	3.653	566
Anchura corporal a nivel del bulbo	324	46
Longitud esófago y bulbo	680	49
Diámetro del bulbo	172	18
Diámetro del esófago	51	0
Distancia extremo cefálico-vulva	1.953	368
Distancia extremo cefálico-poro excretor	1.018	219
Longitud de la cola	182	13
Longitud de los huevos	95	4
Anchura de los huevos	53	3

Lámina XVI.- Hembra de *T. filiformis*

- 1.- Vista general
- 2.- Extremo cefálico en visión lateral
- 3.- Extremo cefálico en visión apical superficial
- 4.- Extremo cefálico en visión apical submediana

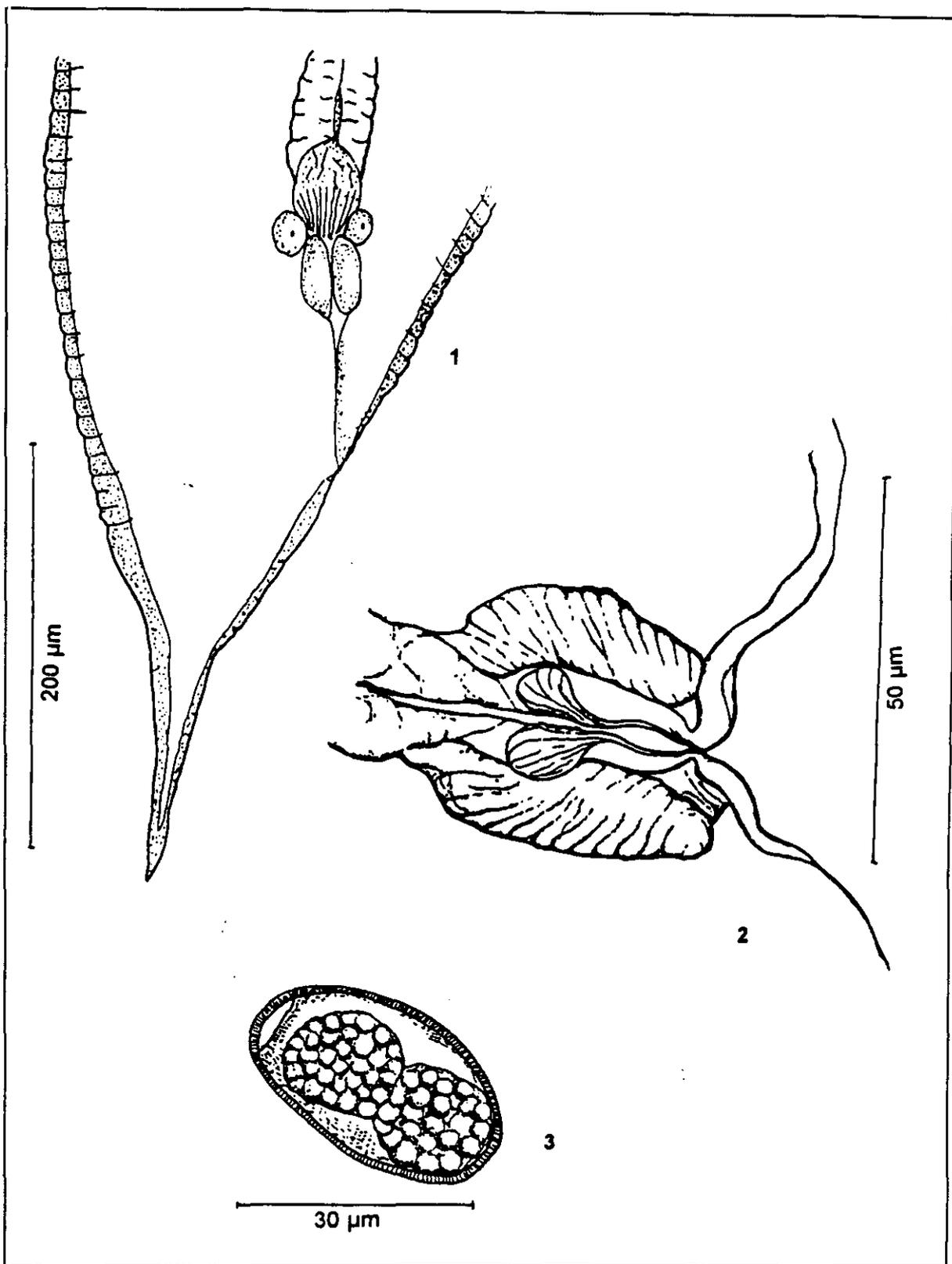


LAMINA XVI

Lámina XVII.- Hembra de *T. filiformis*

- 1.- Extremo caudal
- 2.- Vulva
- 3.- Huevo

LAMINA XVII



4.2.5.- *Thelandros galloti* Astasio-Arbiza et al., 1988

Macho

Cuerpo grueso, fuertemente estriado en toda su extensión. Boca con tres labios bilobulados de contorno trigonal. Al final de la cápsula bucal se observan seis terminaciones nerviosas y los dos canales anfidaes. Esófago largo.

Poros excretor con una placa esclerotizada y elíptica, situado entre el bulbo y la mitad del cuerpo.

Alas laterales que comienzan cerca del extremo cefálico, estrechas en todo su recorrido hasta el tercio posterior del cuerpo donde se ensanchan, primero suavemente y luego de forma brusca al llegar a la cloaca, uniéndose, incluso, por debajo del apéndice caudal.

La zona cloacal se eleva ligeramente formando un montículo sobre el que se sitúan las papilas genitales, pequeñas y mamelonadas: un par preanal, otro adanal y sobre el proceso caudal, aleznado, existe un tercer par de papilas caudales muy próximas.

Presenta espícula corta y roma. Se observa una cortinilla doble y desflecada y mamelón troncocónico con pieza esclerotizada en forma de V. Carece de alas caudales.

Los dibujos se muestran en las láminas XVIII y XIX.

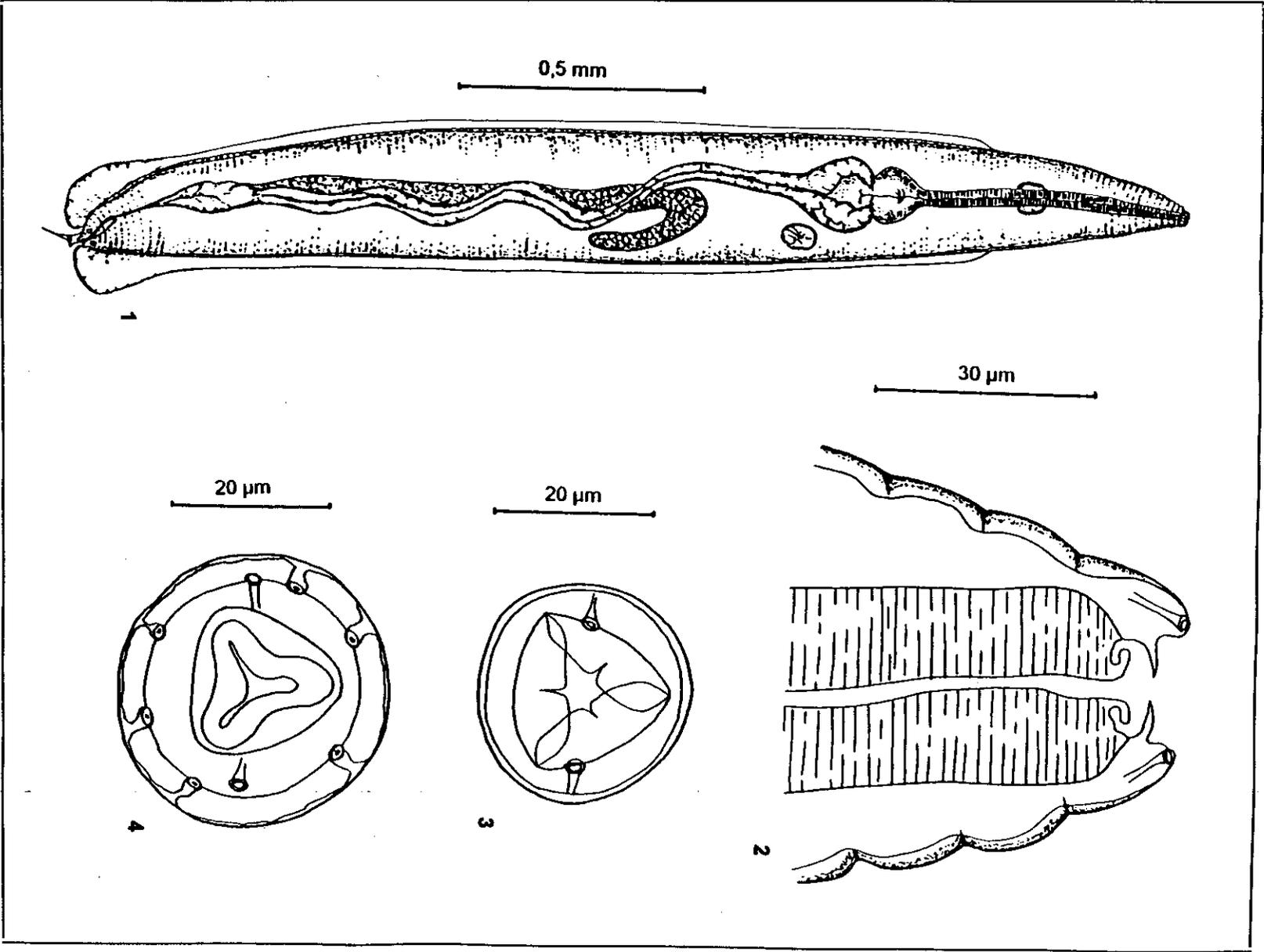
Las medidas se relacionan en la tabla XIV.

TABLA XIV

<i>♂ Thelandros galloti</i>	μ	σ
Longitud total	2.290	137
Anchura corporal a nivel del bulbo	270	20
Longitud esófago y bulbo	688	32
Diámetro del bulbo	126	10
Diámetro del esófago	40	0
Distancia extremo cefálico-poro excretor	896	68
Distancia extremo cefálico- alas laterales	533	26
Longitud de la cola	57	7
Longitud de la espícula	92	5

Lámina XVIII.- Macho de *T. galloti*

- 1.- Vista general
- 2.- Extremo cefálico en visión lateral
- 3.- Extremo cefálico en visión apical superficial
- 4.- Extremo cefálico en visión apical submediana



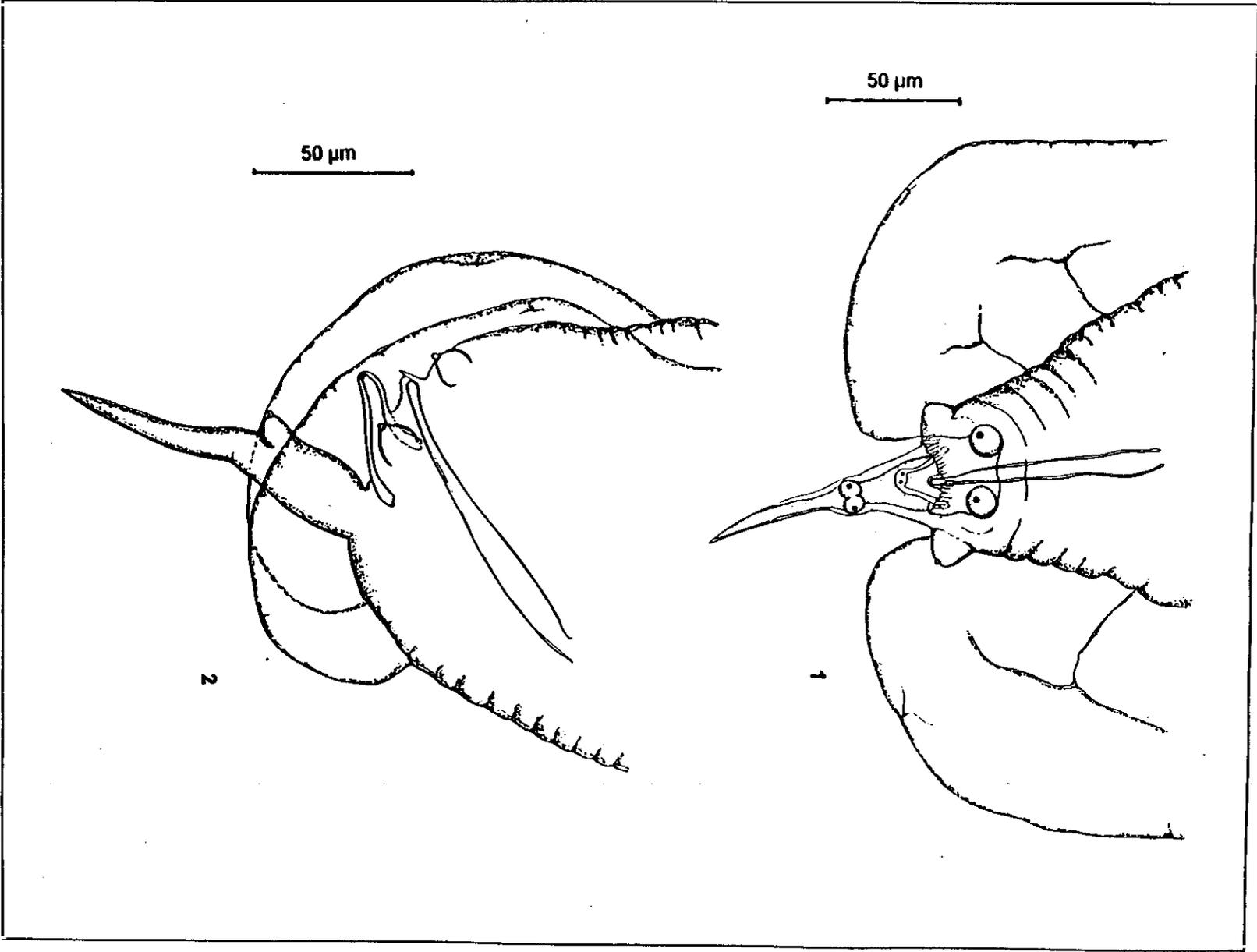
LAMINA XVIII

Resultados

Lámina XIX.- Macho de *T. galloti*

- 1.- Extremo caudal en visión ventral
- 2.- Extremo caudal en visión lateral

LAMINA XIX



Hembra

De mayor tamaño que el macho. Boca hexagonal con seis labios prominentes reforzados interiormente y tres laminillas cuticulares internas. Sobre cada labio se observa una prominencia pedunculada. Al final de la cápsula bucal, en el círculo externo, se ven seis terminaciones nerviosas y los dos canales anfidiales. Esófago fino que termina en un bulbo oxiuriforme. El intestino está ensanchado en su comienzo y sus extremos sobresalen ligeramente del contorno del bulbo, después se constriñe de forma brusca para ensancharse posteriormente.

Por debajo de la constricción del intestino se sitúa el poro excretor sobre una placa esclerotizada y elíptica.

Didélfica, con una rama ascendente que suele enrollarse alrededor del esófago. La vulva, situada ligeramente por debajo de la mitad del cuerpo, no es prominente pero se observa un ovoyector musculoso y lobulado.

La cola es corta y cónica, bordeada por la cutícula. Justo antes de su comienzo y lateralmente se abre el ano.

La forma de los huevos es característica, con un lateral casi plano y el otro convexo, y los polos ligeramente puntiagudos, en uno de los cuales se aprecia un opérculo subterminal. Presentan doble cubierta, estando la externa estriada. Desarrollados embrionariamente en la puesta.

Los dibujos se muestran en las láminas XX y XXI.

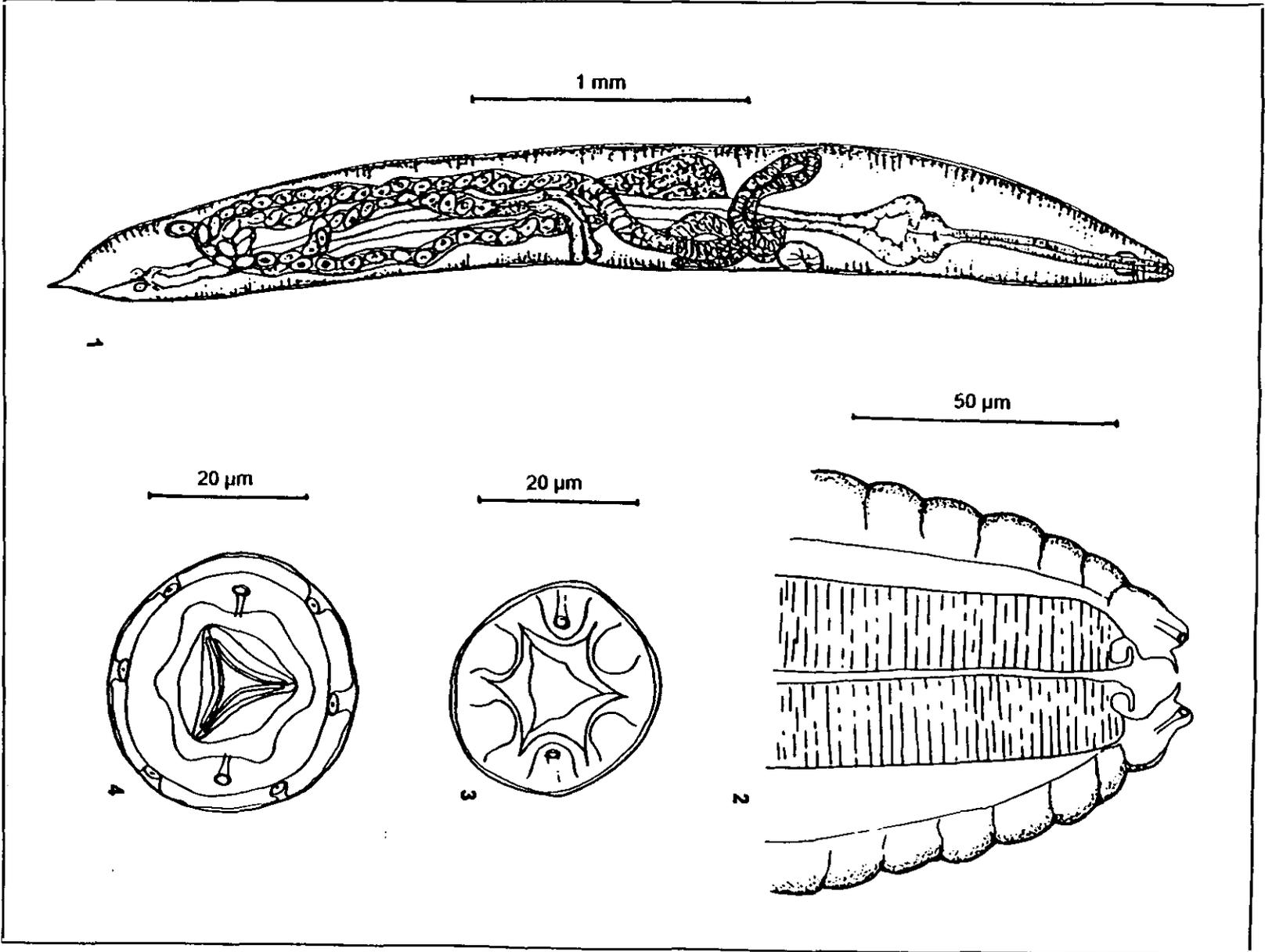
Las medidas se relacionan en la tabla XV.

TABLA XV

<i>♀ Thelandros galloti</i>	μ	σ
Longitud total	3.845	489
Anchura corporal a nivel del bulbo	456	47
Longitud esófago y bulbo	1.103	61
Diámetro del bulbo	205	13
Diámetro del esófago	51	0
Distancia extremo cefálico-vulva	2.030	205
Distancia extremo cefálico-poro excretor	1.108	127
Longitud de la cola	143	8
Longitud de los huevos	95	6
Anchura de los huevos	53	3

Lámina XX.- Hembra de *T. galloti*

- 1.- Vista general
- 2.- Extremo cefálico en visión lateral
- 3.- Extremo cefálico en visión apical superficial
- 4.- Extremo cefálico en visión apical submediana



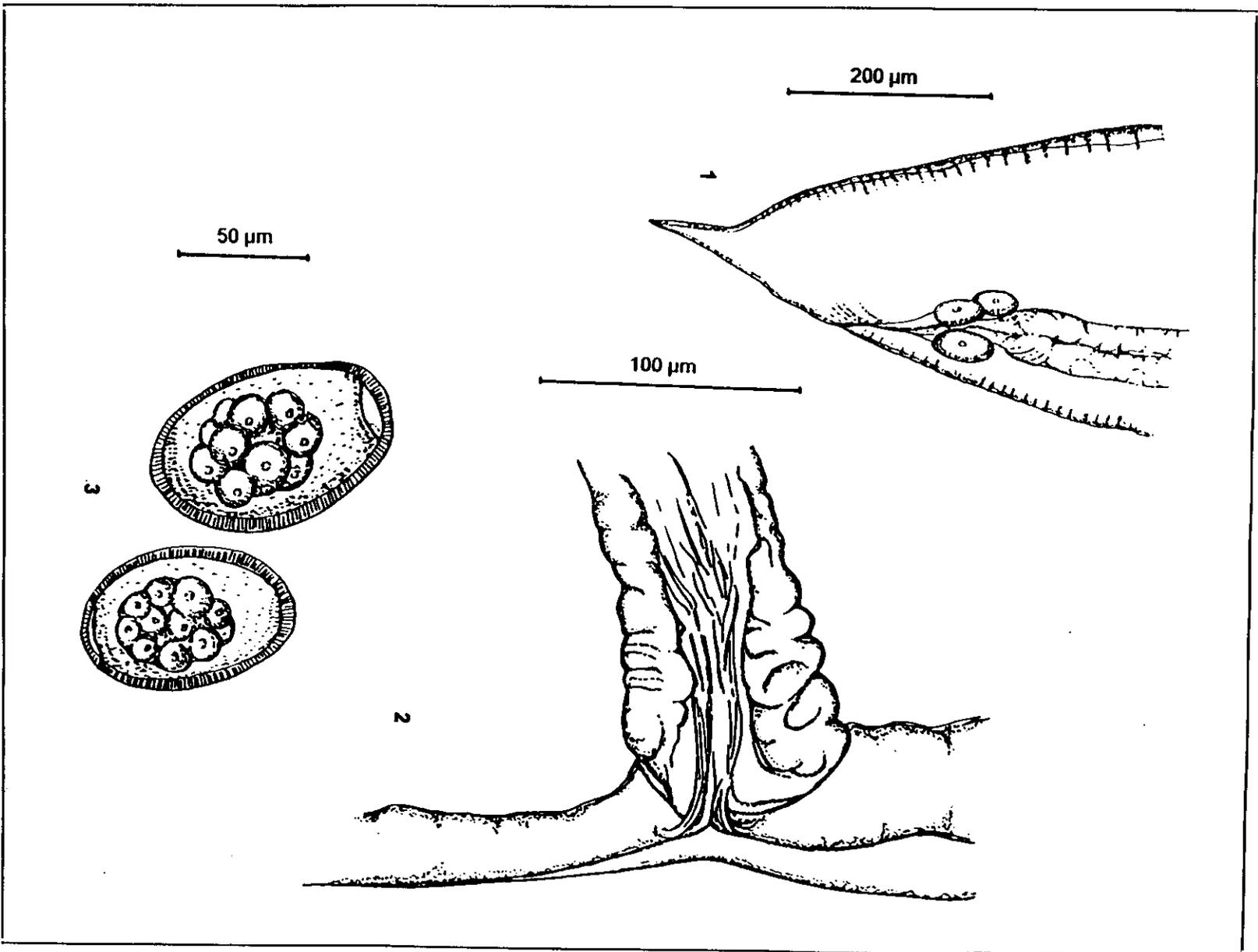
LAMINA XX

Resultados

Lámina XXI.- Hembra de *T. galloti*

- 1.- Extremo caudal
- 2.- Vulva
- 3.- Huevo

LAMINA XXI



4.2.6.- *Thelandros tinerfensis* n. ssp. 1 y n. ssp. 2

Macho

El estudio morfobiométrico de los machos ha revelado la existencia de dos grupos diferenciados por la longitud y forma de la espícula, la cortinilla, y la configuración del extremo apical en visión lateral. Por ello, se han hecho mediciones por separado de cada uno de los grupos que hemos denominado *T. tinerfensis* n. ssp. 1 y *T. tinerfensis* n. ssp. 2.

En la descripción se incluyen las características morfológicas comunes y las diferenciales de cada subespecie.

Características comunes

Cuerpo rectilíneo, con la cutícula gruesa y estriada transversalmente. Boca hexagonal con los labios reforzados y tres laminillas cuticulares internas. Al final de la cápsula bucal se observan, en el círculo externo, seis terminaciones nerviosas y los dos canales anfidiales. Esófago oxiuriforme terminado en un bulbo esofágico que presenta aparato valvular trirradiado y que ocupa casi el primer tercio del cuerpo. El intestino es recto, ensanchado en su parte anterior.

Poros excretor postbulbar, redondeado y rodeado de una placa esclerotizada casi circular.

Presenta alas caudales características, muy cortas, que comienzan cerca del extremo posterior, y son muy anchas y de forma auricular, quedando por encima de la papila caudal.

Presenta cono genital reforzado por una pieza esclerotizada en forma de V. Extremo caudal con cinco papilas: un par preanal, un par postanal colgante y una única papila caudal que procede de dos papilas fusionadas.

Características diferenciales

T. tinerfensis n. ssp. 1

Cortinilla simple, de bordes lisos, con dos lóbulos prominentes en los extremos.
Espícula larga y estrecha terminada en punta.

T. tinerfensis n. ssp. 2

Cortinilla simple, desflecada, con dos lóbulos prominentes en los extremos.
Espícula ancha que termina en una punta reforzada.

Los dibujos se muestran en las láminas XXII, XXIII, XXIV y XXV.

Las medidas se relacionan en la tabla XVI.

Los porcentajes de machos de cada nueva subespecie respecto al total de la especie son los siguientes:

	ssp. 1	ssp. 2
Tenerife	36	64
La Palma	29	71
Gomera	75	25

TABLA XVI

<i>♂ Thelandros tinenfensis</i>	n. ssp. 1		n. ssp.2	
	μ	σ	μ	σ
Longitud total	2.099	302	2.124	249
Anchura corporal a nivel del bulbo	156	20	143	28
Longitud esófago y bulbo	564	36	527	42
Diámetro del bulbo	118	14	104	12
Diámetro del esófago	33	3	33	3
Distancia extremo cefálico-poro excretor	816	86	835	109
Longitud de la cola	71	7	67	14
Longitud de la espícula	132	11	91	12

Lámina XXII.- Macho de *T. tinenfensis* n. ssp. 1

- 1.- Vista general
- 2.- Extremo cefálico en visión lateral
- 3.- Extremo cefálico en visión apical superficial
- 4.- Extremo cefálico en visión apical submediana

LAMINA XXII

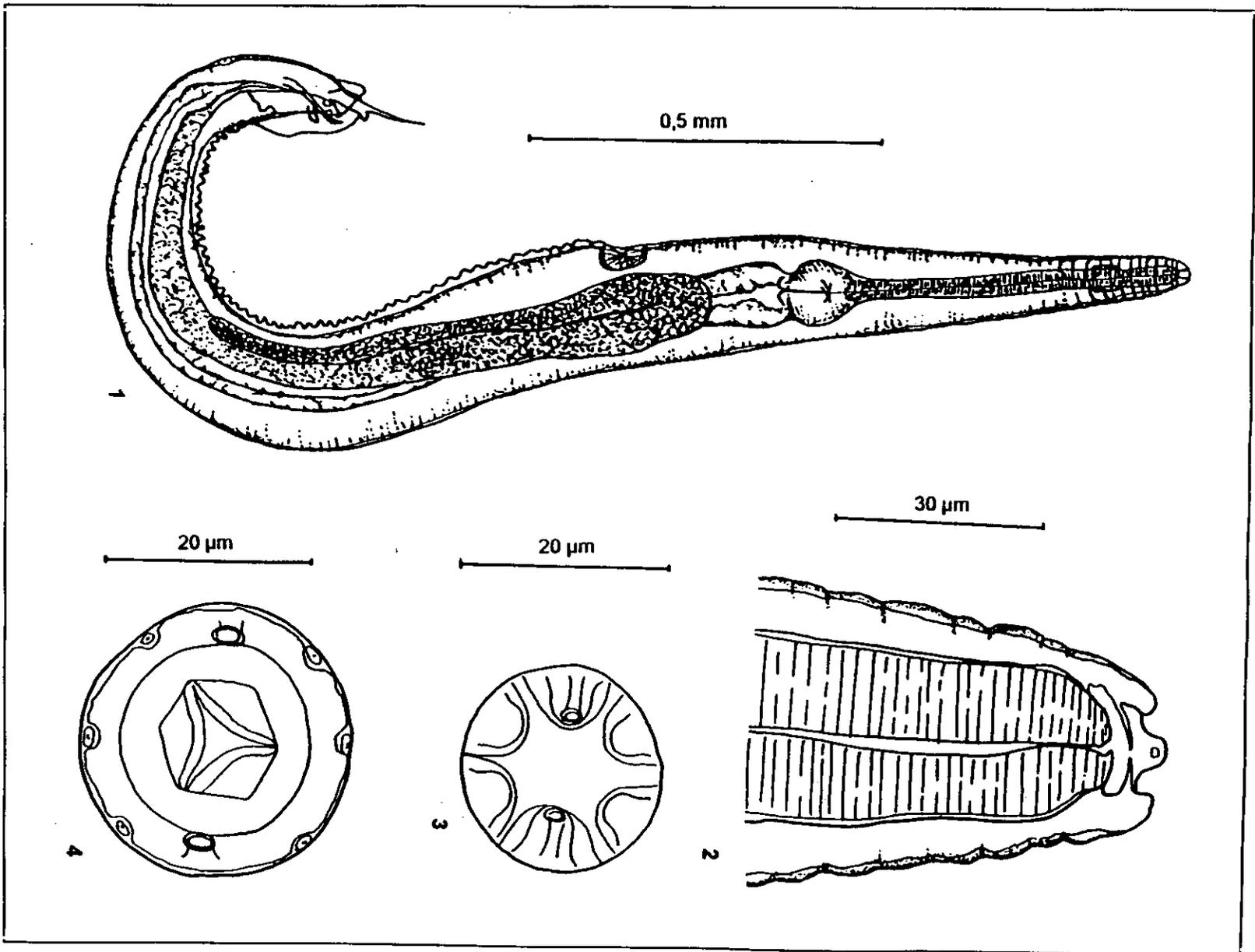


Lámina XXIII.- Macho de *T. tinertensis* n. ssp. 1

- 1.- Extremo caudal en visión ventral
- 2.- Extremo caudal en visión lateral

LAMINA XXIII

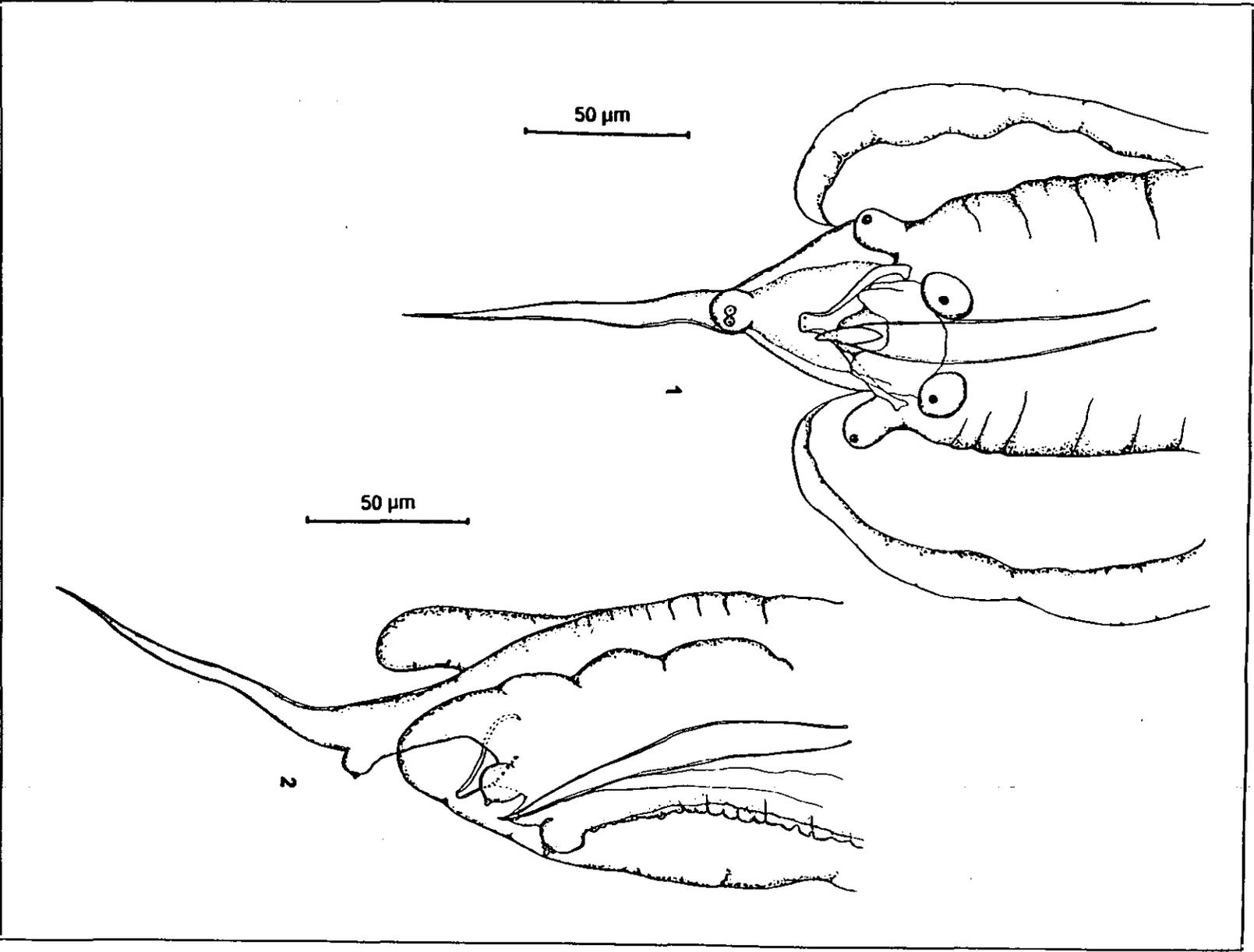


Lámina XXIV.- Macho de *T. tinenfensis* n. ssp. 2

- 1.- Vista general
- 2.- Extremo cefálico en visión lateral
- 3.- Extremo cefálico en visión apical superficial
- 4.- Extremo cefálico en visión apical submediano

