UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE FARMACIA
DEPARTAMENTO DE PARASITOLOGIA

PARASITOFAUNA DE PODARCIS DUGESII DEL ARCHIPIELAGO DE MADEIRA

Memoria que presenta para optar a la colación del Grado de Doctor en Farmacia la Licenciada Nieves Sánchez Gumiel.

Madrid, Julio de 1991

DON ANTONIO R. MARTINEZ FERNANDEZ, CATEDRATICO Y DIRECTOR DEL DEPARTAMENTO DE PARASITOLOGIA DE LA FACULTAD DE FARMACIA DE LA UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

CERTIFICA: Que la licenciada en Farmacia Nieves Sánchez Gumiel, ha realizado bajo la codirección del Prof. Dr. D. Luis M. Zapatero Ramos y la Prof. Dra. Da. Catalina Castaño Fernández, la memoria titulada: PARASITOFAUNA DE *PODARCIS DUGESII* DEL ARCHIPIELAGO DE MADEIRA, para optar al grado de Doctor en Farmacia.

Y para que así conste, expido y firmo el presente en Madrid a veinticinco de Junio de mil novecientos noventa y uno.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi más sincera gratitud:

Al Prof. Dr. D. Antonio R. Martínez Fernández, Catedrático y Director del Departamento de Parasitología de la Facultad de Farmacia de la U.C.M., por sus orientaciones y ayuda prestadas durante la elaboración de esta Tesis Doctoral.

Al Prof. Dr. D. Luis M. Zapatero Ramos, por acogerme en su equipo de investigación y por sus enseñanzas y apoyo constante, que me han iniciado en el apasionante mundo de la Parasitología.

A la Prof. Dra. Da. Cataliña Castaño Fernández, por su amistad y ayuda desde mi incorporación a esta línea de trabajo.

Al Prof. de la Facultad de CC. Biológicas de la Universidad de La Laguna (Tenerife), Dr. D. Marcos Báez, del que siempre guardaré un grato recuerdo por brindarme su amistad y proporcionarse material imprescindible para la elaboración de esta Memoria.

A los Profs. Drs. D. Jose Luis Guillén Llera, D. Angel Sánchez-Covisa Villa, D. Francisco Bolás Fernández, Da. Carmen Cuesta Bandera, D. Jose Antonio Escario García-Trevijano, Da. Alicia Gómez Barrios, Da. Mercedes Martínez Grueiro y Da. Carmen Cuellar del Hoyo, porque en todo momento pude contar con su colaboración.

A Pilar Aguar Fernández, con la que me une una gran amistad, fortalecida durante la recogida de material en "o meior ihla do Mondo".

A mis compañeros del equipo de Faunística: Teresa Salcedo Pérez, Isidro Sánchez Suárez, Carmen Zapatero Ferrándiz, Soledad Ruiz Sánchez y Gema Chicharro Santos, por ofrecerme su amistad y ayuda siempre que los he necesitado.

A Maria del Mar Siles Lucas y Francisco Ponce Gordo, compañeros del Departamento, que han colaborado aportando sus conocimientos para la elaboración de este trabajo.

Al resto de compañeros del Departamento, por su amistad y afecto.

Al Dr. D. Pedro M. González Santiago, que ha suministrado material para llevar a cabo esta línea de investigación.

Al Dr. D. Jose Antonio Galaz, Consejero Social de la Embajada de Portugal en Madrid, y al Dr. D. Eduardo Pereira, Cónsul de Portugal en León, que me ofrecieron volutariosamente información imprescindible para hacer fructífera mi estancia en el archipiélago de Madeira, así como por facilitarme los contactos necesarios para llevar a buen término mis trabajos en el mismo.

Al Prof. Dr. D. Manuel José Biscoito, Director del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Funchal, por su hospitalidad y abierta colaboración durante nuestra visita a la isla de Madeira.

A mi gran amiga Ana Alvarez Huerta, por su ayuda desinteresada a lo largo de estos años.

A mi padre.

INDICE

INDICE

Página

1. INTRODUCCION 1

2. REVISION BIBLIOGRAFICA 3

2.1 DESCRIPCION DEL AREA GEOGRAFICA DE DISTRIBUCION DEL HOSPEDADOR 3
2.1.1 Características generales del Archipiélago de Madeira. 3
2.1.2 Isla de Madeira 6
2.1.2.1 Geología 6
2.1.2.2 Clima 7
2.1.2.3 Flora 8
2.1.2.4 Fauna 9
2.1.3 Isla de Porto Santo 10
2.1.4 Las Desertas 11

2.2 REVISION BIBLIOGRAFICA DEL HOSPEDADOR 12
2.2.1 Familia Lacertidae 12
2.2.1.1 Encuadre taxonómico 12
2.2.1.2 Generalidades de los lacértidos 12
2.2.1.3 Podarcis dugesii 13

2.3 REVISION DE PROTOZOOS 20
2.3.1 Orden Proteromonadida 20
2.3.1.1 Familia Proteromonadinae 21
2.3.2 Orden Retortamonadida 29
2.3.2.1 Familia Retortamonadidae 29
2.3.3 Orden Oxymonadida 38
2.3.3.1 Familia Polymastigidae 39
2.3.4 Orden Trichomonadida 44
2.3.4.1 Caracteres generales de los trichomonádidos 44
2.3.4.2 Aspectos evolutivos y relaciones filogenéticas del Orden Trichomonádida 49
2.3.4.3 Familia Monocercomonadidae 53
2.3.4.4 Familia Trichomonadidae 63
2.3.5 Protozoa "INCERTAE SEDIS" 75

2.4 REVISION DE TREMATODOS 82
2.4.1 Revisión de la Familia Leucochloridiidae y de la subfamilia Leucochloridiinae 82
2.4.1.1 Revisión del género Leucochloridium 87

2.4.2 Revisión de la Familia Brachycoeliidae y de la subfamilia Mesocoeliinae 92
2.4.2.1 Género Mesocoelium 96
2.4.2.1.1 Claves prácticas para la determinación de especies del género Mesocoelium 103

2.5 REVISION DE LOS NEMATODOS 114
2.5.1 Orden Oxyurida 114
2.5.2 Superfamilia Oxyuroidea 125
2.5.3 Familia Pharyngodonidae 125
2.5.3.1 Revisión de los géneros Thelandros y Parapharyngodon 129
2.5.3.2 Evolución y relaciones filogenéticas y biogeográficas de la familia Pharyngodonidae ... 135
2.5.4 Orden Ascaridida 140
2.5.5 Superfamilia Seuratoidea 150
2.5.6 Familia Seuratidae y subfamilia Skrjabinelaziinae .. 153
2.5.6.1 Revisión del género Skrjabinelazia 154
2.5.7 Superfamilia Heterakoidea 156
2.5.8 Familia Heterakidae 158
2.5.8.1 Revisión del género Spinicauda 167
2.5.9 Evolución y relaciones filogenéticas y biogeográficas de la subfamilia Spinicaudinae 171

2.6 REVISION DE ACANTOCEFALOS 175
2.6.1 Orden Palaeacanthocephala 176
2.6.2 Subfamilia Plagiorhynchinae 177
2.6.2.1 Género Prosthorhynchus 178

2.7 REVISION DE HONGOS 181
2.7.1 División Eumycota 181
2.7.1.1 Subdivisión Zygomycotina 181

3. MATERIAL Y METODOS 187

3.1 EJEMPLARES ESTUDIADOS 187
3.1.1 Capturas 195
3.1.2 Mantenimiento en el laboratorio 195

3.2 MATERIAL DE LABORATORIO 195

3.3 TECNICAS PARASITOLOGICAS 195
3.3.1 Necropsia y procedimientos 195
3.3.2 Estudio de los protozoos 196
3.3.2.1 Protozoos sanguíneos y hepáticos 196
3.3.2.2 Protozoos fecales 196
3.3.3 Estudio de los helmintos 198

3.3.3.1 Recogida de los helmintos 198
3.3.3.2 Fijación y conservación de los helmintos 198
3.3.3.3 Tinción y montaje de los trematodos 199
3.3.3.4 Aclarado y montaje de los nematodos y acantocéfalos 200
3.3.3.5 Observación del extremo apical 200
3.3.3.6 Observación de la musculatura del nematodo 201
3.3.4 Técnicas de calibrado y medición 202
3.3.4.1 Medidas en Protozoos 202
3.3.4.2 Medidas en Trematodos 202
3.3.4.3 Medidas en Nematodos 203
3.3.4.4 Medidas en Acantocéfalos 205

3.4 ESTUDIO TAXONOMICO 205
3.4.1 En Protozoos 205
3.4.2 En Trematodos 206
3.4.3 En Nematodos 206
3.4.3.1 Claves de la C.A.B. 207
3.4.4 En Acantocéfalos 214

3.5 ANALISIS ESTADISTICO 214
3.5.1 Estudio estadístico de cada muestra 214

4. RESULTADOS 217

4.1 RESULTADOS DE PROTOZOOS 217
4.1.1 Distribución y porcentajes 217
4.1.2 Características de los Protozoos encontrados 220
4.1.2.1 Proteromonas lacertae-viridis 220
4.1.2.2 Retortamonas viperae 231
4.1.2.3 Chilomastix bursa 237
4.1.2.4 Monocercomonoides lacertae 249
4.1.2.5 Descripción de Monocercomonas 1 sp. 255
4.1.2.6 Descripción de Monocercomonas 2 sp. tipo colubrorum 261
4.1.2.7 Descripción de Monocercomonas 3 sp. tipo maculatus 267
4.1.2.8 Tritrichomonas augusta 273
4.1.2.9 Trichomitus batrachorum 279
4.1.2.10 Blastocystis enterocola 285

4.2 RESULTADOS DE TREMATODOS 291
4.2.1 Distribución y porcentajes 291
4.2.2 Características de los Trematodos encontrados 292
4.2.2.1 Leucochloridium sp. 292
4.2.2.2 Mesocoelium monas 303

4.3 RESULTADOS DE NEMATODOS 309
4.3.1 Distribución y porcentajes de las especies encontradas 309
4.3.2 Descripción de las especies de Nematodos 319
4.3.2.1 Thelandros echinatus 319
4.3.2.2 T. echinatus ssp. 333
4.3.2.3 Parapharyngodon micipsae 339
4.3.2.4 Skrjabinelazia pyrenaica 353
4.3.2.5 Spinicauda dugesii 363

4.4 RESULTADOS DE ACANTOCEFALOS 381
4.4.1 Prosthorhynchus transversus 381

4.5 RESULTADOS DE HONGOS 387
4.5.1 Basidiobolus ranarum 387

5. DISCUSION 393

5.1 DISCUSION SOBRE PROTOZOOS 393
5.1.1 Sobre *Proteromonas lacertae-viridis* 393
5.1.1.1 Comentario sobre las especies de Proteromonas en reptiles y anfibios 393
5.1.2 Sobre *Retortamonas viperae* 398
5.1.2.1 Comentario sobre las especies de Retortamonas en reptiles y anfibios 398
5.1.3 Sobre *Chilomastix bursa* 401
5.1.3.1 Comentario sobre las especies de Chilomastix en reptiles y anfibios 401
5.1.4 Sobre *Monocercomonoides lacertae* 404
5.1.4.1 Comentario sobre las especies de Monocercomonoides en reptiles y anfibios 404
5.1.5 Sobre *Monocercomonas* 1 sp. 406
5.1.6 Sobre *Monocercomonas* 2 sp. tipo *colubrorum* 406
5.1.7 Sobre *Monocercomonas* 2 sp. tipo *maculatus* 407
5.1.8 Comentario sobre algunas especies de *Monocercomonas* en reptiles y anfibios 408
5.1.9 Sobre *Tritrichomonas augusta* 418
5.1.9.1 Comentario sobre Tritrichomonas de reptiles y anfibios 418
5.1.10 Sobre *Trichomitus batrachorum* 419
5.1.11 Sobre *Blastocystis enterocola* 419
5.1.12 Protozoos citados en anfibios y reptiles de la Macaronesia 420

5.2 DISCUSION SOBRE TREMATODOS 423
5.2.1 Sobre *Leucochloridium* 423
5.2.2 Sobre *Mesocoelium* 426

5.3 **DISCUSION SOBRE NEMATODOS** 429
5.3.1 **Discusión sobre los oxyuroideos** 429
5.3.1.1 **Discusión sobre el género Thelandros** 429
5.3.1.2 **Discusión sobre el género Parapharyngodon** 433
5.3.1.3 **Discusión sobre los faringodónidos encontrados en Podarcis dugesii del archipiélago de Madeira** 435
5.3.2 **Discusión sobre los ascarídidos** 435
5.3.2.1 **Discusión sobre el género Skrjabinelazia** 436
5.3.2.2 **Discusión sobre el género Spinicauda** 439
5.4 **DISCUSION SOBRE ACANTOCEFALOS** 443
5.4.1 **Sobre *Prosthorhynchus transversus*** 443

5.5 **DISCUSION SOBRE HONGOS** 444
5.5.1 **Sobre *Basidiobolus ranarum*** 444

6. **CONCLUSIONES** 445

7. **BIBLIOGRAFIA** 449

8. **FOTOGRAFIAS**

9. **APENDICE**

INTRODUCCION

1. INTRODUCCION

Madeira, junto con Azores, Salvajes, Canarias y Cabo Verde, son los cinco archipiélagos, situados en el Atlántico Medio-Oriental, que constituyen la Macaronesia, incluyendo también en este área biogeográfica una pequeña franja de la costa africana situada frente a las Islas Canarias que recibe el nombre de "enclave continental macaronésico".

La herpetofauna del Archipiélago de Madeira (Madeira, Porto Santo y Desertas) es muy pobre, ya que sólo existe un lacértido, Podarcis dugesii, también localizado en Azores y Salvajes. Hay que señalar además que en las Desertas hay un endemismo a nivel de subespecie: P. dugesii mauli. El geckónido macaronésico Tarentola delalandii y los escíncidos Chalcides viridanus y Chalcides sexlineatus han sido citados, pero su existencia actualmente está sin confirmar.

El estudio parasitológico de estas islas no sólo tiene interés desde el punto de vista faunístico, sino que además permite conocer los parásitos de especies endémicas. Otro aspecto de interés es el hecho de que el archipiélago de Madeira incluye desde islotes, islas de muy pequeñas dimensiones en las cuales cabe distinguir una uniformidad fisiográfica general, hasta islas de grandes dimensiones, incluyendo gran diversidad de nichos ecológicos y biotopos. También hay que destacar la importancia, desde el punto de vista biogeográfico, como consecuencia de la localización del archipiélago, próximo a la Península Ibérica y al *Norte de Africa, regiones extremas de los Continentes Europeo y Africano* separadas por el estrecho de Gibraltar, el cual permitió un intercambio faunístico entre ambos continentes durante el Plio-Cuaternario. Este estudio de la parasitofauna en los ecosistemas aislados, ha sido abordado por Mas-Coma (1978, 1979).

Los principales objetivos desarrollados en esta Memoria son los siguientes:

1. Revisión bibliográfica del hospedador y de los grupos de protozoos, trematodos, nematodos y acantocéfalos parásitos de reptiles, así como la actualización de sus claves taxonómicas.
2. Aislamiento, identificación y descripción de las especies parásitas encontradas, acompañadas de los estudios biométrico y estadístico, y de material iconográfico.
3. Estudio de las relaciones filogenéticas y zoogeográficas existentes entre los hospedadores de áreas geográficas próximas, con argumentos parasitarios.

MAPA I



ENCLAVE CONTINENTAL MACARONESICO

REVISION BIBLIOGRAFICA

2. REVISION BIBLIOGRAFICA

2.1 DESCRIPCION DEL AREA GEOGRAFICA DE DISTRIBUCION DEL HOSPEDADOR

2.1.1 Características generales del Archipiélago de Madeira (siguiendo a Marcos Báez y Lázaro Sánchez-Pinto, 1983)

El Archipiélago de Madeira se encuentra situado entre los 33° 10' y 32° 20' de latitud Norte, y entre los 17° 20' y 16° 10' de longitud Oeste. Está formado por una isla grande: Madeira (728 Km^2), una pequeña: Porto Santo (69 Km^2), y una serie de islotes deshabitados: Las Desertas.

Presenta una gran analogía geológica con el resto de archipiélagos macaronésicos (Azores, Salvajes, Canarias y Cabo Verde) al poseer un origen similar, ya que son el resultado de un vulcanismo que se ha mantenido vivo hasta nuestros días y que es una consecuencia más de la tectónica de placas, fenómeno que implica la deriva de los continentes y la contínua expansión del suelo oceánico. Esta identidad de origen lleva a la existencia de estructuras geológicas y paisajísticas similares en los diferentes archipiélagos, como son las calderas, los conos volcánicos, los malpaíses, los estrato-volcanes en forma de pico que coronan muchas islas, los diques y pitones, etc.

Según la moderna teoría de la tectónica de placas, la Litosfera o capa exterior de la Tierra está formada por un pequeño número de placas rígidas que "flotan" sobre la Astenosfera. La Litosfera comprende la corteza y el manto superior de la Tierra, y mide unos 100 Km de espesor. La Astenosfera es una capa fluída y móvil del manto, con un espesor de varios centenares de kilómetros. Las placas litosféricas tienen movimientos relativos entre sí: colisionan, se separan o se deslizan lateralmente, y en sus bordes es donde se producen la mayor parte de los movimientos sísmicos y las erupciones volcánicas.

Los archipiélagos macaronésicos se encuentran situados en la placa africana, la cual se separa de las placas americanas a través de la cordillera submarina dorsal-atlántica. Esta cordillera se extiende a lo largo del Océano Atlántico, desde el norte de Islandia hasta la isla de Bouvet (a 1800 Km. de la costa antártica). La formación de la cordillera dorsal-atlántica se debe al continuo aporte de material magmático procedente del interior de la Tierra. Las suscesivas erupciones volcánicas a lo largo de esta cadena montañosa submarina han hecho crecer el suelo oceánico de tal modo que los continentes americano, europeo y africano, unidos hace unos 200 millones de años, se han ido distanciando más y más (actualmente, unos 2 cm. por año), hasta llegar a su posición actual.

Junto a su origen, la situación atlántica y la influencia que en todos ellos ejercen los vientos alisios del NE que se dirigen hacia el ecuador, hacen que existan asímismo grandes analogías climáticas entre estos conjuntos insulares, con las lógicas diferencias y particularidades de cada uno.

Todos estos archipiélagos (excepto Canarias) estaban deshabitados cuando fueron descubiertos y colonizados por los portugueses. Mucho antes habían llegado a estas islas oceánicas los primeros organismos vivos, asentándose en las mismas, siguiendo un orden ecológicamente establecido.

Los medios de dispersión utilizados para este fin, pueden ser de dos tipos: activos y pasivos. El activo lo llevan a cabo principalmente los animales voladores, pero tanto las plantas como la mayoría de los insectos, y otros animales, presentan desplazamientos pasivos o involuntarios.

Estos desplazamientos pasivos pueden ser:

a) Por el aire, a través de los vientos (anemocoria) pequeños organismos como algas, bacterias, esporas, semillas muy pequeñas, etc., se encuentran en grandes cantidades en el polvo atmosférico y ascienden por corrientes de aire locales siendo transportados a grandes distancias y posteriormente precipitados por la lluvia o las corrientes descendentes del aire. Numerosas plantas presentan dispositivos que permiten a sus semillas viajar muy lejos, tales como vilanos, etc., y muchos insectos son fácilmente transportados por los vientos.
En los archipiélagos macaronésicos, dominan los vientos alisios que provienen del NE, por lo que la flora y fauna cuya dispersión sea por el aire nos muestran una afinidad con la existente al norte de estos archipiélagos.

b) Las corrientes marinas (hidrocoria) principalmente para las plantas superiores (fanerógamas) e insectos. La fauna de vertebrados, entre la que se encuentran los reptiles, se desplaza sobre las llamadas "balsas flotantes", constituídas por troncos aislados o vegetación flotante con tierra incluída que se han separado de los cursos de los ríos y son llevados muchos kilómetros mar adentro.

c) Los animales superiores, principalmente las aves, pueden transportar pegadas al fango de las patas o en el plumaje muchas semillas y pequeños animales (endozoocoria).

d) Las actividades comerciales del hombre han introducido gran número de especies, tanto animales como vegetales, unas veces voluntariamente y otras involuntariamente.

En el aspecto de la dispersión, es de gran importancia la distancia entre las islas y el continente europeo y africano de donde llegan los diversos organismos.

Por otra parte, hay que añadir que es casi seguro que en épocas pasadas hayan existido islas entre los actuales archipiélagos macaronésicos y el continente, que pudieran servir de eslabón en la migración de la flora y fauna continental hacia las actuales islas atlánticas. La abundancia de bancos submarinos a escasa profundidad de la región macaronésica parece confirmar esta hipótesis.

Son numerosas las circunstancias ecológicas que influyen en el establecimiento de las especies. Los mecanismos más importantes en la evolución insular son, por una parte, el aislamiento de las poblaciones y, por otra, la deriva genética actuando sobre el relativamente pequeño número de individuos de las mismas.

Los archipiélagos macaronésicos presentan una serie de influencias del continente más cercano, Europa o Africa según los casos, que condicionan el establecimiento y posterior desarrollo de la flora y fauna en estas islas. Así, la flora y fauna de las Azores presenta grandes influencias de la Europa atlántica; Madeira, de la Península Ibérica; Canarias, de la región mediterránea y norte de Africa; y Cabo Verde, del norte de Africa y de la zona afrotropical.

Por otro lado, la distancia de los archipiélagos al continente más próximo condiciona -en parte- la mayor o menor riqueza biológica de los mismos. Desde este punto de vista, Canarias, que es el archipiélago más cercano a un continente, Africa, es también el más rico, mientras que Azores, que es el más alejado de un continente, Europa, es el más pobre en especies biológicas.

La mayor parte de los endemismos macaronésicos tienen sus parientes más cercanos en especies que viven en las "zonas de influencia" continentales. Estas especies, una vez establecidas en las islas, pueden evolucionar y dar lugar a nuevas razas, especies o incluso, géneros. Sin embargo, otra parte de la flora y fauna de la región macaronésica tiene sus parientes más inmediatos en especies que viven en zonas del Globo muy alejadas de la nuestra.

Muchos autores han supuesto que todas estas singulares afinidades florísticas y faunísticas con regiones tan alejadas a la región macaronésica se deben a una convergencia de caracteres; esto es, especies muy distantes entre sí presentan una morfología similar al desarrollarse en ambientes similares en cuanto a temperatura, altitud, clima, etc. No obstante, la mayor parte de

los investigadores actuales coinciden en que se trata de especies que tienen un origen común.

En el último período geológico (Cuaternario) comenzaron las glaciaciones, lo que hizo migrar a la flora y fauna tethiana hacia el sur, huyendo del cada vez más intenso frío. Sin embargo, casi al mismo tiempo comenzó la desertización del Sáhara, lo que impidió el establecimiento de esa flora y fauna terciaria en todo el norte de Africa, teniendo que refugiarse en los bordes oriental y occidental del continente, desde donde posteriormente colonizaron las islas macaronésicas. Es pues, este origen común la causa de que existan ciertas afinidades entre la flora de estas islas y la del este de Africa.

La supervivencia de una flora y fauna muy antigua en las islas macaronésicas se debe principalmente a dos razones. La primera es consecuencia precisamente de ser islas. El mar ejerce un efecto amortiguador frente a los cambios bruscos de clima, manteniéndose unas condiciones ambientales que aparentemente se han modificado muy poco a lo largo de millones de años.

Por otro lado, la gran diversidad de hábitats ecológicos que se encuentran en las islas, sobre todo en las más altas, ha hecho posible la migración altitudinal según los cambios climáticos del momento, por lo que plantas y animales han podido encontrar un lugar adecuado para su desarrollo. Pese a todo esto, muchas especies han desaparecido ya y otras están en peligro de extinción, amenazadas por algo más peligroso que los cambios climáticos: la especie humana.

2.1.2 Isla de Madeira

Es la mayor de las islas que integran el archipiélago al que da nombre, de forma aproximadamente elíptica (58 Km x 23 Km), con altos precipios y escasos puertos. Se encuentra a 978 Km al SW de Lisboa, y a 545 Km de Cabo Djouchi en Africa.

Fue descubierta en el siglo XIV pero su colonización sistemática comenzó en el año 1419, manteniendo el primitivo nombre de isla de la Madera, o Madeira. Después de menos de un siglo surgió la ciudad de Funchal, como capital y sede episcopal. Excepto el período de dominación española (1580-1640) y un breve paréntesis de ocupación inglesa en la época napoleónica, la isla ha pertenecido siempre a Portugal.

2.1.2.1 Geología

La primera aportación al estudio de la geología de la isla data de 1811, y se debe al inglés Bennet. Posteriormente los investigadores Hartung y Lyell

publicaron hace algo más de un siglo distintos trabajos. En el proceso de formación de la isla, los geólogos distinguen cuatro fases del vulcanismo que se extiende desde el Mioceno hasta el Cuaternario. Los fenómenos que intervinieron en dicho proceso fueron: el vulcanismo constructivo y la erosión destructiva acompañados de movimientos verticales de la isla y del mar (movimientos isostáticos y eustáticos).

La topografía de Madeira es muy característica. Su eje se orienta en dirección Este-Oeste, en donde se asientan las mayores alturas de las islas, y su relieve es muy abrupto, con numerosos barrancos que se dirigen desde este eje central hacia las vertientes Norte y Sur. Sus costas se presentan en una gran proporción en forma de fuertes acantilados (uno de ellos, Cabo Girao, alcanza los 580 m. de altura y está considerado como el más alto de Europa).

De las distintas formaciones geológicas de la isla hay una que destaca sobre las demás: las calderas. Dos de ellas son muy conocidas: Curral das Freiras y Serra de Agua. La primera tiene una altura media en las cumbres que la bordean de 1660 m., alcanzando un máximo de 1860 m. Su diámetro es de 6 Km en el sentido E-O, y de 4 Km en el sentido N-S, su fondo se encuentra a 500 m. sobre el nivel del mar. Las dimensiones de Serra de Agua son semejantes aunque su relieve es menos acusado y se encuentra mucho más poblada y con más zonas de cultivo. En cuanto a las causas de la formación de estas calderas, existen dos hipótesis:

a) han sido el resultado de un vulcanismo explosivo
b) se han formado sólo por acción erosiva.

La tendencia actual es la de considerar que ambos procesos han intervenido en la formación de estas depresiones.

Otra característica morfológica de la isla es la ausencia de playas de arena blanca de origen orgánico. Sólamente en Ponta de San Lourenço, esa especie de "cola" de la isla que constituye la parte más joven de la misma (geológicamente hablando), presenta pequeñas acumulaciones de arenas blancas. La costa norte de esta punta es, al contrario, muy abrupta y con numerosos diques que la erosión marina ha dejado al descubierto.

2.1.2.2 Clima

El clima de Madeira, como el del resto de las islas macaronésicas, está directamente relacionado con los vientos alisios del NE. Además de éstos, otros vientos fríos procedentes del norte hacen que en invierno la temperatura descienda bastante, principalmente en las zonas altas, donde con frecuencia nieva en los meses invernales. Sin embargo, en verano, las temperaturas son cálidas, aunque con frecuencia los vientos del SO causan violentas tormentas

que dejan sobre la isla millones de litros de agua que, inevitablemente, van a parar al mar.

Ocasionalmente Madeira es visitada por vientos secos del Sahara con gran cantidad de polvo en suspensión.

El clima resulta altamente modificado por la orografía, de tal forma que en la vertiente norte las nubes y la lluvia son muy abundantes, las temperaturas algo más bajas y la humedad más alta que en la vertiente sur.

La temperatura de Funchal, la capital, es de unos 18°C de media. Esta varía con la altitud, disminuyendo aproximadamente 1°C cada 150 m. Prácticamente sólo existen temperaturas bajo cero grados en las cumbres más altas (Pico Ruivo, 1861 m., y Pico Ariero, 1810 m.) y en donde duran pocos días.

La humedad relativa es bastante alta en toda la isla (68-70% en Funchal). Las precipitaciones son muy abundantes, con una media anual de 600 mm^3 en Funchal. Existe un incremento de precipitación de alrededor de 150 mm^3 por cada 100 m. de altitud, hasta los 1200-1400 m., por encima de los cuales ya no existe este aumento.

2.1.2.3 <u>Flora</u>

Está integrada por unas 750 especies nativas, de las cuales unas 127 son endémicas de la isla. La vegetación natural ha sido tan alterada por el hombre que ha quedado relegada a los acantilados costeros, a las laderas de los valles y a las partes más inaccesibles de las cumbres.

La distribución de la vegetación comprende en Madeira 3 pisos claramente diferenciados:

a) Piso basal (0-300/400 m.) que incluye el drago, la sabina y el hinojo (funcho en portugués), que dió nombre a la capital por su abundancia en la zona en época de colonización. En este piso destaca como una unidad aparte por sus especiales características Ponta de San Lourenço, con una vegetación más xerófila debido a las escasas precipitaciones en la misma y a la estructura de su suelo. Esta vegetación constituída por herbáceas se presenta muy discontínua debido a la fuerte erosión que las pocas lluvias ocasionan en dicho suelo.

b) Piso montano medio (400-1300 m.) con bosques de laurisilva.

c) Piso montano alto (zona de cumbres, 1300-1800 m.), con brezos. El pastoreo en estas zonas, principalmente de ganado ovino y caprino,

relega el tipo de vegetación natural a las laderas de difícil acceso a los animales.
Muchos de sus endemismos se encuentran en pequeñas zonas de la isla y casi al borde de la extinción.

2.1.2.4 Fauna

El gran número de especies animales de cualquier isla de la Macaronesia, hace necesario hablar de distintos grupos por separado, ya que sus características biológicas, de abundancia y distribución, son muy diferentes entre ellos.

En lo que a herpetofauna se refiere, ésta es muy pobre. Los anfibios están representados por una rana introducida: Rana esculenta, aunque probablemente se trate de R. perezi, especie presente en la Península Ibérica y Canarias. También fue introducida en el siglo pasado la ranita verde, Hyla arborea, pero aunque llegó a ser abundante, hace muchos que desapareció.

De reptiles terrestres sólo existe un lagarto, Podarcis dugesii, que se encuentra también en Azores y Salvajes, el geckónido macaronésico (perenquén), Tarentola delalandii, y los escíncidos (lisas) Chalcides viridanus y Ch. sexlineatus (también en Canarias); éstos últimos citados pero no confirmada su existencia en la actualidad.

Las aves constituyen el grupo de vertebrados terrestres más extensa y variadamente representado. Existen unas 40 especies nidificantes, habiendo sido citadas, por otra parte, más de un centenar de especies migrantes en la isla. Entre la fauna nidificante destacan, como producto del fenómeno de insularidad, razas propias de muchas especies, como la de la paloma torcaz (Columba palumbus maderensis), el reyezuelo (Regulus ingnicapillus madeirensis), el ratonero (Buteo buteo harterti), el pardillo (Acanthis cannabina nana), el pinzón (Fringilla coelebs maderensis), y otros. También están presentes endemismos macaronésicos como el canario (Serinus canarius), la paloma turqué y el caminero, éstos últimos como una raza propia (Columba trocaz trocaz y Anthus bertheloti madeirensis, respectivamente).

Muchas de las especies y subespecies son las mismas que están presentes en Canarias: el cernícalo (Falco tinnuculus canariensis), el mirlo (Turdus merula cabrerae), la tórtola (Streptopelia turtur turtur), el jilguero (Carduelis carduelis parva), el gorrión (Passer hispaniolensis hispaniolensis), etc.

Entre los invertebrados, los insectos son los más abundantes. La fauna entomológica de Madeira es muy rica. Existen unas 600 especies de coleópteros,

350 de dípteros, y les siguen otros órdenes como himenópteros, hemípteros y lepidópteros. La fauna entomológica de la isla sobrepasa con mucho el millar de especies, siendo gran parte de la misma endémica.

Las arañas son también abundantes en número de especies y endemismos. Los moluscos terrestres (babosas y caracoles) han evolucionado, dando lugar a muchas formas endémicas.

En lo que a mamíferos se refiere, se conocen tres tipos de murciélagos y el resto lo constituyen especies introducidas por el hombre como son el ratón, las ratas y los animales domésticos.

2.1.3 Isla de Porto Santo

Situada en el océano Atlántico, a 16° 16' 35" de longitud y a 32° 59' 40" de latitud, a unos 45 Km. al NE de Madeira.

Fue descubierta por el portugués Zarco y Teixeira en el año 1418.

Es la segunda isla más grande del archipiélago de Madeira (69 Km^2 de superficie). Tiene forma irregular de media luna, y mide 12 Km. x 5 Km. Su ciudad principal es Vila Baleira.

Es de formación volcánica con una topografía en general más suave que Madeira, principalmente en el SE cuyas costas poseen una playa de arena blanca y fina de origen orgánico con una longitud aproximada de 9 Km. Su cima más alta es el Pico do Facho, de 517 m., situado al NE de la isla.

Se encuentra rodeada de varios islotes, el mayor de los cuales es Ilheu de Baixo (en el sur), y le siguen Ilheu de Ferro (en el SO) e Ilheu de Cima (en el SE), entre otros.

Debido a sus características geomorfológicas, el clima de Porto Santo es mucho más seco que el de Madeira, con escasas precipitaciones que se concentran en los meses de invierno.

La vegetación está acorde con el clima, y sólamente en las cumbres se encuentran representantes de Erica scoparia, Laurus azorica, ... La vegetación xerófila está mejor representada. No tiene bosques pero sí extensos cultivos de vides y cereales, estando gran parte de la isla dedicada a pastos para el ganado.

La fauna, tanto de vertebrados como de invertebrados, es muchísimo más

reducida que en Madeira. Entre los primeros se encuentra el lagarto Podarcis dugesii, una treintena de especies de aves, la mayoría de ellas migratorias, y los mamíferos introducidos por el hombre.

También aquí, como en otras muchas islas e islotes macaronésicos, abunda la pardela cenicienta (Calonectris diomedea).

Los insectos y arácnidos están bien representados e incluyen también muchas especies endémicas.

2.1.4 Las Desertas

Con este nombre se conocen a un grupo de tres islas situadas a 22 millas (unos 35 Km.) al SE de Funchal y que se denominan: Ilheu Chao, Deserta Grande y Bugio, dispuestas una a continuación de otra en este orden y en dirección N-S. Las tres están bordeadas de acantilados y la altura máxima se encuentra en Deserta Grande: 478 m., mientras que el área total de las mismas alcanza casi los 15 Km^2, repartidos como sigue: Deserta Grande, 10 Km^2; Bugio, 4 Km^2; e Ilheu Chao, 0.5 Km^2.

El conjunto de estas tres islas se encuentra separado de Madeira por una profundidad de menos de 200 metros y, en opinión de los geólogos, comparte el mismo basamento con ésta.

Las precipitaciones son poco abundantes en estas pequeñas islas, y su escasa vegetación está formada principalmente por herbáceas, aunque existen un par de ejemplares de Pinus pinaster en Deserta Grande.

Son muy numerosas las colonias de aves marinas, principalmente de la pardela cenicienta.

Existen datos sobre la introducción y presencia actual de gatos en estos islotes. Son frecuentes también los lagartos, que han sido descritos como pertenecientes a una raza propia de las mismas: P. dugesii mauli.

Entre los artrópodos figura también una araña de gran tamaño: Lycosa ingens, endémica de Deserta Grande.

2.2 REVISION BIBLIOGRAFICA DEL HOSPEDADOR

2.2.1 Familia Lacertidae

2.2.1.1 Encuadre taxonómico

Clase	**REPTILIA** Laurenti, 1768
Orden	**SQUAMATA** Oppel, 1811
Suborden	**SAURIA** Macartney in Ross, 1802
Familia	**LACERTIDAE** Bonaparte, 1831

2.2.1.2 Generalidades de los lacértidos (siguiendo a Arnold y Burton, 1978)

Existen unas 180 especies de Lacértidos que se encuentran en la mayor parte de Europa, Africa y Asia. Todos sus miembros son saurios diurnos, escasamente especializados, con cuerpo relativamente largo, de cabeza bien definida, cola larga y patas bien desarrolladas. La parte superior de la cabeza y el vientre están cubiertos de escamas grandes y poseen poros femorales.