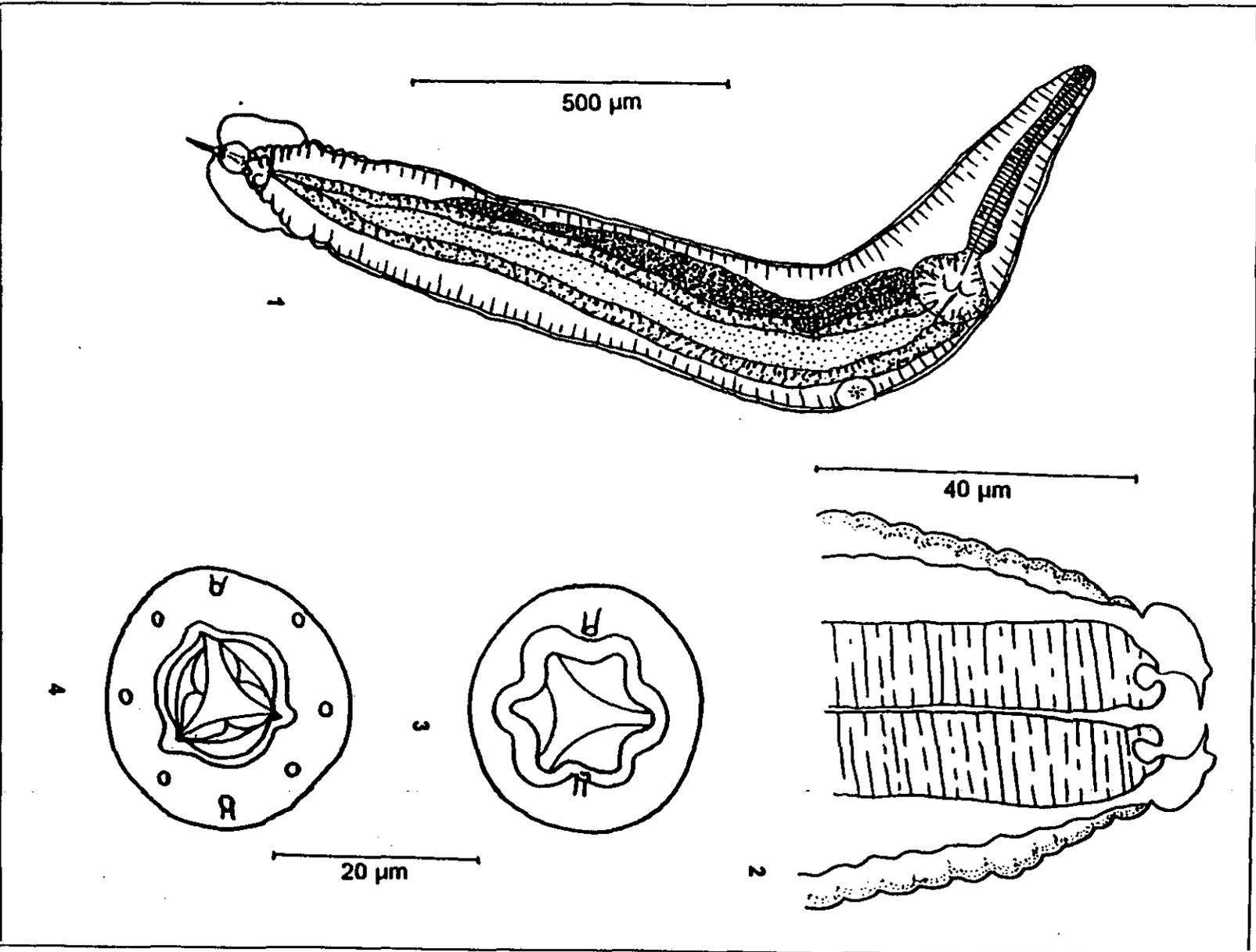
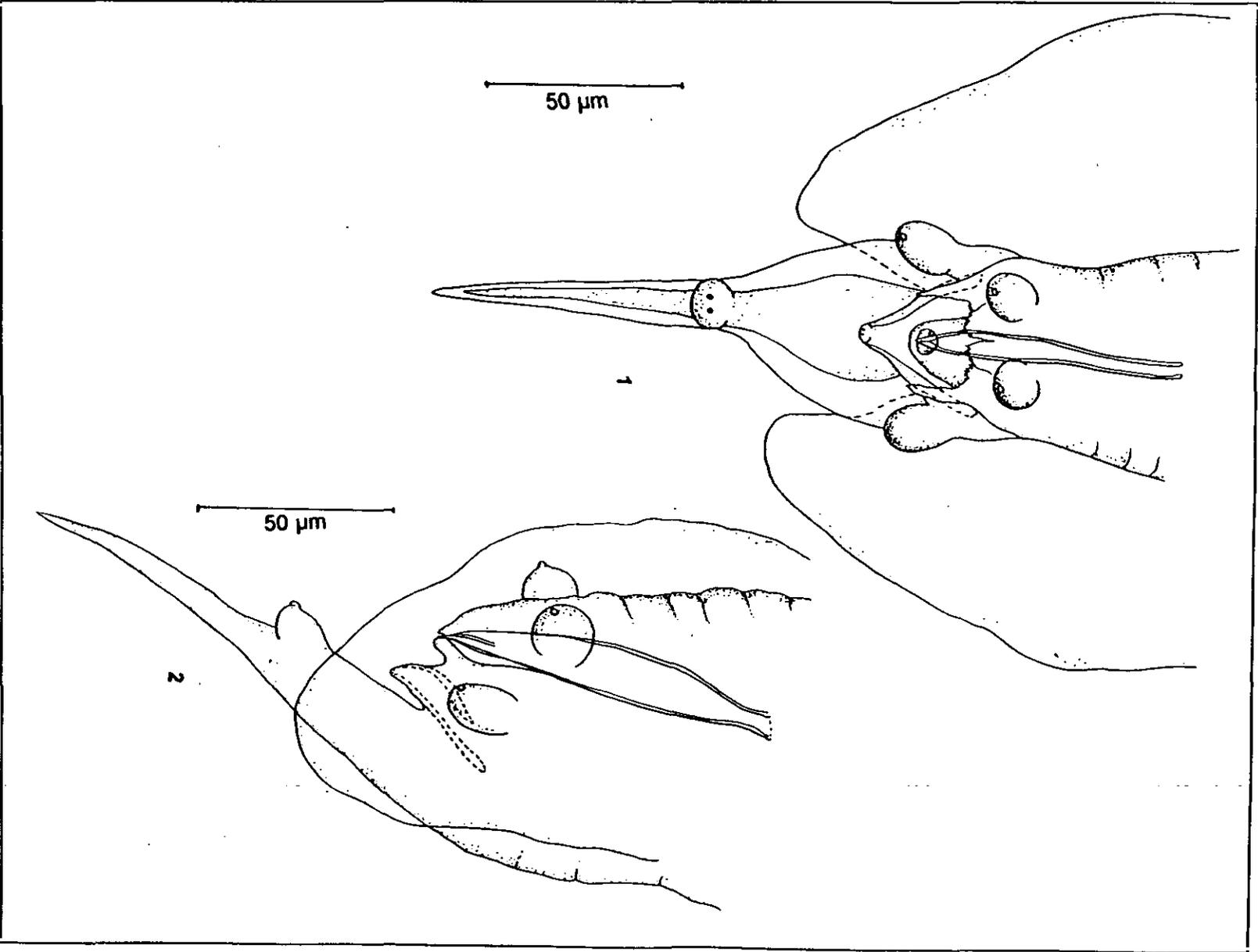


Lámina XXV.- Macho de *T. tinenfensis* n. ssp. 2

- 1.- Extremo caudal en visión ventral
- 2.- Extremo caudal en visión lateral

LAMINA XXV



Hembra

Cuerpo rectilíneo, con estriaciones transversales, que termina en una cola relativamente larga y fusiforme. La boca de contorno hexagonal presenta seis labios con prominencias redondeadas y tres laminillas cuticulares internas. Al final de la boca, en el círculo externo, se observan seis terminaciones nerviosas. Al igual que en el macho, la longitud del esófago y el bulbo esofágico es corta en relación a la longitud total (1/5). El intestino está ligeramente dilatado junto al bulbo pero posteriormente se estrecha de forma apreciable y discurre en línea recta para terminar en el ano, que se abre poco antes del comienzo del proceso caudal.

Muy distante del extremo cefálico, se sitúa el poro excretor sobre una placa esclerotizada y elíptica.

Didéfica, con ovarios tubulares, una de cuyas ramas suele abrazar a la unión entre el esófago y el bulbo. La vulva se sitúa lateralmente por detrás de la región media del cuerpo; es musculosa, con el labio superior marcadamente prominente y se aprecia un ovoyector fuerte.

El apéndice caudal aleznado y relativamente largo, está bordeado por un engrosamiento cuticular.

Finalmente, los huevos que pueden observarse en hilera dentro de los úteros, son elipsoidales, operculados y con los extremos suavemente achatados. Están en avanzado estado de desarrollo embrionario en la puesta.

Los dibujos se muestran en las láminas XXVI y XXVII.

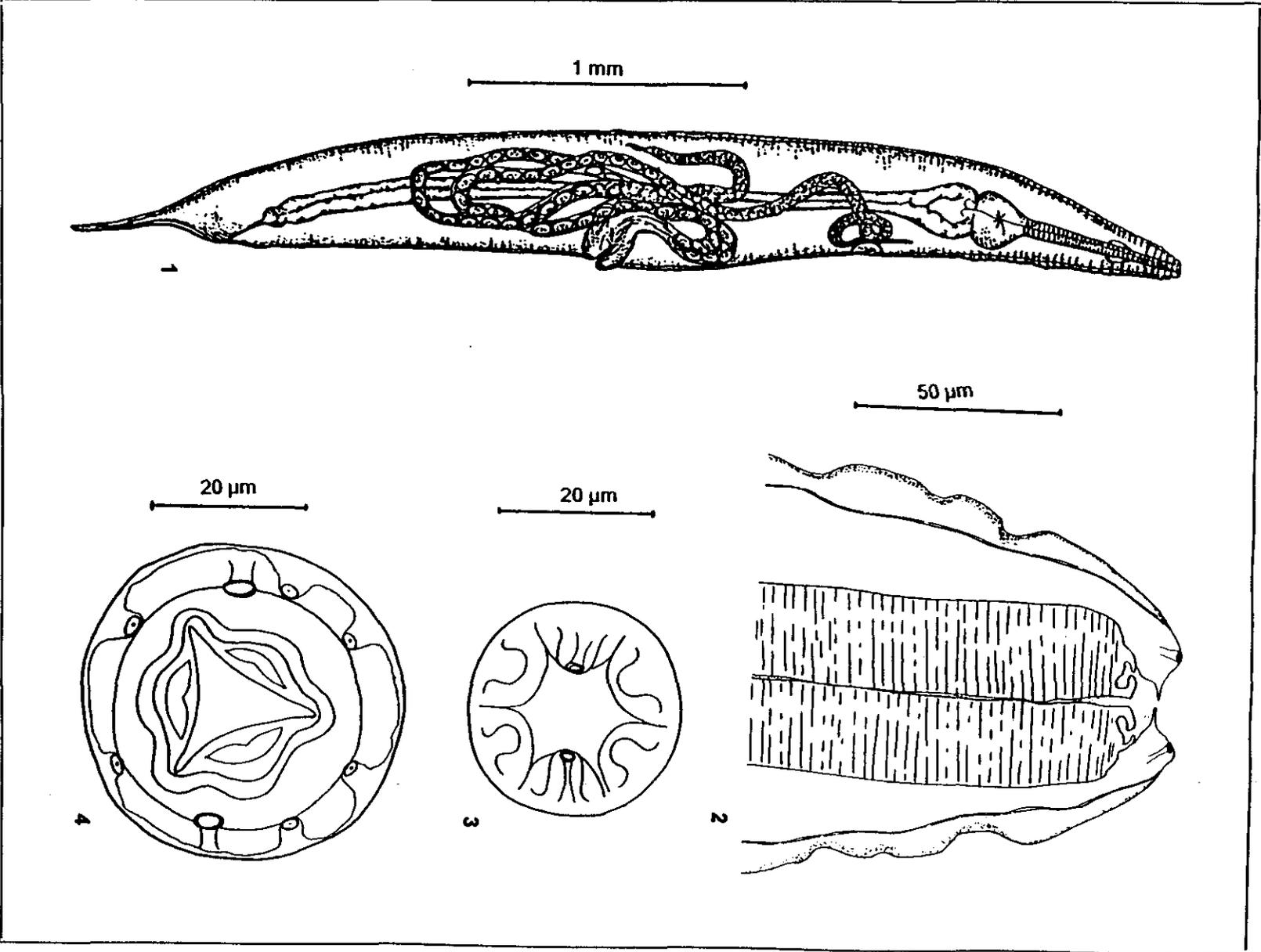
Las medidas se relacionan en la tabla XVII.

TABLA XVII

<i>♀ Thelandros tinerfensis</i>	μ	σ
Longitud total	3.378	474
Anchura corporal a nivel del bulbo	275	40
Longitud esófago y bulbo	710	54
Diámetro del bulbo	168	18
Diámetro del esófago	51	6
Distancia extremo cefálico-vulva	1.860	223
Distancia extremo cefálico-poro excretor	1.018	96
Longitud de la cola	251	36
Longitud de los huevos	95	3
Anchura de los huevos	54	3

Lámina XXVI.- Hembra de *T. tinenfensis* n. ssp. 1

- 1.- Vista general
- 2.- Extremo cefálico en visión lateral
- 3.- Extremo cefálico en visión apical superficial
- 4.- Extremo cefálico en visión apical submediana

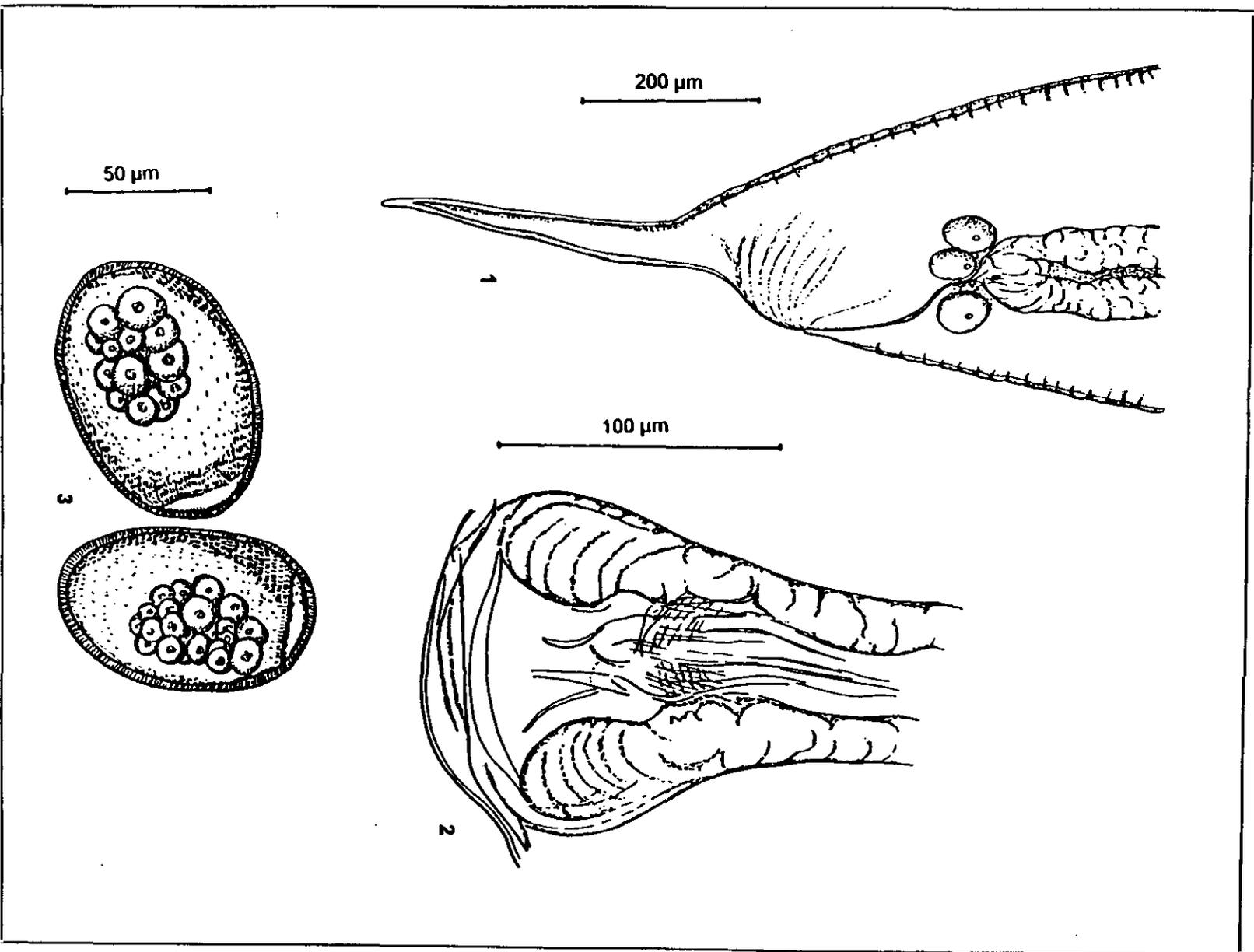


LAMINA XXVI

Lámina XXVII.- Hembra de *T. tinenfensis* n. ssp. 1

- 1.- Extremo caudal
- 2.- Vulva
- 3.- Huevo

LAMINA XXVII



4.2.7.- *Parapharyngodon micipsae* (Seurat, 1917) Freitas, 1957

Macho

Cuerpo delgado y de pequeño tamaño, rectilíneo, estriado transversalmente, con el extremo posterior ligeramente curvado.

Boca triangular con tres labios con un fino reborde rodeando la abertura bucal y tres laminillas cuticulares internas. Al final de la cápsula bucal se observan cuatro terminaciones nerviosas y los dos canales anfidiales. Esófago cilíndrico de tipo oxiuriforme, unido a un bulbo provisto de aparato valvular trirradiado. Por debajo se encuentra el poro excretor rodeado de una placa esclerotizada de forma ovalada.

Alas laterales hialinas, estrechas y uniformes que comienzan a nivel del bulbo esofágico y finalizan antes de la cloaca. Alas caudales ausentes.

El margen anterior de la abertura cloacal forma una cortinilla trilobulada de bordes irregulares, siendo los lóbulos laterales más grandes.

Extremo caudal con 3 pares de papilas: un par preanal, otro adanal y un tercer par situado en la base del extremo caudal. Existen también un par de pequeñas papilas pedunculadas, situadas muy juntas, en el extremo del cono genital. Espícula larga, quitinizada, más ancha en su mitad distal, proyectándose desde la cloaca. Cola corta y puntiaguda.

Los dibujos se muestran en las láminas XXVIII y XXIX.

Las medidas se relacionan en la tabla XVIII.

TABLA XVIII

<i>♂ Parapharyngodon micipsae</i>	μ	σ
Longitud total	1.732	97
Anchura corporal a nivel del bulbo	172	15
Longitud esófago y bulbo	460	23
Diámetro del bulbo	106	26
Diámetro del esófago	40	5
Distancia extremo cefálico-poro excretor	569	138
Distancia extremo cefálico-alas laterales	430	101
Longitud de la cola	57	9
Longitud de la espícula	74	9

Lámina XXVIII.- Macho de *P. micipsae*

- 1.- Vista general
- 2.- Extremo cefálico en visión lateral
- 3.- Extremo cefálico en visión apical superficial
- 4.- Extremo cefálico en visión apical submediana

LAMINA XXVIII

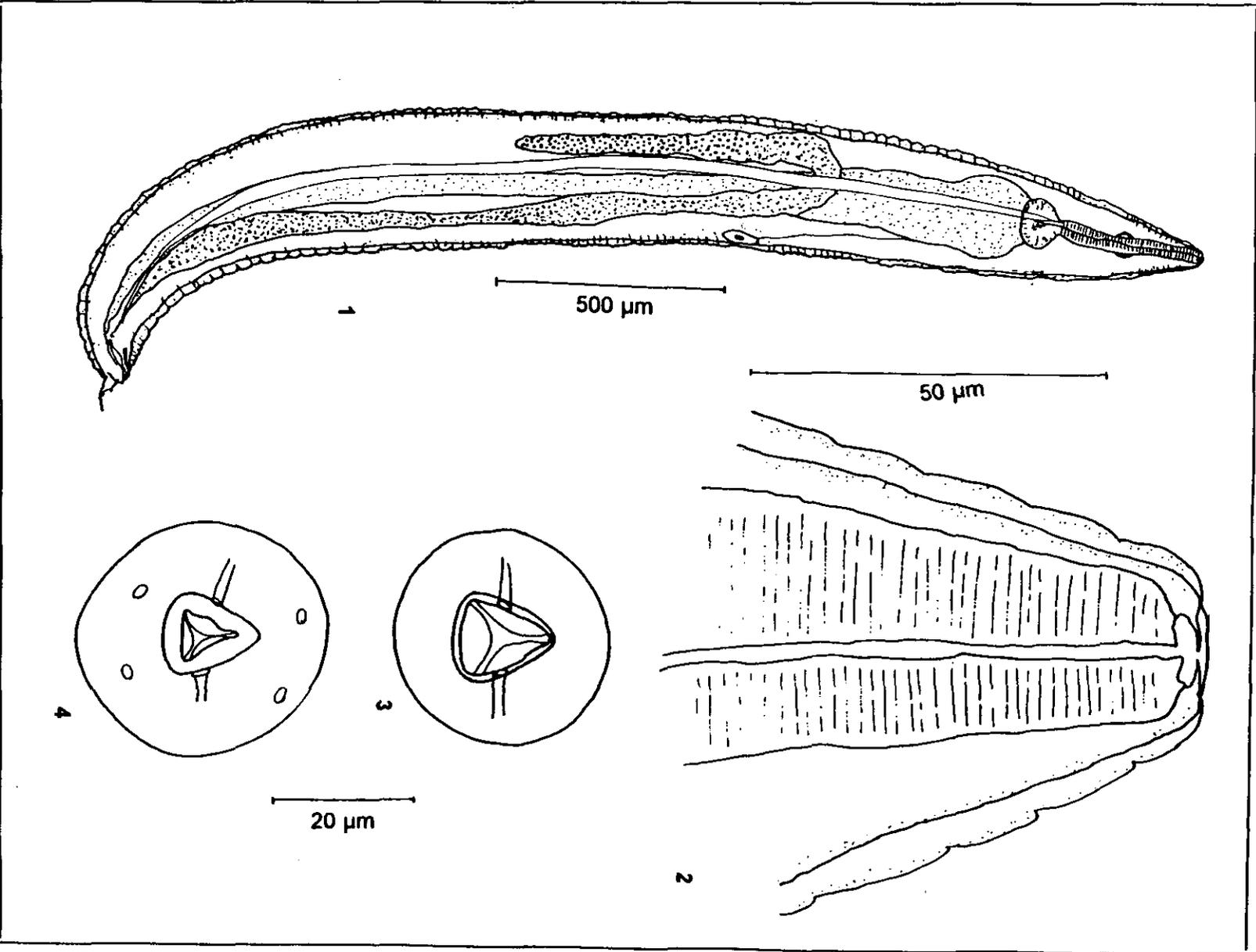
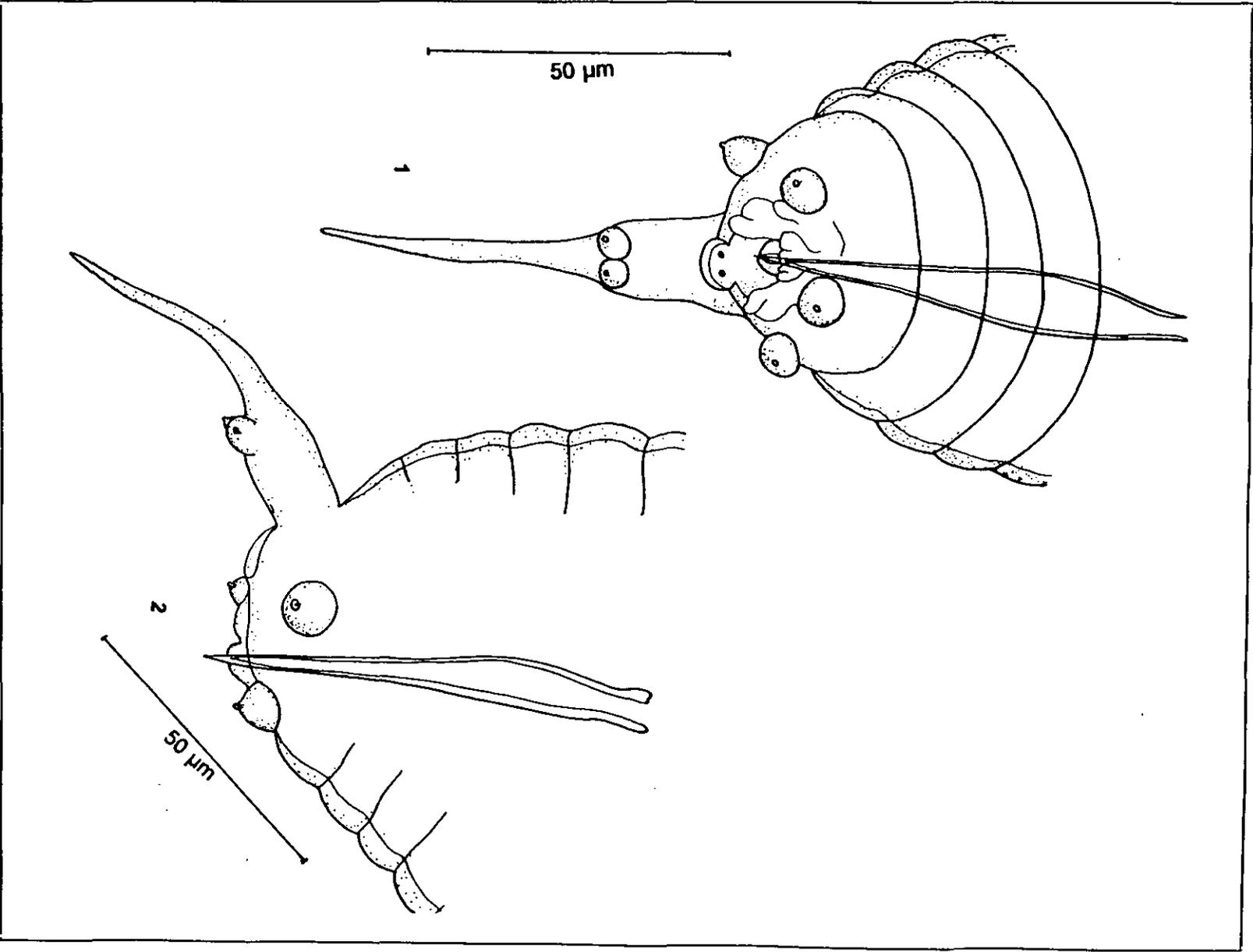


Lámina XIX.- Macho de *P. micipsae*

- 1.- Extremo caudal en visión ventral
- 2.- Extremo caudal en visión lateral

LAMINA XIX



Hembra

Cuerpo robusto con cutícula estriada transversalmente. Boca hexagonal con seis labios prominentes reforzados interiormente y tres laminillas cuticulares internas. Sobre cada labio se observa una protuberancia pedunculada. Al final de la cápsula bucal, en el círculo externo, se ven seis terminaciones nerviosas y los dos canales anfidiales. Esófago largo que termina en un bulbo esofágico con aparato valvular trirradiado.

Poro excretor muy pequeño, situado en la línea media ventral, entre el bulbo esofágico y la vulva. Esta está situada aproximadamente en la región media del cuerpo y está bordeada por labios desarrollados que se continúan con una vagina musculosa y un ovoyector con seis lóbulos. Utero estrecho, muy largo, con numerosos huevos dispuestos en 2-3 filas. Ovarios largos, que se extienden a lo largo del intestino; sus extremos rodean al bulbo esofágico.

Cola corta y fina.

Huevos ovalados, asimétricos, con cubierta radiada y operculados en uno de sus polos; en su interior aparecen 2-4 blastómeros.

Los dibujos se muestran en las láminas XXX y XXXI.

Las medidas se relacionan en la tabla XIX.