Todos son cazadores activos depredando principalmente invertebrados, aunque algunos toman igualmente cantidades variables de alimentos vegetales.

La competencia entre especies que viven juntas se evita de diversas maneras. Por ejemplo, los lagartos verdes consumen piezas más grandes que los demás, y muchas especies tienden a cazar en lugares diferentes. Así, en una misma localidad, es corriente que algunas especies vivan en el suelo de lugares abiertos, otras vivan en la vegetación densa, y algunas puedan trepar por las superficies rocosas en algunas áreas. Las diferencias en el hábitat pueden ser útiles a veces para confirmar identificaciones. Muchos de los rasgos característicos de las especies de Lacértidos están relacionados con el lugar donde viven y cazan. Por ejemplo, las especies que se ocultan en rocas tienden a ser muy aplanadas, y las formas que cazan entre la vegetación son frecuentemente verdes.

Los machos de los lacértidos luchan a menudo, o por lo menos, se exhiben uno frente a otro en la estación reproductora. Muchas especies tienen una postura característica de amenaza, con la cabeza inclinada hacia abajo, la garganta hinchada y el cuerpo aplanado dorsoventralmente. Esto pone de manifiesto las partes inferiores, a menudo vivamente coloreadas, que pueden variar entre las especies y pueden ser, a veces, importantes como medio de reconocimiento, tanto para los lagartos como para los observadores de los mismos.

Todos los lacértidos ponen huevos, excepto la lagartija de turbera (Lacerta vivipara), que pare crías vivas. El tamaño de la puesta varía; en especies pequeñas es de 1-4 huevos, pero en formas más grandes el número es mayor (hasta 23 en algunos lagartos verdes de gran tamaño). Algunas especies más pequeñas de lacértidos realizan también puestas grandes. El tiempo que transcurre hasta la eclosión es bastante variable, aunque en las especies pequeñas suele ser de unas 6 semanas. Los lacértidos más grandes son a menudo longevos; L. lepida ha sobrevivido 20 años en cautividad.

En general, los machos de los lacértidos tienen la cabeza más grande, el cuerpo más corto y los poros femorales más desarrollados que las hembras. También la base de su cola está a menudo dilatada en la estación reproductora. Los animales jóvenes tienen cabezas relativamente más largas y redondeadas, ojos relativamente más grandes y colas más cortas que sus progenitores.

El estudio de la coloración y el diseño en el género Podarcis ha cobrado auge en los últimos años, al reconocerse su importancia como método que permite separar especies próximas (Pérez Mellado y Galindo, 1986), habiéndose publicado excelentes trabajos al respecto por Galán (1986) y Gosa (1987), todos ellos sobre las especies ibéricas del género.

2.2.1.3 Podarcis dugesii

En el género Podarcis se encuentran incluídas 37 especies, distribuídas por Europa, suroeste de Asia y, norte y oeste de Africa.

Dumeril y Bibron (1836) indican que Podarcis dugesii es endémica del archipiélago de Madeira y de las Islas Salvajes, donde está asociado con el gecko Tarentola delalandii.

Arnold (1973) considera que P. dugesii está emparentada con P. andreanszkyi y P. perspicillata en el noroeste del continente africano.

En un estudio por Baracallado y Oromi sobre las Islas Salvajes (1978), indicaron que eran pequeños lagartos, muy abundantes, sobre todo en Gran Pitón, donde se refugiaban frecuentemente en las madrigueras de los paíños (aves marinas -Pelagodroma marina- que construyen sus nidos en forma de túneles). Se encuentra también en Azores, Desertas y Madeira, y fue citada en las Canarias orientales, aunque probablemente por error.

No queda claro si la existencia en las Salvajes, entre Madeira y las Islas Canarias, es debida al hombre, aunque en las Azores sí ha sido introducida por él. Según Chaves (1911) fue alrededor del año 1860 en Sao Miguel, por "soldados que vieran d'Elvas para o castello de S. Braz". En cambio,

Morelet (1860) y Drouet (1861) mencionan la especie alrededor de 1860 ya en Graciosa, sobre la que según el primero debería estar incluso limitada.

Las islas Canarias presentan existencia dudosa de P. dugesii, aunque en 1819 Dumeril y Bibron, lo mencionan en Tenerife, en donde en una expedición fue recogido un ejemplar juvenil en Orotava. Cyren (1934) pone en tela de juicio la existencia de la especie en Tenerife, pues no son conocidos nuevos hallazgos. De este modo, la evidente propagación ocasionada por el hombre, de animales individuales entre las Canarias y Madeira, ocurre también a la inversa, como lo demuestra un documento de Gallotia gallotia canarios en Funchal (Madeira).

Boulenger, en 1920, realiza el estudio biométrico de distintos ejemplares de Madeira y las Azores, dando como valores máximos: longitud hocico-cloaca, 80 mm.; longitud de la cola, 135 mm.; longitud de los miembros anteriores, 29 mm.; longitud de los miembros posteriores, 39 mm.

Mertens (1938) da como valores máximos para la población de Deserta Grande 71 mm. de longitud hocico-cloaca para machos, y 63 mm. para hembras. Según datos de Boulenger (1920) los ejemplares de Salvajes y Porto Santo son también más pequeños que los de Madeira.

Caracteres morfológicos diagnósticos

En 1986 Richter publicó un amplio trabajo sobre P. dugesii de Madeira, dando el siguiente diagnóstico: "con una longitud corporal máxima de 23,5 cm. aproximadamente, es una de las especies más grandes y robustas del género, la cola en la mayoría, es algo más corta y el doble de la longitud hocico-cloaca, con alternancia de verticilos cortos y largos. Vientre con 8 filas de escamas longitudinales. El párpado inferior presenta escamas medias aumentadas, que marcan el inicio de la trasparencia. La lámina superciliar en el cráneo es delgada, o no está osificada (en las hembras). Fontanela esternal oval (en Podarcis s.sp. la mayoría de las veces tiene forma de corazón). Patas de los lados de la interclavícula dirigidas hacia atrás. En el típico epitelio, en forma de gancho del hemipene de Podarcis, se observan espínulas diminutas en los extremos de cada célula".

El tamaño de estas lagartijas varía con la altitud, siendo mayores las que se observan a menor altura. Influyen el clima y la población humana, localizándose en mayor número alrededor de poblaciones, sitios de acampada, etc. Puede ocupar un nicho más amplio que la mayoría de las especies de su género.



Dos ejemplares macho de Podarcis dugesii de Madeira





Ejemplo de distintos tipos de coloración en Podarcis dugesii



Como características externas presenta aspecto robusto y fuerte, cabeza relativamente afilada y, especialmente en los machos, hinchada en la zona de las mejillas. Cuello y región de la garganta igualmente ancha o más ancha que la cabeza; el cuerpo relativamente fuerte y aplanado (Boulenger l.c.).

Las patas posteriores se encuentran dispuestas hacia delante; las de las hembras llegan a los hombros, mientras que las de los machos son significativamente más largas.

Los valores de la longitud de la cola rara vez alcanzan el doble de los de la longitud hocico-cloaca (70 mm. de media), la mayoría de las veces permanecen por debajo.

Coloración

La coloración es muy variable. Como color básico del dorso, prevalece el pardusco, que puede variar del gris al verde y hasta el negro. La mayoría de las veces presenta unos puntos o manchas amarillas o verdosas claras, que casi siempre tienden a formar líneas largas que van desde la supraciliaria hasta la base de la cola. En los flancos, frecuentemente presentan una línea larga oscura, algunas veces moteada en claro.

En los machos más desarrollados se pierde el dibujo de rayas más o menos claras. El abdomen es, normalmente, color crema o amarillo, con o sin manchas negras. Tanto Boulenger (1920) como Klingelhöffer (1957) y otros autores, *mencionan que en el abdomen de los machos pueden contrastar colores* naranjas o rojos oscuros junto con el azul, que a veces presenta el cuello. Klingelhöffer indica que se han encontrado también ejemplares con abdomen azul. Sin embargo, en la mayoría de los machos, faltan atributos epigámicos con colores brillantes. Aparecen con relativa frecuencia ejemplares parcial o totalmente melanísticos, los cuales muestran a menudo tonos azulados.

Sarmento (1948) relaciona las diferentes coloraciones de P. dugesii con las características de las distintas zonas de la isla de Madeira.

Aunque las poblaciones insulares melánicas son frecuentes en el género Podarcis (Arnold, 1973), no existen referencias de individuos melánicos en Madeira. Al parecer, las poblaciones melánicas están restringidas a las vecinas islas Desertas, aunque Crisp *et al.* (1979) capturaron un individuo melánico en la isla de Porto Santo.

Estos últimos autores presentan algunos datos sobre el diseño de esta especie de forma esquemática, atendiendo sólamente a la presencia o ausencia de líneas dorsolaterales y al punteado dorsal. Asímismo, señalan que la colo-

ración ventral puede cambiar rápidamente. En las capturas realizadas en el campo y en los ejemplares mantenidos en cautividad nunca han observado dicho cambio drástico de coloración.

Richter (1986), en su reciente trabajo de recopilación, indica sólamente algunos aspectos sobre la coloración dorsal que no incluyen todos los tipos existentes, haciendo referencia además a algunos tipos de coloración ventral señaladas por autores precedentes.

El último trabajo publicado hasta la fecha sobre colorido y diseño de P. dugesii, es el de Báez (1990), estudiando 323 ejemplares: 40 juveniles, 148 machos y 135 hembras, capturados en agosto de 1987 en la isla de Madeira, aunque no tiene en cuenta las localidades en que fueron colectados los individuos analizados. "La variabilidad del diseño dorsal es elevada, aunque existen dos tipos básicos: uno que consiste en el punteado dorsal y otro en el que la banda vertebral es ancha (de color pardo) y está flanqueada por dos líneas dorsolaterales blancas, característico de individuos jóvenes y de hembras adultas. Entre ambos tipos se encuentran diseños intermedios como en aquellos ejemplares (de ambos sexos) que presentan el punteado sobre fondo negro en los laterales, mientras que la zona dorsal es uniformemente pardo-clara u oscura. Otros individuos, en cambio, presentan un reticulado difuso en todo el dorso, o bien el dorso totalmente oscuro con dos líneas dorsolaterales blancas muy nítidas".

Estas lagartijas son muy abundantes, aunque es difícil evaluar su número por esconderse bajo piedras. Cook (1983) en un trabajo realizado sobre la densidad de lagartos en Madeira, indica que capturaban de 2 a 33 ejemplares en media hora de espera utilizando de 4 a 8 trampas en localidades situadas por debajo de los 300 m. de altitud.

P. dugesii no tiene competidores naturales y su alimentación es muy variada. Estos factores contribuyen a que esté presente en una gran diversidad de hábitats en la isla.

Un factor que contribuye a la relativamente alta densidad, puede ser la ausencia de competidores y de predadores. Algunas ratas, gatos y perros vagabundos se han convertido en predadores desde su introducción en las islas por el hombre. Algunas de las aves presentes en las islas (gaviotas, aves de rapiña) son predadores potenciales de P. dugesii (Sturan, 1969). La relación entre el número de predadores y de presas puede interpretarse como una medida de la abundancia de comida.

También el hecho de que es omnívoro, pudiéndose alimentar de pequeños artrópodos (hormigas, coleópteros, larvas, etc.), moluscos o de vegetales

(hojas, frutos, semillas), influye en su abundancia. Rhode (1925) informa acerca de ejemplares en terrario, que comen granos de uva. Mertens (1935) observó en Madeira su capacidad trepadora para comer zarzamoras (Rubus). Elvers (1977) informa acerca de ejemplares que toman el néctar de las flores e incluso llegan como fecundadores.

En 1981, Sadek estudió la dieta de esta lagartija, examinando el contenido intestinal de unos 1700 ejemplares del archipiélago de Madeira y de las Islas Salvajes. Indicó que la dieta varía según el hábitat y la geografía, consistiendo en una gran variedad de invertebrados y numerosas partes de vegetales. El grado de herbivorismo es correlativo con el sexo de los lagartos y su tamaño. El conseguir alimento y la especialización en la dieta están siempre relacionados. Los machos son mayores que las hembras. Primariamente son insectívoros la mayoría (Avery, 1966; Dareusky, 1967) y cuando están creciendo, comen mayor cantidad de plantas (herbívoros) ya que les aporta los hidratos de carbono que necesitan.

Reproducción

Datos exactos sólo se han obtenido de especies criadas en cautiverio, el comienzo del apareamiento es en Abril, aproximadamente 3-4 semanas después de finalizar el descanso hibernal. Las puestas se depositaron de Mayo a Agosto en el intervalo de 5-8 semanas, realizándose 3 puestas por hembra.

Los jóvenes eclosionan después de 80-91 días, con una temperatura de 28-30°C durante el día, y de 20-25°C por la noche, y miden 85-93 mm. de longitud corporal, y de 30-35 mm. de longitud cabeza-cloaca.

Comportamiento

Como casi todos los lacértidos, son activos durante el día. Las únicas observaciones en cuanto al comportamiento, provienen de Crisp *et al.* (1979). Estos observan en el estío que el tiempo de mayor actividad es antes de las 11 horas y después de las 16 horas, observándose por las mañanas baños de sol de hasta 10 minutos seguidos. La manera característica de alzar las patas no tiene ninguna relación con el sustrato. En las horas intermedias del día, las de más calor, se mantienen la mayoría de las veces a la sombra, excepto cuando son atraídos por animales de captura.

El gran carácter luchador, mencionado por Mertens (1926), especial de los machos, conduce al siguiente epígrafe: "El conjunto de comportamientos y el apareamiento no se diferencian esencialmente en la forma de aparición (fenotipo) de otras especies del género. El apareamiento en sí discurre en las especies típicas a través de mordeduras en los flancos" (véase Böhme & Bischoff, 1976).

Los machos muestran una marcada territorialidad, las luchas son llevadas a cabo con gran dureza, en relación con ésto, podría ser especialmente rápida la capacidad de regeneración de la cola (90% de colas están regeneradas en 12 semanas)(Bryant & Bellairs, 1967).

La comunicación óptica con ayuda de señales epigámicas de color, podría aportar sólo escaso significado, ya que las señales luminosas son muy escasas. El comportamiento de P. dugesii (compresión del cuerpo, abombamiento de la garganta), que normalmente se acompañan de señales de color variables, pueden estar aquí al servicio de la comunicación óptica, a través de un aumento de contornos.

Ecología

Biotopo: primitivamente habitante de espacios pedregosos y de roca, de carácter luchador se muestra P. dugesii extremadamente versátil en su hábitat de elección, y se encuentra con frecuencia, al menos en el archipiélago de Madeira, en muchas localidades y diferentes biotopos.

Rohde (1925) sitúa su hallazgo en la zona de la costa; según Klingelhöffer (1957) viven también a gusto en el interior de la isla, cerca de lugares con agua, en cañadas rocosas, donde los escondrijos predominan en las cercanías de riachuelos. Crisp *et al.* (1979) condujeron sus estudios de población también, a las inmediaciones de un riachuelo, donde viven sobre arena rojiza, rodeada de rocas negras y sin vegetación.

Comparten su hábitat con el hombre (Weinberge), extendiéndose hasta dentro de las poblaciones; ésto fue citado también por Rohde (1925) y Mertens (1926).

Subespecies de *Podarcis dugesii*

Mertens, en 1938, cita una subespecie melánica que se encuentra en las Desertas: se trata de Lacerta dugesii mauli, hallada en Deserta Grande.

Sadek, en 1981, observó que P. dugesii presentaba alguna variación entre las poblaciones de los diferentes grupos de islas del archipiélago de Madeira.

La subespeciación de P. dugesii se realiza conforme a los tradicionales criterios establecidos por Mertens (1938):

P. dugesii dugesii (Milne-Edwards, 1829): características morfológicas como las dadas en el diagnóstico de Richter (1986), sin embargo hay 6 hileras longitudinales de escamas ventrales.
Distribución: archipiélago de Madeira (excepto el grupo de las Desertas), Azores y ocasionalmente Salvajes.

P. dugesii mauli (Mertens, 1938): longitud cabeza-cloaca en machos hasta 71 mm., en hembras hasta 63 mm. 8 hileras longitudinales de escamas ventrales, hasta el 33% del total de individuos, en lugar de 6. Coloración fuertemente oscurecida, a menudo melanítica.
Distribución: Islas Desertas, en Madeira.
Un individuo oscuro citado por Boulenger (1920) en Bugio (del grupo de Desertas) debería considerarse dentro del área de la subespecie.

A esta subdivisión de la especie hay que añadir, que próximamente la validez de P. d. mauli puede ser puesta en duda, ya que son conocidos ejemplares de Madeira de parecida coloración e incluso totalmente melaníticos. Sin embargo, si se reconoce la subespecie de esta isla, debe considerarse entonces como su área de extensión mínima, todo el grupo de las Desertas, y no sólo Deserta Grande.

Las poblaciones de las Azores provienen con bastante seguridad de Madeira, y pertenecen sin ninguna duda a P. d. dugesii. Queda más dudoso el status de la población de Salvajes, que junto al escaso número de poros femorales, también están caracterizados por un crecimiento pequeño.

2.3 REVISION DE PROTOZOOS

Siguiendo a Levine *et al.* (1980) hasta el taxón de Orden, la sistemática de los protozoos encontrados en el presente trabajo es la siguiente:

REINO PROTISTA Haeckel, 1866
Subreino PROTOZOA Goldfuss, 1818, enmed. Siebold, 1845
Phylum SARCOMASTIGOPHORA Honigberg & Balamuth, 1963
Subphylum MASTIGOPHORA Diesing, 1866
Clase ZOOMASTIGOPHOREA Calkins, 1909

Orden PROTEROMONADIDA (Grassé, 1952) Vickerman, 1976
Familia PROTEROMONADIDAE Grassé, 1952
Género Proteromonas Künstler, 1883

Orden RETORTAMONADIDA Grassé, 1952
Familia RETORTAMONADIDAE Wenrich, 1932
Género Retortamonas Grassi, 1879
Género Chilomastix Alexeieff, 1912

Orden OXYMONADIDA (Grassé, 1952) Honigberg, 1963
Familia POLYMASTIGIDAE Bütschli, 1844
Género Monocercomonoides Travis, 1932

Orden TRICHOMONADIDA Kirby, 1947, enmend. Honigberg, 1974
Familia MONOCERCOMONADIDAE Kirby, 1944, enmend. Honigberg, 1963
Subfamilia TRITRICHOMONADINAE Honigberg, 1963, enmend. Brugerolle, 1976
Género Tritrichomonas Kofoid, 1920
Subfamilia TRICHOMONADINAE Chalmers & Pekkola, 1918, enmend. Kirby, 1946
Género Trichomitus Swezy, 1915

PROTOZOA "INCERTAE SEDIS"

Género Blastocystis Alexeieff, 1911

2.3.1 Orden PROTEROMONADIDA (Grassé, 1952) Vickerman, 1976

Flagelados parásitos con uno o dos pares de flagelos heterodinámicos, sin axostilo; mitocondria única que se curva alrededor del núcleo y distante de los cinetosomas, sin extenderse a lo largo del cuerpo y sin kinetoplasto

Feulgen +. Aparato de Golgi, en forma de banda que bordea el rizoplasto, que se extiende desde los cinetosomas a la superficie del núcleo y a la mitocondria.

Antiguamente el orden incluía un grupo heterogéneo de protozoos flagelados, hoy día pertenecientes a Choanoflagellida, Kinetoplastida, Retortamonadida y Proteromonadida. Vickerman sugirió restringir el número a una sola familia.

2.3.1.1 Familia PROTEROMONADIDAE Grassé, 1952

Proteromonadidae, la única familia del Orden Proteromonadida, comprende dos géneros: Proteromonas y Karotomorpha. Estos flagelados se caracterizan por *poseer una gran mitocondria única, la cual a diferencia con los kinetoplástidos* no posee un área morfológicamente diferenciada que contenga ADN. Viven como comensales inofensivos en anfibios, reptiles y en varias especies de mamíferos.

Posición taxonómica

La familia Proteromonadidae Grassé, 1952 se incluye en el Orden Proteromonadida (Grassé, 1952) Vickerman, 1976, de la Clase Zoomastigophorea Calkins, 1909.

Las relaciones entre los géneros Proteromonas y Karotomorpha fueron puntualizadas por Grassé, 1929 en un estudio citológico extenso sobre Proteromonas lacertae-viridis y Karotomorpha bufonis. Sin embargo estos resultados tienen poca consideración en clasificaciones propuestas por otros investigadores. Muchos libros de texto sitúan a Proteromonas y Karotomorpha en diferentes familias de órdenes distintos. Proteromonas se sitúa generalmente en Bodonidae y Karotomorpha en Polymastigidae o Tetramitida. Grassé, 1952, sitúa a Proteromonas y Karotomorpha juntos en el Orden Proteromonadida, aunque propone distintas familias, Proteromonadidae y Karotomorphidae, para cada género atribuyendo a Travis, 1934, la última familia. Sin embargo tanto Grassé como Travis definen sólo el género pero no la familia.

A principios de 1960, la gran mitocondria de Proteromonas fue considerada similar a la mitocondria-kinetoplasto de los tripanosomas y bodónidos (Joyon, 1963). Por lo tanto Honigberg, 1963, incluye la familia Proteromonadidae en el Suborden Bodonida Hollando, 1952, del Orden nuevo Kinetoplastida. Tal clasificación se contradice con los trabajos de Brugerolle & Joyon, 1975, al microscopio electrónico, partidarios de mantener el Orden Proteromonadida de Grassé. El kinetoplasto y bolsa flagelar, dos grandes características de diagnóstico en Kinetoplastida, están ausentes en Proteromonas. Por otra parte, la estrecha relación entre Karotomorpha y Proteromonas ha sido confirmada a

nivel estructural (Brugerolle & Joyon, 1975). El grado de homología entre los géneros verifica la fusión de Proteromonadidae y Karotomorphidae en una familia única.

Diagnóstico taxonómico actual

Los miembros de la familia Proteromonadidae son flagelados uninucleados, equipados con dos o cuatro flagelos, una única mitocondria grande, aparato de Golgi, rizoplasto y centrosoma. El cuerpo está limitado por una película plegada en láminas que contiene microtúbulos subpeliculares. Ausencia de kinetoplasto y bolsa flagelar (reservorio flagelar). Todas las especies son parásitas.

Género tipo: Proteromonas Künstler, 1883.

Géneros y especies

Los géneros de la familia Proteromonadidae difieren en el número de flagelos, forma y localización del aparato de Golgi, ultraestructura del rizoplasto y ultraestructura de la película.

Género Proteromonas Künstler, 1883
(Sinónimos: Monocercomonas Grassi, 1879 pro parte; Heteromita Grassi, 1881 (no Dujardin, 1841); Bodo Prowazek, 1904 (no Bütschli, 1887); Prowazekella Alexeieff, 1912; Prowazekia Swezy, 1916; Schizobo Chatton, 1917).

Introducción

La confusión existente en la nomenclatura nos lleva a reseñar el siguiente bosquejo histórico:

Grassi, en 1879, denomina Monocercomonas lacertae-viridis a un protozoo con dos flagelos, parásito rectal de lacértidos. En 1881 le llama Hetermonita lacertae. Butschli en 1884 lo incluye dentro del género Bodo por poseer dos flagelos, uno anterior y otro posterior.

En 1911, Alexeieff demuestra que existen diferencias entre los verdaderos Bodo y este flagelado, y por ello lo retira de este género y utilizado el segundo nombre de Grassi, pero debido a que Heteromita es sinónimo pro parte de Bodo, no puede ser válido. Alexeieff, 1912, crea un nuevo nombre para el género, Prowazekella. Swezy, 1916, no lo considera y lo incluye en Prowazekia. Este cambio consagra dos errores: primero, el no haber tenido en cuenta que el género Prowazekia era sinónimo de Bodo, y segundo no concuerda con las características genéricas.

En 1917, Chatton observa organismos con dos flagelos, saliendo del quiste, y crea para ellos el nuevo género Schizobo. Grassé, 1926, demostraría que se trataba en realidad de Proteromonas y el nombre Schizobo desaparece de la nomenclatura.

Künstler, 1883, había creado el género Proteromonas para un parásito intestinal del "cistude" al que denomina P. regnardi. En 1889 denomina Proteromonas dolichomastix a un flagelado de la lagartija de pared, idéntico a Heteromita lacertae de Grassi. Lo chocante era que Künstler en 1883 reconociera a Heteromita de Grassi y dudara en relacionarlo con un Bodo.

Grassé, 1926, no está de acuerdo con el nombre dado por Dujardin, 1841, ya que Heteromita se refiere a especies con un flagelo anterior fino y un flagelo posterior grueso, disposición inversa a la que se presenta en Proteromonas. Debido a la confusión existente sobre la identidad genérica y posición sistemática, Grassé, en 1926, lo aclara y revive el nombre genérico de Proteromonas ya erigido anteriormente por Künstler.

Diagnosis

Biflagelados heterodinámicos piriformes sin axostilo, de 10-30 μm de longitud con las características del Orden. La mitocondria con forma de judía se curva alrededor del núcleo. En la superficie anterior del núcleo, un aparato de Golgi en forma de anillo encierra el rizoplasto que va desde los cinetosomas a la mitocondria.

Proteromonas se divide normalmente por escisión binaria, aunque en P. lacertae-viridis también ha sido descrito un estado trofoquístico, de gran tamaño (¾ 100 μm), que experimenta morfogénesis, cariocinesis y finalmente plasmotomía (Grassé, 1926, 1929), también se han descrito pequeños quistes de resistencia.

Especies de Proteromonas se encuentran en el intestino posterior de lagartijas y salamandras (Grassé, 1929), así como en el intestino de cobayas.

Morfología y ciclo biológico

Son tres los estados que se encuentran en el ciclo biológico del género Proteromonas: el trofozoito, el trofoquiste y el quiste de resistencia.

Los quistes de resistencia al ser ingeridos por un hospedador determinado, se desenquistan, y de la célula sale un flagelo que se divide longitudinalmente. Bajo condiciones especiales, el trofozoito pierde su aparato locomotor, se rodea de una membrana gelatinosa y aumenta considerablemente de

tamaño, multiplicándose el número de núcleos. Estos individuos y los provenientes de la escisión longitudinal se enquistan y son expulsados al exterior con las heces.

Los trofoquistes son demasiado frágiles y no resisten la desecación, siendo los quistes de resistencia los que aseguran la diseminación de estos flagelados.

El trofozoito, observado al microscopio óptico, tiene un cuerpo alargado, que se estrecha posteriormente, con dos flagelos libres, que se originan en los cinetosomas dispuestos en posición ortogonal, en el ápice del cuerpo. El rizoplasto se extiende desde los cinetosomas hasta el núcleo. El aparato de Golgi, claramente visible mediante tinción con Protargol, está localizado anteriormente al núcleo. El núcleo, redondeado, está situado en la parte anterior del cuerpo. Un centrosoma pequeño y oval que se adhiere a la membrana nuclear se visualiza después del tratamiento con Protargol. Frecuentemente se divide en dos centrosomas hijos con diferentes posiciones a lo largo de la membrana nuclear. Una única mitocondria voluminosa, de forma variable, está situada cerca del núcleo en posición posterior o posterolateral. Se aprecia en ejemplares teñidos por Hematoxilina férrica pero no queda impregnada con Protargol. La mitocondria fue nombrada erróneamente "cuerpo basal" por los primeros autores, o cuerpo paranuclear por Nie, 1950, y otros quienes reconocen que este orgánulo no es el aparato de Golgi. Es interesante recoger los términos sinónimos usados por los distintos autores sobre los orgánulos celulares de Proteromonas para así facilitar la comprensión de las descripciones originales a las que nos hemos referido anteriormente (ver Cuadro I).

Brugerolle & Joyon (1975) realizan un estudio al microscopio electrónico de las siguientes estructuras: flagelos y cinetosomas, fibras subpeliculares, rizostilo, mitocondria, retículo endoplásmico, aparato de Golgi, membrana celular, núcleo, y de la división celular.

Respecto a los quistes, son cuerpos esféricos u ovales (3-5 μm). La célula está cubierta por una pared quística de espesor variable y muy densa. En el citoplasma no se aprecia el axonema de los flagelos, únicamente subsiste el rizoplasto cerca del núcleo y la mitocondria. Las vacuolas digestivas han desaparecido. Estos quistes son excretados con las heces y aseguran la diseminación de la especie.

Cuadro I

Orgánulo	Término sinónimo	Autor
Rizoplasto	Ringkorper I	Belar, 1921
	Gránulos subblefaroplásticos	Grassé, 1926
	Cono subblefaroplástico	Moskowitz, 1951
Aparato de Golgi	Ringkorper II	Belar, 1921
	Paracentrosoma	Grassé, 1926, 1952
	Cuerpo prenuclear	Grassé, 1929
		Moskowitz, 1951
	Anillo peririzoplástico	Nie, 1950
	Aparato parabasal	Nie, 1950
Mitocondria	Aparato parabasal	Wenyon, 1920
		Belar, 1921
		Grassé, 1926, 1952
	Cuerpo paranuclear	Nie, 1950
		Moskowitz, 1951

En lo referente a la reproducción, se multiplican por escisión binaria longitudinal al estado de trofozoitos. Los centrosomas existentes separados de los cinetosomas son característicos de la división nuclear.

La mitosis tiene lugar dentro de la membrana nuclear (criptomitosis, mitosis cerrada). El centrosoma se divide primero y los centrosomas hijos emigran a polos opuestos del núcleo. Yuxtapuestos y próximos a la membrana nuclear, son el centro de la división. Se forma un huso intranuclear, después de la separación de los cromosomas, los núcleos se alargan y finalmente los núcleos hijos se separan por constricción nuclear. Durante la telofase la mitocondria se divide en dos.

Grassé, en 1926, describe un modo de reproducción para Proteromonas lacertae-viridis implicando amitosis y esquizogonia, en quistes multiplicativos de gran tamaño (trofoquiste o pseudoquiste); Chatton (1917) y Wenyon (1921) registran quistes semejantes. Wenyon describe un ciclo biológico complejo, considerando al quiste como un estado multiplicativo siguiente al proceso sexual de singamia. Prowazek, 1904, describe un ciclo incluyendo la autogamia.

El proceso descrito por Grassé, en esencia, es el siguiente: en determinadas condiciones el flagelado se redondea y pierde sus flagelos, ya sea por caída brusca o por reabsorción progresiva, y se rodean de una membrana gelatinosa, no comparable a la envuelta quística de la forma de resistencia. Generalmente la formación de estos cuerpos esféricos se efectúa por condiciones adversas. Aumentan considerablemente de tamaño, se produce la multiplicación nuclear y se forman los denominados trofoquistes (=pseudoquistes). los núcleos

no sufren modificaciones, teniendo el mismo aspecto que el que aparece al estado de trofozoito, la mitocondria extremadamente desarrollada abraza a los núcleos por sus extremos redoblados y describe unas curvas sinusoidales, formándose una red con entramado característico.

En un trofoquiste uninucleado, los dos núcleos hijos se alejan para situarse en los extremos de un mismo diámetro, la mitocondria se alarga a modo de balancín contorneado y los extremos se repliegan a modo de gancho o de anzuelo, encerrando los dos núcleos. A continuación los dos complejos celulares, simultáneamente, entran de nuevo en división. Los núcleos hijos se disponen en la periferia, en la región central se encuentra el citoplasma, de aspecto alveolar, y las inclusiones citoplásmicas. Los estados más frecuentes contienen 16 núcleos, siendo menos frecuentes los de 32 ó 64. Algunos trofoquistes llegan a alcanzar los 100 μm de diámetro.

Puede tener lugar la formación de trofoquistes secundarios. Para ello, sufren la plasmotomía y se aíslan por una secreción de mucus que se forma entre ellos. Al cabo de poco tiempo, se redondean y llegan a ser en todos los puntos semejantes al primer individuo que los engendró. Así por este procedimiento, el número de parásitos, crece en proporciones considerables.

En un determinado momento, y cualquiera que sea el número de núcleos del trofoquiste, se segmentan, en un proceso complicado. La plasmotomía se produce por exfoliación y no por constricción circular, la dirección del plano de exfoliación está perfectamente determinado y es constante. El número de planos de exfoliación depende del número de núcleos de que conste el trofoquiste.

Antes incluso de que haya finalizado la segmentación de los elementos monoenérgidos, toman forma ovoide y adquieren los flagelos, terminando así por individualizarse. Cuando los flagelos están completamente desarrollados, se aprecia una gran actividad en el interior hasta que tiene lugar la salida, que puede ocurrir por un punto cualquiera del pseudoquiste. La forma de los flagelados varía ampliamente, en forma de: peón, gorro chino, campana, etc., para llegar a alcanzar posteriormente la forma típica lanceolada.

Por otra parte la segmentación de los trofoquistes se puede obtener experimentalmente por tratamiento con una solución hipertónica, que por efecto de la deshidratación hace que se fragmenten.

Relación parásito-hospedador

Los proteromonas son comensales inofensivos al hospedador y están distribuídos ampliamente por todo el mundo.

Especies de Proteromonas en reptiles y anfibios

Proteromonas lacertae-viridis es el protozoo parásito más común, abarcando un amplio rango de hospedadores entre los reptiles y anfibios.

Grassé, en 1926, hizo un estudio exhaustivo sobre esta especie; Moskowitz en 1951, hace una redescripción con detalles muy completos sobre todas sus estructuras, sin embargo no pudo apreciar los trofoquistes de multiplicación citados por Grassé.

Entre las características diferenciales destacan: dos flagelos de desigual longitud y de distinto grosor, el más grueso dirigido anteriormente oscila entre 3 y 4 veces la longitud del cuerpo, el más fino dirigido posteriormente, rara vez alcanza dos veces la longitud del cuerpo. El cuerpo paranuclear es bastante voluminoso y de forma variable. "Cuerpo parabasal" con forma de anillo.

En el mismo año Grassé redescribe la especie P. longifilla citada por Lemmerman en 1913, parásita de anfibios, Salamandra maculosa. Swezy lo cita también en tres anfibios más de California: Diemyctylus torosus, Plethodon oregonensis y Batrachoseps attenuatus. La característica más destacada de este protozoo es el flagelo anterior extremadamente largo que posee, así como una gran variabilidad en cuanto a la forma: tipo claviforme, rechoncho y acicular.

A partir de entonces fueron creados un gran número de especies. En 1962 Janakidevi describe P. uromastixi de la lagartija Uromastix hardwickii, que posee una peculiar característica: el extremo posterior termina normalmente en un largo proceso caudal, tiene dos flagelos de igual tamaño y son 1.5 veces la longitud del cuerpo. Señala en su descripción que se diferencia de P. lacertidae-viridis en la forma de la estructura blefaroplástica, siendo en esta última en forma de cono, y en P. uromastixi en forma de barra horizontal.

En 1963 Krishnamurthy publica la descripción de una nueva especie de Proteromonas, P. chameleoni del Chameleon zeylanicus, en cuya discusión le diferencia de P. lacertae-viridis en la forma del cuerpo paranuclear, siendo hemisférica, a diferencia de P. lacertae-viridis que tiene forma de cinta densa. También los diferencia en la longitud relativa de los flagelos, siendo en la primera el flagelo grueso el más corto, al revés que P. lacertae-viridis donde el flagelo grueso es el más largo.

Grewal, en 1965, describe P. sanjivei del intestino de la lagartija Mabuya dissimilis, dando como característica diferencial el distinto grosor que presentan sus flagelos.

Krishnamurthy, en 1968, describe P. hemidactyli de Hemydactylus brooki, donde la característica más significativa es la presencia de dos flagelos del mismo grosor, cuando todas las especies descritas anteriormente eran de distinto grosor. También menciona que no posee cuerpo parabasal, el cuerpo subblefaroplástico es arriñonado, y la forma de la mitocondria es de S ó de 8, o simplemente irregular.

En 1978 Bhaskar Rao *et al.* describen dos nuevas especies: P. warangalensis y P. kakatiyae, de Hemidactylus sp. y Mabuya carinata respectivamente. Entre las características más significativas de P. warangalensis destaca la presencia de un único blefaroplasto. La mitocondria esta lateralmente comprimida y presenta unos gránulos, en número de 10 a 15, teñidos intensamente, a los lados del cuerpo parabasal. En P. kakatiyae el cuerpo paranuclear, que rara vez se aprecias justo debajo del núcleo, tiene forma de cinta, varilla o esférica. También presenta un sólo blefaroplasto.