TABLA XIX

<i>♀ Parapharyngodon micipsae</i>	μ	σ
Longitud total	4.283	402
Anchura corporal a nivel del bulbo	489	47
Longitud esófago y bulbo	1.117	81
Diámetro del bulbo	224	8
Diámetro del esófago	63	7
Distancia extremo cefálico-vulva	2.243	259
Distancia extremo cefálico-poro excretor	1.367	190
Longitud de la cola	107	18
Longitud de los huevos	91	4
Anchura de los huevos	53	3

Lámina XXX.- Hembra de *P. micipsae*

- 1.- Vista general
- 2.- Extremo cefálico en visión lateral
- 3.- Extremo cefálico en visión apical superficial
- 4.- Extremo cefálico en visión apical submediana

LAMINA XXX

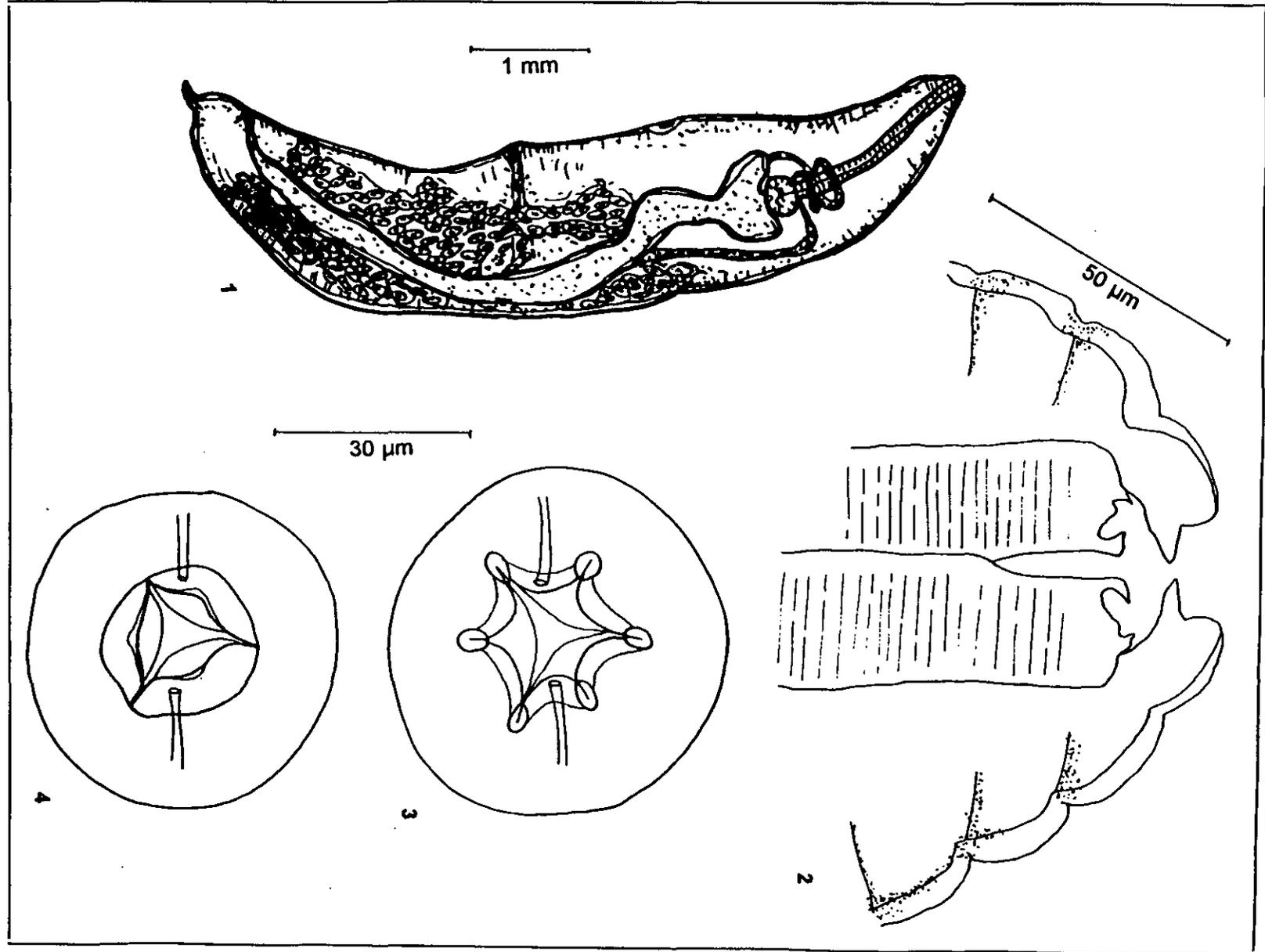
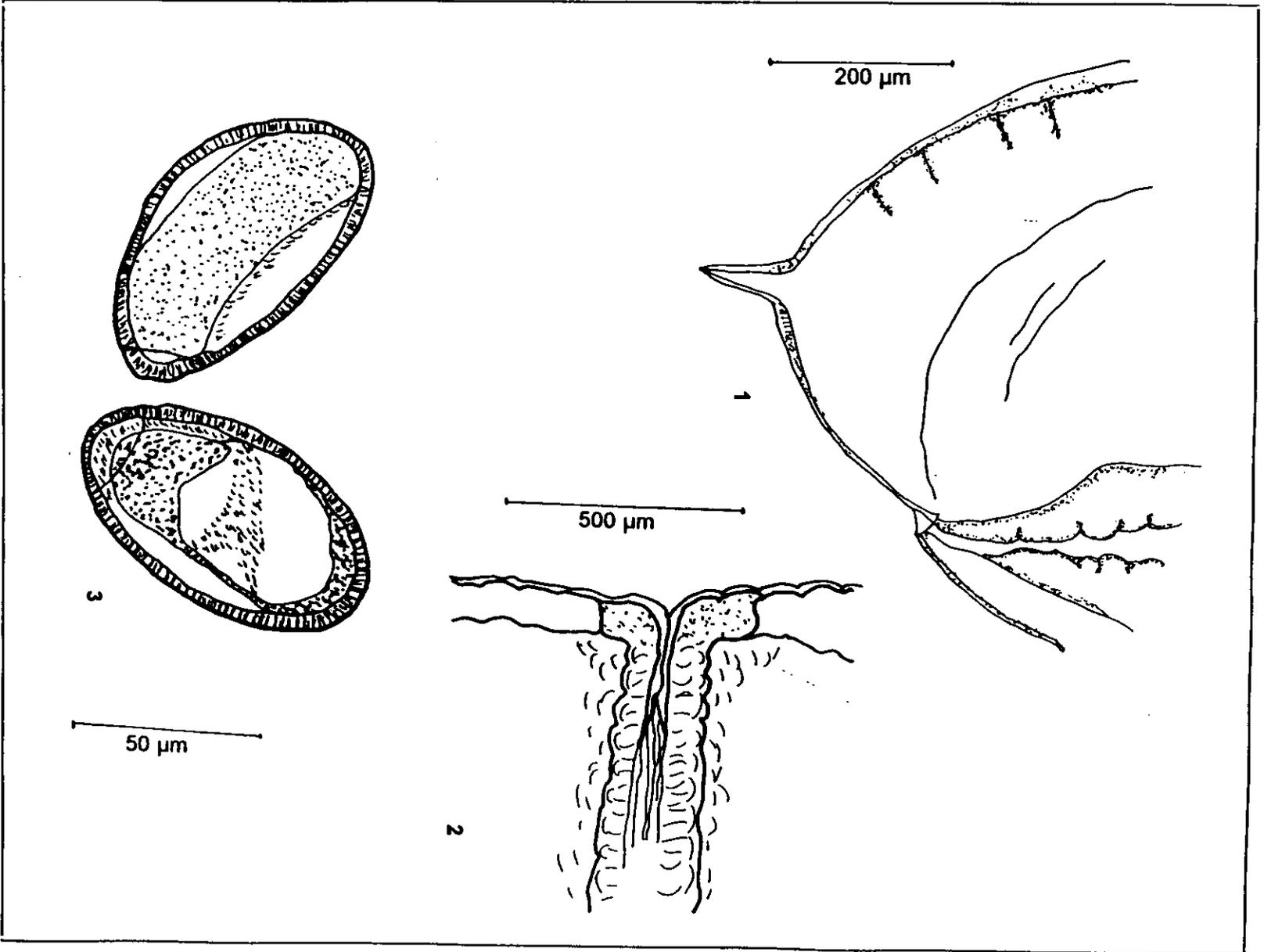


Lámina XXXI.- Hembra de *P. micipsae*

- 1.- Extremo caudal
- 2.- Vulva
- 3.- Huevo

LAMINA XXXI



Nematodos de lacértidos de Tenerife

4.2.8.- *Alaeuris numidica* n. ssp.

Macho

Cuerpo de gran tamaño, cuya cutícula presenta estriaciones transversales. Boca, en vista lateral, con extremo redondeado. Apicalmente se observan tres labios (a diferencia de *Alaeuris numidica numidica*) y unas laminitas internas de borde circular. Los órganos cefálicos sensitivos consisten, a nivel superficial en dos anfidios; a nivel submediano, en un círculo externo se observan cuatro terminaciones nerviosas y dos conductos anfidiales.

Esófago largo, delgado que termina en un bulbo esofágico con tres válvulas esofágico-intestinales de forma triangular, que conectan con el intestino. Este es rectilíneo y dilatado en su parte anterior. Poro excretor esférico, rodeado de una placa poco manifiesta, que se encuentra en posición postbulbar.

Ausencia de alas laterales. Alas caudales semicirculares, no sostenidas por las papilas cloacales y situadas a ambos lados del proceso caudal. Labio superior de la cloaca formado por una doble cortinilla: la primera más corta, de bordes festoneados y la segunda con una lámina de borde lobulado unida a dos lóbulos digitiformes laterales. Labio inferior de la cloaca sostenido por una pieza en V, en cuyo extremo se observan dos pequeñas terminaciones nerviosas. Proceso caudal con tres pares de papilas: dos alrededor de la cloaca y uno en el apéndice caudal. El par de papilas preanales es de aspecto globoso, arriñonado, con un apéndice colgante donde se aprecia la terminación en roseta. Papilas adanales grandes, muy pezonadas, con un corto pedúnculo en el extremo posterior. Papilas caudales soldadas en su base y en roseta. Por delante de ellas se observa un par de fasmidios. Espícula larga, fuertemente quitinizada. El apéndice caudal es muy corto y termina en punta por detrás del par de papilas caudales.

Los dibujos se muestran en las láminas XXXII y XXXIII.

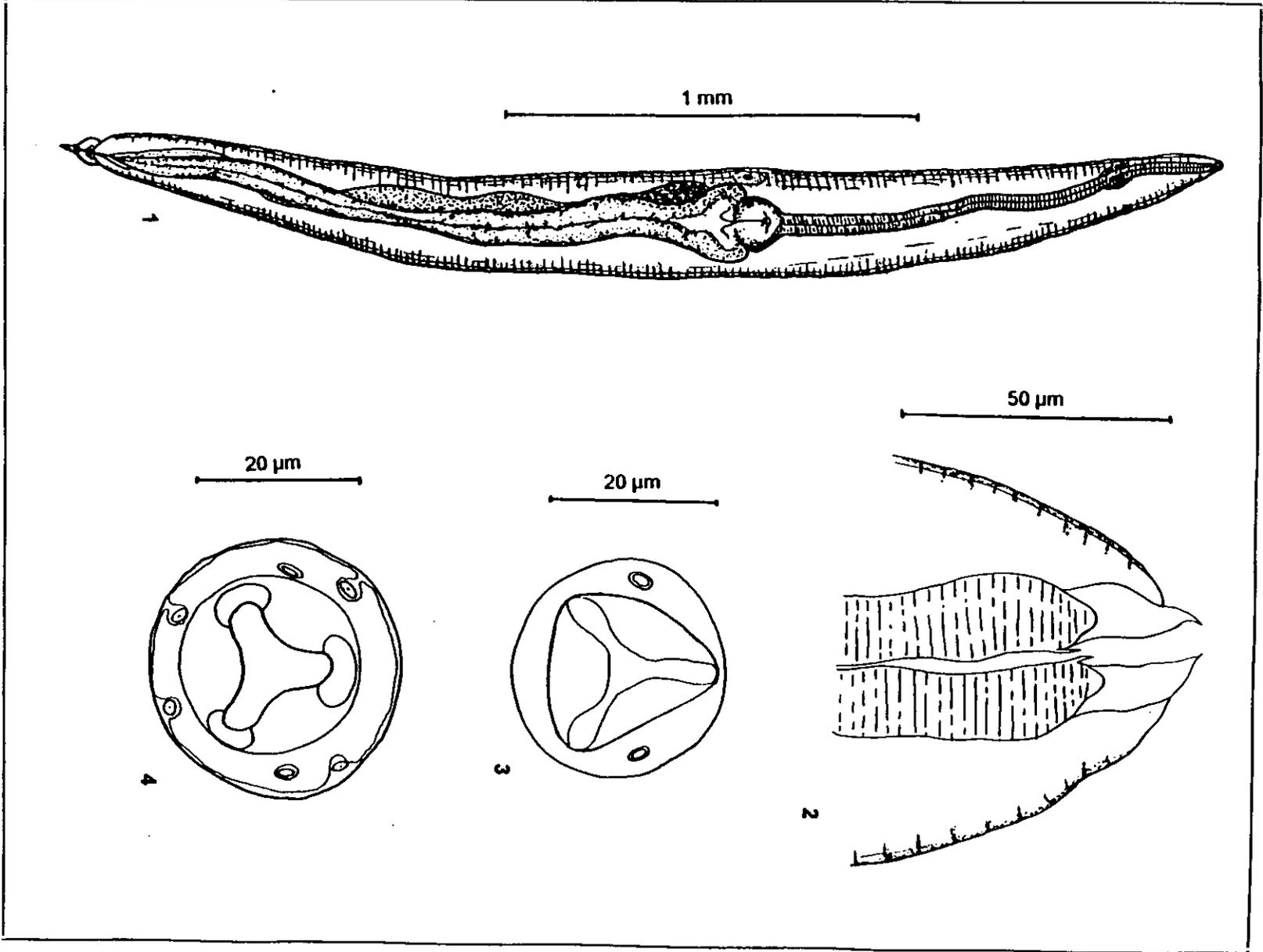
Las medidas se relacionan en la tabla XX.

TABLA XX

σ <i>Alaeuris numidica</i> n. ssp.	μ	σ
Longitud total	2.672	319
Anchura corporal a nivel del bulbo	255	43
Longitud esófago y bulbo	1.059	125
Diámetro del bulbo	150	16
Diámetro del esófago	32	3
Distancia extremo cefálico-poro excretor	1.112	110
Longitud de la cola	14	3
Longitud de la espícula	109	8

Lámina XXXII.- Macho de *A. numidica* n. ssp.

- 1.- Vista general
- 2.- Extremo cefálico en visión lateral
- 3.- Extremo cefálico en visión apical superficial
- 4.- Extremo cefálico en visión apical submediana

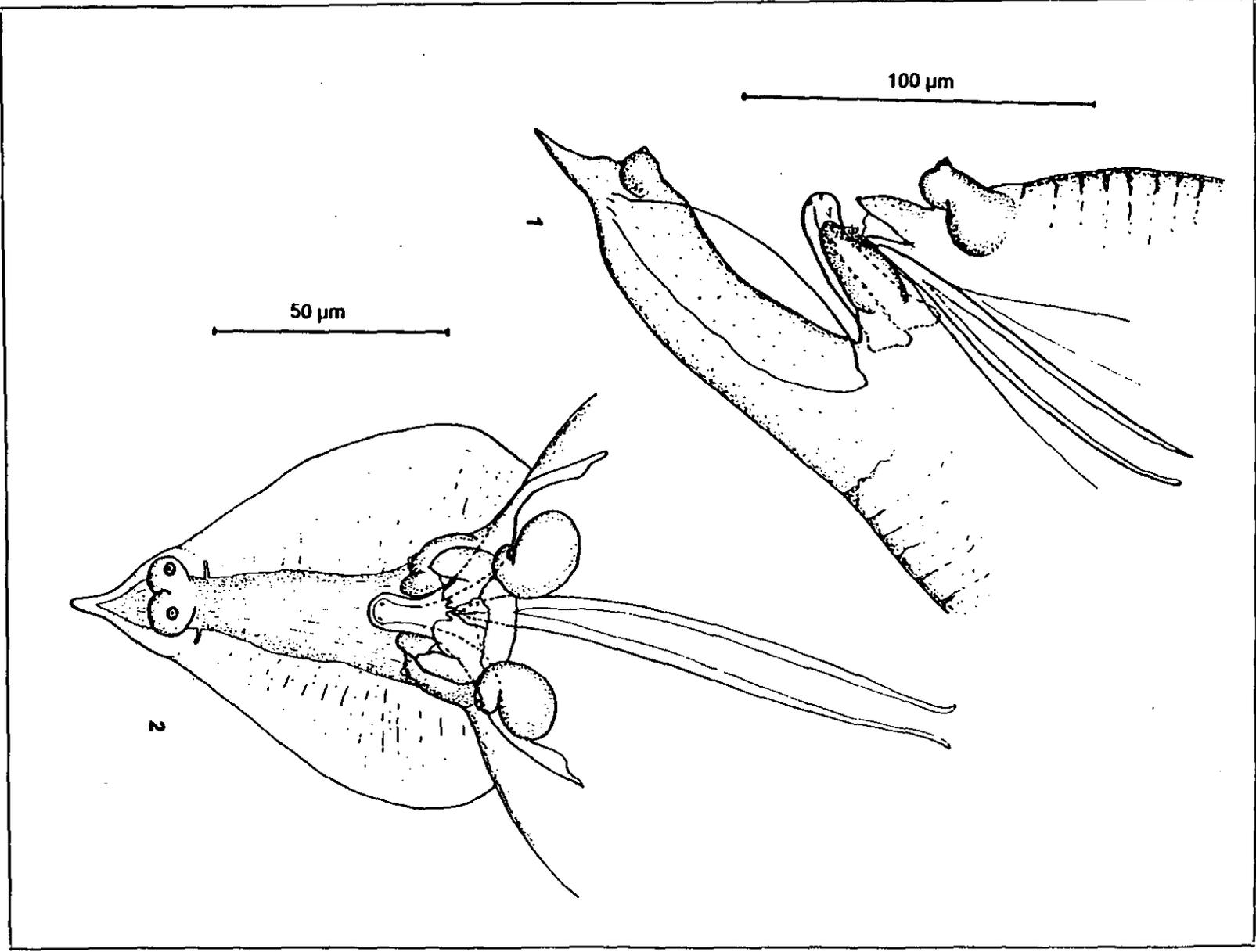


LAMINA XXXII

Lámina XXXIII.- Macho de *A. numidica* n. ssp.

- 1.- Extremo caudal en visión ventral
- 2.- Extremo caudal en visión lateral

LAMINA XXXIII



Hembra

Cuerpo de gran tamaño, de mayor longitud que el macho. Cutícula con finas estriaciones transversales.

Boca con extremo redondeado, en vista lateral. Apicalmente, se observan tres labios y unas laminas internas redondeadas. Los órganos cefálicos sensitivos consisten, a nivel superficial en dos anfidios; a nivel submediano, en un círculo externo, se observan cuatro terminaciones nerviosas y dos conductos anfidiales.

Esófago rectilíneo y muy largo. La longitud del esófago y bulbo representan 1/3 de la longitud total. Bulbo esofágico provisto de tres hojas quitinosas y prolongado por tres válvulas triangulares hacia el intestino. El intestino es rectilíneo y dilatado anteriormente con una larga protuberancia en forma de pera, que ocupa casi la totalidad de la anchura corporal. Poro excretor en posición postbulbar, rodeado por una placa esclerosada de forma ovoidea. La vulva es saliente y está situada por debajo de la mitad del cuerpo.

Didelfas, uno de los tubos uterino-ováricos nace de la parte anterior y el otro de la posterior, dirigiéndose ambos hacia el tercio posterior del cuerpo en donde se abre el orificio vulvar. Vulva muy prominente, recubierta por una solapa vulvar. La cola es muy corta y cónica.

Los huevos son operculados, ovalados, con una cubierta muy fina.

Los dibujos se muestran en las láminas XXXIV y XXXV.

Las medidas se relacionan en la tabla XXI.

TABLA XXI

♀ <i>Alaeuris numidica</i> n. ssp.	μ	σ
Longitud total	3.500	550
Anchura corporal a nivel del bulbo	322	72
Longitud esófago y bulbo	1.389	157
Diámetro del bulbo	182	11
Diámetro del esófago	30	0
Distancia extremo cefálico-vulva	2.454	359
Distancia extremo cefálico-poro excretor	1.643	196
Longitud de la cola	52	4
Longitud de los huevos	106	10
Anchura de los huevos	63	6

Lámina XXXIV.- Hembra de *A. numidica* n. ssp.

- 1.- Vista general
- 2.- Extremo cefálico en visión lateral
- 3.- Extremo cefálico en visión apical superficial
- 4.- Extremo cefálico en visión apical submediana

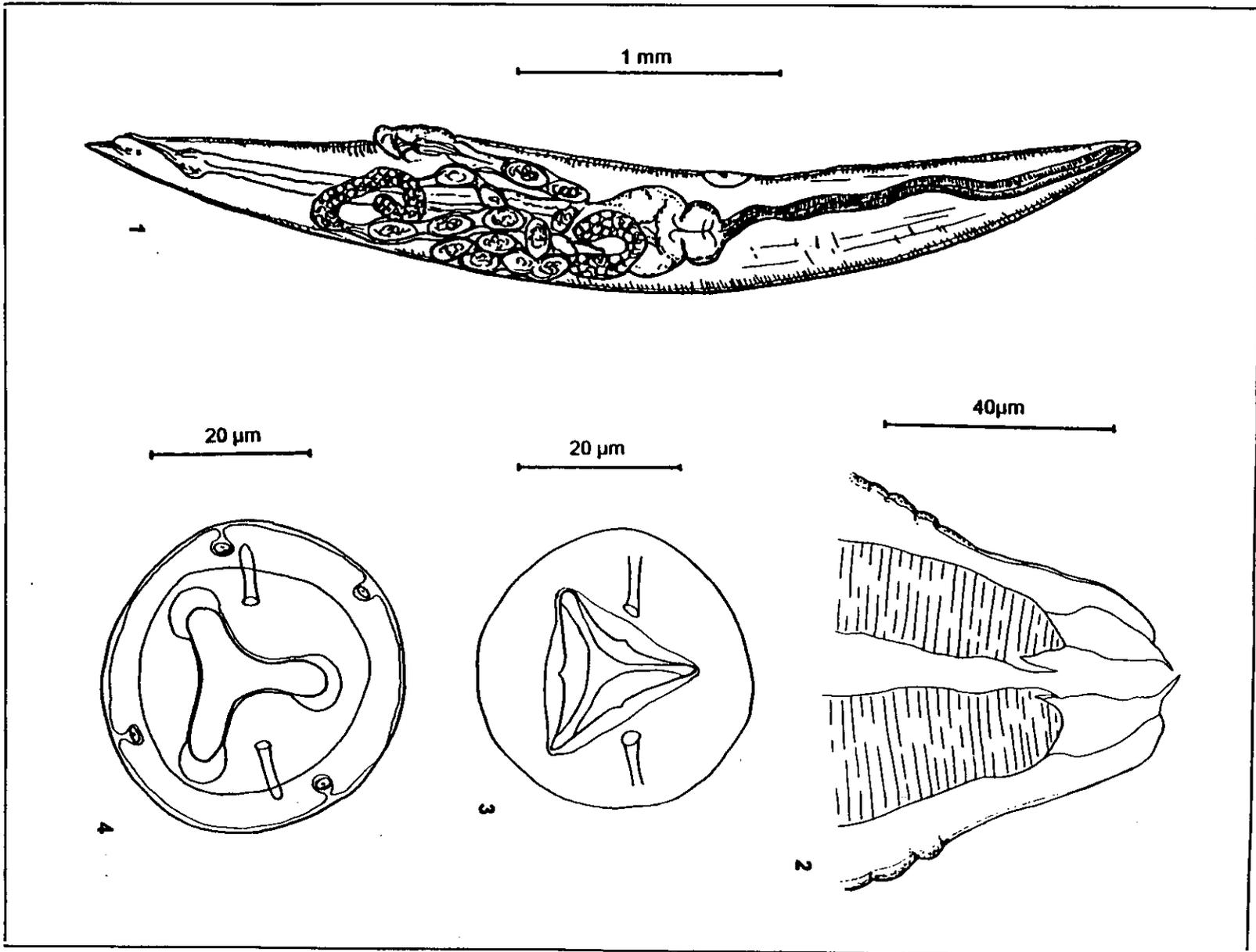
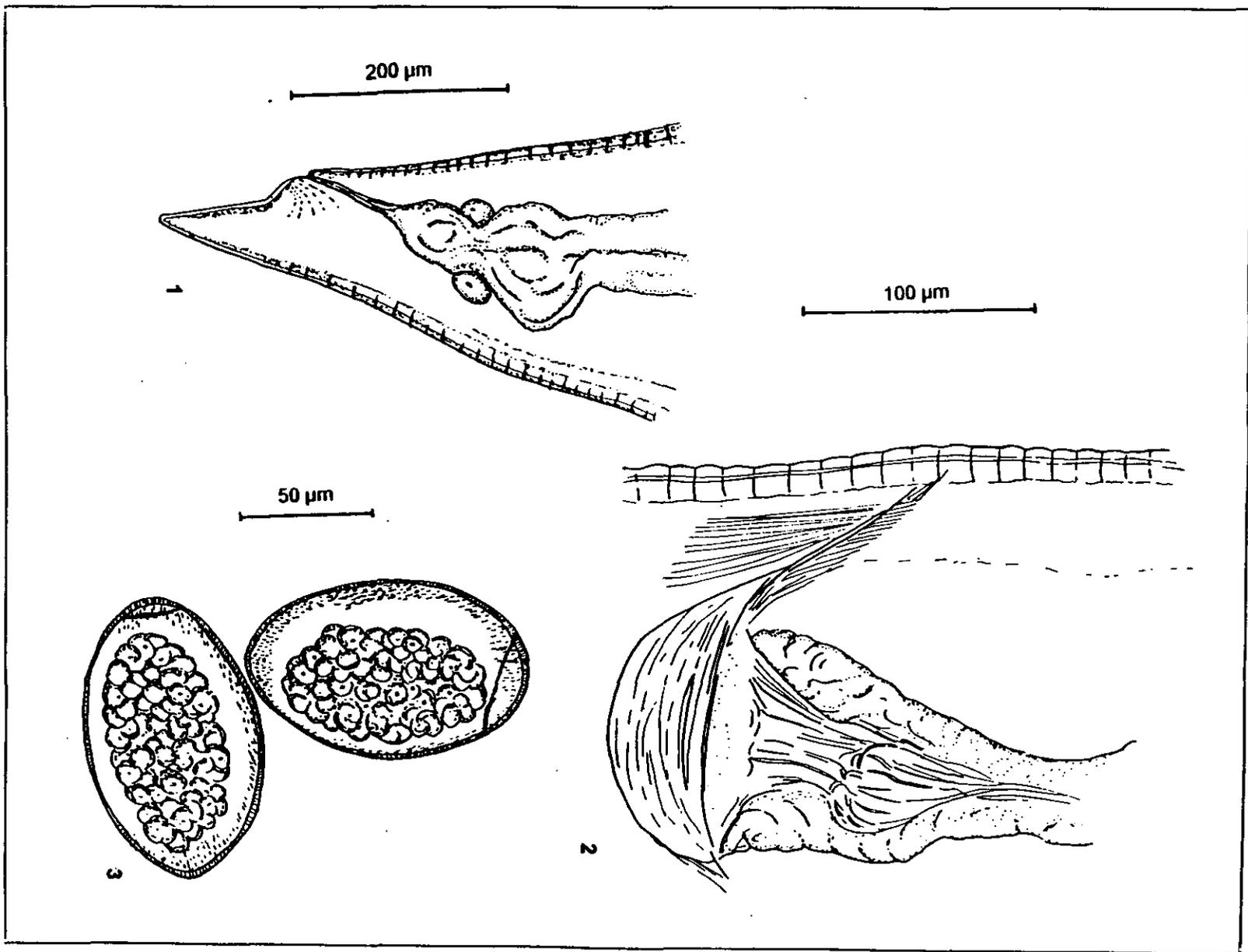


Lámina XXXV.- Hembra de *A. numidica* n. ssp.

1.- Extremo caudal

2.- Vulva

3.- Huevo



4.3.- RESULTADOS DE RAPD

Los productos de amplificación se sometieron a distintas comparaciones entre sí, según el objetivo perseguido de confirmar la separación taxonómica de especies morfológicamente próximas o el emparejamiento de machos y hembras.

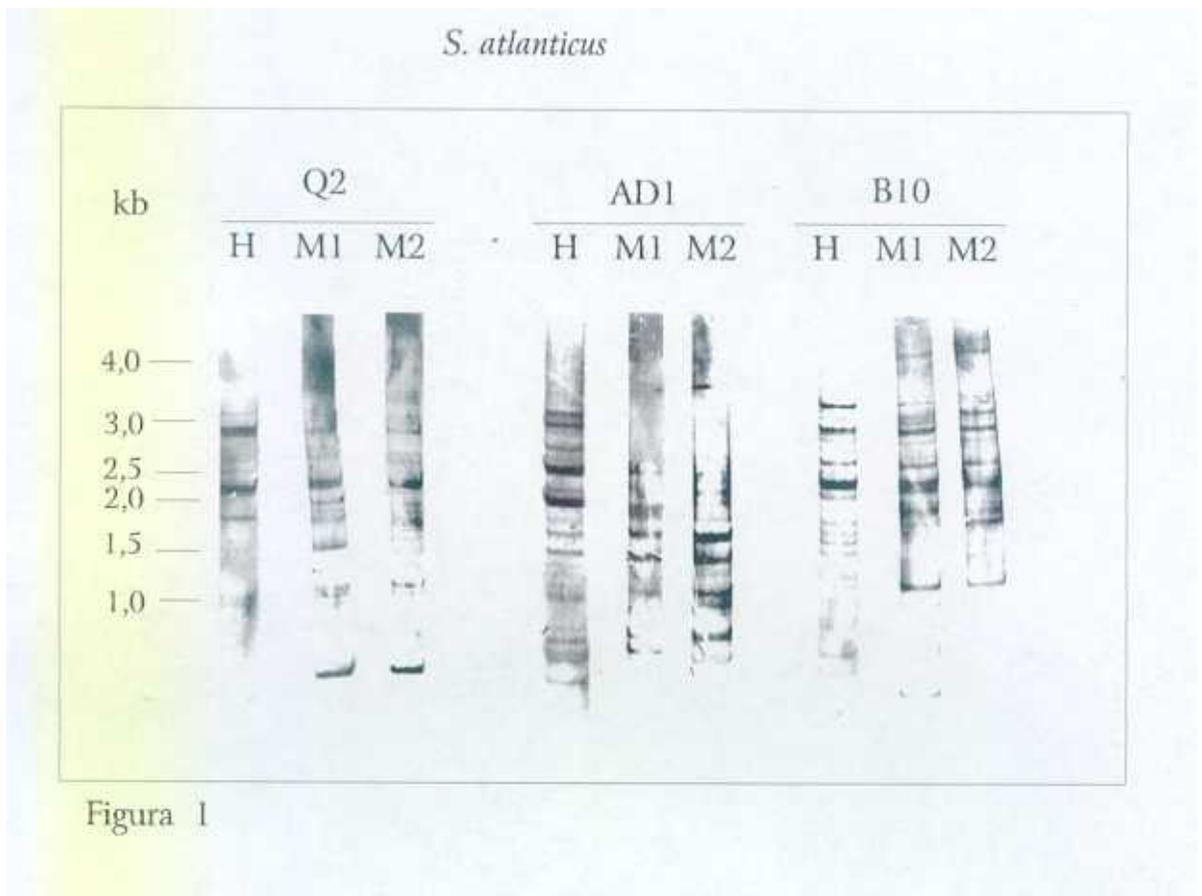
Las comparaciones realizadas fueron las siguientes:

- a.- Hembras y machos de los dos tipos morfológicos de *S. atlanticus* con los cebadores Q2, AD1 y B10 (Fig. 1)
- b.- Machos de las 4 especies del género *Thelandros*, una de ellas con dos tipos morfológicos, con los cebadores AD1 y Q2 (Fig. 2 y 3, respectivamente)
- c.- Hembras y machos de *T. filiformis* con los cebadores AD1 y B10 (Fig. 4)
- d.- Hembras y machos de *T. galloti* con los cebadores AD1 y B10 (Fig. 5)
- e.- Hembras y machos de *T. tinertensis*, estos con dos tipos morfológicos, con los cebadores AD1, B10 y Z3 (Fig. 6)
- f.- Hembras y machos de *T. echinatus* y *P. micipsae* con los cebadores AD1, B10 y Z3 (Fig. 7, 8 y 9, respectivamente)

P. Canariensis no ha sido incluido en el estudio por el escaso número de ejemplares encontrados de esta especie.

A. numidica n. ssp. no se ha estudiado porque no ofrece duda en cuanto a su diferenciación y emparejamiento.

Nematodos de lacértidos de Tenerife



H.- Hembra
M1.- Macho tipo 1
M2.- Macho tipo 2

Nematodos de lacértidos de Tenerife

[Faint, illegible text, likely bleed-through from the reverse side of the page]

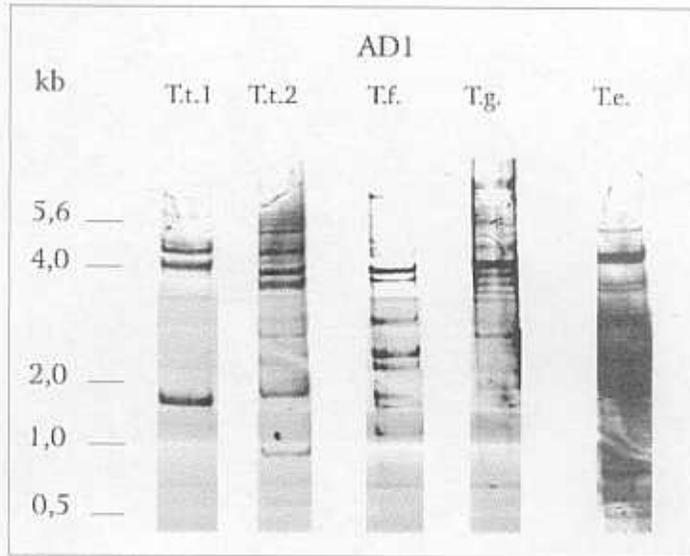
Machos de *Thelandros*

Figura 2

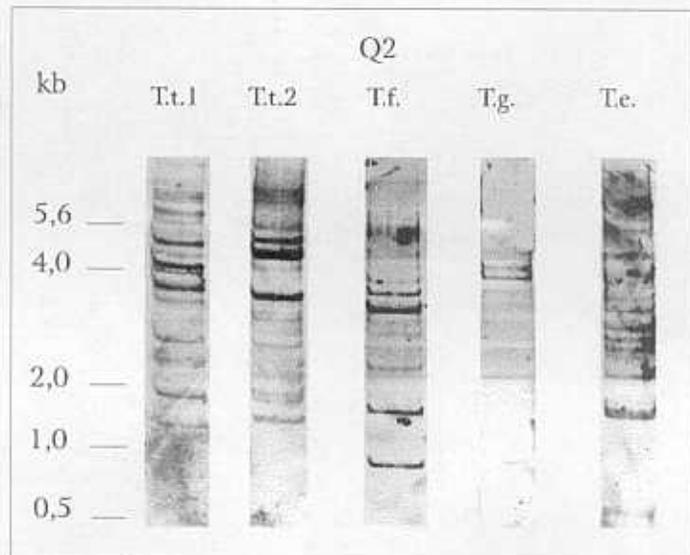
Machos de *Thelandros*

Figura 3

- T.t.1.- *T. tinerfensis* n. ssp. 1
 T.t.2.- *T. tinerfensis* n. ssp. 2
 T.f.- *T. filiformis*
 T.g.- *T. galloti*
 T.e.- *T. echinatus*

Nematodos de lacértidos de Tenerife

T. filiformis

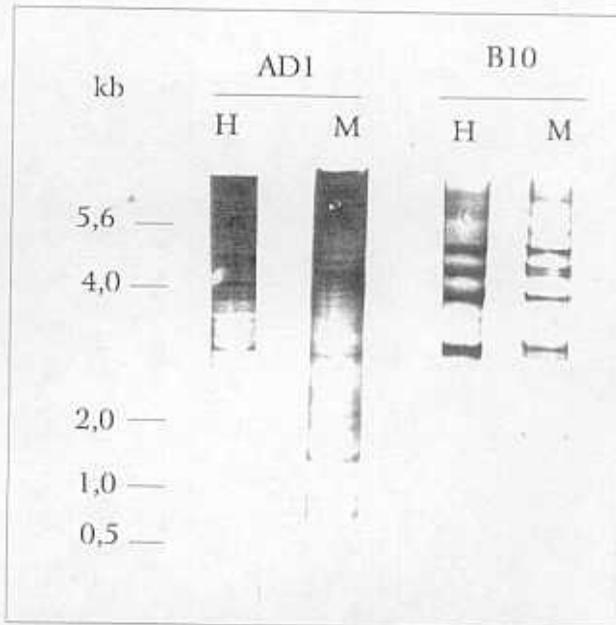


Figura 4

T. galloti

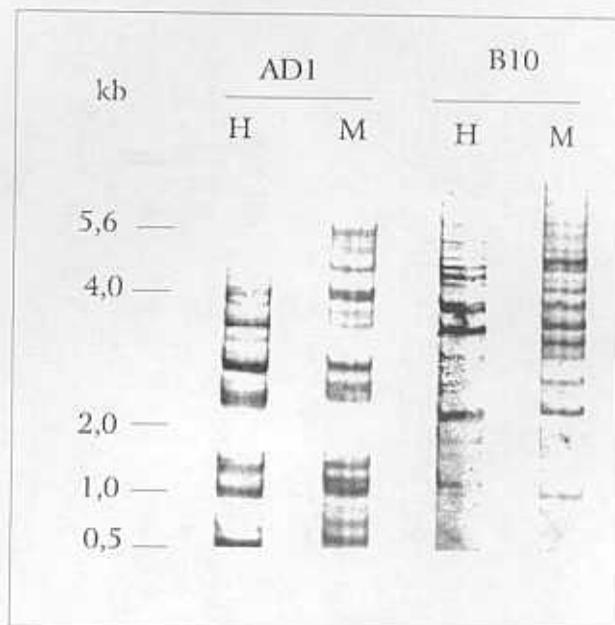


Figura 5

H.- Hembra
M.- Macho

Nematodos de lacértidos de Tenerife

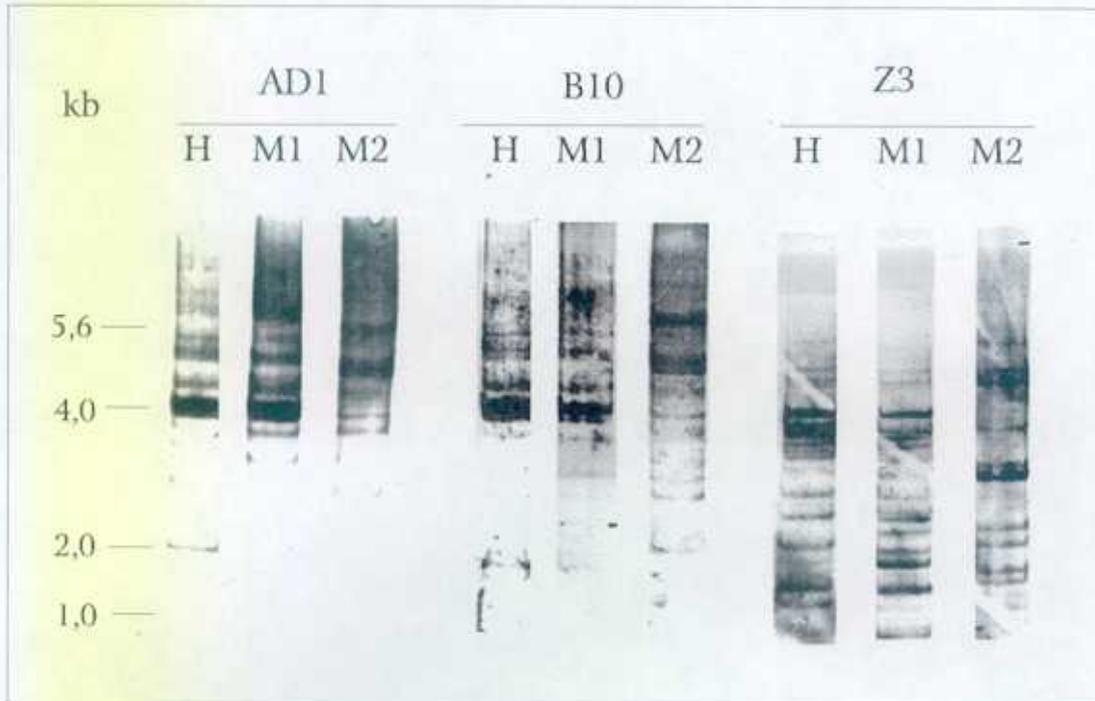
T. tinerfensis

Figura 6

H.- Hembra

M1.- Macho de *T. tinerfensis* n. ssp. 1

M2.- Macho de *T. tinerfensis* n. ssp. 2

Nematodos de lacértidos de Tenerife



T. echinatus y *P. micipsae*

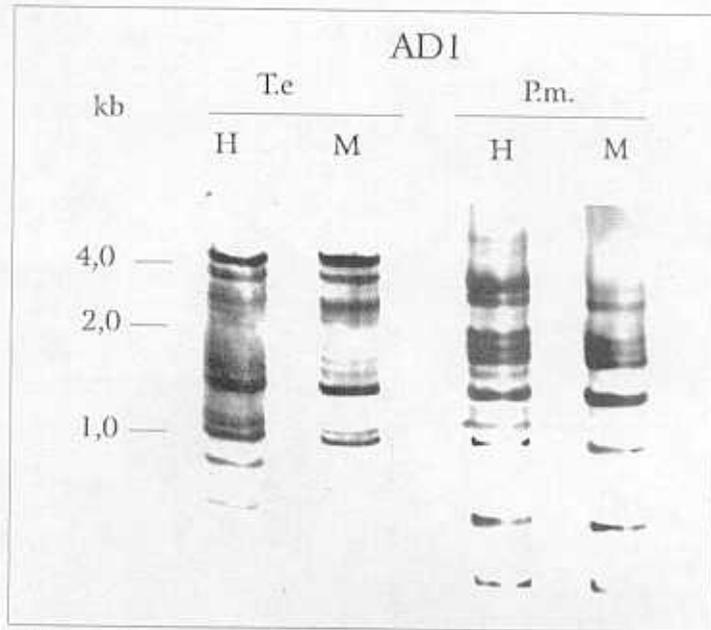


Figura 7

T. echinatus y *P. micipsae*

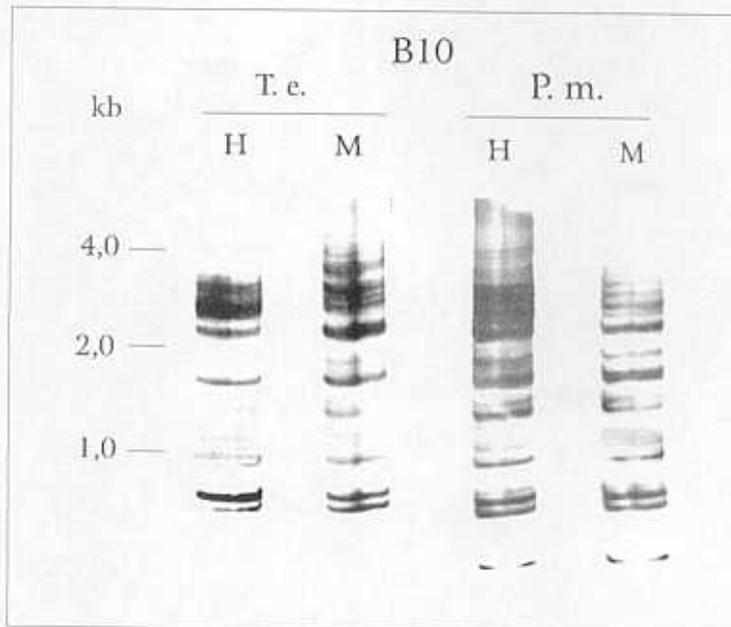


Figura 8

Nematodos de lacértidos de Tenerife

T. echinatus y *P. micipsae*

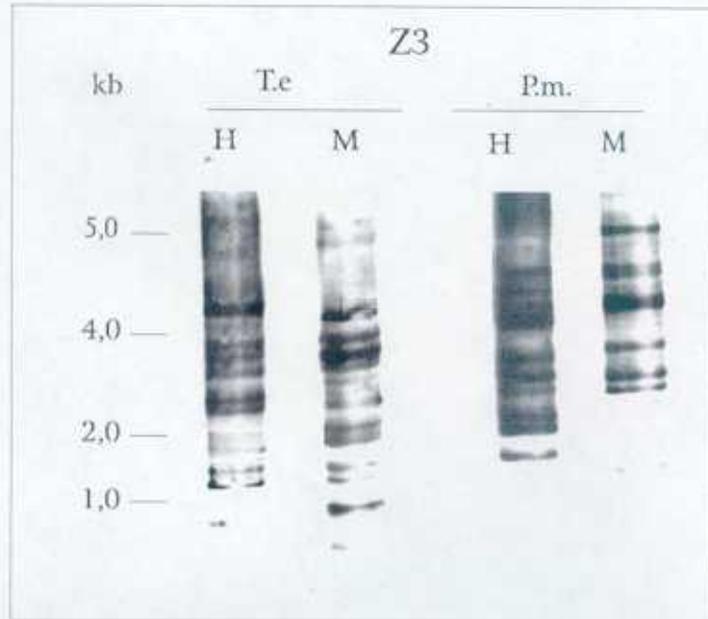


Figura 9

T.e.- *T. echinatus*
P.m.- *P. micipsae*
H.- Hembra
M.- Macho

Nematodos de lacértidos de Tenerife

4.4.- RESULTADOS CITOGENETICOS

Se han estudiado machos y hembras de las 8 especies de nematodos encontradas, pero no se han podido observar placas cromosómicas en los machos de *Parathelandros canariensis* y *Parapharyngodon micipsae*.

4.4.1.- SISTEMA REPRODUCTOR

Hembras

En todas las especies estudiadas, el tracto reproductivo de las hembras consiste en un par de tubos ováricos seguidos de oviductos y úteros que desembocan en una vagina común.

En el ovario existe una corta zona germinativa, en la que se producen las divisiones mitóticas, y una zona más larga de crecimiento, donde ocurre la profase meiótica.

En su recorrido por el oviducto, los oocitos aumentan de tamaño, se forma la cubierta del huevo y se completa la meiosis. La fecundación, si se produce, ocurre en esta etapa.

La parte distal del útero actúa como receptáculo seminal, almacenando gran cantidad de espermatozoides que ascienden luego por el oviducto.

En el útero es posible observar embriones en distintos estados de desarrollo.

Machos

El tracto reproductivo de todos los machos estudiados consiste en un testículo y una vesícula seminal que desemboca en la cloaca. En el testículo se distinguen tres zonas: germinativa, de crecimiento y de transformación.

En la zona germinativa, que es corta, se producen las divisiones mitóticas.

La zona de crecimiento ocupa la mayor parte del testículo. En ella no se produce ningún tipo de división.

En la zona de transformación tiene lugar una única división, no reduccional, y la conversión de los espermatoцитos, primero en espermátidas y luego en espermatozoides, que quedan almacenados en la vesícula seminal.

4.4.2.- MITOSIS

Las placas mitóticas han sido escasas, observándose en machos de *Spauligodon atlanticus*, *Thelandros filiformis* y *Alaeuris numidica* n. ssp., hembras de *T. echinatus* y machos y hembras de *T. galloti* y *T. tinerfensis*.

Las gamogonias son esféricas o ligeramente ovoides, con el nucleoplasma granuloso y un nucleolo que desaparece al iniciarse la mitosis. Los cromosomas en metafase tienen forma de pequeños bastoncillos, sin ningún tipo de diferenciación longitudinal. Su tamaño oscila entre 2 y 4,5 μm . En general, son indistinguibles entre sí, salvo en el caso de los machos de *S. atlanticus* y *T. filiformis* que muestran claramente dos cromosomas ligeramente mayores que los demás.

El recuento de cromosomas se ha realizado en metafase mitótica, cuando esto ha sido posible, completando los datos con las observaciones de la meiosis. Los números cromosómicos haploides han sido los siguientes: *S. atlanticus* y *P. canariensis*, $n=6$; *T. echinatus*, *T. filiformis*, *T. galloti*, *T. tinerfensis*, *P. micipsae* y *A. numidica* n. ssp., $n=5$.

En todos los casos, las espermatogonias son haploides y las oogonias diploides.

4.3.3.- MEIOSIS

Hembras

Al principio de la zona de crecimiento, los núcleos interfásicos aparecen con la cromatina irregular con gránulos intensamente teñidos. Se observa un gran nucleolo que desaparece al empezar la profase.

No se han observado profases meióticas en hembras de *Paratelandros canariensis* y *Parapharyngodon micipsae*, y en *S. atlanticus* han sido escasas y poco definidas. En el resto de especies esta etapa ha sido relativamente frecuente.

La cromatina se condensa formando una malla densa de filamentos irregulares. En zigotena tiene el aspecto de un ovillo del que sobresalen los extremos de las dobles hebras dirigidos hacia un polo de la célula.

En paquitena se observan dobles hebras entrelazadas y asociadas a un gran nucleolo por sus extremos, estando ya suficientemente individualizadas para contarlas.

Progresivamente, se pierde la apariencia de dobles hebras. En diplotena los cromosomas se individualizan como largos filamentos, permaneciendo asociados los homólogos en algún punto.

El pequeño tamaño de los bivalentes y la falta de separación entre ellos no ha permitido en ningún caso el análisis de como se produce el sobrecruzamiento.

Antes de empezar la metafase I, el oocito parece entrar en un estado difuso. Los cromosomas desaparecen y la cromatina se presenta como una malla de finos filamentos irregulares con gránulos intensamente teñidos. El oocito entra en el oviducto, aumenta considerablemente de tamaño y comienza a formarse la cubierta del huevo.

Cuando el oocito alcanza un determinado tamaño, independientemente de la presencia o ausencia del núcleo espermático, la meiosis prosigue. Los bivalentes reaparecen en un polo del oocito, alcanzando su máximo grado de contracción en metafase I.

Los bivalentes se disponen en el plano ecuatorial del huso y se inicia la primera división. Se produce un cuerpo polar que es expulsado y queda entre el citoplasma y la cubierta del huevo como un círculo de cromosomas.

Inmediatamente, los cromosomas se reorganizan para iniciar la segunda división. La anafase II da como resultado el pronúcleo femenino, que queda inicialmente en un polo, y un segundo cuerpo polar que permanece en el citoplasma como una masa de cromatina indiferenciada.

Desde metafase I hasta telofase II, el material genético permanece en un polo del oocito. Cuando hay fecundación el pronúcleo masculino se sitúa en el polo contrario. Al terminar la oogénesis, el pronúcleo femenino se dirige al centro del oocito, al igual que el masculino si está presente. No se ha observado la fusión.

Machos

En la zona de crecimiento los núcleos aparecen granulosos con algunos puntos intensamente teñidos.

Al principio de la zona de transformación, la cromatina se condensa, formando una densa malla de filamentos irregulares homogéneamente teñidos que, progresivamente, se individualizan. Se observan figuras similares a las que se producen en diplotena pero no existe apareamiento de homólogos. La profase ocupa la mayor parte de la zona de transformación.

Justo antes de la vesícula seminal, se observan 5 ó 6 cromosomas (según la especie estudiada), con forma de bastoncitos muy contraídos.

En metafase, los cromosomas se sitúan en la placa ecuatorial del huso. Se produce una única división, dirigiéndose a cada polo la mitad de las cromátidas.

Se han observado asociaciones de univalentes generalmente por los extremos y, en algunos casos, laterales.

Tras la telofase se produce la citocinesis pero no hay reconstitución del núcleo. En el centro de la célula se observa una masa redondeada de cromatina con los bordes desflecados, que evoluciona hasta formar un arco. Los dos extremos del arco se alargan y se forma un espermatozoide con "cabeza" y "cola". Aparentemente, la cromatina queda en la "cola".

El aspecto de los espermatozoides es similar en todas las especies, variando únicamente la longitud total y el tamaño relativo de la "cabeza" y la "cola".

En las preparaciones de espermatozoides en solución salina se observa una débil emisión de pseudópodos en la "cabeza" y ningún tipo de movimiento en la "cola".

4.4.4.- MITOSIS EN EMBRIONES

En casi todas las especies se han visto en el útero embriones en distintos estados de desarrollo. Las células, dentro del huevo, aparecen intensamente teñidas y en varias capas, siendo muy difícil la observación de las placas mitóticas.

En algunas hembras del género *Thelandros* ha sido posible contar los cromosomas en mitosis, encontrándose embriones con 5 ó con 10 cromosomas en la misma preparación.

Las fotografías se muestran en las láminas XXXVI a la LIX.

Nematodos de lacértidos de Tenerife

Lámina XXXVI.- Hembra de *P. canariensis*

a.- Metafase I con núcleo espermático visible

b.- Metafase I

LAMINA XXXVI



a



b

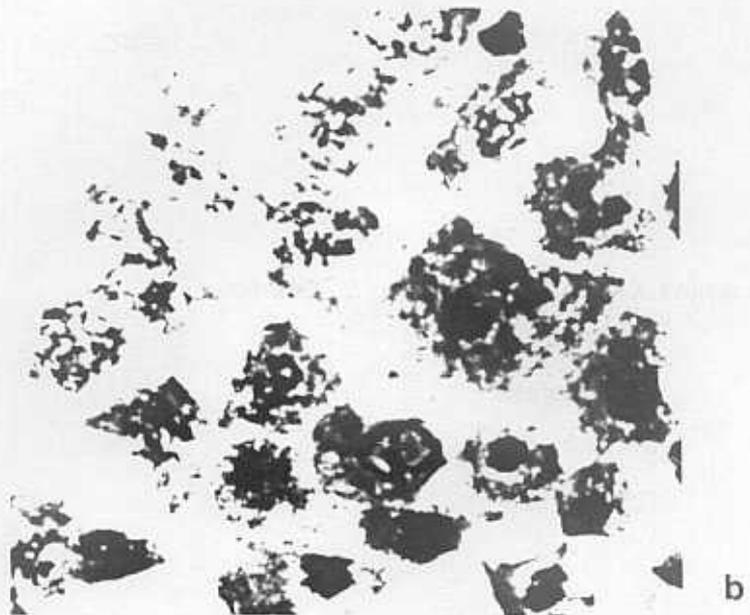
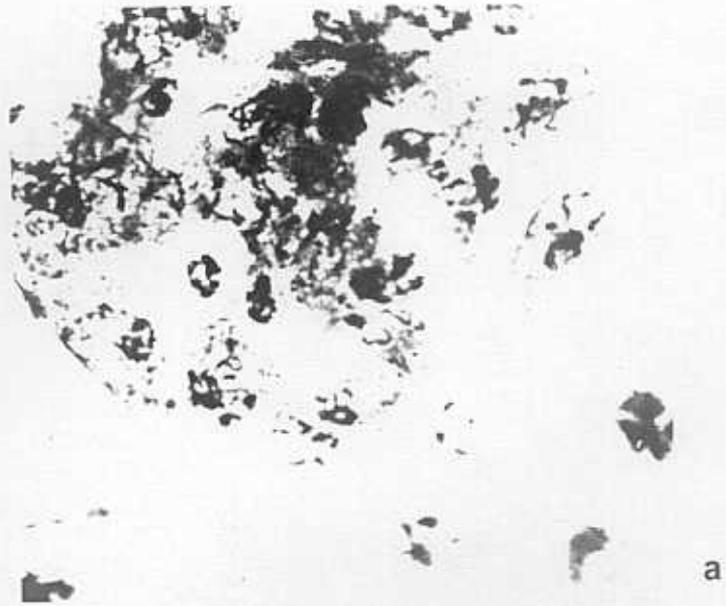
Nematodos de lacértidos de Tenerife

Lámina XXXVII.- Hembra de *S. atlanticus*

a.- Zigotena y Paquitena

b.- Diplotena

LAMINA XXXVII

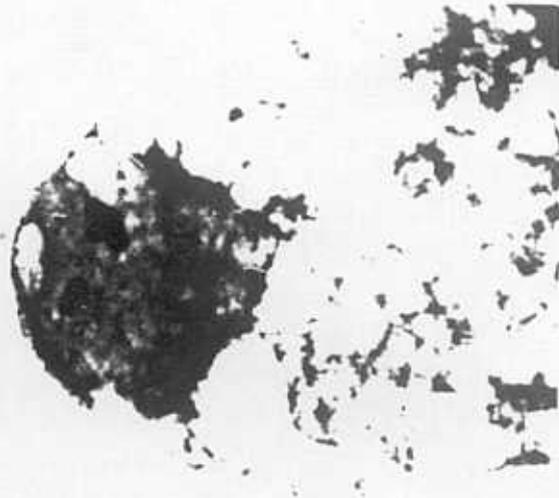


Nematodos de lacértidos de Tenerife

Lámina XXXVIII.- Hembra de *S. atlanticus*

- a.- Metafase I
- b.- Primer cuerpo polar
- c.- Metafase II

LAMINA XXXVIII



a



b



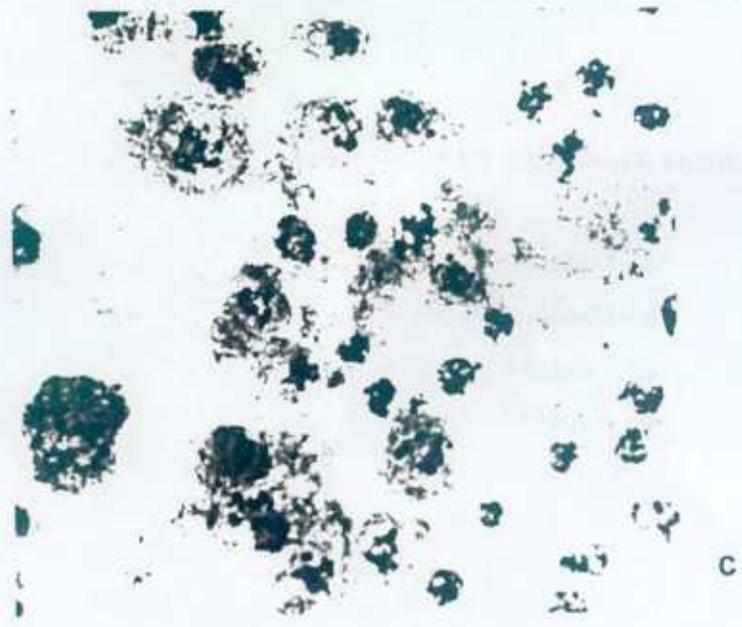
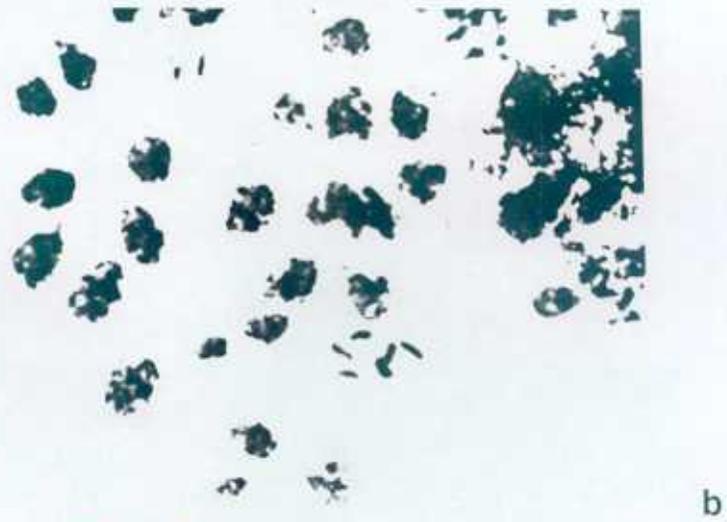
c

Nematodos de lacértidos de Tenerife

Lámina XXXIX.- Macho de *S. atlanticus*

- a.- Profase mitótica
- b.- Metafase mitótica
- c.- Profase II

LAMINA XXXIX

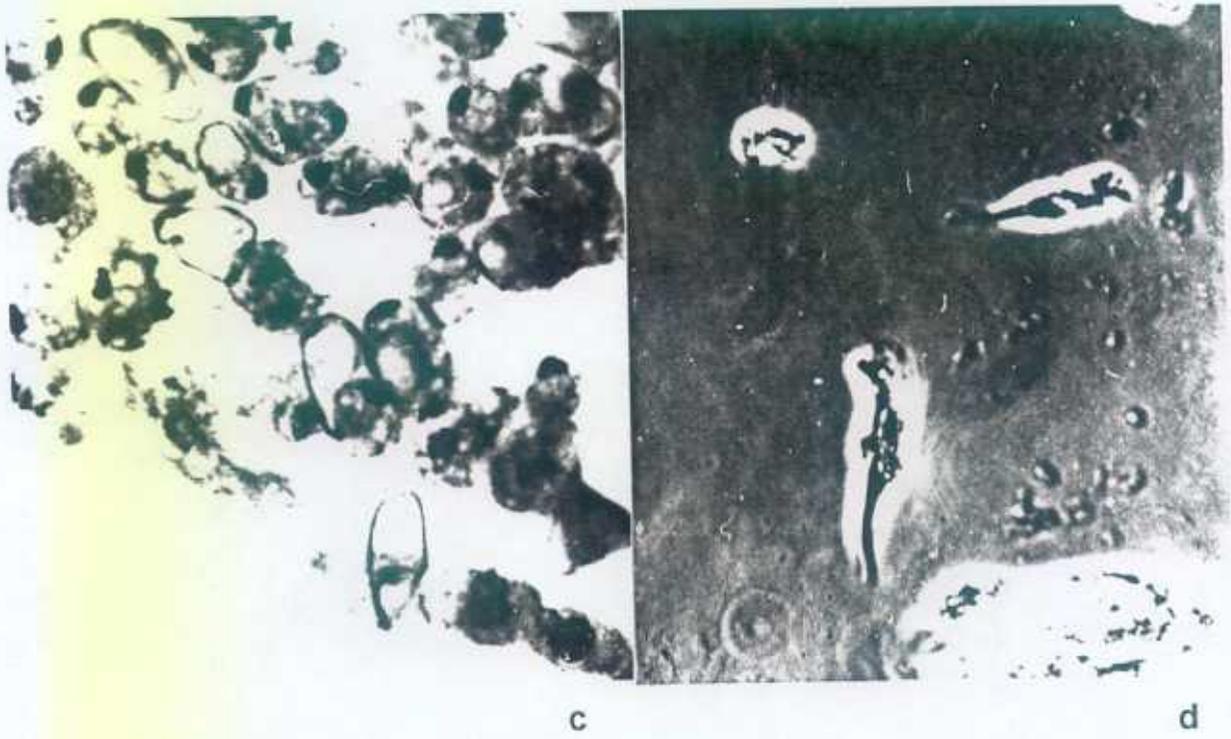


Nematodos de lacértidos de Tenerife

Lámina XL.- Macho de *S. atlanticus*

- a.- Metafase II
- b.- Metafase-Anafase II
- c.- Telofase II
- d.- Espermatozoides

LAMINA XL

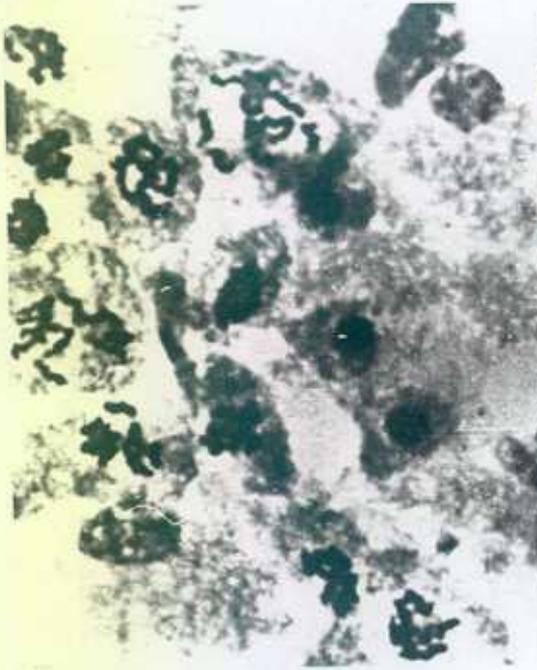


Nematodos de lacértidos de Tenerife

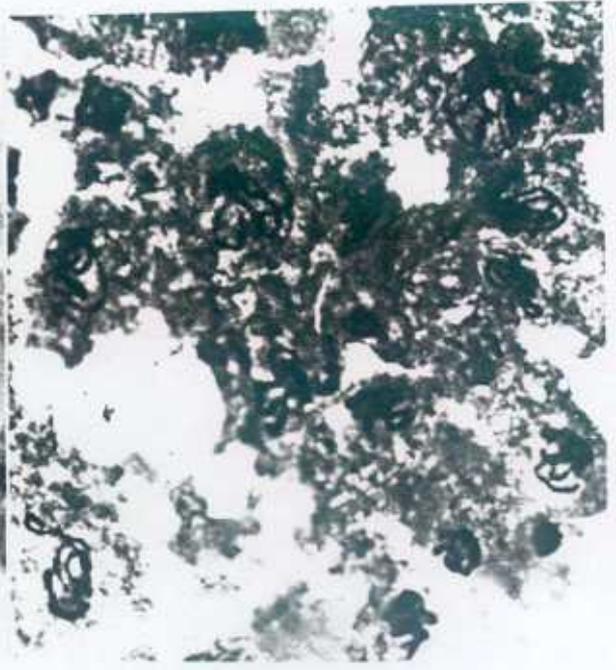
Lámina XLI.- Hembra de *T. echinatus*

- a.- Mitosis
- b.- Zigotena y Paquitena
- c.- Diplotena temprana
- d.- Oocito difuso