Kulda & Nohynkova (1978) consideran a P. chameleoni, P. hemidactyli y P. uromastixi como sinónimos de P. lacertae-viridis; sobre P. longifilla comentan "probablemente idéntico a P. lacertae-viridis".

Saratchandra & Narasimhamurti, en 1980, describen P. grassei, del intestino de Hemydactylus prashadi. Se caracteriza por la presencia, en el extremo posterior, de una espina ligeramente curvada. Carece de cuerpo parabasal (= Golgi) y cuerpo subblefaroplástico. Los flagelos son de distinta longitud y grosor, siendo el anterior el más largo y grueso.

Estos mismos autores (1980) describen otra especie nueva de Proteromonas, P. waltairensis en la lagartija Hemidactylus prashadi, donde la característica diferencial más importante es el poseer dos flagelos del mismo grosor, el cuerpo parabasal tiene forma de media luna y la mitocondria es hemisférica.

Saratchandra, en 1981, encuentra en Hemidactylus giganteus una nueva especie, P. ganapatii, cuyos flagelos son de igual grosor. El cuerpo subblefaroplástico es arriñonado, la mitocondria en forma de media luna alargada o en forma de S y el cuerpo parabasal es grande y con forma de media luna.

En 1982 Saratchandra & Babu describen P. krishnamurthyi en el recto de Calotes versicolor, con el cuerpo subblefaroplástico en forma de media luna, mitocondria redonda, alargado o con forma decreciente, sin cuerpo parabasal.

En la Tabla XXXV se relacionan todas las especies de Proteromonas anteriormente citadas, acompañado de las dimensiones dadas por sus autores.

En 1984 Saratchandra, Vijayanand & Venkateswarlu aíslan del recto de Mabuya beddomii, en Jordania, una nueva especie, P. mabuiae, sin cuerpo parabasal, con el flagelo anterior mucho más largo y fino, y cuerpo subblefaroplástico pequeño.

En 1987 Carrera identifica, en el contenido intestinal de Tarentola delalandii y Chalcides viridanus, de la isla de Tenerife, unos flagelados que se corresponden con P. lacertae-viridis.

2.3.2 Orden RETORTAMONADIDA Grassé, 1952

Los retortamonádidos son parásitos intestinales, de pequeña talla (5-20 μm), con 2 a 4 flagelos, uno de los cuales es posterior y está asociado con el área citostómica situada antero-ventralmente. Citostoma bordeado por fibrillas. Núcleo anterior, cuerpo basal del flagelo íntimamente asociado con su superficie. Carece de mitocondria y de aparato de Golgi. División intranuclear con mitosis ahusada semiabierta. Con quistes.

2.3.2.1 Familia RETORTAMONADIDAE Wenrich, 1932

La familia Retortamonadidae incluye sólo 2 géneros: Retortamonas y Chilomastix. Estos flagelados se caracterizan por poseer un citostoma manifiesto. Son comensales del tracto digestivo del hombre, de otros vertebrados y de algunos invertebrados.

Posición taxonómica

La familia Retortamonadidae, pertenece al Orden Retortamonadida de la Clase Zoomastigophorea Calkins, 1909. Grassé, en 1952, incluye dentro de su nuevo Orden la familia Cochlosomidae. Sin embargo Kulda & Nohynkova, en 1978, sugieren su inclusión en el Orden Trichomonadida por su similitud en diversas estructuras: al poseer un aparato parabasal compuesto de un cuerpo argentófilo, una fibra parabasal unida al complejo cinetosomal, con axostilo tubular y pelta en forma de media luna.

Las relaciones entre Retortamonas y Chilomastix fueron reconocidas por Alexeieff, 1912; Mackinnon, 1915; Wenrich, 1932; Kirby & Honigberg, 1950, y confirmado por los estudios de ultraestructura (Brugerolle, 1973, 1977). Alexeieff, 1917, fue el primero que unificó este género en una única familia, Embadomonadidae. Más tarde, Wenrich, 1932, estableció la familia Retortamonadidae, basada en el nombre genérico correcto. Durante mucho tiempo se mantuvo el esquema de Blochman, 1895, agrupando los flagelados de acuerdo con el número de flagelos: Retortamonas, con dos flagelos, se incluiría en Proteromonadida, mientras que Chilomastix, tetraflagelado, se incluye en Polymastigida. De

acuerdo con este concepto, cada género estaría situado en una familia distinta: Retortamonas, Retortamonadidae Wenrich, 1932, Proteromonadida Blochman, 1895; Chilomastix, Chilomastigidae Wenyon, 1926, Polymastigida Blochman, 1895.

Grassé (1952) rompió esta tradición y propuso algunos nuevos órdenes, entre ellos Retortamonadida, en el cual puso juntos a Chilomastix y Retortamonas. Su propuesta fue aceptada por el Comité Taxonómico de Protozoólogos y adoptada en las recientes clasificaciones de protozoos.

Ciertas similitudes entre los órdenes Retortamonadida, Diplomonadida y Oxymonadida sugieren un ancestro común (Brugerolle, 1977). Sus representantes tienen dos pares de cinetosomas distintos, y no poseen mitocondria, aparato de Golgi ni orgánulos microcorporales. Los cinetosomas, asociados con componentes fibrilares de un mastigonte, están desarrollados en Diplomonadida y Retortamonadida. La división nuclear en los diferentes retortamonádidos muestra algunas características similares: el huso intranuclear de Oxymonadida y mitosis semiabierta de Diplomonadida. A pesar de esto, son necesarios más datos comparativos para una consideración de la relación filogenética de Retortamonadida.

Diagnóstico taxonómico actual

Los miembros de la familia Retortamonadidae son flagelados uninucleados, con un área citostómica visible situada ventralmente en la parte anterior del cuerpo. Poseen dos o cuatro flagelos. Un flagelo es recurrente y está asociado con el citostoma. Mitocondria y aparato de Golgi ausentes. Todas las especies son parásitas.

Género tipo: Retortamonas Grassi, 1879.

Morfología y ciclo biológico

El ciclo biológico de los miembros de los géneros Retortamonas y Chilomastix comprenden dos estados: el trofozoito móvil, multiplicándose en el intestino del hospedador por escisión binaria, y el quiste, cubierto por una pared gruesa. Los quistes son expulsados con las heces, favoreciendo así la diseminación de las especies.

Los trofozoitos de ambos géneros son piriformes, anteriormente redondeados, posteriormente alargados y dorsoventralmente aplanados. En la parte anterior de la célula se localizan los cinetosomas, un núcleo vesicular y un citostoma.

El citostoma es una estructura muy manifiesta, localizada en posición ventral, tiene una depresión en forma de surco, integrado por componentes fibrilares: microtúbulos, fibrillas y filamentos estriados. La porción final se denomina citofaringe, a través de la cual entran las partículas alimenticias.

La forma y dimensiones del citostoma, así como el tipo y la disposición de las fibrillas asociadas, varía entre los diferentes géneros y especies.

Tanto en el género Retortamonas como en Chilomastix hay cuatro cinetosomas, agrupados en dos pares, en posición ortogonal. En Chilomastix todos los cinetosomas poseen flagelo; en Retortamonas sólo dos, los otros dos son estériles (Brugerolle, 1977). Uno o tres flagelos dirigidos anteriormente, proporcionan el movimiento a la célula. Un flagelo es recurrente y pasa a través del surco citostomal, teniendo unas expansiones aletiformes, visibles al microscopio electrónico, que generan una corriente que hace llegar las partículas alimenticias hacia la citofaringe, donde la endocitosis tiene lugar.

En el citoplasma hay numerosas vacuolas alimenticias y gránulos de reserva de polisacáridos.

Los quistes de Retortamonas y Chilomastix son piriformes, con forma de grano de uva u ovales. Están rodeados por una cubierta espesa de material filamentoso. No tienen opérculo ni poro. En el interior se observan todos los orgánulos citoplásmicos: un núcleo, fibrillas del citostoma, axonemas de los flagelos. Los microtúbulos subpeliculares han desaparecido en parte o están alejados de la membrana.

Brugerolle (1973) observó estados prequísticos en Chilomastix, mostrando desorganización de los microtúbulos subpeliculares y acumulación de vesículas, con un contenido granuloso en la periferia de la célula. Probablemente la función de estas vesículas es la secreción de la pared quística.

Respecto a la reproducción, los trofozoitos de Chilomastix y Retortamonas se multiplican por escisión binaria, aunque aún se desconocen muchos detalles de su división. La mitosis aparece dentro de la membrana nuclear intacta (mitosis cerrada o criptomitosis); los núcleos hijos se separan por constricción nuclear. Los cinetosomas, íntimamente aplicados a la membrana nuclear, en dos grupos opuestos, son el centro de la división.

Los retortamonádidos no se dividen dentro del quiste. Las descripciones de autores antiguos sobre tal proceso (Kofoid & Swezy, 1920) son consideradas como falsas interpretaciones o descripciones de un fenómeno anormal (Geiman, 1935).

Relación parásito-hospedador

La mayor parte de los retortamonádidos son comensales inofensivos. Aparentemente no son muy específicos del hospedador. Al menos algunas especies de Chilomastix abarcan un amplio rango de hospedadores entre animales afines.

Géneros y especies

Los géneros de Retortamonadidae difieren en el número de flagelos y en la estructura del citostoma.

Género Retortamonas Grassi, 1879
(Sinónimos: Embadomonas Mackinnon, 1911; Waskia Wenyon & O'Connor, 1917).

Introducción

En 1879 Grassi inicialmente crea 3 nuevos géneros: Monocercomonas, Retortamonas y Schedoacercomonas.

Se crea una gran confusión, debido a la inclusión de diversas formas, tales como Trichomonas, formas con dos flagelos, etc., dentro del género Monocercomonas. Por ello, Grassi, 1879, subdivide el género Monocercomonas en 4 subgéneros: Monocercomonas, Trichomonas, Retortamonas y Schedoacercomonas.

En 1911 Mackinnon crea el género Embadomonas, para situar a unos organismos con dos flagelos que encontró en el intestino de típulas.

Otra especie perteneciente a este mismo género es la encontrada por Wenyon & O'Connor, 1917, en el hombre, a la que denominan Waskia intestinalis, aunque según Grassé (1926) era evidente que pertenecía al género de Mackinnon.

Grassé, en 1926, sugiere la creación de un nuevo género para adecuar los Monocercomonas de insectos.

Existen grandes discrepancias en cuanto a la integración de los géneros creados por Grassi. Por una parte, Wenyon, 1926, piensa que el género Monocercomonas debería sustituir al género Retortamonas, mientras que Wenrich, 1932, acepta el género Monocercomonas, pero libre de formas dudosas, como sugiere Grassé en 1926.

Finalmente se adopta el nombre genérico de Retortamonas para los individuos con dos flagelos, y Embadomonas pasa a ser sinónimo de éste.

Morfología

Presenta dos flagelos: uno anterior libre y otro recurrente asociado al citostoma. El flagelo recurrente se extiende por todo el surco citostomal, emergiendo fuera de éste. El área citostomal es oval y está sostenida por dos fibras de desigual longitud: la más larga en la cara derecha y la más corta en la cara izquierda del citostoma. Anteriormente, las fibras sostienen entre ellas una membrana arqueada trapezoidal, que forma un tejado en la parte superior del citostoma. La imagen del borde teñido de esta membrana, junto con ambas fibrillas laterales, puede dar la impresión de que existe una única fibrilla citostomal, que rodea el borde anterior del citostoma y se extiende posteriormente a lo largo de cada cara. El núcleo es esférico, con un nucleólo central, situado en el margen anterior del cuerpo.

Brugerolle (1977) realizó el estudio ultraestructural de Retortamonas del intestino de larvas de Tipula. La organización celular es igual que la de Chilomastix, aunque el citostoma es más grande y de los dos cinetosomas en posición ortogonal, sólo uno de cada par está flagelado.

Género Chilomastix Alexeieff, 1912

(Sinónimos: Macrostoma Alexeieff, 1909; Fanapepea Prowazek, 1911; Cyathomastix Prowazek & Wernwe, 1914; Difanus Gäbel, 1914; Tetrachilomastix da Fonseca, 1920).

Introducción

Flagelados del género Chilomastix fueron citados por primera vez en anfibios, por Alexeieff en 1909, bajo el nombre de Macrostoma. Posteriormente el mismo autor lo transfiere al género Tetramitus Perty, 1852. En 1912 diferencia esos organismos y erige al género Chilomastix para acomodarlos.

Morfología

Los parásitos del género Chilomastix presentan cuatro flagelos, tres son anteriores y uno corto recurrente, el cual está confinado al surco citostomal. El área citostomal forma una gran hendidura alargada, cuyos bordes están sostenidos por dos fibras. Una fibra está asociada con el labio citostomal derecho, es larga y envuelve circularmente el margen posterior del surco. La segunda fibra es corta y recta, y se introduce posteriormente en el labio citostomal izquierdo, encima del extremo curvado de la fibra citostomal derecha. Núcleo redondeado, con varios gránulos periféricos basófilos situados anteriormente.

Brugerolle, en 1973, realiza un estudio al microscopio electrónico de este género.

No posee mitocondria ni aparato de Golgi. El retículo endoplásmico típico está repartido alrededor del núcleo y próximo a las fibras subpeliculares.

Las especies de Chilomastix han sido citadas en toda clase de vertebrados y en algunos invertebrados (termitas y libélulas).

Las características diferenciales son las siguientes: tamaño del cuerpo, tamaño relativo y forma del citostoma, posición del núcleo, y la longitud relativa de los flagelos anteriores.

La estructura del núcleo y de los cuerpos basales, usados como caracteres específicos por varios autores, son de escaso valor taxonómico.

Especies de Retortamonas en reptiles y anfibios

La primera mención sobre la presencia de retortamonádidos en reptiles se encuentra en el libro de Wenyon (1926), donde realiza un cultivo de los flagelados intestinales de la tortuga Testudo argentina, cuya estructura era similar a Retortamonas intestinalis, aunque de mayor tamaño. En ese mismo año, Grassé señala la presencia de Retortamonas en Anguis fragilis, denominándola Embadomonas saurarum n. sp., sin embargo no da ninguna descripción.

En 1931 Bishop describe en Rana temporaria, Bufo bufo y Salamandra maculosa, la especie Embadomonas dobelli, cuyas características más destacadas se refieren a la presencia de dos flagelos, uno dirigido anteriormente, largo y fino (casi tan largo o un poco más que el cuerpo); y el otro, situado en el citostoma, más grueso y disminuyendo gradualmente.

El cuerpo no presenta una torsión marcada, como en otras especies: R. blattae y R. agilis. Es rara la presencia de una espina caudal, pero si aparece, nunca es tan larga como la que presentan algunos retortamonas de insectos (R. gryllotalpae).

Bishop señala que al aproximarse la división, el primer signo que aparece es la presencia de dos nuevos flagelos, que nacen en los mismos puntos del flagelo anterior y citostomal ya existentes. No existe diferenciación entre estos nuevos flagelos y los anteriores. El citostoma pasa de estar menos marcado a desaparecer completamente. El cuerpo del protozoo se redondea y permanece así por algún tiempo, viéndose los dos pares de flagelos batiendo separadamente. Los núcleos son al principio esféricos, pero gradualmente llegan a ser ovales. El flagelo citostomal parece perder sus distintivos, se hace casi

recto, y no es fácil distinguirle del otro flagelo. La cromatina de la periferia llega a dispersarse por los núcleos, los cuales se tiñen intensamente.

Msoskowitz, en 1951, encontró retortamonádidos en culebras, utilizando el nombre creado previamente por Grassé, Retortamonas saurarum, a pesar de ser diferente, al no haber sido descrita por su autor; también difieren en tamaño a los citados por Wenyon, dando una descripción muy completa sobre esta especie diciendo que es muy semejante a R. intestinalis en forma y tamaño, pero difiere en la posición del núcleo, situado más anteriormente. Muestran a menudo una punta caudal delgada, que recuerda la proyección vista comúnmente en retortamonádidos de insectos.

Grassé (1952) en su libro ni siquiera cita el nombre creado por él, cuando menciona que encontró Retortamonas en el recto de saurios.

Kulda, en 1959, admite que los organismos considerados como R. saurarum, estudiados en Bufo calamita, Rana esculenta, Lacerta agilis y Anguis fragilis, son idénticos a la especie R. dobelli, teniendo prioridad por lo tanto el nombre creado por Bishop. Desde entonces R. saurarum es considerada sinónimo de R. dobelli.

Al *mismo tiempo describe una especie nueva de* Retortamonas *en la anaconda* Constrictor constrictor constrictor, a la que denomina R. boae, cuyas características diferenciales más destacadas son: el poseer los dos flagelos del mismo grosor y de longitud desigual, uno más corto que el cuerpo, siendo el flagelo anterior más corto que el citostomal. Da una descripción muy completa del citostoma, indicando la presencia de una membrana medio cónica en la parte superior bordeando la fisura citostomal. Kulda señala que únicamente pudo apreciar una fibrilla citostómica, tanto en R. dobelli como en R. boae, y niega su conexión con los cinetosomas, no considerando correctas las observaciones de Nie & Moskowitz. Señala por primera vez la presencia de una citofaringe, término utilizado para denominar a la porción interna final del citostoma.

En 1954, Ansari diferencia R. testudae en la tortuga Testudo argentina, ya que previamente Wenyon (1926) los había observado y considerado similares a R. dobelli, comentando que estos hospedadores estaban parasitados por ambas especies.

En 1962, Janakidevi cita R. cheloni en la tortuga Testudo elegans; destaca por presentar una proyección caudal muy pronunciada, de 1 a 7 μm, y la diferencia del resto de las especies de retortamonádidos descritas, en que las fibrillas citostómicas se originan separadamente de dos cinetosomas distintos.

En 1976, Krishnamurthy & Madre describen R. viperae, hallado en Vipera russeli, con dos flagelos del mismo grosor y desigual longitud, siendo el flagelo anterior generalmente más largo que el citostomal. Citostoma prácticamente inmanifiesto, no apreciando ninguna fibrilla citostómica u otra estructura asociada a el. Se diferencia de R. dobelli porque tiene un cuerpo mucho más grande y flagelos del mismo grosor, pero más pequeño que R. boae, y también se diferencia por la longitud de los flagelos.