LAMINA XLI



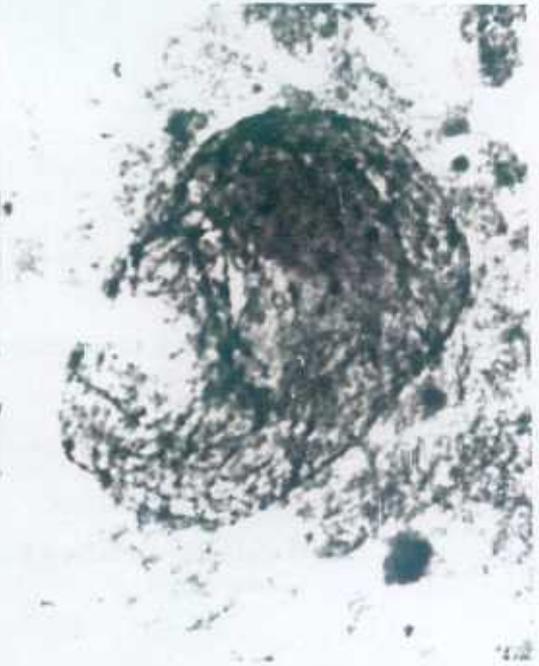
a



b



c



d

Nematodos de lacértidos de Tenerife

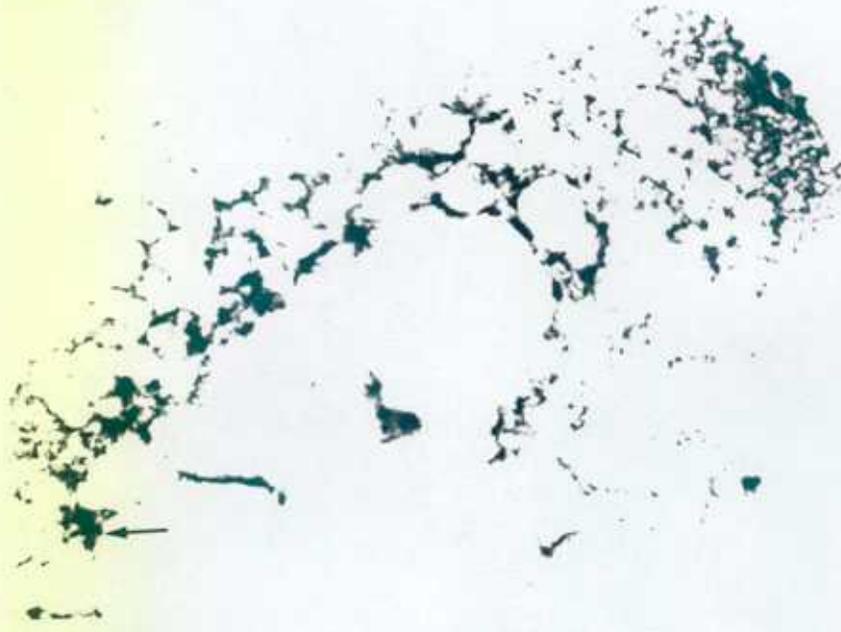
Lámina XLII.- Hembra de *T. echinatus*

a.- Metafase I con núcleo espermático visible

b.- Metafase I

c.- Telofase I-Metafase II

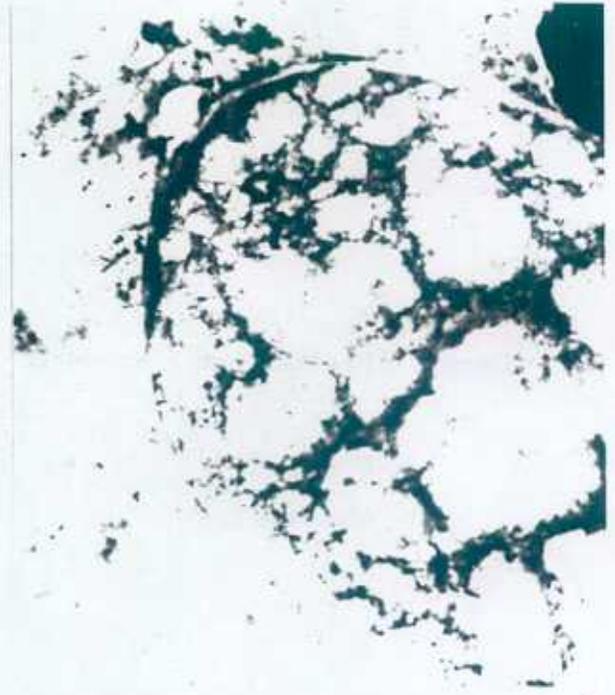
LAMINA XLII



a



b



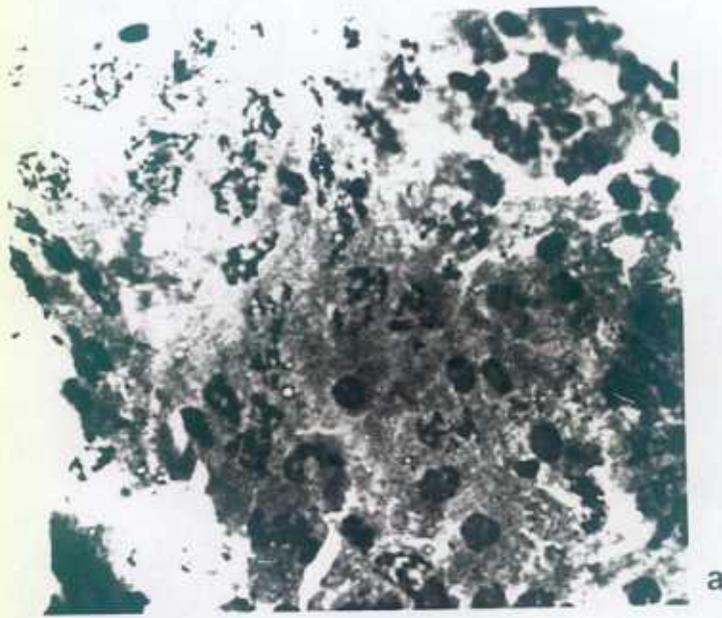
c

Nematodos de lacértidos de Tenerife

Lámina XLIII.- Macho de *T. echinatus*

- a.- Profase II
- b.- Metafase II

LAMINA XLIII

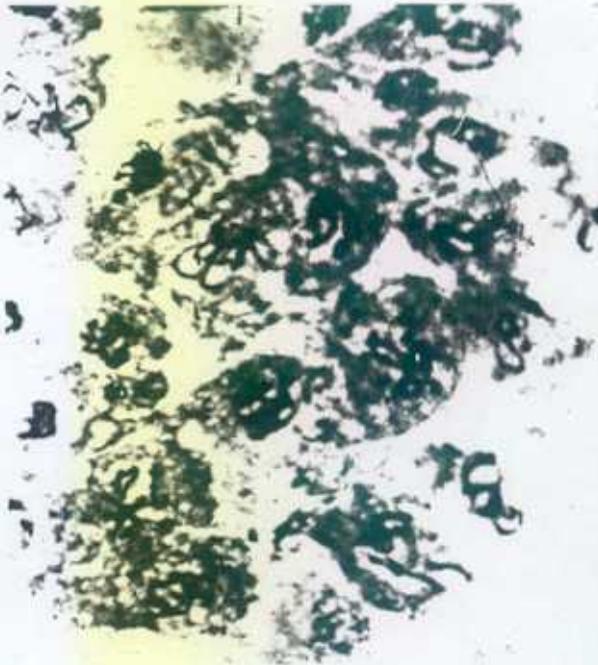


Nematodos de lacértidos de Tenerife

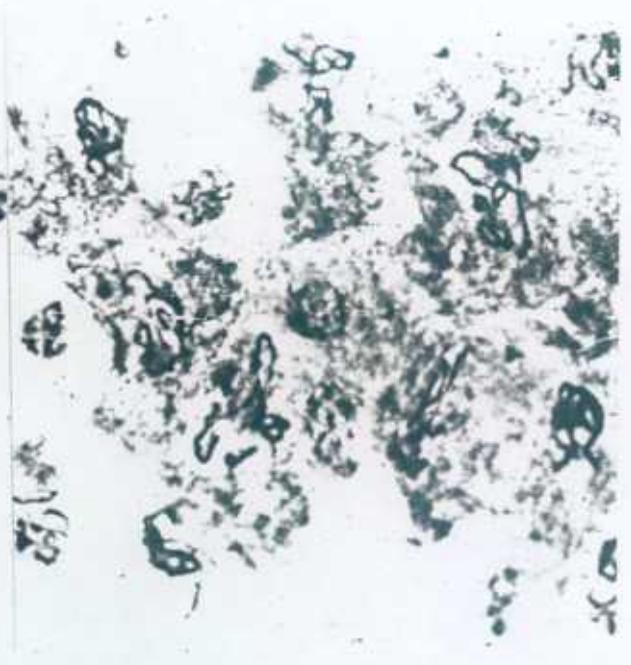
Lámina XLIV.- Hembra de *T. filiformis*

- a.- Paquitena y Diplotena
- b.- Diplotena temprana
- c.- Diplotena
- d.- Metafase II

LAMINA XLIV



a



b



c



d

Nematodos de lacértidos de Tenerife

Lámina XLV.- Macho de *T. filiformis*

- a.- Mitosis
- b.- Profase II
- c.- Profase-Metafase II

LAMINA XLV



a



b



c

Nematodos de lacértidos de Tenerife

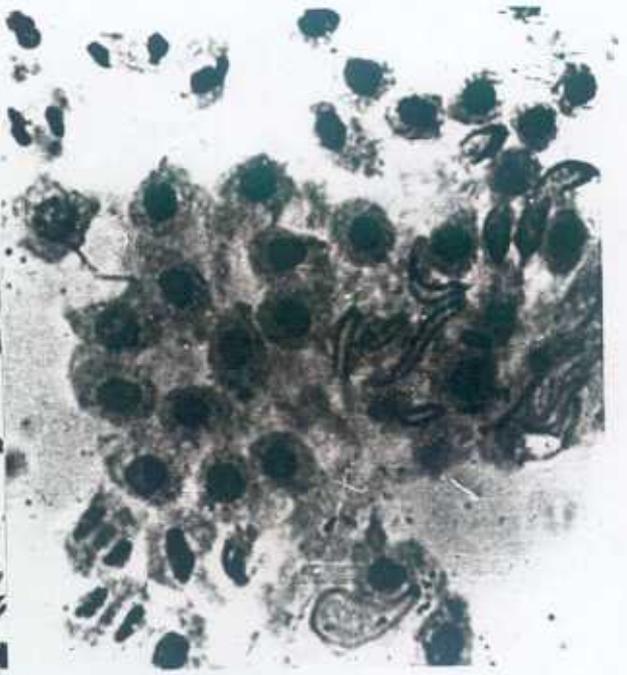
Lámina XLVI.- Macho de *T. filiformis*

- a.- Metafase II y formación de espermatozoides
- b.- Anafase-Telofase II
- c.- Formación de espermatozoides
- d.- Espermatozoides

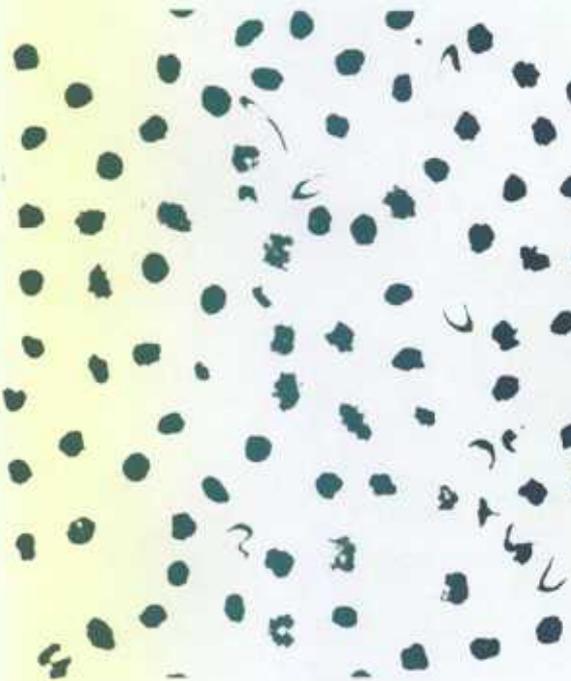
LAMINA XLVI



a



b



c



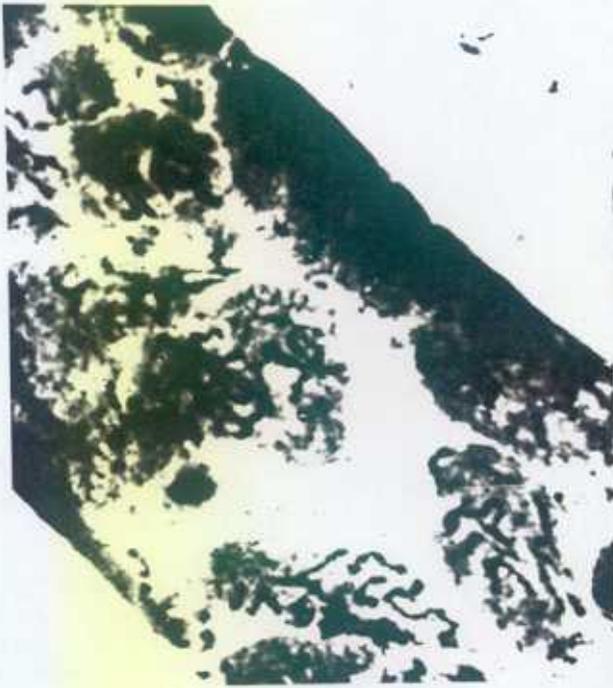
d

Nematodos de lacértidos de Tenerife

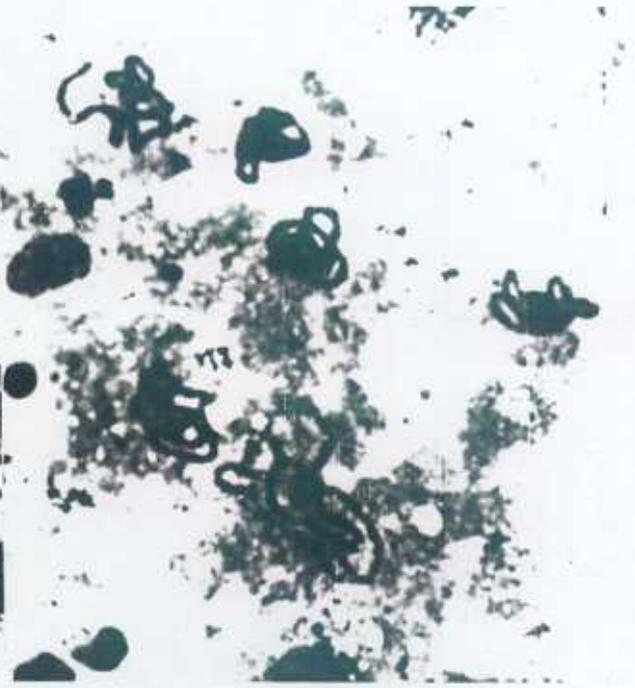
Lámina XLVII.- Hembra de *T. galloti*

- a.- Mitosis
- b.- Zigotena y Paquitena
- c.- Diplotena
- d.- Diacinesis temprana

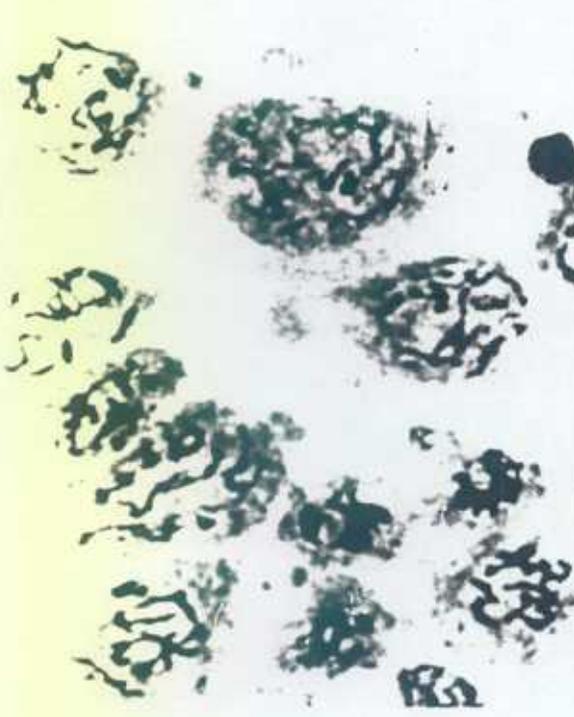
LAMINA XLVII



a



b



c



d

Nematodos de lacértidos de Tenerife

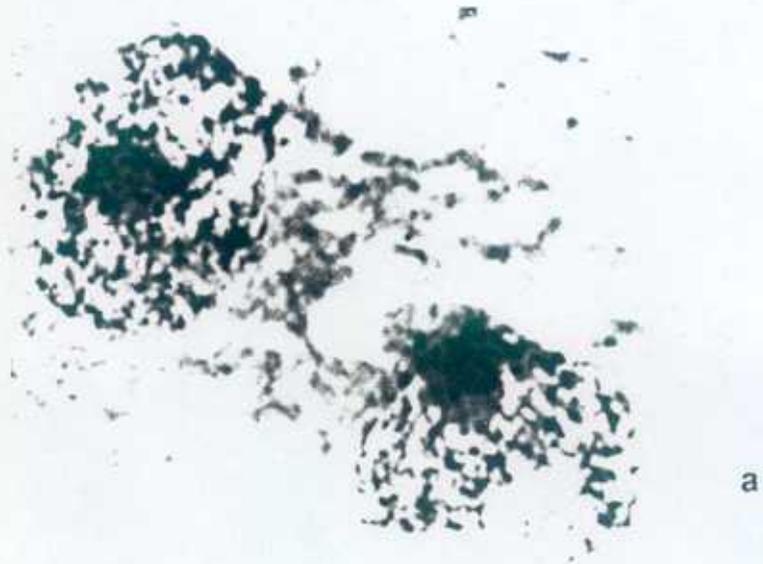
Lámina XLVIII.- Hembra de *T. galloti*

a.- Oocitos difusos

b.- Metafase I

c.- Metafase II

LAMINA XLVIII



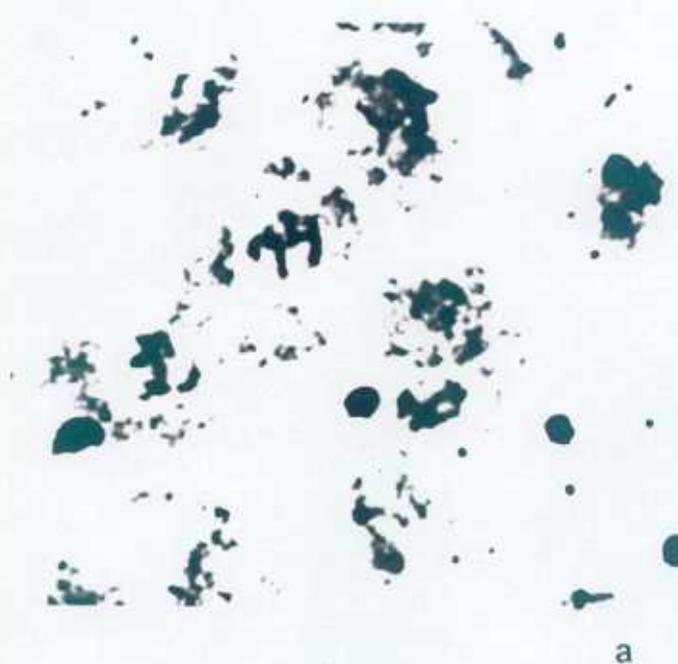
Nematodos de lacértidos de Tenerife

Lámina XLIX.- Macho de *T. galloti*

a.- Mitosis

b.- Profase II

LAMINA XLIX



Nematodos de lacértidos de Tenerife

Lámina L.- Macho de *T. galloti*

- a.- Metafase II temprana
- b.- Formación de espermatozoides
- c.- Espermatozoides

LAMINA L

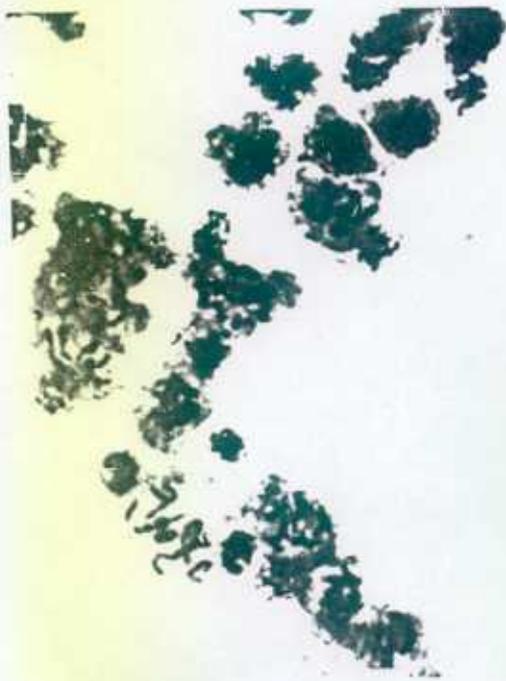


Nematodos de lacértidos de Tenerife

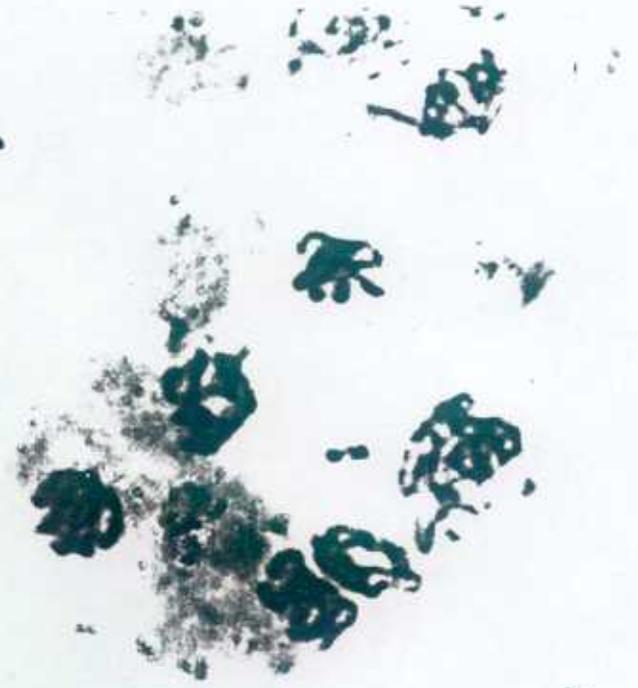
Lámina LI.- Hembra de *T. tinenfensis*

- a.- Mitosis
- b.- Zigotena y Paquitena temprana
- c.- Diplotena temprana
- d.- Diplotena

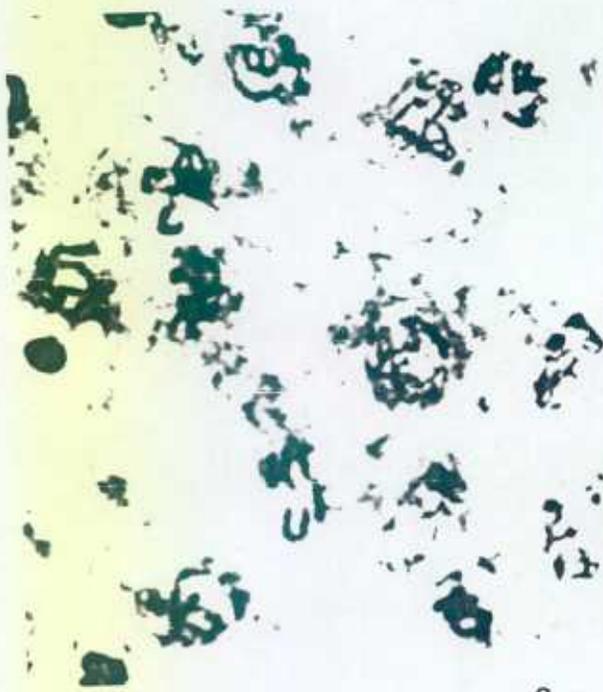
LAMINA LI



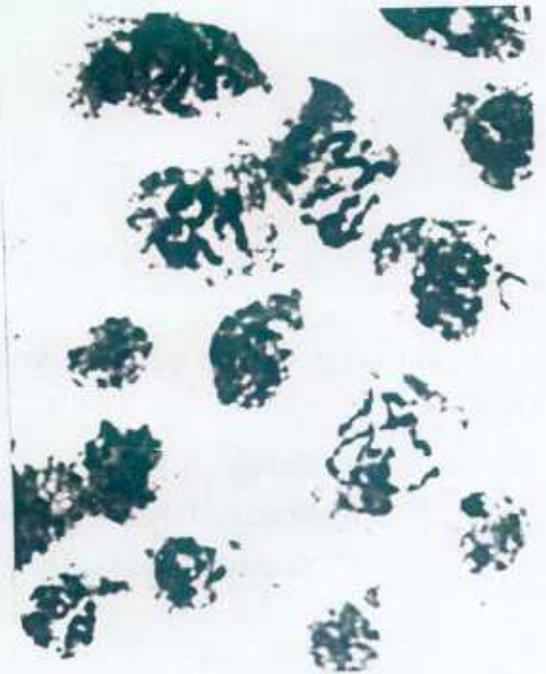
a



b



c



d

Nematodos de lacértidos de Tenerife

Lámina LII.- Hembra de *T. tinenfensis*

- a.- Metafase I
- b.- Anafase-Telofase I
- c.- Telofase I-Metafase II

LAMINA LII



a



b

c

Nematodos de lacértidos de Tenerife

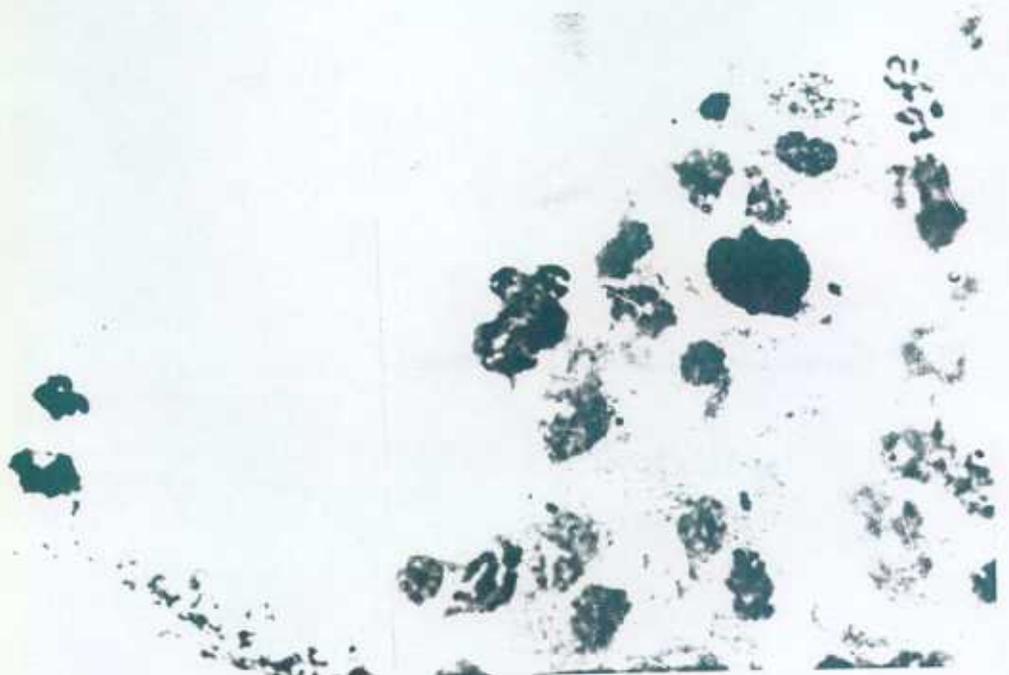
Lámina LIII.- Hembra de *T. tinenfensis*

- a.- Metafase-Anafase II con núcleo espermático visible
- b.- Telofase II
- c.- Mitosis en un embrión

LAMINA LIII



a



b

c

Nematodos de lacértidos de Tenerife

Lámina LIV.- Macho de *T. tinenfensis*

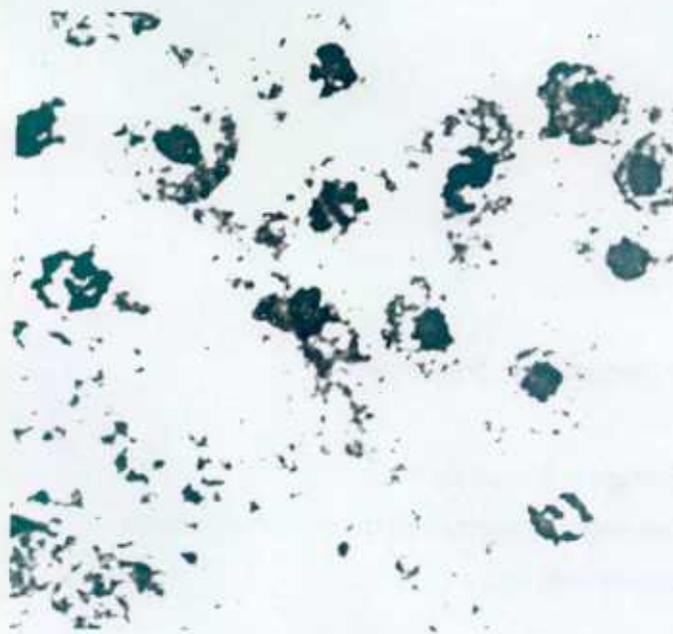
a.- Mitosis

b.- Profase II

LAMINA LIV



a



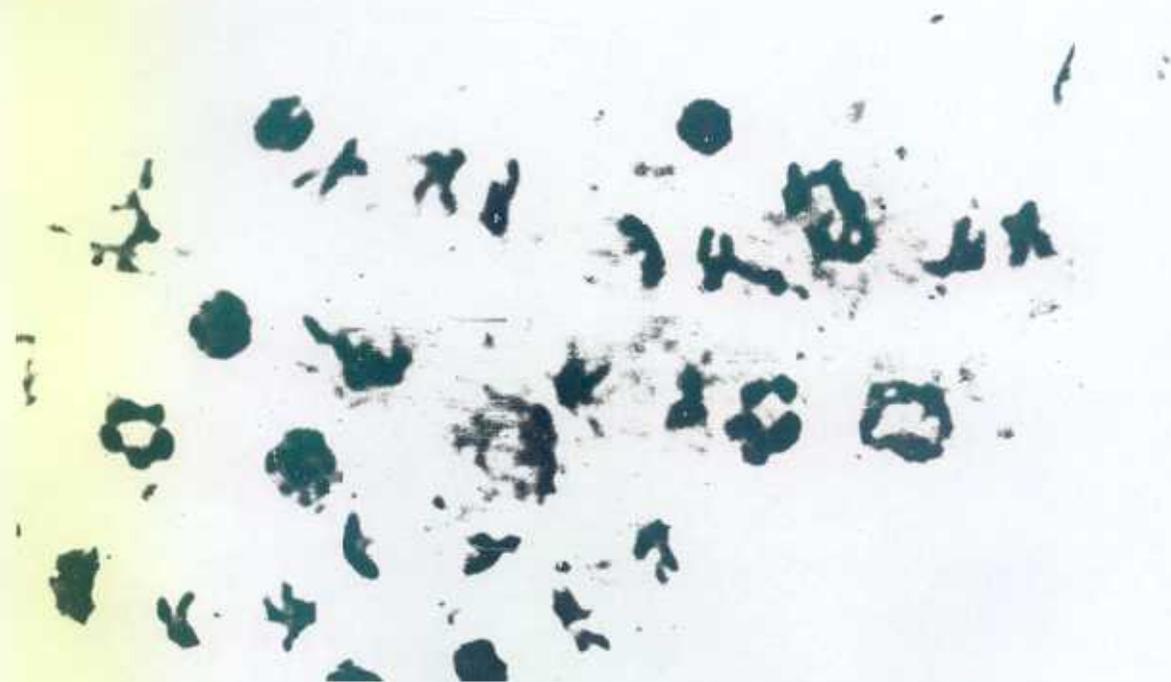
b

Nematodos de lacértidos de Tenerife

Lámina LV.- Macho de *T. tinerfensis*

- a.- Profase y Metafase II
- b.- Telofase II y formación de espermatozoides
- c.- Espermatozoides