Carrera en 1984, encuentra R. dobelli, en Hyla meridionalis de Tenerife y Gomera, así como en Rana perezi de Tenerife y La Palma.

La misma autora en 1987, cita R. viperae en el contenido intestinal de Chalcides viridanus de Tenerife.

Delvinquier & Freeland (1988) encontraron Retortamonas dobelli en Bufo marinus de Australia.

Especies de Chilomastix en reptiles y anfibios

Alexeieff (1909) describe Ch. caullery en el intestino de sapos, ajolotes y salamandras.

En reptiles, los miembros del género Chilomastix son citados por primera vez por Wenyon en 1920, pero solamente los refiere como Chilomastix sp., en dos lagartijas de Egipto, Lacerta agilis y Agama stellio, sin dar ninguna descripción. En 1926 escribe que vio flagelados similares en frotis del contenido intestinal de la salamanquesa Tarentola annulurus del Sudán, hechos por Chalmers y Pekkola.

Grassé (1926), listando los protozoos encontrados en salamanquesas, establece que las especies de Chilomastix "très petit et rare" fueron observadas.

Nie, en 1948, dio una completa relación sobre la morfología de varias especies de Chilomastix. Muchas de sus interpretaciones están basadas en observaciones sobre preparaciones de Protargol, además de las teñidas por las técnicas usadas comúnmente.

Posteriormente, Moskowitz (1951) describe una nueva especie de Chilomastix, Ch. bursa, que encuentra en dos poblaciones de lagartijas: Sceloporus sp. y Ameiva ameiva fuliginosa. No reconoce todas las características estructurales que Nie aporta, particularmente la disposición de los gránulos basales y la relación de las fibrillas citostómicas con la lámina paracristalina. Ch. bursa es semejante a las especies citadas en peces marinos, Ch. bocis (Ale-

xeieff, 1910) y Ch. motellae (Alexeieff, 1912), sobre todo por la presencia de un gran surco citostomal ocupando gran parte de la superficie ventral del flagelado. En tamaño, las especies de las lagartijas son más pequeñas que las observadas en peces. La proyección terminal es más parecida a la de Ch. bocis que a la de Ch. motellae, la cual tiene una punta caudal desarrollada débilmente.

En 1961, Janakidevi da una descripción muy completa de una especie nueva, designándola Ch. wenyoni, donde señala 4 cinetosomas, 4 flagelos, 2 fibrillas citostómicas y un citostoma. Este autor comenta que los cinetosomas están agrupados en dos, del par anterior se originan los dos flagelos anteriores, y el primer cinetosoma del par posterior da origen al tercer flagelo; del otro cinetosoma se origina el flagelo citostomal, el cual es el más corto de todos. La fibrilla citostomal derecha se origina del segundo cinetosoma del par posterior. De la fibrilla izquierda no aprecia su origen claramente, aunque manifiesta que no se origina del mismo lugar que la anterior. La diferencia con Ch. bursa se basa en el tamaño del parásito y en el número de cinetosomas, siendo de 4 en el primero y de 1 en el segundo. También menciona las diferencias existentes entre otras especies de Chilomastix descritas previamente.

En 1970, Krishnamurthy describe Ch. qadrii en Rana tigrina, donde aprecian únicamente 3 cinetosomas; el primero da origen a dos flagelos anteriores, y el segundo al tercer flagelo, que es el más largo. Del tercer cinetosoma se originan la fibrilla citostomal derecha y el flagelo recurrente que se extiende a lo largo del citostoma, siendo este último el más corto. No pudo apreciar la fibrilla citostomal izquierda.

Bhaskar Rao *et al.* (1976) describen otra nueva especie de Chilomastix, Ch. hemidactyli, en Hemidactylus sp. Se caracteriza fundamentalmente por presentar un citostoma corto, que se extiende únicamente a 1/4 ó 1/2 de la longitud del cuerpo, a diferencia con Ch. bursa, que ocupa más de la mitad del cuerpo. Poseen de dos a tres cinetosomas, con dos flagelos más largos que los otros dos; el flagelo recurrente es más largo que el más corto de los anteriores.

Madre (1979) reseña Ch. qadrii como nueva cita de hospedador, en Rana cyanophlyctis, introduciendo unas pequeñas variaciones en el tamaño, por la presencia de una espina posterior. Describe Ch. hemidactyli como nueva especie, a pesar de haber sido previamente descrito por los autores anteriormente mencionados, Bhaskar Rao *et al.* (1976), los caracteres coinciden, únicamente se aprecian algunas variaciones en las dimensiones del parásito. En la discusión hace la comparación con las especies anteriores citadas en reptiles. Se asemeja en sus caracteres generales a Ch. bursa y Ch. wenyoni. Sin embargo, hay varias diferencias que la distinguen de estas dos últimas. Tiene la misma

longitud que Ch. bursa, pero es relativamente más ancho (5,4-11,3 frente a 4-6 μm). También difiere en el tamaño con Ch. wenyoni (10,3 x 7,7 frente a 18 x 6 μm).

Ch. bursa, según descripción original, tiene un blefaroplasto que da origen a todos los flagelos y fibrillas. En Ch. wenyoni está a 2 μm por detrás del extremo anterior, mientras que en Ch. bursa está al final del extremo anterior del cuerpo. En Ch. hemidactyli está al final de extremo anterior del cuerpo, o a 1 μm por detrás. La sustancia endosomal está distribuída en una o varias placas a lo largo de la superficie inferior de la membrana nuclear, en las dos primeras especies descritas. Sin embargo, Ch. hemidactyli tiene gránulos de cromatina dispersos y un endosoma central pequeño.

En 1980 Saratchandra & Narasinhamurti publican una nueva especie, encontrada en el recto de la lagartija Hemidactylus prashadi; en su descripción mencionan la presencia de uno o dos blefaroplastos y de cuatro o cinco flagelos. Comparándola con Ch. wenyoni y Ch. hemidactyli presenta dimensiones semejantes, pero se diferencia por el número de cinetosomas, una punta caudal más corta, y por poseer 4 ó 5 flagelos, dos de los cuales son de igual longitud.

Ch. caulleryi es citado por Carrera (1984) en Rana perezi e Hyla meridionalis de Canarias.

La misma autora en 1987, identifica Ch. bursa en Chalcides viridanus y Tarentola delalandii de Tenerife.

Delvinquier & Freeland (1988) encontraron Ch. caulleryi en Bufo marinus de Australia.

2.3.3 Orden OXYMONADIDA (Grassé, 1952) Honigberg, 1963

Los oxymonádidos poseen 1 ó más cariomastigontes, cada uno conteniendo 4 flagelos, distribuídos en dos pares. Puede haber uno o más flagelos recurrentes, adheridos a la superficie del cuerpo, a mayor o menor distancia. Los cinetosomas de los pares de flagelos están conectados por una estructura paracristalina ("preaxostilo") en la que se encuentran los extremos anteriores de los microtúbulos axostilares. Pueden tener más de un axostilo por organismo y en algunos géneros son contráctiles. Carecen de mitocondria y de aparato parabasal tipo Janicki. Quistes en algunas especies. Parásitos.

El orden incluye tres familias: Oxymonadidae Kirby, 1928; Pyrsonumphidae Grassi, 1892; y Polimastigidae Bütschli, 1844, diferenciándose entre sí por la presencia o ausencia de un rostelo, torsión del cuerpo, morfología del

axostilo y número de flagelos recurrentes.

2.3.3.1 Familia POLYMASTIGIDAE Bütschli, 1844

La familia Polymastigidae incluye oximonádidos primitivos que viven predominantemente en insectos. Algunos miembros del género Monocercomonoides habitan también en el intestino de vertebrados.

Posición taxonómica

La familia Polymastigidae Bütschli, 1844, pertenece al Orden Oxymonadida (Grassé, 1952) Honigberg, 1963, de la Clase Zoomastigophorea Calkins, 1909.

Polymastigidae representa el grupo más primitivo entre las tres familias del Orden Oxymonadida, y todos los oximonádidos aparecidos se derivan de éste. Los géneros más desarrollados, pertenecientes a las familias Oxymonadidae y Pyrsonymphidae, que viven predominantemente en el intestino de termitas, han creado orgánulos adicionales (rostelo), modificando sus órganos originales o complicando la estructura celular por una organización polimonádida.

A pesar de esto, la homología con Polymastigidae aparece claramente en la estructura del mastigonte, en la presencia de un preaxostilo paracristalino, en la estructura del núcleo y en el tipo de división nuclear. Los géneros Polymastix y Monocercomonoides están íntimamente relacionados, siendo Polymastix el más primitivo (Nie & Chen, 1960). El aparato parabasal (Golgi) está ausente en ambos géneros y la observación de Grassé, 1952, de estos orgánulos en una especie de Polymastix de termitas (P. histrixi) es poco probable. Sin embargo, la separación de los géneros Monocercomonoides y Polymastix en diferentes familias parece insustancial, y la familia Monocercomonoidae Honigberg, 1963 se incluye en la sinonimia de Polymastigidae.

De todos los oxymonádidos, Monocercomonoides es el único género que aparece en vertebrados. Los vertebrados insectívoros fueron probablemente los primeros en la lista de hospedadores a través de esta línea evolutiva.

La creación de un nuevo género, Brachymonas, propuesto por Grassé, 1952, *para adecuar a algunos organismos con un flagelo recurrente y un funículo* presentes, no tiene justificación, ya que ambas estructuras son características permanentes del género Monocercomonoides.

Diagnóstico taxonómico actual

Los trofozoitos de la familia Polymastigidae Bütschli, 1844 (Oxymonadida, Zoomastigophorea) poseen cuatro flagelos situados en dos pares separados.

Presentan un axostilo único y una pelta localizada anteriormente. El núcleo es redondo, vesicular, con un endosoma esférico grande y cubierto anteriormente con el preaxostilo. Rostelo ausente. Sin mitocondria ni aparato de Golgi. Todas las especies son parásitas.

Género tipo: Polymastix Bütschli, 1844.

Géneros y especies

La familia Polymastigidae comprende dos géneros: Polymastix y Monocercomonoides.

Las especies del género Monocercomonoides se encuentran en gatos, cabras, cobayas, marmotas, ardillas y otros roedores, anfibios, reptiles y en varios insectos.

Las principales características diferenciales entre las especies del género Monocercomonoides son las siguientes: número de flagelos recurrentes y longitud relativa de su parte adherente, número de funículos y su longitud relativa, apariencia del axostilo y forma de su extremo, tamaño y forma de la pelta, tamaño y posición del preaxostilo, tamaño y estructura del núcleo, y longitud de los flagelos.

Género Monocercomonoides Travis, 1932

(Sinónimos: Monocercomonas pro parte (no Grassi, 1879); Retortamonas pro parte (no Grassi, 1879).

Introducción

Grassi, en 1879, describe por primera vez un representante de este género, encontrado en Gryllotalpa, incluyéndolo en el subgénero Retortamonas dentro del género Monocercomonas, para transferirlo más tarde al subgénero Schedoacercomonas, bajo el mismo género. En 1881 a S. gryllotalpae lo considera sinónimo de S. melolonthae y lo redenomina como Monocercomonas insectorum. Desde entonces aparece gran confusión, por lo que Travis, en 1932, constituye el género Monocercomonoides para situar estos flagelados. A partir de entonces han sido relacionadas gran número de especies procedentes de distintos hospedadores.

Diagnosis

Flagelados piriformes u ovales, de tamaño pequeño (5-15 μm), con 4 flagelos distribuídos en dos pares. El axostilo fino sobresale en algunas especies. Con pelta. Un flagelo recurrente. Sin aparato de Golgi. Fusión

mitótica intranuclear.

Morfología y ciclo biológico

Presentan dos estados: el trofozoito, móvil, y el quiste. Sin embargo en la mayoría de las especies sólo se ha descrito el estado trofozoico. Los quistes, citados en algunas especies de insectos son redondeados, uninucleados y de cubierta fina.

Los trofozoitos del género Monocercomonoides tienen el cuerpo redondeado u ovoide, equipado con 4 flagelos dispuestos en dos pares separados. Todos los flagelos son del tipo acronema y terminan en un filamento fino. Uno o más flagelos pueden ser recurrentes, adheriéndose al cuerpo a la misma distancia y continuando con una porción libre. Cada flagelo recurrente va acompañado por una banda de funículos, los cuales siguen y, a veces, sostienen la parte adherente del flagelo. Los grupos de cinetosomas están conectados por una fibra en forma de U; un grupo está situado dorsalmente y el otro ventralmente, en la parte frontal del cuerpo.

El axostilo, asociado al grupo de cinetosomas, se extiende posteriormente, proyectándose a menudo a una corta distancia. La anchura, uniforme a lo largo de su longitud, es su característica principal.

En el ápice lleva una gran pelta. Debajo de ésta se encuentra un cuerpo en forma de casco (preaxostilo), cubriendo el polo anterior del núcleo.

El núcleo, situado anteriormente, es de tipo vesicular, redondeado, y contiene un típico endosoma grande y esférico. En el citoplasma se aprecian numerosas vacuolas digestivas con partículas alimentarias. No se identifica aparato de Golgi ni mitocondria.

Los flagelados de este género ingieren grandes partículas alimenticias del contenido intestinal, por fagocitosis, las cuales penetran por cualquier parte de la superficie celular. No hay citostoma o área especializada para la admisión de alimentos. El citoplasma se llena con numerosas vacuolas digestivas, y vesículas de carácter lisosomal.

Aunque la presencia de trofozoitos y quistes es un hecho general en el género Monocercomonoides, en la mayoría de las especies solamente se ha descrito el trofozoito. Los quistes estudiados en algunas especies de insectos, son redondeados, uninucleados y de cubierta fina.

Respecto a la reproducción, los trofozoitos de este género se multiplican

Respecto a la reproducción, los trofozoitos de este género se multiplican por fisión binaria. No se ha observado multiplicación al estado quístico. Las divisiones nuclear y celular no se conocen bien, ya que no han sido estudiadas desde Tanabe, 1933. Se sabe que la mitosis tiene lugar dentro de la membrana nuclear intacta (criptomitosis o mitosis cerrada) y se forma un huso intranuclear. El huso extranuclear típico de Trichomonadida no existe en Polymastigidae.

Relación parásito-hospedador

Las especies de Monocercomonoides conocidas, son comensales inofensivos. Su distribución es muy amplia, estando limitada por la distribución geográfica de sus hospedadores.

Especies de Monocercomonoides en reptiles y anfibios

La primera descripción sobre Monocercomonoides en anfibios se debe a Bishop, en 1932, sobre Retortamonas rotunda, hoy día considerada Monocercomonoides rotunda (única especie válida, dentro de los anfibios), citada en Bufo vulgaris. Previamente Dobell (1909) había descrito un flagelado en Bufo vulgaris, denominándole Monocercomonas bufonis. Este organismo ha sido citado por otros investigadores asociándole con otros nombres: Alexeieff, en 1916, lo transfiere al género Protetramitus; Swezy (1916) incluye el organismo en el género Polymastix, mientras que Grassé, 1926, cree su pertenencia al género Tetramastix. Sin embargo, en ningún caso estos organismos han sido adecuadamente descritos o dibujados.

Dentro de los reptiles, la primera especie que aparece es M. lacertae. Tanabe (1933) realizó un estudio amplio sobre esta especie en la lagartija Erimias argus. Entre sus observaciones indica que el calibre de los flagelos es uniforme.

Moskowitz (1951), en la redescripción que realiza sobre M. lacertae encontrado en la serpiente cascabel de las praderas, Crotalus viridis viridis, señala que cuando se tiñen con Hematoxilina los flagelos parecen de igual calibre, mientras que en preparaciones de Protargol muestran un ahusamiento gradual hacia el extremo distal.

El funículo de M. lacertae es una fibrilla muy fina, al contrario que en otras especies de Monocercomonoides descritas en roedores, cuyo grosor es semejante al de los flagelos.

Tanabe (1933) considera al axostilo de M. lacertae como una estructura delicada, en forma de banda y compuesto por dos fibras. Moskowitz, 1951, lo

describe como una varilla delgada pero fuerte, de diámetro relativamente uniforme, no considerando las apreciaciones mencionadas por Tanabe, achacándolo a una tinción incompleta.

La pelta de M. lacertae es una estructura membranosa bordeada por una fibrilla (Moskowitz, 1951).

En 1962 Janakidevi describe una nueva especie, a la que denomina M. filamentum, encontrada en el intestino grueso de la tortuga Testudo elegans. En la discusión señala que la nueva especie tiene los 3 flagelos anteriores de desigual longitud, en comparación a M. lacertae que los tiene de la misma longitud. El axostilo es más delgado que en el caso de M. lacertae. La distribución de los flagelos es de 3:1, mientras que en M. lacertae están distribuídos en grupos de 2 (2:2). También señala algunas diferencias en la estructura del núcleo, como la de carecer de gránulos de cromatina en el área periendosomal y que la pelta tiene forma de visera rodeada por dos fibrillas, no mencionándose nada del funículo.

Krishnamurthy, en 1967, cita dos nuevas especies: M. singhi y M. mehdii, hallados en Chameleon zeylanicus y en la lagartija de jardín Calotes versicolor respectivamente. El primero se caracteriza por la presencia de un funículo corto, como una varilla, posee un axostilo filamentoso, en forma de J o de L, que no se proyecta nunca fuera del cuerpo y carece de pelta. M. mehdii es de mayor tamaño y posee un axostilo recto o ligeramente curvado que se proyecta un poco al exterior, pero carece de funículo y de pelta.

M. singhi tiene los flagelos de un grosor uniforme, excepto en la parte terminal donde existen unas zonas más finas denominadas acronemas, al contrario que en M. lacertae, donde existe una disminución gradual en el grosor de los flagelos, desde el origen hasta el final.

Madre & Krishnamurthy, en 1976, descubren una nueva especie de Monocercomonoides entre el contenido rectal de una víbora, denominándola M. viperae. Se caracteriza fundamentalmente por poseer una distribución flagelar 3:1 y carecer de funículo y de pelta. Posee un axostilo más grueso que los flagelos, pero parece ser más fino en la zona anterior que rodea al núcleo.

Krishnamurthy & Madre, en 1979, redescriben M. mehdii en Calotes sp.; difiere con respecto a la descripción original en la naturaleza del axostilo; indican que aparece más grueso en la parte anterior que en la posterior. Esta última, a menudo se curva en forma de J y nunca se proyecta fuera del cuerpo.

En 1979, estos mismos autores describen M. dobelli en Bufo melanostictus de la India, diferenciándose por los 3 flagelos anteriores de distinta longi-

tud, y por el desigual grosor del axostilo. No aprecian el funículo.

Carrera, en1987, cita M. lacertae en Tarentola delalandii y Chalcides viridanus de Tenerife.

2.3.4 Orden TRICHOMONADIDA Kirby, 1947 enmend. Honigberg, 1974

Los trichomonádidos viven generalmente en el tracto alimentario de sus hospedadores. Sólo dos familias, Calonymphidae y Devescovinidae, se encuentran en el tubo digestivo de termitas; las otras familias están ampliamente distribuídas en invertebrados y vertebrados. Los ciclos biológicos de la mayor parte de las especies son directos: con fisión binaria de flagelados móviles o con la célula en fase redondeada. El huso de división es extranuclear, no existe reproducción asexual.

Son células móviles, típicamente con 4-6 flagelos por sistema mastigontes y un flagelo recurrente libre o adherido en su parte proximal o sobre toda la longitud del cuerpo celular formando a veces una membrana ondulante en esta porción (en un género con un flagelo sólo y en otro sin flagelos). Pelta y axostilo no contráctiles. un aparato parabasal tipo Janicki (Golgi) está asociado con cada sistema mastigonte. Presentan gránulos densos o hidrogenosomas. Todos o casi todos parásitos, la mayor parte simbiontes, algunas especies patógenas.

La mayor parte de las especies fueron descritas al microscopio óptico, usando células teñidas por varias técnicas de Hematoxilina y Protargol (Honigberg & Davenpori, 1954). Con la última técnica el sistema mastigonte se aprecia mejor. Los detalles del sistema mastigonte se usan para separar familias y géneros. El número de flagelos anteriores, presencia o ausencia de una membrana ondulante, y costa, separa Trichomonadidae de Monocermonadidae.

2.3.4.1 Caracteres generales de los trichomonádidos

Características de significación diagnóstica

En un mastigonte se encuentran típicamente de 3 a 5 flagelos anteriores y un flagelo recurrente. La ordenación básica entre los trichomonádidos es de 3 flagelos anteriores y uno recurrente. este 3:1 es típico del género más primitivo: Monocercomonas.

El axostilo no es contráctil, estando típicamente asociado con la pelta. Ambas estructuras, consistentes en láminas de microtúbulos, han sido encontradas en todos los trichomonádidos, excepto en Dientamoeba (Camp *et al.*, 1974). Parecen desempeñar exclusivamente un papel de soporte, sirviendo como estructu-

ra esquelética.

Los gránulos microcorporales (paraxostilares y paracostales) han sido objeto de estudios bioquímicos (Cerkasovova & Cerkasov, 1976; Honigberg, 1978a, 1978b; Lindmark, 1976; Müller, 1976) y ultraestructurales (Brugerolle & Metenier, 1973; Daniel *et al.*, 1971; Mattern *et al.*, 1967; Nielsen 1976a, 1976b; Nielsen & Diemer, 1976). Parece ser que están implicados en el metabolismo del piruvato junto a la fosforilación sustrato-nivel. Kindmark & Müller, 1973, propusieron denominarles hidrogenosomas debido a que tales inclusiones usan protones como aceptores de electrones terminales y producen hidrógeno molecular. Aunque contienen cardiolipina (Cerkasovova *et al.*, 1974, 1976) y quizá también ADN circular (Cerkasovova *et al.*, 1974, 1976) no son mitocondrias.

Los hidrogenosomas consisten principalmente en proteínas que pueden ser digeridas en secciones ultrafinas con la ayuda de enzimas proteolíticos. Su estructura es finamente granular, homogénea y en ocasiones paracristalina.

Los miembros de la familia Trichomonadidae están caracterizados por la posesión de una membrana ondulante soportada por una costa. La estructura de la costa varía entre los distintos géneros.

La estructura de la membrana ondulante varía entre los representantes de la familia Trichomonadidae, algo más compleja en la subfamilia Trichomitopsinae y mucho más compleja en Tritrichomonadinae (Brugerolle, 1976; Honigberg *et al.*, 1972).

Pelta - Axostilo

El axostilo está presente en todos los géneros, excepto en Dientamoeba; tiene forma de tubo cilíndrico o de cuerno, el tronco axostilar ocupa el eje celular. En la parte anterior se ensancha y se abre dorsalmente en forma de espátula, formando el capítulo, donde está alojado el núcleo. El extremo posterior termina en punta, que generalmente sobresale.

La pelta, de forma variable, domina la parte anterior del capítulo axostilar y rodea los cinetosomas dejando una abertura dorsal por donde salen los flagelos.

Axostilo y pelta están constituídos por microtúbulos de 20-26 nm de diámetro, regularmente espaciados y dispuestos en una sola capa. La red microtubular está generalmente enrollada en forma de cornete y presenta una torsión axial. La cohesión intermicrotubular está asegurada por microfilamentos finos regularmente esparcidos, aplicados sobre la cara interna de la red

microtubular y orientados perpendicular u oblicuamente en relación a la dirección de los microtúbulos. La red microtubular que constituye la pelta es interna, en relación a la del axostilo, al nivel de la unión de las dos redes se superponen y se fijan fuertemente por unas uniones microfibrilares. Las fibras preaxostilares o F2 se aplican sobre los microtúbulos en esta zona. Así pues, este orgánulo constituye una armadura axial coherente y relativamente rígida en la célula. Sin embargo presenta una cierta flexibilidad ya que puede curvarse sin romperse, siendo así visible en los pseudoquistes.

A diferencia con Oxymonadida el axostilo de Trichomonadidae no es contráctil, además tiene diferente estructura.

Costa

Existe únicamente en los géneros que poseen una membrana ondulante, es decir en Trichomonadidae. Se presenta en forma de varilla recta o arqueada, situada bajo el trayecto de la membrana ondulante. Atendiendo a su estructura, Honigberg *et al.* (1971) diferencian 2 tipos de costa, C y C1, o también llamadas A y B (Honigberg *et al.* 1981):

-Tipo C: es muy ancha en su origen, extendiéndose en la parte inferior del cinetosoma R. Este tipo de costa la poseen los géneros Trichomonas, Tetratrichomonas, Pentatrichomonas y Trichomitopsis.

-Tipo C1: es más estrecha en su origen, está unida al peine y al cuerpo subcinetosomal situado debajo del cinetosoma R del flagelo recurrente. Este tipo es la que poseen los géneros Trichomitus y Tritrichomonas.

La costa, fibra fuerte y rígida, ejerce un papel de sostén que puede ser necesario en el funcionamiento de la membrana ondulante, a la cual en algunos géneros se une por medio de varios estratos microfibrilares.

Nutrición, fagocitosis, pinocitosis y reservas

Ante la ausencia de citostoma, estos flagelados parásitos se nutren por fagocitosis y/o pinocitosis. Fagocitan partículas de tamaño considerable: granos de almidón, bacterias y, en ciertas especies parásitas de termitas, fragmentos de madera. En ocasiones se observan restos celulares o incluso células enteras.

La célula emite pseudópodos alrededor de las partículas alimenticias al mismo tiempo que se desarrolla la invaginación.

La pinocitosis se observa también bajo la forma de vesículas microfibrilares que se encuentran en el citoplasma periférico, especialmente en

diversos Tritrichomonas. Se forman por endocitosis de la membrana citoplásmica, la cual tiene un revestimiento estratificado a este nivel, como se puso de manifiesto con el experimento de ingestión de partículas de Thorio.

Frecuentemente se observa también micropinocitosis, representada por finos canalículos en contacto con la membrana citoplásmica, particularmente en Tritrichomonas de roedores.

El principal material de reserva lo constituye el glucógeno que se concentra alrededor del núcleo, en los hidrogenosomas y en el tubo axostilar (Brugerolle, 1972). Se presenta en forma de partículas con forma de roseta, las cuales reaccionan a las pruebas de los polisacáridos y son digeridas por la amilasa.

Polimorfismo, pseudoquistes y quistes

Ciertas especies son ameboideas, o lo llegan a ser en el curso de su ciclo, en condiciones naturales o experimentales. Otros, sin embargo, se enquistan.

La formación de quistes o formas redondeadas pseudoquísticas han sido descritas, dentro del orden Trichomonadida, por gran número de autores, en ocasiones de un modo erróneo. Otros autores, por el contrario, no admiten la existencia de quistes verdaderos en representantes del Orden Trichomonadida (Honigberg, 1963; Mattern *et al.* 1973).

Según Wenrich (1939) y Samuels (1957) los pseudoquistes de trichomonádidos representan formas degenerativas.

Según Brugerolle (1973, 1976) y Mattern *et al.* (1973) la mayor parte de las especies de Trichomonadida situadas en un medio oxigenado artificial tipo Ringer se transforman en pseudoquistes, la célula se redondea y los flagelos son incluídos en el citoplasma, el axostilo se recurva y la célula toma el aspecto de un quiste, pero no secreta envuelta quística.

Brugerolle, en 1973, estudia la microscopía electrónica en los quistes de Trichomitus batrachorum, T. sanguisugae y Monocercomonas tipulae y afirma que existen quistes verdaderos junto a otras formaciones pseudoquísticas, diferenciándolas entre sí por la presencia o ausencia de una envuelta quística. La formación de la misma depende de la secreción de un abundante material microfibrilar. Esta secreción no se produce en los pseudoquistes, los cuales se pueden obtener por modificaciones del medio ambiente.

Brugerolle señala que el aparato de Golgi interviene en la elaboración de la pared quística porque aparece hipertrofiado y presenta numerosas vesículas que contienen un material semejante al de la pared quística. También considera la posible división de la célula en el interior del quiste, al aparecer quistes con dos núcleos y dos axostilos, y es semejante a lo que ocurre en los trofozoitos.

La escasez con que se encuentran, y la dificultad que existe en la reproducción de las observaciones, junto a la imprecisión de ciertas descripciones o confusiones posibles con otros protozoos presentes en el medio, como ya hemos mencionado anteriormente, ha creado una gran incertidumbre sobre este tema y ha hecho que se hayan omitido o se hayan negado la existencia de tales formas en numerosos tratados de Protozoología o Parasitología (Brugerolle, 1973).

En contraposición, los trabajos de Doflein & Reichenow (1929) y Grassé (1952) hacen mención de un modo amplio sobre tales formaciones.

Los quistes juegan ciertamente un papel importante en la propagación de la especie y en la transmisión de un hospedador a otro. Sin embargo, no se han podido encontrar en las especies patógenas como Tritrichomonas vaginalis, T. foetus y Pentatrichomonas hominis.

Membranas ondulantes

Brugerolle (1976) distingue tres tipos de membranas ondulantes.

El primer tipo es característico de los Trichomonadinae en general (Trichomitus, Trichomonas, Tetratrichomonas, Pentatrichomonas). El flagelo recurrente, de estructura clásica, está unido a una laminilla que se hace sobresaliente y que serpentea por la cara dorsal de la célula; la laminilla marginal (Lm) está compuesta de elementos microfibrilares organizados regularmente y unidos al cinetosoma 1, se extiende por debajo del flagelo recurrente y levanta la membrana celular. La adherencia entre el flagelo y la membrana plasmática se efectúa por intermedio del revestimiento celular. La costa sigue el trayecto de la membrana ondulante sin unirse directamente a ella. El flagelo recurrente, de estructura clásica, se adhiere a una membrana ondulante lameliforme, sin estar unido a la costa subyacente.

El segundo tipo es característico de los Tritrichomonadinae (Tritrichomonas). En Tritrichomonas el flagelo recurrente tiene una vaina dilatada conteniendo fibras paralelas al axonema. Por su revestimiento glucoproteico el flagelo recurrente se adhiere en su parte proximal a la membrana ondulante, que se asemeja a una especie de rail más o menos elevado. Se encuentra unida

a la costa C1 subyacente por un sistema de microfibrillas.

El tercer tipo representa un caso particular de la familia Devescovinidae, donde el flagelo recurrente tiene una vaina dilatada, adheriéndose al cuerpo en toda su longitud o sólamente en su parte proximal, sin levantarse. La membrana está unida, reforzada por un cordón microfibrilar llamado "cresta" y la costa ha desaparecido.

2.3.4.2 Aspectos evolutivos y relaciones filogenéticas del Orden Trichomonadida

Evolución de las estructuras celulares

El número de flagelos o de cinetosomas representa un carácter evolutivo, así el tipo más primitivo, Monocercomonas, posee 4 cinetosomas flagelados; por el contrario, los géneros Histomonas y Dientamoeba, donde se observa una reducción en el número de flagelos o de cinetosomas, son considerados como regresivos en relación al género Monocercomonas. Señalaremos que cuando el número de flagelos aumenta, como en Hexamastix y Pentatrichomonas, no tiene por qué existir obligatoriamente una evolución paralela de otras estructuras. Sin embargo, el aumento del número de flagelos cuando está acompañado de la evolución de otras estructuras del citoesqueleto, conduce a la diferenciación de organismos muy evolucionados como los Lophomonadidae, Joeniidae y los Hipermastigida en general.

El axostilo es un elemento del citoesqueleto que posee una capacidad evolutiva importante, es relativamente simple en el género base: Monocercomonas.

En los géneros más primitivos sólo existen 2 fibras parabasales cortas, sosteniendo algunos sáculos golgianos, pero con el curso de la evolución el aparato parabasal aumenta de tamaño, al mismo tiempo que el volumen celular.

En los géneros más evolucionados, las fibras parabasales se multiplican y se ramifican, alcanzando el mayor desarrollo en el Orden Hypermastigida (Hollande *et al.*, 1969, 1971).

El término parabasalia ha sido designado por Kirby para denominar al Superorden, haciendo alusión a esta estructura característica que poseen los dos órdenes incluídos: Trichomonadida e Hypermastigida.

La costa es un elemento que aparece en relación con la adquisición de una membrana ondulante. Es característico de Trichomonadidae. Parece ser que la costa tipo C1 es más primitiva, pues aparece en los géneros que han conservado los caracteres de los Monocercomonadidae; la costa tipo C puede representar una diferencia secundaria, presenta un desarrollo importante en las células de gran talla, como Trichomitopsis y Pseudotrypanosoma; por el contrario, está

reducido en la mayor parte de los Devescovinidae. Desaparece completamente en Joeniidae e Hypermastigida, al mismo tiempo que el flagelo recurrente.

Los orgánulos tales como el peine y los cuerpos subcinetosomales, presentes en el género base, Monocercomonas, son útiles para determinar las relaciones filogenéticas.

La filogenia, así como la taxonomía de los Trichomonadida, están fundados en la observación de un conjunto de caracteres, donde muchos de ellos son detectables al microscopio óptico.

Las relaciones filogenéticas ya establecidas por los autores, no han sido modificadas después de haber sido realizados los estudios ultraestructurales. El esquema evolutivo de Honigberg, realizado en 1963, basado en los trabajos realizados durante más de medio siglo con la ayuda del microscopio óptico, así como con las técnicas de coloración, como Hematoxilina férrica y Protargol, que permiten poner en evidencia los sistemas fibrilares de las células, perdura actualmente.

El estudio ultraestructural de los elementos celulares es importante, en cuanto que aporta una mayor precisión y una objetividad interesante para diferenciar los géneros, y ayuda también a comprender la filogenia.

Evolución de los géneros

La familia Monocercomonadidae comprende géneros cuyas estructuras son las más simples. El género Monocercomonas se sitúa en la base de la línea evolutiva.

En el género Hexamastix se produce un aumento de flagelos sin que el resto de las estructuras de la cinétida se desarrolle.

Los géneros Protrichomonas, Histomonas y Dientamoeba se caracterizan por una regresión parcial o completa de la cinétida y del citoesqueleto y por un desarrollo del amebismo. La adhesión del flagelo recurrente al cuerpo celular, formando una pequeña membrana ondulante, se observa en Hypotrichomonas, que representa una etapa hacia la adquisición de una membrana ondulante y de una costa, que son características de Trichomonadidae. Esta familia se divide en dos subfamilias, basadas fundamentalmente en las diferencias de la estructura en la membrana ondulante. En Trichomonadidae el flagelo está dilatado y se sitúa por encima de la membrana ondulante, la cual está también dilatada por el eje próximo al flagelo.