LAMINA LV



a



b



c

Nematodos de lacértidos de Tenerife

Lámina LVI.- Hembra de *P. micipsae*

- a.- Metafase I
- b.- Metafase I
- c.- Telofase I-Metafase II

LAMINA LVI

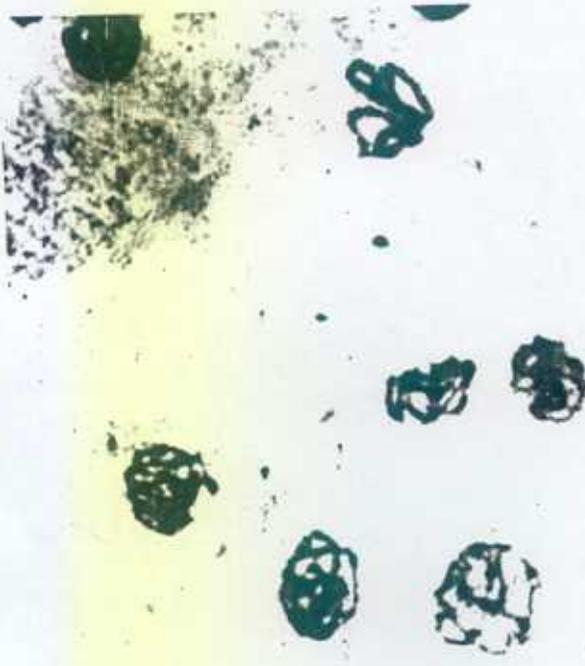


Nematodos de lacértidos de Tenerife

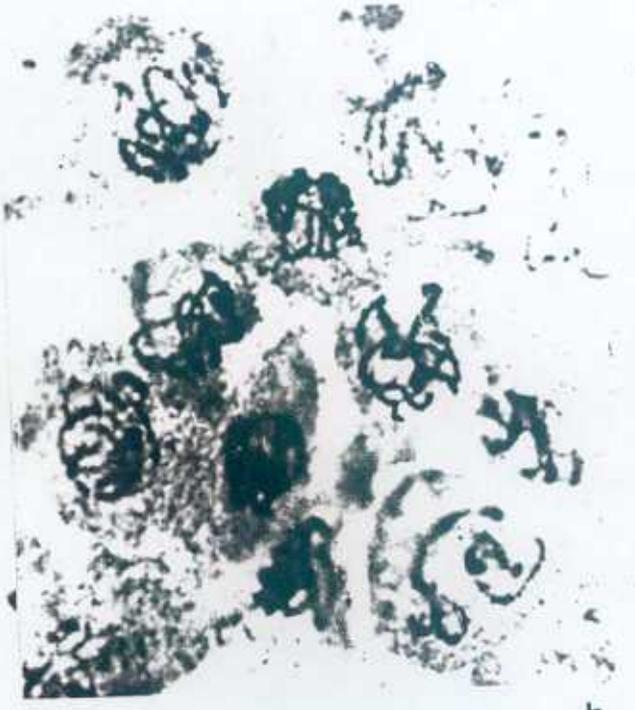
Lámina LVII.- Hembra de *A. numidica*

- a.- Zigotena y Paquitena temprana
- b.- Paquitena y Diplotena
- c.- Metafase I
- d.- Telofase II y primer cuerpo polar

LAMINA LVII



a



b



c



d

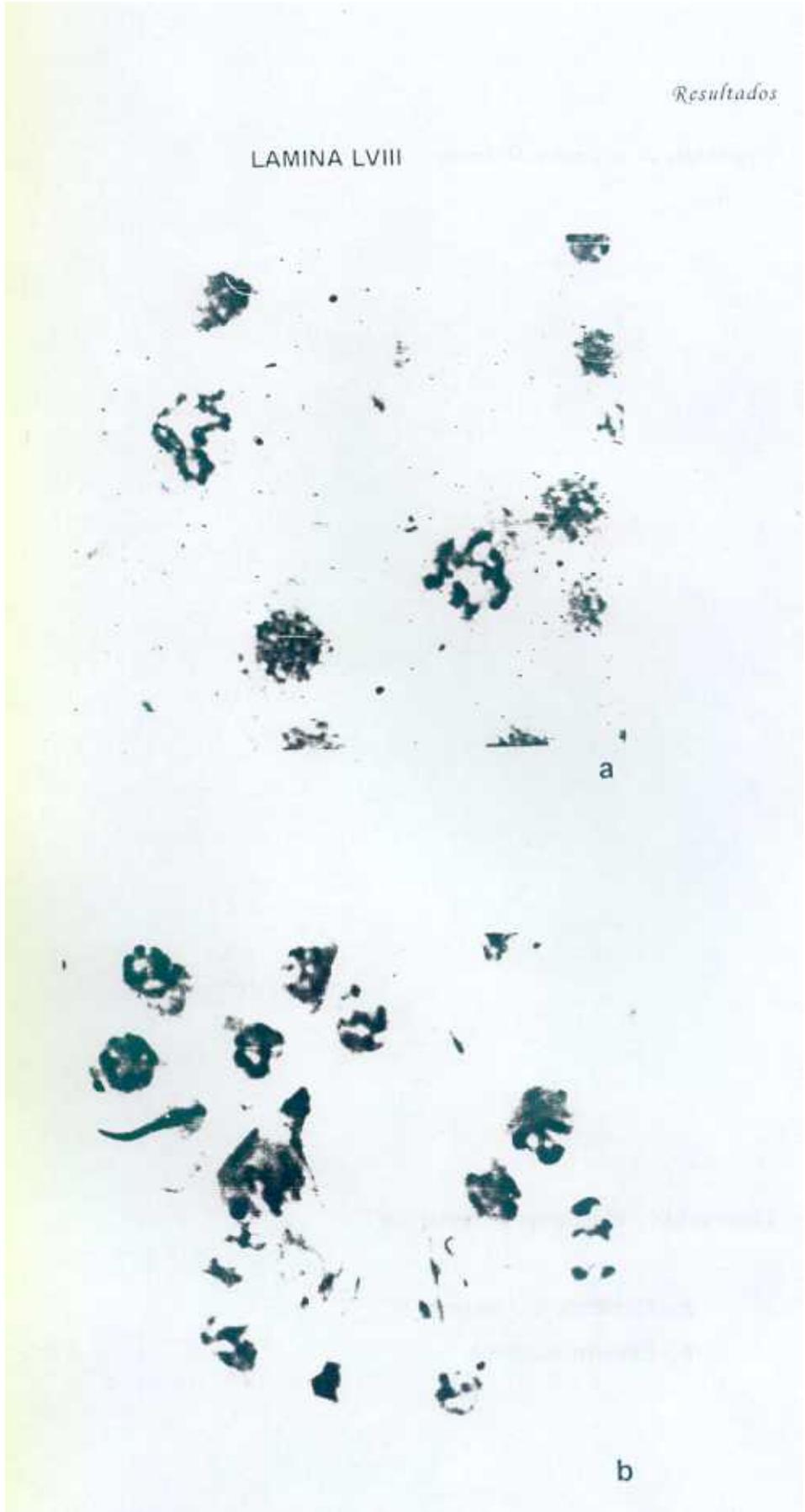
Nematodos de lacértidos de Tenerife

Lámina LVIII.- Macho de *A. numidica*

a.- Mitosis

b.- Profase II

LAMINA LVIII



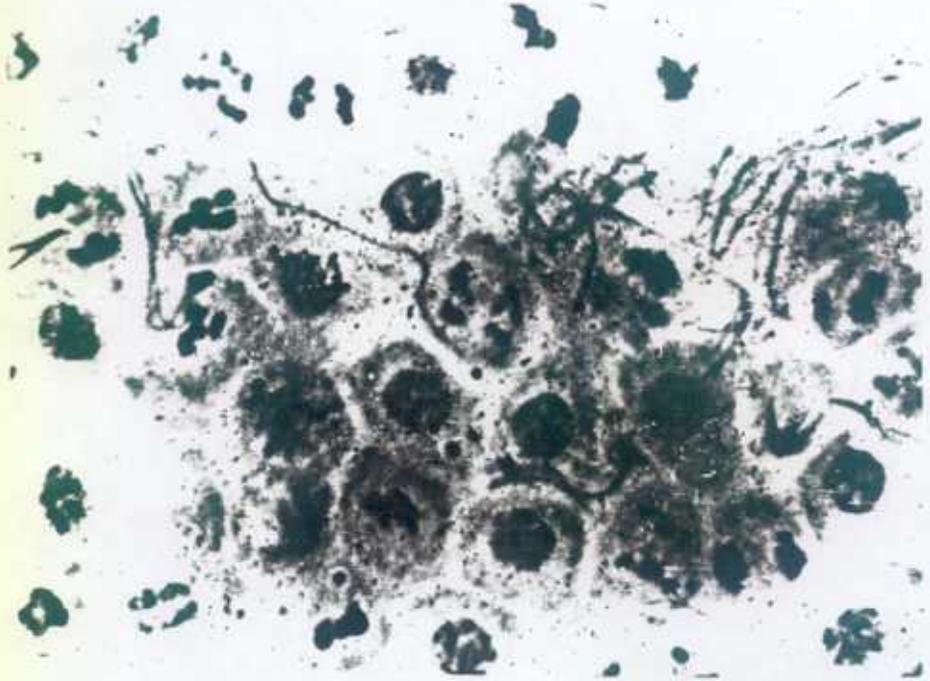
Nematodos de lacértidos de Tenerife

Lámina LIX.- Macho de *A. numidica*

a.- Metafase II y Anafase II

b.- Espermatozoides

LAMINA LIX



a



b

DISCUSSION

5.- DISCUSION

5.1.- SOBRE LA DISTRIBUCION Y POSICION TAXONOMICA DE LAS ESPECIES HALLADAS

Los nematodos, parásitos de reptiles del género *Gallotia* de la provincia de Tenerife, pertenecen al orden Oxyurida Railliet, 1916. Este orden incluye una única superfamilia, Oxyuroidea Railliet, 1916, que se divide en tres familias. Nuestros ejemplares se encuadran en la familia Pharyngodonidae, por ser parásitos de animales poiquilotermos y tener los machos, a menudo, un cono genital sostenido por una estructura esclerotizada en forma de V.

Dentro de Pharyngodonidae, Petter y Quentin (1976) distinguen dos líneas evolutivas por la posición de la vulva y la disposición de las papilas genitales.

La primera línea presenta la vulva en posición anterior, cerca del poro excretor, y la cola es larga y fusiforme en ambos sexos. Se produce una reducción progresiva de los pedúnculos y el tamaño de las papilas y tienden a desaparecer las alas caudales. Parasitan reptiles carnívoros.

La segunda línea presenta la vulva en la región media o posterior del cuerpo (excluyendo la cola) y se produce un progresivo acortamiento de la extremidad caudal. Las papilas pierden sus pedúnculos pero conservan su gran tamaño y las alas caudales tienden a desaparecer. Parasitan reptiles herbívoros.

El género *Thelandros*, que parasita reptiles herbívoros y carnívoros, muestra características de ambos grupos.

Astasio-Arbiza (1984) y Castaño (1985), confirmaron la existencia de estas dos líneas con la observación de otros caracteres diferenciales: la anatomía y posición de la vagina y úteros y la estructura y situación del poro excretor.

Recogiendo todos los datos anteriores, Solera-Puertas (1986) propuso dos nuevas subfamilias:

- Subfamilia **Pharyngodoninae**: vulva situada anteriormente, cerca del poro excretor, vagina ancha y musculosa, las ramas uterinas no se enrollan al esófago. Cola larga y fusiforme en ambos sexos. Poro excretor en forma de ojal y sin presentar placa. Incluye los géneros *Pharyngodon*, *Parathelandros*, *Spauligodon* y *Skrjabinodon*.
- Subfamilia **Thelandroinae**: vulva en la región media del cuerpo (excluyendo la cola) o en la región posterior. Vagina corta que termina en un ovoyector lobulado. Una rama uterina enrollada al esófago. Poro excretor redondeado y siempre rodeado de una placa esclerotizada en ambos sexos. Incluye los géneros: *Veversia*, *Paralaeuris*, *Ortleppnema*, *Thelandros*, *Parapharyngodon*, *Alaeuris*, *Tachygonetria*, *Mehdiella*, *Thaparia* y *Ozolaimus*.

Esta autora prescinde de la dieta alimenticia del hospedador como criterio distintivo al encontrar especies pertenecientes a los dos grupos parasitando, indistintamente, reptiles insectívoros y herbívoros.

En 1989, Adamson distribuye todos los géneros pertenecientes a Pharyngodonidae (incluidos parásitos de peces y mamíferos) entre las dos subfamilias, con un tercer grupo *incertae sedis*, dando las siguientes características:

- **Pharyngodoninae**: Posición anterior de la vulva, huevos en forma de huso y alas caudales en el macho. Incluye: *Pharyngodon*, *Parathelandros*, *Spauligodon* y *Skrjabinodon*.
- **Thelandroinae**: Abertura de la bolsa espicular posterior al ano. Parásitos de reptiles herbívoros y mamíferos. Incluye: *Veversia*, *Paralaeuris*, *Ortleppnema*, *Thelandros*, *Alaeuris*, *Tachygonetria*, *Mehdiella*, *Thaparia*, *Ozolaimus*, *Callistoura*, *Ctenodactylina* y *Gopherurus*.

- *Incertae sedis*: *Batracholandros*, *Citharinella*, *Gyrinicola*, *Ichthyouris*, *Laurotravassoxyuris*, *Synodontisia*, *Travnema* y *Parapharyngodon*.

Consideramos que las características diferenciales dadas por Solera-Puertas (1988) definen mejor las dos subfamilias que las dadas por Adamson (1989) que son incompletas y menos significativas.

En cuanto a Pharyngodoninae, estamos de acuerdo con los géneros incluidos en la subfamilia, pero la característica de presencia de alas caudales en el macho no se produce en los géneros *Parathelandros* y *Skrjabinodon*.

De acuerdo con Solera-Puertas, pensamos que el género *Parapharyngodon* debe estar incluido en Thelandroinae, ya que la estructura y forma del poro excretor, la posición de la vulva y la anatomía de la vagina y los úteros coinciden con las características dadas para esta subfamilia.

5.1.1.- SOBRE *Spauligodon atlanticus* Astasio-Arbiza et al., 1987

Esta especie fue descrita por Astasio et al. (1987) sobre *Gallotia atlantica atlantica* Petters y Doria, 1882, de la isla de Lanzarote.

En un principio, encontramos algunas diferencias morfológicas entre nuestros ejemplares y los descritos. Esto nos llevó a realizar una revisión de los paratipos de Astasio et al., resultando ser iguales a los nuestros, pero con algunas modificaciones en su descripción, ya citadas.

Las medidas de nuestras hembras no difieren significativamente de los paratipos de la especie.

En cuanto a los machos, se observa una gran variabilidad biométrica, pudiéndose distribuir en dos grupos diferenciados: tipo 1 ("grandes") y tipo 2

("pequeños"). A nivel morfológico, la única diferencia apreciable entre ellos es la existencia de cortinilla simple en los de tipo 1 y doble en los de tipo 2. Debe hacerse notar que los dos tipos de machos aparecieron siempre juntos dentro de los mismos hospedadores.

El análisis estadístico de los parámetros biométricos diferencia claramente estos dos grupos. Los de tipo 1 se corresponderían con los paratipos de la especie, mientras que los de tipo 2 difieren significativamente para todos los parámetros medidos.

Por otra parte, los resultados de PCR con 3 cebadores distintos, indican que no hay diferencias genéticas entre los dos grupos de machos.

Es evidente que existe una gran contradicción entre los datos biométricos y los genéticos. Esta situación es similar a la observada por Ainsworth (1990) en machos de *Skrjabinodon trimorphi* y *S. poicilandri*, encontrados en escíncidos y geckonidos de Nueva Zelanda. En ese caso existían, además de las diferencias biométricas, mayores diferencias morfológicas. Apoyándose en los resultados bioquímicos, esta autora concluye que existen un par de machos distintos y una hembra para cada especie.

La semejanza de nuestros resultados con los de Ainsworth (1990), nos hace pensar que en la especie *Spauligodon atlanticus* Astasio et al., 1987, existe dimorfismo para los machos que afecta principalmente a los parámetros biométricos.

La poicilandria no parece ser un fenómeno común en los nematodos pero ha sido citado también en los Ostertagiinae (Isenstein, 1971; Lancaster y Hong, 1981).

Spauligodon atlanticus Astasio et al., 1987, es una especie endémica de amplia distribución en el Archipiélago Canario, siendo encontrada parasitando reptiles de las 7 islas.

En la siguiente tabla se muestra la distribución por hospedadores y localización geográfica:

	Lacértidos	Escíncidos	Geckónidos
Tenerife	X	X	X
La Palma	X	(1)	X
Gomera	X	X	X
El Hierro	X	X	
Gran Canaria		X	
Lanzarote	X	(2)	X
Fuerteventura	X	(2)	X

(1) No existen escíncidos en la isla.

(2) Son especies protegidas.

Es interesante señalar que en geckónidos de El Hierro y Gran Canaria, en los que *S. atlanticus* está ausente, ha sido citada *S. tarentolae* (Spaul, 1926) Skrjabin et al., 1960. Los únicos hospedadores en los que se han citado las 2 especies son los geckónidos de Gomera, pero nunca han sido encontradas juntas en el mismo individuo hospedador. Por ello, cabría pensar en algún tipo de mecanismo de sustitución entre ellas.

La ausencia de *S. atlanticus* en lacértidos de Gran Canaria podría explicarse por las diferencias entre este hospedador y el resto de lacértidos del archipiélago.

Por otra parte, *S. atlanticus* parece ser un endemismo de las Islas Canarias, ya que no ha sido encontrada en la Península Ibérica, el Norte de África, el Archipiélago Balear ni el Archipiélago de Madeira, zonas más próximas a Canarias.

En cuanto a la restricción de este género a reptiles carnívoros (Petter y Quentin, 1976), no concuerda con nuestros resultados. La dieta de todos los lacértidos y

escíncidos canarios es mixta, con un componente mayoritario de vegetales. Únicamente los geckónidos tienen una dieta exclusivamente insectívora.

5.1.2.- SOBRE *Parathelandros canariensis* Solera-Puertas et al., 1987

Esta especie fue descrita por Solera-Puertas et al. (1987) sobre *Chalcides viridanus* Boulenger, 1887, de la isla de Tenerife.

Nuestros ejemplares, encontrados en lagartos de Tenerife, La Palma y El Hierro, se corresponden morfológicamente con los descritos.

Los machos presentan una espícula ligeramente más grande que los paratipos de la especie, coincidiendo en todos los demás parámetros medidos.

En la única hembra que pudimos medir observamos una diferencia significativa, respecto a los paratipos, en la distancia desde el extremo cefálico a la vulva y al poro excretor que se encuentra inmediatamente superior a ella. Esto mismo ocurre en los ejemplares encontrados por González-Santiago (1987) y Solera-Puertas (1988) en reptiles de la provincia de Tenerife. La diferencia de este parámetro supone una variación en la situación pre- o post-bulbar de la vulva y el poro excretor.

Otra diferencia significativa es la morfología de la boca. En nuestras hembras se observan 3 labios en vez de los 6 descritos por Solera-Puertas et al. (1987).

Por otra parte, las hembras de *Spauligodon atlanticus*, especie que suele aparecer junto a *Parathelandros canariensis*, tienen 6 labios y la vulva y el poro en situación prebulbar. El resto de características morfológicas y biométricas coinciden en las dos especies.

Pensamos que las hembras descritas como *Parathelandros canariensis* pertenecen a *Spauligodon atlanticus*. Por ello se ha realizado la redescrición de la especie tal como aparece en el capítulo de resultados.

Solera-Puertas (1988) y Carvajal-Gallardo (1988) propusieron una subespecie de *Parathelandros canariensis* al encontrar en geckónidos de Gomera y El Hierro, respectivamente, ejemplares cuyas características morfológicas y biométricas no se ajustaban exactamente a las de la especie. La ausencia de estos ejemplares en nuestra muestra no nos ha permitido realizar los estudios genéticos. La revisión de los datos de estas autoras nos hace pensar que nos encontramos, al igual que ocurría en *Spauligodon atlanticus*, con un caso de poicilandria, pero habría que confirmarlo.

Parathelandros canariensis está presente en todas las islas del Archipiélago Canario. Los porcentajes en los que aparece, en relación con el resto de nematodos, son bastante bajos, especialmente en lacértidos. Esto explicaría la ausencia de esta especie en los pocos hospedadores procedentes de Gomera estudiados por nosotros.

En la siguiente tabla se muestra la distribución de esta especie por hospedadores y localización geográfica:

	Lacértidos	Escíncidos	Geckónidos
Tenerife	X	X	X
La Palma	X	(1)	
Gomera	X	X	X
El Hierro	X	X	X
Gran Canaria			X
Lanzarote	X	(2)	
Fuerteventura		(2)	X

(1) No existen escíncidos en la isla.

(2) Son especies protegidas.

Parathelandros canariensis parece ser un endemismo de las Islas Canarias, ya que no ha sido encontrada en la Península Ibérica, el Norte de Africa, el Archipiélago Balear ni el Archipiélago de Madeira, zonas próximas a Canarias.

Moravec y Barus (1990) y Ainsworth (comunicación personal), transfieren esta especie al género *Skrijabinodon* por no ser parásita de anfibios australianos.

No estamos de acuerdo con esta restricción dada por Inglis (1968) y Petter y Quentin (1976). Siguiendo las claves de la C.A.B., elaborada por estos últimos autores, y ateniéndonos exclusivamente a los caracteres morfológicos, debemos incluir nuestros ejemplares en el género *Parathelandros*. Adamson (1989) citando a Baker (1987) incluye 3 especies de este género en lacértidos.

5.1.3.- SOBRE *Thelandros echinatus* (Rudolphi, 1819) Seurat, 1917

Esta especie fue descrita por Rudolphi (1819), sobre un geckónido de Algeciras, como *Ascaris echinatus*. Seurat (1917) la trasladó al género *Thelandros* y Freitas (1957) a *Parapharyngodon*. La mayor parte de la controversia existente sobre esta especie ha sido debida al cambio en el diagnóstico de los géneros.

Adamson (1981b) y Castaño et al. (1987) revisaron los dos géneros, estableciendo características diferenciales entre ellos. Según el diagnóstico dado por estos autores *echinatus* debe incluirse dentro del género *Thelandros*, tal y como fue citada por Seurat (1917).

Nuestros ejemplares, encontrados en lacértidos de las 4 islas occidentales, se ajustan a las características morfológicas dadas para la especie.

En cuanto a los datos biométricos, nuestros ejemplares, tanto machos como hembras, parecen ser algo menores que los descritos por Rudolphi (1819) y Seurat (1917), aunque son muy pocos los datos que exponen estos autores en sus trabajos.

Si comparamos nuestras medidas con las de los ejemplares encontrados por González-Santiago (1987) y Solera-Puertas (1988) en reptiles de estas islas, observamos una total coincidencia, por lo que pensamos que las diferencias pueden ser causadas por la influencia del hospedador y la localización geográfica.

Estos autores encontraron algunos ejemplares cuyas características morfológicas y biométricas no se ajustaban exactamente a las de la especie. González-Santiago (1987) propuso la creación de una nueva especie y Solera-Puertas (1988) la trasladó al rango de subespecie. Posteriormente, Sánchez-Gumiel (1991) en su estudio de la helmintofauna de reptiles de Madeira, encontró especímenes con las mismas características. En nuestro estudio no se observan ejemplares de este tipo.

La revisión de los datos de estos trabajos nos hace pensar que podríamos encontrarnos ante un caso de dimorfismo de los machos, pero habría que confirmarlo con pruebas bioquímicas.

Por otra parte, la sinonimización de *T.echinatus* con *Parapharyngodon micipsae* (Chabaud y Golvan, 1957; Roca-Velasco, 1985) debe descartarse a la vista de los resultados del RAPD.

Las hembras de *T.echinatus*, *T. galloti* y *P. micipsae*, resultan prácticamente indistinguibles a nivel morfológico, pero para cada especie existe un patrón de bandas claramente diferenciado y asociado a cada uno de los machos. Esta circunstancia nos obliga a tomar con ciertas reservas los datos de intensidad media de parasitación de estas especies, por la posibilidad de haber cometido algún error en la asignación de las hembras.

T.echinatus es una especie de amplia distribución geográfica, encontrándose además de en Canarias, en la Península Ibérica, Baleares, Norte de África y Madeira. Esto demuestra una fácil adaptación a hospedadores y zonas geográficas.

Su distribución por hospedadores y localización geográfica en las Islas Canarias se ofrece en la siguiente tabla:

	Lacértidos	Escíncidos	Geckónidos
Tenerife	X	X	X
La Palma	X	(1)	X
Gomera	X		X
El Hierro	X	X	X
Gran Canaria		X	X
Lanzarote	X	(2)	X
Fuerteventura	X	(2)	X

(1) No existen escíncidos en la isla.

(2) Son especies protegidas.

Destaca la presencia de *T.echinatus* en todos los geckónidos de las islas, en los que suele representar entre el 25 y el 50% de la nematofauna.

En lacértidos canarios sólo esta ausente en Gran Canaria, pero su proporción en estos hospedadores en las otras islas respecto al resto de nematodos es muy pequeña. De igual forma, en los escíncidos en los que aparece no alcanza el 5% de la nematofauna.

5.1.4.- SOBRE *Thelandros filiformis* Astasio-Arbiza et al., 1989

Esta especie fue descrita por Astasio-Arbiza et al. (1989) sobre *Gallotia galloti galloti* Duméril y Bibron, 1839 de la isla de Tenerife.

En un principio, encontramos algunas diferencias morfológicas entre nuestros ejemplares machos y los descritos. Esto nos llevó a realizar una revisión de los paratipos de Astasio et al., resultando ser iguales a los nuestros.

En cuanto a las hembras, los resultados de RAPD nos indican que los ejemplares descritos no corresponden a esta especie sino a *Thelandros tinenfensis* Solera-Puertas et al.(1988), cuya hembra es la asociada a *Thelandros filiformis* por Astasio-Arbiza et al. (1989). Este error es fácilmente explicable por la coincidencia de las dos especies en los lacértidos en que fue descrita y la gran similitud entre ambas hembras.

La redescrición de esta especie es la que figura en el capítulo de resultados.

Las medidas de nuestros ejemplares, tanto machos como hembras, no difieren significativamente de los paratipos de la especie.

Su distribución por hospedadores y localización geográfica en las Islas Canarias se ofrece en la siguiente tabla:

Nematodos de lacértidos de Tenerife

	Lacértidos	Escíncidos	Geckónidos
Tenerife	X		
La Palma	X	(1)	
Gomera	X		
El Hierro	X		
Gran Canaria			
Lanzarote		(2)	
Fuerteventura		(2)	

(1) No existen escíncidos en la isla.

(2) Son especies protegidas.

La distribución de *T. filiformis* está restringida a lacértidos de la provincia de Tenerife, aunque en El Hierro, su presencia es escasa. González-Santiago (1987) encontró muy pocos ejemplares de esta especie en esa isla y no aparece en los cinco lagartos de esa procedencia estudiados por nosotros.

5.1.5.- SOBRE *Thelandros galloti* Astasio-Arbiza et al., 1988

Esta especie fue descrita por Astasio-Arbiza et al. (1988) sobre *Gallotia galloti galloti* Duméril y Bribon, 1839, de Tenerife.

Nuestros ejemplares, encontrados en lacértidos de las cuatro islas de la provincia de Tenerife, coinciden en sus características morfológicas y biométricas con los descritos.

Los resultados de RAPD confirman la independencia de esta especie respecto a *T.echinatus* (Rudolphi, 1819) Seurat, 1917 que es la más próxima morfológicamente.

Las hembras de *T. galloti*, *T.echinatus* y *P. micipsae*, resultan prácticamente indistinguibles a nivel morfológico, pero para cada especie existe un patrón de bandas claramente diferenciado y asociado a cada uno de los machos. Esta circunstancia nos obliga a tomar con ciertas reservas los datos de intensidad media de parasitación de estas especies, por la posibilidad de haber cometido algún error en la asignación de las hembras.

Su distribución por hospedadores y localización geográfica en las Islas Canarias se ofrece en la siguiente tabla:

	Lacértidos	Escíncidos	Geckónidos
Tenerife	X		
La Palma	X	(1)	
Gomera	X		
El Hierro	X		
Gran Canaria	X		
Lanzarote		(2)	
Fuerteventura		(2)	

(1) No existen escíncidos en la isla.

(2) Son especies protegidas.

T. galloti sólo ha sido encontrada en lacértidos de la provincia de Tenerife y en la isla de Gran Canaria, aunque en esta última el número de ejemplares recogido es muy pequeño. No aparece en las islas de Lanzarote y Fuerteventura, así como en ningún otro reptil del archipiélago. Esto parece indicar que se trata de una especie con una gran especificidad de hospedador y localización geográfica.

5.1.6.- SOBRE *Thelandros tinerfensis* Solera-Puertas et al., 1988

T. tinerfensis fue descrita por Solera-Puertas et al. (1988) sobre *Chalcides viridanus* Boulenger, 1887 y *Gallotia galloti galloti* Duméril y Bibron, 1839, de la isla de Tenerife.

El estudio morfobiométrico de los ejemplares de esta especie, encontrados en lagartos de Tenerife, La Palma y Gomera, ha revelado la existencia de una cierta variabilidad en los machos. Las diferencias más significativas son la configuración del extremo apical en vista lateral, la cortinilla y la longitud y forma de la espícula.

Esta variabilidad fue ya detectada por otros autores en lagartos de las Islas Canarias (Bejarano-Gutiérrez, 1986; Ojeda-Rosas, 1986 y González-Santiago, 1987). Los dos primeros propusieron la separación en dos especies distintas, pero González-Santiago no creyó suficientemente diferenciados los dos tipos morfológicos y los incluyó en una única especie.

Aunque el tamaño y forma de la espícula es considerado un carácter significativo en la diferenciación de especies pertenecientes a este género (Markow, 1957), en otros grupos de nematodos no es suficiente. Los trabajos de Isenstein (1971) y Lancaster y Hong (1981) en *Ostertagiinae*, muestran que las diferencias en tamaño y morfología de la espícula pueden deberse a dimorfismo de los machos y no a su pertenencia a especies distintas.

Ainsworth (1990) presenta dos casos de poicilandria en el género *Skjrabinodon* en los que uno de los machos tiene espícula y otro no.

En nuestro caso, los resultados de RAPD, con varios cebadores distintos, diferencian claramente los machos de *T. tinerfensis* n. ssp. 1 y *T. tinerfensis* n. ssp. 2. La experiencia se ha realizado con ejemplares recogidos del mismo lagarto, por lo que el resultado no es atribuible a influencia del hospedador o localización geográfica.

En cuanto a las hembras, los resultados de RAPD nos indican que la hembra descrita por Solera-Puertas (1988) no es la de *T. tinerfensis*, sino la de *T. filiformis* Astasio-Arbiza et al., 1989. Estas dos especies suelen aparecer juntas en los hospedadores en que fueron descritas y existe gran similitud entre ambas hembras.

La hembra asociada inicialmente a *T. filiformis*, presenta el mismo patrón de bandas que *T. tinerfensis* n. ssp. 1.

En el estudio morfobiométrico de las hembras se ha observado una gran variabilidad en la longitud total, la prominencia del labio superior de la vulva y la configuración del extremo cefálico en visión lateral.

Todos los intentos hechos para diferenciar morfológicamente las hembras asociadas a cada subespecie han sido infructuosos. En el RAPD se ha obtenido siempre un patrón de bandas coincidente con el de *T. tinerfensis* n. ssp. 1. Esto nos ha obligado a dar los resultados globales de la especie, por no poder asignar a cada subespecie las hembras que le corresponden.

El análisis estadístico de las medidas de nuestros ejemplares macho de los dos tipos, muestra que la única diferencia significativa es la longitud de la espícula. Incluyendo en el análisis los paratipos de la especie encontramos que se corresponden con los que nosotros hemos denominado *T. tinerfensis* n. ssp. 2.

Creemos que las pruebas bioquímicas proporcionan la evidencia necesaria para la separación de *T. tinerfensis* en dos nuevas subespecies, en espera de la realización de más pruebas que permitan asociar a cada una un tipo de hembra y determinar, si fuera posible, la magnitud de su diferenciación genética.

En cuanto a la distribución de las dos subespecies en los lagartos estudiados, los porcentajes se dan en el capítulo de resultados, siendo mayoritario *T. tinerfensis* n. ssp. 1 en Gomera y *T. tinerfensis* n. ssp. 2 en Tenerife y La Palma. En los cinco hospedadores de El Hierro estudiados no se han encontrado ejemplares de *T. tinerfensis* que fueron citados por González-Santiago (1987) con un bajo porcentaje.

Los ejemplares recogidos por Lamas Rúa-Figueroa (1988), sobre Escíncidos de Gran Canaria, y Solera-Puertas (1988), sobre escíncidos de Tenerife y geckónidos de Gomera se corresponden con *T. tinerfensis* n. ssp. 2.

Sería necesario repetir el estudio de lacértidos de El Hierro para saber que subespecies aparecen.

Los datos conocidos de distribución, por hospedadores y localización geográfica, de cada una de las dos nuevas subespecies de *T. tinerfensis* en las Islas Canarias se muestran en la siguiente tabla:

	Lacértidos		Escíncidos		Geckónidos	
	ssp. 1	ssp. 2	ssp. 1	ssp. 2	ssp. 1	ssp. 2
Tenerife	X	X		X		
La Palma	X	X	(1)	(1)		
Gomera	X	X				X
El Hierro	?	?				
Gran Canaria	X			X		
Lanzarote	X	X	(2)	(2)		
Fuerteventura			(2)	(2)		

(1) No existen escíncidos en la isla.

(2) Son especies protegidas.

T. tinerfensis n. ssp. 1 parece mostrar afinidad por los lacértidos. *T. tinerfensis* n. ssp. 2 aparece también en los otros reptiles de las islas, aunque en porcentajes muy bajos.

Los datos sugieren que existe un proceso de especiación de *T. tinerfensis* en los lacértidos, que podría ser debido a la influencia del hospedador.

La ausencia de *T. tinerfensis* n. ssp. 2 de lacértidos de Gran Canaria podría indicar que se ha producido una sustitución total de esta subespecie por *T. tinerfensis* n. ssp. 1, pero es difícil saberlo sin conocer la dirección de la evolución. Sería igual de posible que una subespecie derivara de la otra, como que las dos procedan de un ancestro común desaparecido. Incluso, sería posible una evolución convergente a partir de especies distintas.

T. tinerfensis no ha sido citado en otras localizaciones geográficas, por lo que parece ser endémico de las Islas Canarias.

5.1.7.- SOBRE *Parapharyngodon micipsae* (Seurat, 1917) Freitas, 1957

Esta especie fue descrita por Seurat, 1917 sobre *Tarentola mauritanica* del norte de Africa como *Thelandros micipsae* y trasladada posteriormente al género *Parapharyngodon* por Freitas (1957). Ha sido considerada sinónimo de *Thelandros echinatus* por muchos autores.

Adamson (1981) y Castaño et al. (1987) revisaron los géneros *Thelandros* y *Parapharyngodon* dando un diagnóstico diferencial para los dos.

Adamson y Nasher (1984) revisaron las especies *echinatus* y *micipsae*, anteriormente consideradas sinónimas y encontraron suficientes diferencias como para considerarlos especies distintas. Esto ha sido confirmado con los resultados de RAPD.

Los caracteres morfológicos de nuestros ejemplares se corresponden con los descritos para la especie por Seurat (1917) y Freitas (1957), pero sus medidas, comparadas con los pocos datos biométricos dados por estos autores, son menores. Pensamos que esto puede ser debido al hospedador o la localización geográfica, ya que los datos biométricos dados por otros autores para esta especie en reptiles de las Islas Canarias coinciden con los nuestros.

Las hembras de *P. micipsae*, *T. echinatus* y *T. galloti*, resultan prácticamente indistinguibles a nivel morfológico, pero para cada especie existe un patrón de bandas claramente diferenciado y asociado a cada uno de los machos. Esta circunstancia nos obliga a tomar con ciertas reservas los datos de intensidad media de parasitación de estas especies, por la posibilidad de haber cometido algún error en la asignación de las hembras.

P. micipsae es una especie de amplia distribución geográfica, encontrándose además de en Canarias, en la Península Ibérica, Baleares, Norte de Africa y Madeira. Esto demuestra una fácil adaptación a hospedadores y zonas geográficas.

Su distribución por hospedadores y localización geográfica en las Islas Canarias se ofrece en la siguiente tabla:

	Lacértidos	Escíncidos	Geckónidos
Tenerife	X	X	X
La Palma	X (3)	(1)	X
Gomera	X	X	X
El Hierro	X	X	X
Gran Canaria		X	X
Lanzarote	X	(2)	X
Fuerteventura	X	(2)	X

- (1) No existen escíncidos en la isla.
- (2) Son especies protegidas.
- (3) Sólo se encontró un espécimen macho.

En lacértidos es destacable la ausencia total de esta especie en Gran Canaria, y su aparición ocasional en La Palma. En las demás islas el porcentaje respecto al total de nematodos no suele superar el 2%.

Respecto al resto de reptiles, está presente en los geckónidos de todas las islas en una alta proporción, mientras que en escíncidos no supone nunca más del 5% de la nematofauna.

5.1.8.- SOBRE *Alaeuris numidica* n. ssp.

Este género fue propuesto por Thapar en 1925, tomando como especie tipo *A. alaeuris* procedente de tortugas del zoológico de Londres. En 1966, Petter considera a esta especie como sinónimo de *A. numidica* (Seurat, 1918) de *Testudo graeca* del Norte de Africa.

Zapatero, C (1996), encuentra ejemplares que se corresponden básicamente con las características dadas para *Alaeuris numidica numidica* (Seurat, 1918) Petter, 1966 y *Alaeuris numidica madagascariensis* Petter, 1966, pero con algunas variaciones morfológicas que les confieren suficiente categoría taxonómica para ser considerados una nueva subespecie:

- La boca es triangular, tanto en machos como en hembras, a diferencia de las dos subespecies citadas que poseen boca hexagonal en machos y trigonal en las hembras. Además, en la hembra de ambas subespecies describen un círculo interno de seis papilas, dos por cada labio, que no aparecen en la nuestra.
- La longitud de esófago y bulbo es algo mayor en los ejemplares descritos por Seurat (1918) y Petter (1966).
- La longitud de la cola no podemos considerarla. Tanto Seurat (1918) como Petter (1966), midieron la distancia entre la cloaca y el extremo caudal, mientras que nosotros medimos únicamente el apéndice caudal.

Petter (1966) describe un tercer par de papilas adanales, que creemos no son tales, sino dos lóbulos membranosos de la cortinilla anal.

Por último, Zapatero, C (1996), comparó estadísticamente los parámetros biométricos de *A. numidica* n. ssp. con las otras dos subespecies, confirmando la

existencia de diferencias suficientemente significativas para justificar la creación de una nueva subespecie.

Su distribución por hospedadores y localización geográfica en las Islas Canarias se ofrece en la siguiente tabla:

	Lacértidos	Escíncidos	Geckónidos
Tenerife	X	X	
La Palma	X	(1)	
Gomera	X(3)		
El Hierro			
Gran Canaria	X	X	X(3)
Lanzarote	X	(2)	
Fuerteventura		(2)	

(1) No existen escíncidos en la isla.

(2) Son especies protegidas.

(3) Sólo se encontró un ejemplar macho.

El mayor porcentaje de parasitación por esta subespecie se produce en lacértidos de Gran Canaria y Tenerife, seguido por Lanzarote y La Palma. En Fuerteventura y El Hierro no aparece y en Gomera su presencia es mínima. Estos datos sugieren una colonización desde el centro del archipiélago hacia sus extremos.

Parece existir una mayor adaptación a los hospedadores lacértidos que no impide su presencia en escíncidos y geckónidos, aunque en mucho menor número.

Nematodos de lacértidos de Tenerife

5.2.- DISCUSION SOBRE LOS RESULTADOS CITOGENETICOS

No se han encontrado diferencias significativas en los resultados citogenéticos de las 8 especies estudiadas, excepto para el número cromosómico. Por ello, los resultados se han dado conjuntamente.

Los números cromosómicos haploides han sido 6 (*Spauligodon atlanticus* y *Parathelandros canariensis*) y 5 (*Thelandros echinatus*, *T. galloti*, *T. tinerfensis*, *T. filiformis*, *Parapharyngodon micipsae* y *Alaeuris numidica* n. ssp.). En *Parathelandros canariensis* y *Parapharyngodon micipsae* sólo se han podido contar en las hembras.

De las 17 especies pertenecientes a la subfamilia Thelandroinae (incluidas las nuestras), cuyos datos citogenéticos son conocidos, sólo una (*Tachygonetria vivipara*) muestra un número haploide de cromosomas distinto de 5 (Ver pág. 70). Esta uniformidad no se produce en los miembros de la familia Pharyngodoninae. Mientras, *S. atlanticus* y *P. canariensis* coinciden en un número cromosómico de $n=6$, otro género de la subfamilia, *Skrjabinodon*, tiene dos especies con $n=4$ y $n=10$.

Es imposible saber, si la ampliación del estudio a otras especies de las dos subfamilias, aumentará la homogeneidad de los datos o la variabilidad.

Se conocen datos de otros grupos de nematodos en los que el número cromosómico coincide para unas especies del mismo género y difiere para otras: De 7 especies de *Trichuris*, 6 coinciden y otra difiere (Goswani, 1978; Dimitrieva et al., 1979; Valero et al., 1983; Podgornova et al., 1985; Spakulová et al., 1994); de 6 especies de *Onchocerca*, 4 tienen un número y 2 otro (Post et al., 1989); de 4 especies de *Strongyloides*, 2 presentan un número distinto a las otras 2 (Bolla y Roberts, 1968; Triantaphyllou y Moncol, 1977; Hammond y Robinson, 1994).

Generalmente, a medida que se conocen más datos citogenéticos, se comprueba la existencia de variabilidad del número cromosómico para especies estrechamente

relacionadas. Por ello pensamos que el número cromosómico haploide es un carácter fenotípico más de cada especie.

Los cromosomas mitóticos han sido vistos en machos y hembras de *T. galloti* y *T. tinerfensis*, en machos de *S. atlanticus*, *T. filiformis* y *A. numidica* n. ssp. y en hembras de *T. echinatus*. En todos los casos aparecían como pequeños bastoncillos sin ningún tipo de diferenciación longitudinal, por lo que no ha sido posible determinar su morfología ni elaborar el cariotipo de ninguna especie.

A pesar de los numerosos individuos estudiados de algunas especies (*T. galloti* y *T. tinerfensis*), las placas mitóticas han sido muy escasas. Esto podría indicar que la multiplicación de las gametogonias está prácticamente concluída al alcanzar el nematodo el estado adulto. Triantaphyllou (1971a) sitúa la mitosis de nematodos parásitos de plantas durante el estado de larva 4 y la cuarta muda.

La oogénesis es similar a la observada por Adamson (1981c) y Adamson y Petter (1983a, 1983b) en otros faringodónidos.

A diferencia de lo que ocurre en otros nematodos (Triantaphyllou y Hirschmann, 1966; Valero et al., 1982a; Cutillas et al., 1987), la profase meiótica ha podido ser observada con bastante frecuencia, siendo especialmente abundantes las zigotenas y paquitenas en las cuatro especies de *Thelandros* y en *A. numidica*.

La cromatina se condensa formando una densa red de filamentos dobles que progresivamente se individualizan, orientando sus extremos hacia un gran nucleolo. Esta configuración, anteriormente descrita por Adamson (1981c) y Adamson y Petter (1983a, 1983b) parece ser común en la paquitena de estas especies.

En *S. atlanticus* las profases meióticas han sido más escasas y poco definidas. Ainsworth (1991) no observó esta fase en *Skrjabinodon trimorphi* y *S. poicilandri*. Es difícil dilucidar si esta circunstancia se debe a diferencias citogenéticas entre las dos subfamilias o a la dificultad de observación de este material.

En cualquier caso, el pequeño tamaño de las placas profásicas y la insuficiente separación de los cromosomas en diplotena, ha hecho imposible determinar como se lleva a cabo el sobrecruzamiento.

La ausencia de las primeras etapas profásicas ha sido atribuida por algunos autores a la existencia de un estado difuso (Valero et al., 1982a, 1982b, 1983; Cutillas et al., 1987), aunque podría deberse simplemente a que transcurran con gran rapidez y sea difícil sorprenderlas (Fatou, 1988).

Al final de la diplotena, o al principio de la diacinesis, la cromatina se hace difusa. Adamson (1981c, 1983) y Adamson y Petter (1983b) describen la desespiralización de los cromosomas con pérdida de la afinidad cromática desde la mitad de la zona de crecimiento hasta el principio del oviducto.

Una situación parecida se produce en *Rhabdias ranae* (Runey et al., 1978). Tras la profase meiótica, deja de verse la cromatina al tiempo que el oocito aumenta de tamaño, volviéndose a hacer visible al terminar la zona de crecimiento.

Parece confirmado que la existencia de un estado difuso en la oogénesis animal es un fenómeno común y bien establecido. Lo que varía es la localización de este estado dentro de la profase meiótica. Además de lo anteriormente citado, algunos autores lo sitúan entre paquitena y diplotena (Vázquez et al., 1980) y otros entre diplotena y diacinesis (Ohno et al., 1961, 1962). Existen muchas otras citas sobre el tema que parecen indicar que el estado difuso y su localización pueden ser una característica citogenética más de algunas especies o grupos de especies.

El significado genético del estado difuso no está claro: algunos autores lo relacionan con el sobrecruzamiento, mientras que otros lo consideran un estado de gran actividad genética (Lacadena, 1981).

La ausencia de diacinesis en nuestras observaciones, podría indicar que esta etapa transcurre durante el estado difuso, pero sería igualmente posible que fuera muy rápida y no haya sido sorprendida nunca en las preparaciones estudiadas.

Cuando el oocito ha alcanzado cierto tamaño, independientemente de la presencia o no del núcleo espermático, los bivalentes aparecen en un polo para continuar la meiosis.

La presencia del núcleo espermático para estimular el desarrollo del huevo ha sido considerada fundamental por algunos autores (Foor, 1967; Bird, 1971), pero este obstáculo ha sido superado con éxito por varias especies partenogenéticas de nematodos (Anyá, 1976). Adamson (1984c, 1989) en sus revisiones sobre la haplodiploidía de oxiuros no considera la ausencia de fecundación como una dificultad importante en el desarrollo del huevo y nuestros datos confirman que no lo es.

Las dos divisiones meióticas originan un pronúcleo y dos cuerpos polares. El primer cuerpo polar siempre es expulsado y queda entre el citoplasma y la cubierta del huevo como un círculo de cromosomas, siendo visible incluso al principio de la embriogénesis. El segundo cuerpo polar queda en el citoplasma como una masa indiferenciada y, posteriormente, desaparece. Estos datos son idénticos a los obtenidos por Adamson (1981c), Adamson y Petter (1983a, 1983b) y Ainsworth (1991).

El recuento cromosómico en mitosis ya revela el hecho de que las espermatogonias poseen la mitad de cromosomas que las oogonias. Esto implica la modificación de la espermatogénesis ante la imposibilidad de que se produzca la formación de bivalentes y la consiguiente división reduccional.

En los machos, los espermatoцитos sufren una única división no reduccional. Durante la profase la cromatina se condensa, tomando un aspecto similar a una profase I, pero los filamentos cromatínicos son simples. Parece ser una etapa relativamente larga, ya que es posible visualizarla en un gran intervalo del recorrido del espermatoцитo por la zona de transformación.

Al terminar la profase los cromosomas aparecen muy contraídos, se disponen en círculo orientados en la placa ecuatorial del huso y se produce una división ecuacional.

La ocurrencia de una única división en la espermatogénesis de oxiuros, no parece ser una simple sustitución de la meiosis por una mitosis, sino una modificación obligada de aquella por la ausencia de cromosomas homólogos. La duración de la profase y el aspecto del nucleoplasma durante esta etapa son más equiparables a una profase I que a una profase II. La ausencia de apareamiento de homólogos podría ser más consecuencia de la imposibilidad material de que se produzca que de la eliminación del mecanismo que lo produce.

La formación de espermatidas por una única división del espermatocito parece ser la solución adoptada por los oxiuros para evitar la reducción del complemento cromosómico en los gametos del macho (Adamson, 1981c; Adamson y Petter, 1983a, 1983b). El mismo mecanismo es utilizado por rotíferos haplodiploides (Whitney, 1929), homópteros (Hughes-Schrader, 1930) y algunos ácaros (Schrader, 1923). En otros grupos el proceso es distinto: los coleópteros haplodiploides sufren dos divisiones ecuacionales y, en algunos himenópteros, la primera división meiótica es abortiva, produciéndose un espermatocito funcional y una yema citoplásmica anucleada (White, 1973).

Los datos existentes sobre meiosis en animales haploides son escasos, ya que este tipo de individuos no suele ser viables. Por ello, casi todas las referencias pertenecen a estudios realizados con especies vegetales.

Las observaciones meióticas realizadas en individuos monoploides de diferentes especies (todas ellas vegetales), muestran que puede existir una baja pero regular ocurrencia de asociaciones cromosómicas en Metafase I (Lacadena, 1981). Estas asociaciones sólo pueden tener dos explicaciones: que existan duplicaciones intercromosómicas dentro del complemento o que se trate de asociaciones secundarias de tipo no homólogo (John y Lewis, 1965).

En las asociaciones secundarias de univalentes, estos aparecen asociados lado a lado y orientados paralelamente o uno a continuación del otro y, a menudo, unidos por un filamento de cromatina. Según Riley y Chapman (1957; citado por Lacadena, 1981) ambos tipos de asociación, "lado a lado" y "extremo con extremo", de deben a la fusión de regiones heterocromáticas.

En nuestro caso parece tratarse de asociaciones secundarias entre no homólogos, pero las observaciones realizadas son insuficientes para llegar a una conclusión.

Tras la telofase se produce la citocinesis y los cambios estructurales y morfológicos que conducen a la formación de un espermatozoide con "cabeza" y "cola".

Este tipo de espermatozoide se corresponde con el descrito por Lee y Anya (1967) para *Aspicularis tetraptera* y que ha sido tomado como modelo del tipo oxiuriforme. Según estos autores, la "cola" es inmóvil y es la que porta el material genético. La "cabeza" tiene la capacidad de emitir pseudópodos y sería la responsable de la movilidad del espermatozoide.

En cuanto a la configuración de la cromatina, el proceso de transformación del espermatozoide en espermatozoide, visto al microscopio óptico, se asemeja al descrito por Lee y Anya (1967) con microscopía electrónica. La masa de cromatina redondeada con los bordes desflecados correspondería al complejo cromatina-microtúbulos recién formado que se sitúa en el centro del espermatozoide. Progresivamente, este complejo forma un arco que se alarga hasta formar la "cola" del espermatozoide.

Las expresiones cabeza y cola se han utilizado entrecomilladas tal como aparecen en toda la bibliografía consultada, ya que según todos los autores no pueden ser consideradas realmente como tales estructuras.

Los términos haploidía y diploidía se refieren únicamente a las células de la línea germinal, ya que no se han visto divisiones somáticas. La escasez de placas mitóticas

en embriones en las que se ha podido contar el número de cromosomas, no permite saber si todas las células del embrión tienen el mismo número. Adamson (1981, 1984, 1989) supuso que las células somáticas podrían alcanzar distintos grados de poliploidía por endomitosis, pero no pudo comprobarlo en ninguno de sus estudios. Ainsworth (1991) observó un número diploide de cromosomas en mitosis somáticas de machos haploides de *Skrjabinodon trimorphy* y *S. poicilandri*.

Es posible que el estudio citogenético con larvas de tercer y cuarto estado permitiera el estudio de mitosis somáticas, pero la similitud morfológica de todas estas larvas hace imposible determinar a que especie pertenecen y, en algunos casos incluso, saber si se trata de machos o hembras.

Nematodos de lacértidos de Tenerife

CONCLUSIONES

6.- CONCLUSIONES

- 1^a La especie *Spauligodon atlanticus* presenta machos dimórficos.
- 2^a Se confirma, con la técnica RAPD, que las especies *Thelandros echinatus* y *Parapharyngodon micipsae*, son distintas.
- 3^a Las hembras de *Thelandros echinatus*, *T. galloti* y *Parapharyngodon micipsae* son prácticamente indistinguibles a nivel morfológico, pero perfectamente diferenciables por la técnica de RAPD.
- 4^a Las especies *Thelandros galloti* y *T. filiformis* son las únicas, entre todas los nematodos citadas en reptiles canarios, que presentan especificidad de hospedador respecto a los lacértidos.
- 5^a Se propone la creación de dos nuevas subespecies de *Thelandros tinerfensis* que coexisten en lacértidos de las islas de Tenerife, La Palma y Gomera, a las que denominaremos en el momento de su publicación *Thelandros tinerfensis longispicula* n. ssp. y *Thelandros tinerfensis tinerfensis* n. ssp.
- 6^a Se confirma que la subespecie citada en lacértidos de Tenerife y La Palma como *Alaeuris numidica numidica* es en realidad *A. numidica* n. ssp., representando además una nueva cita en lacértidos de la isla de Gomera.
- 7^a *Spauligodon atlanticus*, *Parathelandros canariensis*, *Thelandros filiformis*, *T. galloti*, *T. tinerfensis* n. ssp. 1, *T. t.* n. ssp. 2 y *Alaeuris numidica* n. ssp. son especies o subespecies endémicas de las Islas Canarias.
- 8^a *S. atlanticus* y *P. canariensis* tienen un nº cromosómico haploide igual a 6, y *T. echinatus*, *T. filiformis*, *T. galloti*, *T. tinerfensis*, *P. micipsae* y *A. numidica* n. ssp. igual a 5.

Nematodos de lacértidos de Tenerife

- 9^a Todas las especies estudiadas son haplodiploides, siendo las hembras diploides y los machos haploides.
- 10^a En todas las especies estudiadas no es necesario que se produzca fecundación para que el oocito complete la meiosis y se inicie la embriogénesis.
- 11^a Se confirma la existencia de algún mecanismo de control de fecundación de la puesta, encontrándose en la misma hembra embriones haploides y diploides.
- 12^a Los espermatozoides de todas las especies estudiadas son de tipo oxiuroideo con "cabeza" y "cola".

BIBLIOGRAFIA

- ADAMSON, M. L. (1981a) Development and transmission of Gyrrinicola batrachiensis (Walton, 1929) Adamson, 1981 (Pharyngodonidae: Oxyuroidea). Canadian Journal of Zoology, **59**: 1351-1367.
- ADAMSON, M. L. (1981b) Parapharyngodon osteopili n. sp. (Pharyngodonidae: Oxyuroidea) and a revision of Parapharyngodon and Thelandros. Systematic Parasitology, **3**: 105-117.
- ADAMSON, M. L. (1981c): Studies on gametogenesis in Gyrrinicola batrachiensis Walton 1929 (Oxyuroidea: Nematoda) Canadian Journal of Zoology, **59** (7): 1368-1376.
- ADAMSON, M. L. (1983) Ultrastructural observations on oogenesis and shell formation in Gyrrinicola batrachiensis (Walton, 1929) (Nematoda: Oxyurida). Parasitology, **86**: 489-499.
- ADAMSON, M. L. (1984a) Descriptions of Pharyngodon asterostoma n. sp. and P. tiliquae Baylis, 1930 (Nematoda: Oxyuroidea) from Egernia cunninghami (Scincidae) in Australia. Systematic Parasitology, **6**: 39-46.
- ADAMSON, M. L. (1984b) Anatomical adaptation to haplodiploidy in the Oxyuroid (Nematoda) Desmicola skrjabini n. sp. from a Diplopod in Gaboon. Annales de Parasitologie humaine et comparee, **59**: 95-99.
- ADAMSON, M. L. (1984c): L'haplodiploidie des oxyurida. Incidence de ce phenomene dans le cycle evolutif. Ann. Parasitol. Hum. Comp., **59** (4): 387-413.
- ADAMSON, M. L. (1984d): Haplodiploidy in Aspicularis tetraptera and Syphacia obvelata, parasites of Mus musculus. Canadian Journal of Zoology, **62**: 804-807.
- ADAMSON, M. L. (1985) Thelastoma desetiae n. sp. (Thelastomatoidea: Oxyurida: Nematoda) from Paraguayan diplopods with comments on reproductive anatomy in Thelastoma. Revue suisse de Zoologie, **92**: 413-420.
- ADAMSON, M. L. (1986) Modes of transmission and evolution of life histories in zooparasitic nematodes. Canadian Journal of Zoology, **64**: 1375-1384.
- ADAMSON, M. L. (1987) Phylogenetic analysis of the higher classification of the Nematoda. Canadian Journal of Zoology, **65**: 1478-1482.
- ADAMSON, M. L. (1988) A possible instance of autoinfection in a pharyngodonoid (Oxyurida) parasite of Amphisbaena alba from Venezuela. Journal of Parasitology, **74**: 506-508.
- ADAMSON, M. L. (1989) Evolutionary biology of the Oxyurida (Nematoda): Biofacies of a haplodiploid taxon. Advances in Parasitology, **28**: 175-228.
- ADAMSON, M. L. (1994) Evolutionary patterns in life histories of Oxyurida. International Journal of Parasitology, **8**: 1167-1177.
- ADAMSON, M. L., BUCK, A. y NOBLE, S. (1992) Transmission pattern and intraspecific competition as determinants of population structure in pinworms (Oxyurida; Nematoda). Journal of Parasitology, **78**: 420-426.

ADAMSON, M. L. y NASHER, A. K. (1984) Pharyngodonids (Oxyuroidea: Nematoda) of Agama adramitana in Saudi Arabia with notes on Parapharyngodon. Canadian Journal of Zoology, **62**: 2600-2609.

ADAMSON, M. L. y NASHER, A. K. (1985) Pharyngodonidae (Oxyuroidea: Nematoda) of Agama yemenensis in Saudi Arabia: hypothesis on the origin of pharyngodonids of herbivorous reptiles. Systematic Parasitology, **6**: 299-318.

ADAMSON, M. L. y PETTER, A. J. (1982) Evidence of haplodiploidy in pharyngodonid (Nematoda: Oxyuroidea) parasites of Testudo graeca. Annales de Parasitologie, **57** (2): 197.

ADAMSON, M. L. y PETTER, A. J. (1983a): Studies on gametogenesis in Tachygonetria vivipara and Thelandros alatus from Uromastix acanthinurus in Morocco. Canadian Journal of Zoology, **61**: 2357-2360.

ADAMSON, M. L. y PETTER, A. J. (1983b): Haplodiploidy in pharyngodonid (Oxyuroidea: Nematoda) parasites of Testudo graeca. Ann. Parasitol. Hum. Comp. **58** (3): 267-273.

AINSWORTH, R. (1990) Male dimorphism in two new species of nematode (Pharyngodonidae: Oxyurida) from New Zealand lizards. Journal of Parasitology, **76** (6): 812-822.

AINSWORTH, R. (1991) Cytogenetic evidence of haplodiploidy in two species of nematode (Pharyngodonidae: Oxyurida) from New Zealand lizards. Journal of Parasitology, **77** (1): 92-98.

ANDERSON, R. C. (1988) Nematode transmission patterns. Journal of Parasitology, **74** (1): 30-45.

ANDERSON, R. C. (1992) Nematode parasites of vertebrates. Their Transmission and development. CAB International Wallingford, U.K.

ANDRE, M. (1949) Ordre des Acariens. (Acari nitsch, 1818). En: Traite de Zoologie Vol. 6 (P. P. Grasse, ed.) Masson, Paris, 794-892 pp.

ANYA, A. O. (1966) Studies on the biology of some Oxyurid nematodes. I. Factors in the development of eggs of Aspicularis tetraptera Shulz. Journal of Helminthology, **40**: 253-260.

ANYA, A. O. (1976) Physiological aspects of reproduction in Nematodes. Advances in Parasitology, **14**: 267-351.

ARAUJO, P. y DE TOLEDO ARTIGAS, P. (1983) Gyrinicola chabaudi n. sp. (Nematoda; Pharyngodonidae) Oxyuroideo encontrado en girinos. Memorias do Institute Butantan, **44/45**: 383-390.

ARNOLD, E. N. (1973) Relationships of the Palearctic lizards assigned to the genera Lacerta, Algyroides and Psammodomus (Reptilia: Lacertidae). Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., **25** (8): 289-366.

ASTASIO ARBIZA, P. (1984) Helmintofauna de Gallotia galloti galloti de la isla de Tenerife. Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Madrid.

ASTASIO-ARBIZA, P.; GONZALEZ-SANTIAGO, P. M.; CASTAÑO-FERNANDEZ, C. y ZAPATERO-RAMOS, L. M. (1989) Descripción de Thelandros filiformis n. sp. (Nematoda:

Pharyngodonidae) sobre Gallotia galloti galloti Duméril y Bibron, 1839 de la isla de Tenerife (Islas Canarias). Revista Ibérica de Parasitología, **49**: 45-50.

ASTASIO-ARBIZA, P.; ZAPATERO-RAMOS, L. M.; OJEDA-ROSAS, C. y SOLERA-PUERTAS, M. A. (1987) Descripción de Spauligodon atlanticus n. sp. (Nematoda: Pharyngodonidae) sobre Gallotia atlantica atlantica Petters y Doria, 1882 (Sauria: Lacertidae) de Lanzarote, Islas Canarias. Revista Ibérica de Parasitología, **47**: 359-364.

ASTASIO-ARBIZA, P.; ZAPATERO-RAMOS, L. M.; SOLERA-PUERTAS, M. A. y GONZALEZ-SANTIAGO, P. M. (1988) Thelandros glloti n. sp. (Nematoda, Pharyngodonidae) sobre Gallotia galloti galloti Duméril y Bibron, 1839, Lacértido endémico de Tenerife (Islas Canarias) Revista Ibérica de Parasitología, **48**: 283-288.

BACALLADO ARANEGA, J. J. y BAEZ-FUMERO, M. (1983) La fauna canaria. En: Geografía de Canarias. Ed. Interinsular Canaria S.A.

BAEZ, M. (1982) Consideraciones sobre las características zoogeográficas de la fauna de Canarias. Instituto de Estudios Canarios. 50 Aniversario. **1**: 23-70.

BAEZ, M. (1984) Anfibios y Reptiles. En: Fauna marina y terrestre del archipiélago canario. Ed. Edircsa S.L., Las Palmas de Gran Canaria.

BAEZ, M. (1987) Les reptiles des Iles Canaries. Bulletin de la Société Zoologique de France, **112**: 153-164.

BAEZ, M. y SANCHEZ-PINTO, L. 1983 Islas de Fuego y Agua, Edircsa S.L.

BARBADILLO ESCRIVA, L. J. (1987) La Guía de INCAFO de los anfibios y reptiles de la península ibérica, islas Baleares y Canarias. Ed. INCAFO, S.A., 693 pp.

BARUS, V. (1973) Some remarks on the neotropical species of the genera Parapharyngodon and Batracholandros (Oxyuridae). Folia Parasit., **20**: 131-139.

BASIR, M. A. (1956) Oxyuroid parasites of Arthropoda. A monographic study. I. Thelastomatidae. 2. Oxyuridae. Zoologica, **38**: 1-79.

BAYLIS, H. A. (1930) Some Heterakidae and Oxyuridae from Queensland. Annals and Magazine of Natural History, Ser. 10 **4**: 354-366.

BAYLIS, H. A. (1936) Nematoda. I. Ascarioidea and Strongyloidea. The fauna of British India. London. (T. A. Francis), 408 pp.

BEARDSLEY, J. W. y GONZALEZ, R. H. (1975) The biology and ecology of the armoured scales. Annual Review of Entomology, **29**: 47-120.

BEJARANO-GUTIERREZ, S. (1986) Estudio parasitológico de Gallotia galloti palmae (La Palma). Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Madrid.

BENNETT, M. D. (1972) DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. Proceedings of the Royal Society of London, B, Biological Science, **181**: 109-135.

BIRD, A. F. (1971) The structure of nematodes. Academic Press, New York et Londres, 318 pp.

- BOLLA, R. I. y ROBERTS, L. S. (1968) Gametogenesis and chromosomal complement in *Strongyloides ratti* (Nematoda: Rhabdiasoidea). *The Journal of Parasitology*, **54**: 849-855.
- BORGIA, G. (1980) Evolution of haplodiploidy: Models for inbred and outbred systems. *Theoretical Population Biology*, **17**: 103-128.
- BOULENGER, G. A. (1920) Monograph of the Lacertidae. I. Trustees of the Brit. Mus. London.
- BROWN, S. W. (1964) Automatic frequency response in the evolution of male haploidy and other coccoid chromosome systems. *Genetics*, **49**: 797-817.
- BROWNE, F. B. (1922) On the life history of *Mellitobia acasta* Walker, a chalcid parasite of bees and wasps. *Parasitology*, **14**: 349-371.
- CARRACEDO-GOMEZ, J. C. (1980) Geología y recursos naturales de las Islas Canarias. En: *Canarias*. Ed. Anaya. Madrid. pp. 12-38.
- CARVAJAL-GARRARDO, M. M. (1988) Estudio sobre nematodos parásitos de la *Tarentola* de El Hierro. Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Madrid.
- CASTAÑO FERNANDEZ, C. (1985) Parasitofauna de lacértidos de las Islas Baleares. Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Madrid.
- CASTAÑO FERNANDEZ, C.; ZAPATERO RAMOS, L. M. y SOLERA PUERTAS, M. A. (1987) Revisión de los géneros *Parapharyngodon* Chatterji, 1933 y *Thelandros* Wedl, 1862 (Oxyuroidea, Pharyngodonidae). *Revista Ibérica de Parasitología*, **47**: 271-274.
- CAVALIER-SMITH, T. (1980) r- and K-tactics in the evolution of protist developmental systems: cell and genome size, phenotype diversifying selection and cell cycle patterns *Bio Systems*, **12**:43-60
- CHABAUD, A. G. (1957) Sur la systématique des nématodes du sous-ordre des Ascaridina parasites des vertébrés. *Bull. Soc. Zool. de France*, **82**: 243-253.
- CHABAUD, A. G. (1965) Ordre des Ascaridida. En: *Traité de Zoology. Systematiquen des Nematodes*. Tomo IV, Fasc. III. Ed. Grassé. Paris Masson et cie. pp. 932-1180.
- CHABAUD, A. G. (1974) Class Nematoda. Keys to Subclasses, Orders and Superfamilies. En: *CIH. Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates*. Nº 1. Ed. Anderson, R.C.; Chabaud, A.G. y Willmott, S. Farnham Royal, Slough, U.K.: Connonwealth Agricultural Bureaux, pp. 6-17.
- CHABAUD, A. G. (1982) Spectre d'hôtes et évolution des Nématodes parasites de Vertébrés. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (Série A, Zoologie)*, **123**: 73-76.
- CHABAUD, A. G., BAIN, O., HUGOT, J. P., RAUSCH, R. L. y RAUSCH, V. R. (1983) Organe de Monsieur de man et insemination traumatique. *Revue de Nematologie*, **6**: 127-131.
- CHABAUD A. G. y GOLVAN, Y. J. (1957) Miscellanea Helminthologica Maroccana XXIV. Nématodes parasites de lézards de la forêt de Nefifik. *Arch. Inst. Pasteur du Maroc*, **5**: 447-469.
- CHATTERJI, R. C. (1933) On a new nematode, *Parapharyngodon maplestoni* gen. nov., sp. nov., from a Burmese lizard. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, **27**: 131-134.

- CHITWOOD, B. G. y WEHR, E. E. (1934) The value of cephalic structures as characters in nematode classification with special reference to the superfamily Spiruroidea. Z. Parasitenk., 7: 273-335.
- CUCKLER, A.C. (1938) Nematode parasites of the Galapagos Land Iguana. Rept. Altan Hancock pacific Expend. Univ. S. Calif. Pub., 2: 137-165.
- CUTILLAS, C.; GUEVARA, D.C.; VALERO, A. y ARIZA, C. (1987) Protostrongylus rufescens: a cytogenetic study. Journal of Helminthology, 61: 72-76.
- CUTILLAS, C.; VALERO, A.; GONZALEZ, J. y GUEVARA, D. C. (1985) Oogenesis en Hammerschmidtella diesingi y Leidynema appendiculata (Nematoda, Oxyuroidea). Revista Ibérica de Parasitología, 45: 233-238.
- DIAS NETO, E.; PEREIDA DE SOUZA, C.; ROLLINSON, D; KATZ, N.; PENA, S. D. J. y SIMPSON, A. J. G. (1993) The random amplification of polymorphic DNA allows the identification of strains and species of schistosome. Mo. Biochem. Parasitol., 57: 83-88.
- DIESING, K. M. (1861) Revision der Nematoden. Sitz. Ber. d. k. Akad. Wissen. Wien. Math. Naturw., 42: 595-736.
- DIMITRIEVA, T. I.; PODGORNOVA, G. P. y SLIKAS, A. V. (1989) Karyotypes of Trichocephalus muris (Schrank, 1788) and T. myocastoris (Enigk, 1933). Acta Parasitologica Lituanaica, 17: 47-52.
- DINNIK, I. (1930) Data on the fresh water parasitic worm fauna in the Caucasus (En Ruso) Rabot. Severo Kavkaz. Hidrobiol. Stantsii Gorskom. Sel'sko-Khoz. Inst., 3: 87-90.
- DOBROVOLNY, C. G. y ACKERT, J. E. (1934) The life history of Leidynema appendiculata (Leidy), a nematode of cockroaches. Parasitology, 26: 468-480.
- DOLFUS, R. P. y CHABAUD, A. G. (1955) Cinq espèces de Nématode chez un Atèle (Ateles ater (G. Cuvier, 1823) mort à la ménagerie du Muséum. Arch. Mus. Nat., 3: 27-40.
- DOSSE, G. (1939) Uber einige Nematoden aus Cydura carinate. Z. Parasitkde., 10: 694-703.
- ENTWHISTLE, F. P. (1964) Inbreeding and arrhenotoky in the ambrosia beetle Xyloborus compactus (Eich) (Coleoptera; Scolytidae). Proceedings of the Royal Entomological Society of London, Series A, 39: 83-88.
- FATOU-REGUERA, A. (1988) Estudio comparativo de ciertas especies de la familia Ascarididae por criterios bioquímicos y citogenéticos. Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Granada.
- FISHER, R. A. (1930) The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford University Press, 272 pp.
- FOOR, W. E. (1967) Ultrastructural aspects of oocyte development in Ascaris lumbricoides. Journal of Parasitology, 53: 1245-1263.
- FOOR, W.E. (1970) Spermatozoan morphology and zygote formation in nematodes. Biol. Reprod. (Suppl. 2): 177-202.

- FREITAS, J. F. T. (1957) Sobre os gêneros Thelandros Wedl, 1862 e Parapharyngodon Chatterji, 1933 com descrição de Parapharyngodon alvarengai sp. n. (Nematoda, Oxyuroidea). Mem. Inst. Oswaldo Cruz, **55**: 21-45.
- GALEB, O. (1878) Recherches sur les entozoaires des Insectes. Organisation et developpement des Oxyurides. Archives de Zoologie experimentale et generale, **7**: 283-389.
- GARCIA CALVENTE, I. (1948) Revisión del género Pharyngodon y descripción de nuevas especies. Rev. Iber. Parasitol., **8**: 367-410.
- GELLER, E. R. (1944) Epidemiology of enterobiasis (En ruso). Meditinskaja Parasitologija i Parazitarnye Bolezni, **5**: 16-23
- GOIN, O. B., GOIN, C. V. y BACHMANN, K. (1968) DNA and amphibian life history. Copeia, **1968**: 532-540.
- GONZALES, J. C. y MALMANN, M. C. (1970) Cromossomas de algunas espécies de nematódeos parasitos de ovinos e bovinos no Rio Grande do sul, Brasil. Rev. Med. Vet., **6**: 132-139.
- GONZALEZ-SANTIAGO, P. M. (1987) Nematodos parásitos de lacértidos de la provincia de Santa Cruz de Tenerife. Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Madrid.
- GOSVANI, U. (1978) Some cytogenetical aspects of genus Trichuris (Nematoda). Current Science, **47**: 368-371.
- GOULD, S. J. (1977) Ontogeny and Phylogeny. Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts and London, England, 501 pp.
- HAMILTON, W. D. (1967) Extraordinary sex ratios. Science, **156**: 477-488.
- HAMMOND, M. P. y ROBINSON, R. D. (1994) Chromosome complement, gametogenesis and development of Strongyloides stercoralis. Journal of Parasitology, **80**: 689-695.
- HARTL, D. L. y BROWN, S. W. (1970) The origin of male haploid genetic systems and their expected sex ratio. Theoretical Population Biology, **1**: 165-190.
- HUGHES-SCHRADER, S. (1948) Cytology of coccids. Advan. Genet., **2**: 127-203.
- HUGOT, J. P. (1982) Sur le genre Wellcomia (Oxyuridae; Nematoda), parasites de Romgeurs archaiques. Bulletin du Museum nationale d'Histoire naturelle, 4e Serie, Paris, **4**: 25-48.
- HUGOT, J. P. (1984) L'insemination traumatique chez les Oxyures de Dermopteres et de leporides. Etude morphologique comparee. Considerations sur la phylogenese. Annales de Parasitologie humaine et comparee, **59**: 379-385.
- HUGOT, J. P. (1986) Sur le genre Auchenacantha (Oxyuridae; Nematoda) parasites de Dermopteres. Etude de la morphologie et de la distribution des formes. Systematic Parasitology, **8**: 243-266.

- HUGOT, J. P., BAIN, O. y CASSONE, J. (1983) Insemination traumatique et tube de ponte chez l'Oxyure parasite du Lapin domestique. Comptes rendus de l'Academie des Sciences, Paris, 294: 707-710.
- HUGOT, J. P. y BOUGNOUX, M. E. (1987) Etude morphologique de Austroxyuris finlaysoni (Oxyuridae; Nematoda), parasite de Petauroides volans (Petauridae, Marsupialia). Systematic Parasitology, 11: 113-122.
- INGLIS, W. G. (1968) Nematodes parasitic in Western Australian frogs. The Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Ser. Zool. 10: 163-183.
- INGLIS, W. G. (1983) An outline classification of the phylum Nematoda. Australian Journal of Zoology, 31: 243-255
- ISENSTEIN, R. S. (1971) The polymorphic relationship of Cooperia oncophora (Railliet, 1898) Ransom, 1907, to Cooperia surnabada Antipin, 1931 (Nematoda: Trichostrongylidae). Journal of Parasitology, 57 (2): 316-319.
- JARRY, D. T. (1964) Les Oxyuroides de quelques arthropodes de la Midi de la France. Annales de parasitologie humaine et comparee, 39: 381-508.
- JOHN, B. y LEWIS, K. R. (1965) The meiotic system. En: Protoplasmatologia, VI, F1: 1-335, Ed. Springer-Verlag. Berlin.
- KARVE, J. N. (1938) Some nematode parasites of lizards. En: Livro Jubilar do Prof. Lauro Travassos. Río de Janeiro, Brazil. pp. 251-258.
- KHARICHKOVA, M. V. (1946) Studies on the biology of Passalurus ambiguus (En ruso) En: Sbornik Rabot po Gel'mintologii, Posvyashchennyi Professoru K. I. Skrjabin, pp. 274-279.
- LACADENA, J. R. (1981) Genetica, A.G.E.S.A. Madrid, 1303 pp.
- LANCASTER, M. B. y HONG, C. (1981) Polymorphism in nematodes. Systematic Parasitology, 3: 29-31.
- LEE, D. L. y ANYA, A. O. (1967) The structure and development of the spermatozoon of Aspicularis tetraptera (Nematoda). J. Cell Science, 2: 537-544.
- LEE, D. L. y ATKINSON, H. J. (1976) Physiology of Nematodes. Ed. The Macmillan Press Ltd., London. pp 116-125.
- LEIBERSPERGER, E. (1960) Die oxyuroidea der europaischen Arthropoden. Parasitologische Schriftenreihe, 11: 1-150.
- LEIDY, J. (1856) A synopsis of Entozoa and some of their Ectocongeners observed by the Author. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., 8: 42-58.
- LEVINE, N. D. (1980) Nematode parasites of domestic animals and of man. Burgess Publishing Company, Minneapolis, Minnesota, 477 pp.
- LINSTOW, O. (1879) Helminthologische studien. Arch. f. Naturgsche, 6: 250-251.

- LOPEZ-NEYRA, C. R. (1947) Helminths of vertebrates of the Iberian Peninsula. Instituto Nacional de Parasitología. Granada
- MAGGENTI, A. (1981) General Nematology. Ed. Springer-Verlag New York, Inc., 372 pp.
- MAGGENTI, A. R. (1987) Adaptive Biology of nematode parasites. En: Vistas on Nematology. Ed. Weech, J.A. y Dickson, D.W. Society of Nematologists Hyattsville, Md. pp. 188-195.
- MARGOLIS, L.; ESCH, G. W.; HOLMES, J. C.; KURIS, A. M. y SCHAD, G. A. (1982) The use of ecological terms in Parasitology (Report of a Ad. Hoc. Committe of the American Society of Parasitologists). Journal of Parasitology, **68**: 131-133.
- MARKOW, S. (1957) Systematic of some Oxyurata and Spirurata parasites of lizards. Trudy Leningrad Obsh. Ststoois, **73**: 86-94.
- MAUPAS, E. (1899) La mue et l'enkystement chez les Nematodes. Archives de Zoologie experimentale et generale, **3**: 563-628.
- MOLINA BORJA, M. (1981) Etograma del lagarto de Tenerife, Gallotia galloti galloti (Sauria-Lacertidae). Doñana-Acta Vertebrata, **8**: 43-78.
- MOLINA BORJA, M. (1985) Spatial and temporal behaviour of Gallotia galloti in a natural population of Tenerife. Bonner Zoologische Beitrage, **36**: 541-552.
- MORAVEC, F. y BARUS, V. (1990) Some nematode parasites from amphibians and reptiles from Zambia and Uganda. Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovacaee, **54**: 177-192.
- NORRIS, D. M. y BAKER, J. M. (1968) A minimal nutrition required by Fusarium saloni to fulfill its mutualistic relationship with Xyloborus ferrugineus. Ann. Entomol. Soc. Amer., **61**: 1473-1475.
- NUR, U. (1971) Parthenogenesis in Coccids (Homoptera). American Zoologist, **11**: 301-308.
- OHNO, S.; KLINGER, H. P. y ATKIN, N. B. (1962) Human oögenesis. Cytogenetics, **1**: 42-51.
- OHNO, S.; MAKINO, S., KAPLAN, W. D. y KINOSITA, R. (1961) Female germ cells of man. Exp. Cell Res., **24**: 106-110.
- OJEDA-ROSAS, M. C. (1986) Helminthofauna de Gallotia atlantica atlantica de la isla de Lanzarote. Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Madrid.
- OLIVER, J. H. (1962) A mite parasitic in the cocoons of earthworms. Journal of Parasitology, **48**: 120-123.
- ORTLEPP, R.J. (1933) On some South African reptilian oxyurids. Onderst. Jour. Vet. Sci., Anim. Indus. **1**: 93-96.
- OSCHE, G. (1952) Systematik und Phylogenie der Gattung Rhabditis. Zool. Jahrb. Syst., **81**: 190-280.
- OSCHE, G. (1960) Systematische, morphologische und parasitophyletische Studien an parasitischen Oxyuroidea (Nematoda) exotischer Diplopoden (ein Beitrag zur Morphologie des Sexualdimorphismus). Zool. Jahrb. Syst., **87**: 395-440.

- PESSON, P. (1951) Ordre des Thysanoptera Halliday, 1836 (=Physapoda Burm., 1938) ou Thrips. En: Traite de Zoologie Vol. 10 (P. P. Grasse, ed.), Masson et Cie, Paris, 1805-1869 pp.
- PETTER, A. J. (1966) Equilibre des espèces dans les populations de nêmatodes parasites du colon des tortues terrestres. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, **39**: 1-252.
- PETTER, A. J. (1969) Deux cas de poecilogynie chez les oxyures parasites d'Iguana iguana (L.). Bulletin du Museum nationale d'Histoire naturelle, 3e Serie, Paris, **41**: 1252-1260.
- PETTER A. J. y DOUGLAS, J. F. (1976) Etude des populations d'oxyures du còlon des Gopherus (Testudinidae). Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, **389**: 731-768.
- PETTER, A. J. y QUENTIN, J. C. (1976) Keys to the genera of the Oxyuroidea. En: CIH. Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates, N° 4. Ed. Anderson, R.C.; Chabaud, A.G. y Willmott, S. Farnham Royal, Slough, U.K.: Connonwealth Agricultural Bureaux, 30 pp.
- PHILLIPSON, R. F. (1974) Intermittent egg release by Aspicularis tetraptera in mice. Parasitology, **69**: 207-213.
- PODGORNOVA, G. P.; DIMITRIEVA, T. I. y SLIKAS, A. V. (1985) The karyotype of nematode Trichocephalus sylvilagi, Tiner 1950. Acta Parasitologica Lituonica, **21**: 100-104.
- POINAR, G. O. (1978) Associations between nematodes (Nematoda) and ologochaetes (Annelida). Proceedings of the Helminthological Society of Washington, **45**: 202-210.
- POST, R. J.; McCALL, P. J.; TREES, A. J.; DELVES, C. J. y KOUYATE, B. (1989) Chromosomes of six species of Onchocerca (Nematoda: Filarioidea). Tropical Medicine and Parasitology, **39**: 441-445.
- PULIDO-MAÑES, T. y ALVAREZ-ALONSO, A. (1980) Clima y vegetación de las Islas Canarias. En: Canarias. Ed. Anaya. Madrid. pp. 40-72.
- PUSSARD-RADULESCO, E. (1930) Recherches biologiques et cytologiques sur quelques Thysanopteres. Annales des Epiphyties (Paris), **16**: 104-177.
- RAILLIET, A. y HENRY, A. (1916) Nouvelles Remarques sur les Oxyuridés. Ibid., 247-250.
- RAILLIET, A. y HENRY, A. (1916) Sur les Oxyuridés. C. R. Biol., **79**: 113-115
- READ, C. P.; AMREIN, Y. U. y WALTON, A. C. (1952) Oxyuroid Nematodes from California reptiles. J. Parasitol., **38**: 21.
- ROCA-VELASCO, V. (1985) Contribución al conocimiento de la helmintofauna de lacértidos y geckónidos del piso termomediterráneo del Levante Ibérico. Tesis Doctoral. Facultad de C.C. Biológicas. Valencia
- RUNEY, W. M.; RUNEY, G. L. y LAUTER, F. H. (1978) Gametogenesis and fertilization in Rhabdias ranae Walton 1929: I. The parasitic hermaphrodite. Journal of Parasitology, **64**: 1008-1014.
- SALVADOR, A. (1985) Guía de campo de los anfibios y reptiles de la península ibérica, islas Baleares y Canarias. Ed. Santiago Ciavijo, León, pp 130-131.

SANCHEZ-GUMIEL, N. (1991) Parasitofauna de Podarcis dugesii del Archipiélago de Madeira. Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Madrid.

SANGROUND, J. H. (1929) Some new parasitic Nematodes from Yucatan (México) including a new genus of Strongyle from cattle. Bull. Mus. Comp. Zool., **69**: 515-524.

SANTOS-GUERRA, A. (1983) La vegetación de Canarias. En: Geografía de Canarias. Ed. Interinsular Canaria S.A.

SCHRADER, F. (1923) Hapoidie bei einer Spinnmilbe. Archiv für Mikroskopische Anatomie I, **97**: 610-622.

SEURAT, L. G. (1912) Sur les Oxyures d'Uromastix acanthinurus Bell. Comptes rendus de la Societe de Biologie, Paris., **73**: 223-226.

SEURAT, L. G. (1913) Sur un cas de poecilogonie chez un Oxyure. Comptes rendus de la Societe de Biologie, Paris., **74**: 1089-1092

SEURAT, L. G. (1917) Sur les oxyures des sauriens du Nord-Africain. Archives de Zoologie expérimentale et générale, **56**: 401-444.

SEURAT, L. G. (1918) Contribution à l'étude de la faune parasitaire de la Tunisie. Arch. Inst. Pasteur Tunis, **10**: 243-275.

SEURAT, L. G. (1920) Histoire naturelle des nematodes de la Berberie. 1re partie. Morphologie, developpement, ethologie et affinites des nematodes. Université d'Alger, Faculte des Sciences, Fondation J. Azoubib, Travaux du Laboratoire de Zoologie generale, 221 pp.

SHARMA, G. P., RONEY, G. L. y KUMBKARNI, C. A. (1961) Cytology of spermatogenesis in the honey-bee, Apis indica. J. R. Microsc. Soc., **79**: 337-351.

SHARPILO, V. P. (1976) Parasitic worms of the Reptilian fauna of the USSR: Systematics, Chorology, Biology. Naukova Dumka, Kiev. 287 pp.

SIMPSON, A. J. G.; SHER, A. y McCUTCHAN, T. F. (1982) The genome of Schistosoma mansoni: isolation of DNA, its size, bases and repetitive sequences. Mol. Biochem. Parasitol., **16**: 125-137.

SKRJABIN, K. I. y SHIKHOBALOVA, N. P. (1951) Descriptive catalogue of parasitic nematodes. Oxyurata and Ascaridata. Izd. Akad. Nauk. USSR, Moscow. Vol. 2. 631 pp.

SKRJABIN, K. I.; SHIKHOBALOVA, N. P. y LAGODOVSKAYA, E. A. (1960) Oxyuroidea of animals and man (Part one). Essentials of Nematodology, Ed. Skrjabin, Vol. III. Keeter Press, Jerusalem. 526 pp.

SLOBODCHIKOFF, C. N. y DALY, H. V. (1971) Systematic and evolutionary implications of parthenogenesis in the Hymenoptera. American Zoologist, **11**: 273-282.

SOLERA PUERTAS, M. A. (1985) Helminthofauna de escíncidos de la Isla de Tenerife. Tesina de licenciatura. Facultad de Farmacia. Madrid.

SOLERA PUERTAS, M. A. (1988) Nematodos parásitos de escíncidos y geckonidos de la provincia de Santa Cruz de Tenerife. Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Madrid.

SOLERA-PUERTAS, M. A.; ASTASIO-ARBIZA, P.; ZAPATERO-RAMOS, L. M. y CASTAÑO-FERNANDEZ, C. (1988) Descripción de Thelandros tinenfensis n. sp. (Nematoda, Pharyngodonidae) sobre Chalcides viridanus Boulenger, 1887 y Gallotia galloti galloti Duméril y Bibron, 1839, de la isla de Tenerife (Islas Canarias). Revista Ibérica de Parasitología, **48**: 33-39.

SOLERA-PUERTAS, M. A.; ZAPATERO-RAMOS, L. M.; CASTAÑO-FERNANDEZ, C. y CARRERA-MORO, M. P. (1987) Parathelandros canariensis n. sp. (Nematoda: Pharyngodonidae) parásito de Chalcides viridanus Boulenger, 1887 (Reptilia: Scincidae). Revista Ibérica de Parasitología, **47**: 57-63.

SPAKULOVÁ, M.; KRALOVA, I. y CUTILLAS, C. (1994) Studies on the karyotype and gametogenesis in Trichuris muris. Journal of Helminthology, **68**: 67-72.

SPAUL, E. A. (1926) On a new species of the nematodes genus Pharyngodon. Ann. Mag. Nat. Hist., **17**: 587.

SULAHIAN, A. y SCHACHER, J. F. (1968) Thelandros (Parapharyngodon) tyche sp. n. (Nematoda, Physalopteridae) from the lizard Agama stellio in Lebanon. Journal of Helminthology, **42**: 373-382.

TANNREUTHER, G. W. (1919) Studies on the rotifer, Asplanchna ebbesborni with special reference to the male. Biological Bulletin, **37**: 194-208.

TANNREUTHER, G. W. (1920) The development of Asplanchna ebbesborni (Rotifer). Journal of Morphology, **33**: 389-437.

TAUSON, A. (1927) Die Spermatogenese bei Asplanchna intermedia. Z. Zellforsch., **4**: 652-681.

TAYLOR, W. D. y SHUTER, B. J. (1981) Body size, genome size, and intrinsic rate of increase in ciliated protozoa. The American Naturalist, **118**: 160-172.

THAPAR, G. S. (1925) Studies on two oxyurid parasites of Reptiles. J. Helminthology, **3**: 83-150.

THORPE, R. S. (1985a) Relative similarity between subspecies of the western Canary Island lizard, Gallotia galloti. Bonner Zoologische Beiträge, **36**: 529-532.

THORPE, R. S. (1985b) Alternative hypotheses for the causation of geographic variation in the western Canary Island lizard Gallotia galloti. Bonner Zoologische Beiträge, **36**: 533-539.

THORPE, R. S.; MCGREGOR, D. P. y CUMMING, A. M. (1993a) Population evolution of western Canary Island lizards (Gallotia galloti): 4-base endonuclease restriction fragment length polymorphisms of mitochondrial DNA. Biological Journal of the Linnean Society, **49**: 219-227.

THORPE, R. S.; MCGREGOR, D. P. y CUMMING, A. M. (1993b) Molecular phylogeny of the Canary Island lacertids (Gallotia): mitochondrial DNA restriction fragment divergence in relation to sequence divergence and geological time. J. Evol. Biol., **6**: 725-735.

TRIANAPHYLLOU, A. C. (1966) Polyploidy and reproductive patterns in the root knot nematode Meloidogyne hapla. Journal of Morphology, **118**: 403-414.

TRIANAPHYLLOU, A. C. (1970) Oogenesis and reproduction of the birch cyst nematode Heterodera betulae. Journal of Nematology, **2**: 399-403.

TRIANAPHYLLOU, A. C. (1971a) Genetics and cytology. En: Plant Parasitic Nematodes Vol. II (B. M. Zuckerman, M. F. Mai y R. A. Rhode, eds.) Academic press, New York. 1-34 pp.

TRIANAPHYLLOU, A. C. y MONCOL, D. J. (1977) Cytology, reproduction, and sex determination of Strongyloides ramsomi and S. papillosus. Journal of Parasitology, **63**: 961-973.

TRIANAPHYLLOU, A.C. (1971b) Oogenesis and the chromosome of the cystoid nematode Meloidodera floridensis. J. Nemat., **3**: 183-188.

TRIANAPHYLLOU, A.C. y HIRSCHMANN, H. (1966) Gametogenesis and reproduction in wheat nematode Anquina tritici. Nematologica, **13**: 437-443.

VALERO, A.; PRETEL, A. y ROMERO, J. (1983) Estudio genético comparativo de Trichuris suis (Schrank, 1788) y Trichuris ovis (Abildgaard, 1795) (Nematoda). Revista Ibérica de Parasitología, **43**: 51-59.

VALERO, A.; PRETEL, A.; ROMERO, J. y GONZALEZ-CASTRO, J. (1982a) Estudio citogenético de Heterakis spumosa Schneider, 1866. Ars Pharmaceutica, **23**: 443-448.

VALERO, A.; ROMERO, J.; PRETEL, A. y GUEVARA, D.C. (1982b) Estudios cariológicos de Gongylonema pulchrum Molin, 1857. Revista Ibérica de Parasitología, **42**: 33-43.

VAN EMDEN, F. (1931) Zur Kenntnis der Morphologie und ökologie des Brotkafer-Parasiten Cephalonomia quadridentata Duchaussoy. Zeitschrift für Morphologie und Oekologie der Tiere, **23**: 425-574.

VAN WAEREBEKE, D. (1973) Les oxyuroides associés aux Passalidae a Madagascar. Cahiers ORSTOM, serie Biologie, **18**: 3-43.

VAN WAEREBEKE, D. (1978) Description de Cephalobellus ovumolutosus n. sp. et de Leidynema portentosae n. sp. (Nematoda; Thelastomatidae), parasites intestinaux de Blattes, et redéfinition du genre Leydinema Schwenk, 1926 (in Travassos, 1929). Rev. Nematol., **1**: 157-163.

VAN WAEREBEKE, D. y ADAMSON, M. L. (1986) Coronostoma gautunji n. sp. et C. dentata n. sp. (Oxyuroidea: Nematoda) parasites de Diplopodes: considerations sur le genre Coronostoma. Revue de Nematologie, **9**: 107-114.

VAZQUEZ, A. M.; MARTINEZ, C. y LACADENA, J. R. (1980) Sequential analysis of meiotic prophase I in the spermatogenesis of grasshoppers. Evidence for the diffuse stage. Cytologia, **45**: 641-649.

VIGUERAS, I.P. (1938) Nota sobre algunos nematodos parásitos nuevos de Cuba. Libro Jubilar L. Travassos, pp. 501-508.

VOLGAR, L. G. (1959) Adaptation of the nematode Thelandros tba (Dinnik, 1930) to the peculiarities of the life cycle of its host (En ruso). Doklady Akademii Nauk SSSR, Seriya Biologiya, **124**: 1375-1376.

WALTON, A. C. (1927) A revision of the Nematodes of the Leidy collection. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., **79**: 49-63.

WALTON, A. C. (1941) Distribution of the genus Thelandros (Nematoda, Oxyuroidea). Proc. Helminthol. Soc. Wash., **8**: 15-21.

WALTON, A. C. (1942) Some oxyurids from a Galapagos tortoise. Proc. Helminthol. Soc. Wash., **9**: 1-17.

WEDL, K. (1862) Zur Helminthen fauna Aegyptens. Sitzungsber. Math. Naturw. Cl. Akad. Wiss. Wien., **44**: 225-463.

WESENBERG-LUND, C. (1923) Contributions to the biology of the Rotifera. I. Males of the Rotifera. Mem. Acad. R. Sci. Lettres Danemark, Copenhagen, Sec. Sci., **8**: 189.

WHITE, M. J. D. (1973) Animal Cytology and Evolution. 3ª ed. University Press, Cambridge, 961 pp.

WHITNEY, D. D. (1929) The chromosome cycle in the rotifer, Asplanchna amphora. Journal of Morphology, **47**: 415-433.

WILLIAMS, J. G. K.; KUBELIK, A. R.; LIVAK, K. J.; RIFALSKI, J. A. y TINGEY, S. V. (1990) DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. Nucleic Acids Research, **18**: 6531-6535.

WILLIAMS, G. C. (1975) Sex and Evolution Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.

WILLIAMS, G. C. y MITTON, I. (1973) Why produce sexually? J. Theor. Biol., **39**: 545-554.

YAMAGUTI, S. (1961) Systeme helminthum III. Nematodes of Vertebrates. Part one. Interscience Publshers. New York. 679 pp.

YORKE, V. y MAPLESTONE, P. A. (1926) The Nematode parasites of vertebrates. J.A. Churchill. London.

YU, K. y PAULS, K. P. (1992) Optimization of the PCR program for RAPD analysis. Nucleic Acids Research, **20**: 2006.

ZAFFAGNINI, F. (1973) Parthenogenesis in the parasitic and free-living forms of Strongyloides papillosus (Nematoda: Rhabdiasoidea). Chromosoma, **40**: 443-450.

ZAPATERO-FERRANDIZ, C. (1996) Contribución al conocimiento de la helmintofauna de Gallotia stehlini (Reptilia: Lacertidae) de la Isla de Gran Canaria. Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Madrid.

ZERVOS, S. (1988) Evidence for population self-regulation, reproductive competition and arrhenotoky in a thelastomatid nematode of cockroaches. Parasitology, **96**: 369-379.

Nematodos de lacértidos de Tenerife