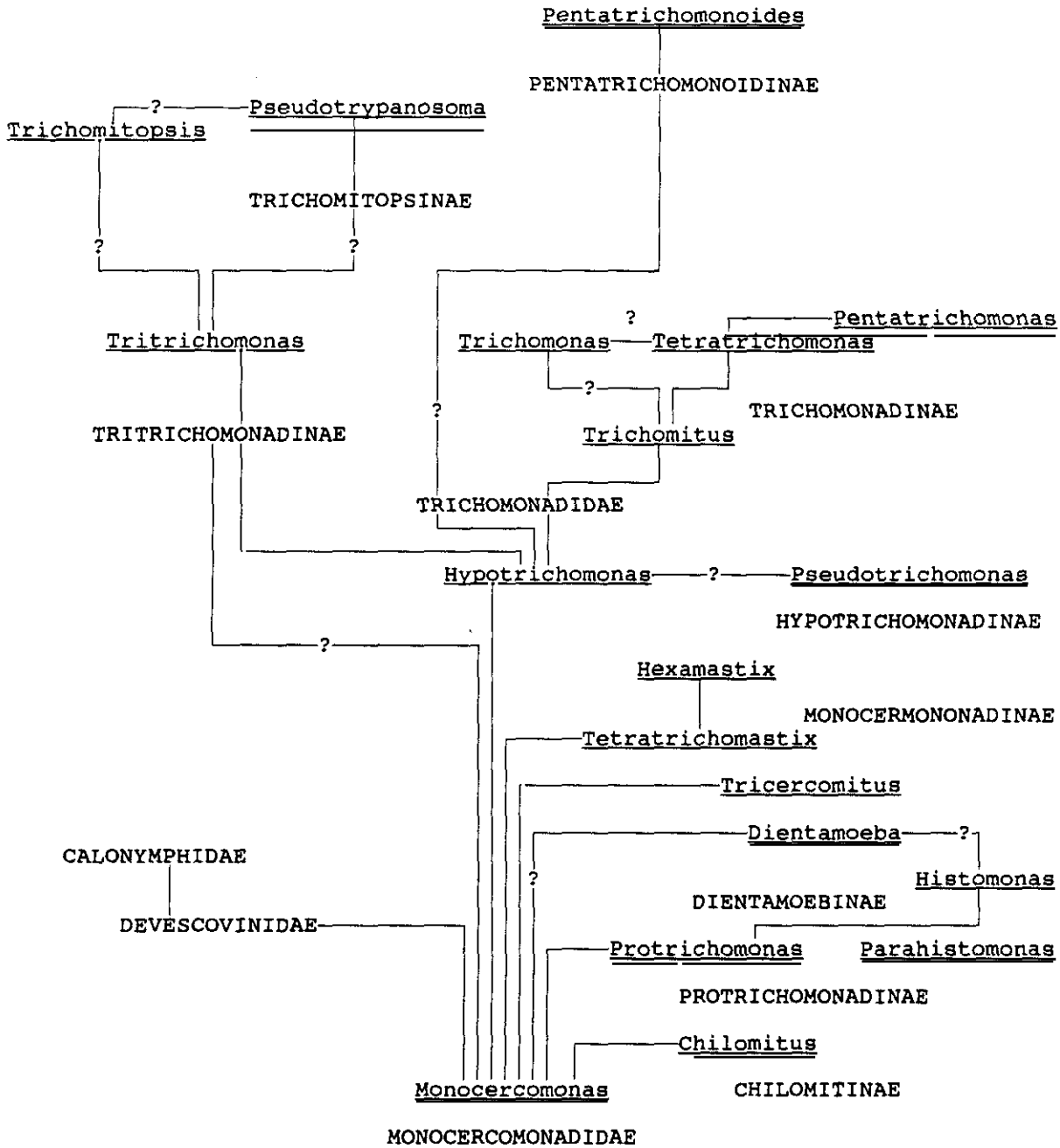
En la subfamilia Trichomononadinae existe una vía evolutiva con los géneros Trichomitus -> Tetratrichomonas -> Pentatrichomonas, los cuales derivan del género Hypotrichomonas. El número de flagelos ha aumentado sin que las otras estructuras sufran variaciones importantes, sólo la costa que es del tipo C1 en Trichomitus, pasa a una estructura del tipo C en Tetratrichomonas y Pentatrichomonas. La membrana ondulante lameliforme apoyada en un flagelo recurrente de estructura clásica, caracteriza bien esta subfamilia.

El género Tritrichomonas posee caracteres propios que le diferencian de los anteriores: el flagelo recurrente tiene una vaina dilatada, asociada a una *membrana ondulante en forma de rail, unida a una costa de tipo* C1.

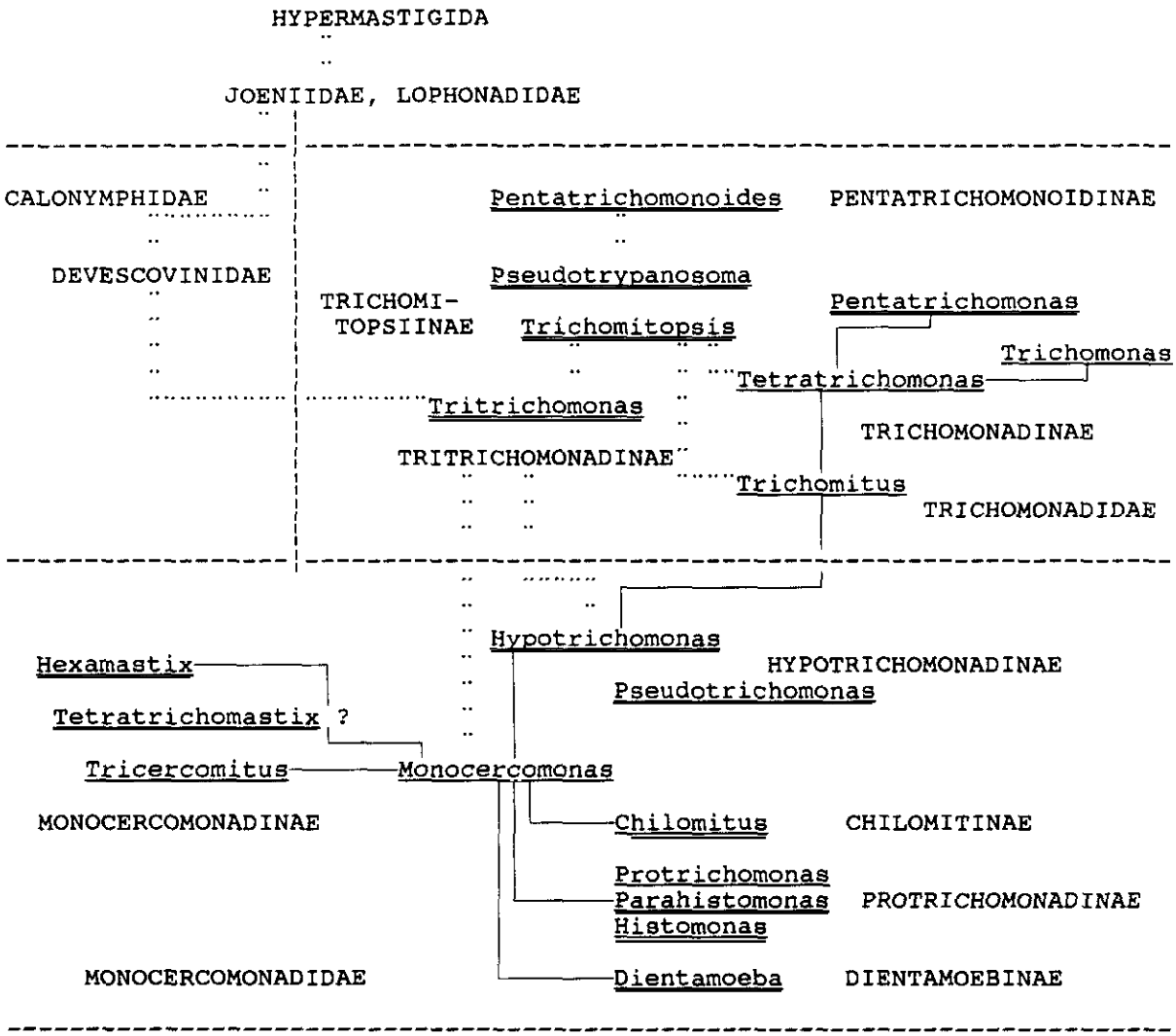
El género Trichomitopsis, ampliamente evolucionado, presenta caracteres pertenecientes a ambas subfamilias precedentes, pero llegan a alcanzar un grado de evolución superior en el género Tritrichomonas, de los cuales podrían derivar por reducción de la costa y un desarrollo en ciertos caracteres comunes como: cresta, peine, axostilo y parabasal. Honigberg, 1981, sin embargo, los sitúa procedentes del género base de Monocercomonas.

Los miembros de la familia Calonymphidae representan una vía evolutiva interesante, pues se produce formación de organismos polimastigontes y pluri-nucleares. Multiplican el número de cariomastigotes, integrándose para formar un organismos coherente y viable. Son descendientes filogenéticos directos de los Devescovinidae.

Posibles esquemas evolutivos de Trichomonadida



Posible esquema evolutivo de Trichomonadida (según Honigberg, 1963, 1973; Honigberg & Kuldova, 1969; Honigberg & Bennett, 1971; Camp *et al.*, 1974; Brugerolle, 1976).



Posible esquema evolutivo según Brugerolle, 1976, ampliamente inspirado en el de Honigberg de 1963.

2.3.4.3 Familia MONOCERCOMONADIDAE Kirby, 1944, enmend. Honigberg, 1963

(Según Brugerolle, 1976)

Individuos con 4 a 6 flagelos, de los cuales uno de ellos es recurrente y libre durante casi toda su longitud. Segmento proximal a veces adherido sobre una corta distancia. Costa ausente. Pelta de tamaño variable. El axostilo puede ser fino o grueso, sin anillo periaxostilar (salvo ciertas especies del género Monocercomonas). Aparato parabasal en forma de varilla, de disco o de V. Existen excepciones: un género posee un sólo flagelo (Histomonas), otro carece de cinetosomas y de axostilo (Dientamoeba). Células ameboideas en dos subfamilias.

Se divide en cinco subfamilias: Monocercomonadidae Kirby, 1944, enmend. Honigberg, 1963; Chilomitinae Honigberg, 1963; Hypotrichomonadinae Honigberg, 1963; Protrichomonadinae Honigberg y Kuldova, 1969; Dientamoebinae Grassé 1953 enmend. Honigberg, 1974.

Subfamilia MONOCERCOMONADINAE Kirby, 1944, enmend. Honigberg, 1963
(según Brugerolle, 1976)

Individuos con 3 a 5 flagelos anteriores; flagelo recurrente libre salvo en su parte proximal, donde se adhiere a la superficie celular bajo la cual se desarrolla una lámina marginal; capítulo axostilar coronado por una pelta, tronco del axostilo relativamente fino, a veces grueso, con o sin anillos periaxostilares; aparato parabasal en forma de varilla, de disco o en V.

Género tipo: Monocercomonas Grassi, 1879.

Esta subfamilia incluye además los siguientes géneros: Tricercomitus Kirby, 1930; Tetratrichomastix (?) Mackinnon, 1913; y Hexamastix Alexeieff, 1912.

Las principales diferencias entre los géneros Tetratrichomastix, Hexamastix y Monocercomonas estriban fundamentalmente en el número de flagelos.

El género Tetratrichomastix fue descrito por Mackinnon, 1913, en las larvas de trichópteros y de típulas (1914) así como por Ludwing (1946).

Según estos autores poseen 4 flagelos anteriores libres y un flagelo recurrente no adherente. Sin embargo se conoce muy poco acerca de su morfogénesis.

Honigberg (1963), aunque no lo puede asegurar, se pregunta si algunos, o incluso todos los organismos con 5 flagelos descritos exclusivamente en insectos, representan estados intermedios de Hexamastix, género que por otra parte, es bastante común en estos hospedadores. En especies de Hexamastix en las cuales ha sido estudiado el proceso de división, la citoquinosis precede a la restauración del complejo flagelar. Por tanto, en el ciclo biológico de los géneros, cuyos representantes maduros poseen 5 flagelos anteriores, se puede encontrar, dependiendo de la edad de la población, varios individuos con tres o cuatro flagelos.

Considerando al género Tetratrichomastix como un taxón válido, Honigberg (1963) anticipa que si el proceso de división fuera estudiado con detalle se apreciarían individuos inmaduros con tres flagelos anteriores. Por lo tanto, el género Tetratrichomastix no está todavía claramente caracterizado.

Género Monocercomonas Grassi, 1879

(según Brugerolle, 1976)

Introducción

Los flagelados del género Monocercomonas Grassi, 1879, fueron inicialmente conocidos por el nombre genérico de Trichomastix Blochman, 1944, pero debido a que Vollehoevan (1878) previamente había propuesto este nombre para un insecto, Kofoid & Swezy (1915) introducen el nombre Eutrichomastix. Grassé (1953) lo sitúa en la subfamilia Monocercomonadinae, familia Trichomonadidade, orden Trichomonadida.

Reichenow (1952) reconoce el mismo género, familia y subfamilia, pero no el rango de orden, situándole en el orden Polymastigida.

Kudo (1954) le denomina Eutrichomastix en lugar de Monocercomonas, familia Polymastigidae, orden Polymastigida.

Hall (1953) reconoce los dos órdenes: Trichomonadida y Polymastigida, pero no está de acuerdo con Kudo por el empleo del nombre genérico que usa.

Kirby (1931) utiliza Eutrichomastix, familia Trichomonadinadidae.

Honigberg (1947) emplea Monocercomonas, situándolo en la familia Trichomonadida.

Posteriormente, en 1951, el nombre de Eutrichomastix va a desaparecer, y el nombre de Monocercomonas creado por Grassi, 1891, es el que va a prevalecer para la denominación genérica de los flagelados incluídos en este grupo.

Diagnosis

Tres flagelos libres, un flagelo recurrente libre no adherido salvo en su parte proximal, donde existe una lámina marginal submembranosa vista de frente; presenta cuerpos subcinetosómicos y peine; parabasal con dos ramas; axostilo bien desarrollado coronado por una pelta; anillos periaxostilares en algunas especies.

Especie tipo: Monocercomonas colubrorum Hammerschmidt, 1844.

Morfología y ciclo biológico

Al microscopio óptico, los trofozoitos del género Monocercomonas tienen el cuerpo piriforme, con el extremo anterior redondeado y el extremo posterior

puntiagudo. Con un sólo núcleo en la parte anterior del cuerpo, encima se encuentran los cinetosomas de donde se originan los flagelos, tres dirigidos hacia delante (flagelos anteriores) y uno dirigido posteriormente (flagelo recurrente). En la región anterior del núcleo se encuentra la "lámina proximal", "segmento proximal" o "filamento accesorio", según los diversos autores, asociada íntimamente con el flagelo recurrente.

Según Honigberg (1963), Lee (1985) y Mattern *et al.* (1972) el flagelo recurrente puede estar totalmente libre, o adherido a la membrana celular en la parte proximal, y en este caso, la parte adherida estaría reforzada por un filamento, cuyo diámetro es aproximadamente igual al del flagelo, denominado filamento accesorio.

Brugerolle (1976) incluye, sin embargo, como característica de diagnosis del género "flagelo recurrente libre, salvo en su parte proximal donde se adhiere a la superficie celular, bajo la cual se desarrolla una lámina marginal"; no contempla, por tanto, la posibilidad de poderse encontrar totalmente libre.

El axostilo, de naturaleza tubular, se sitúa en el eje central de la célula, en cuya parte anterior puede llegar a ensancharse en mayor o menor medida, formando lo que se denomina el capítulo. La parte posterior del axostilo, se proyecta fuera del cuerpo en una punta afilada, en aguja o cónica. Los detalles morfológicos del axostilo se aprecian mejor en preparaciones teñidas con Protargol, pudiéndose apreciar en la región por debajo del núcleo, el axostilo fino que llega a ensancharse. En la estructura del axostilo, entre las especies conocidas del género, se encuentran dos tipos básicos:

a) Axostilo no muy grueso, con forma de tubo, que no se ahúsa de un modo brusco a la salida del cuerpo, y no tiene anillos periaxostilares, el tronco del axostilo es variado en diámetro, desde muy delgado a medianamente grueso.

b) Axostilo grueso, en forma de tubo, que se ahúsa bruscamente hacia un punto a la salida del cuerpo, con uno o más anillos periaxostilares. Este tipo se presenta en menor número de especies.

M. moskowitzi de Crotalus viridis viridis representa una forma intermedia entre ambos tipos.

El cuerpo parabasal se estudia igualmente muy bien con Protargol. Su estructura presenta todo tipo de formas, vistas también en los trichomonádidos más desarrollados. En la parte anterior se encuentra la pelta, que se tiñe intensamente de color oscuro por tinción de Giemsa. Algunas especies presentan una serie de inclusiones citoplásmicas redondeadas, que varían ampliamente en densidad electrónica y estructura, semejantes a los gránulos paraxostilares

y paracostales descritos en otros trichomonádidos. Podrían estar implicados en la actividad metabólica (Mattern *et al.*, 1972) o bien tratarse de hidrogenosomas (Brugerolle, 1976).

Respecto a los quistes, han sido encontrados quistes verdaderos de Monocercomonas por Brugerolle *et al.* (1973) en M. tipulae.

Relación parásito-hospedador

Monocercomonas ha sido considerado como un organismo potencialmente patógeno para los reptiles, aunque sólo incidentalmente.

En la mayoría de los casos, la historia clínica de la monocercomonosis es inaparente. Culebras y lagartijas que han estado comiendo regularmente, dejan de hacerlo sin otros cambios apreciables.

Especies de Monocercomonas en reptiles y anfibios

El género Monocercomonas fue establecido por Grassi (1879) con cuatro subgéneros: Monocercomonas, Scheadocercomonas, Retortamonas y Trichomonas. En 1881 se eliminan todas las especies excepto M. coronellae y M. hominis, y en 1888 se sitúa el género Trichomastix (Blochman, 1884) como sinónimo de Monocercomonas. Stiles (1902) reconoce, sin embargo, estos dos géneros como independientes y designa M. coronellae y T. lacertae como especies tipo respectivamente. Dobell (1907) describe T. serpentis y considera que es idéntico a M. coronellae Grassi, 1879 y Bodo (=Monocercomonas) colubrorum Hammerschmidt, 1884.

Kofoid & Swezy (1915) sustituyen Trichomastix por Eutrichomastix y designan E. serpentis Dobel, 1907, como especie tipo. Grassé (1926), reconoce E. colubrorum Hammerschmidt, 1844, como especie tipo de Eutrichomastix. Subsecuentemente, Travis (1932) reestablece el nombre Monocercomonas para estas formas y designa M. colubrorum como especie tipo, considerando que todas las formas de reptiles son todas de este género.

Sin embargo, Vidigal (1942) sostiene que Eutrichomastix y Monocercomonas son géneros distintos, y que a pesar de las similitudes existen diferencias entre los dos géneros. También describe una nueva especie, E. vital-brasili en Ameiva ameiva.

Por otra parte, Dobell (1910) cuando estableció la nueva especie M. mabuiae, como parásita de dos lagartijas de Ceilán (Mabuya carinata y Hemydactylus leschenaulti), indica que "este trichomonádido es idéntico a M. batrachorum Dobell, 1909" y hace referencia al trabajo donde describe esta última especie. Sin embargo al examinar este trabajo, Dobell señala que M. batrachorum es "en

todos los puntos esenciales idéntico a Trichomastix serpentis", de donde se puede deducir que M. mabuiae y M. colubrorum son asímismo iguales. En su informe también señala que, M. batrachorum de Rana temporaria estaba representada por dos tipos morfológicos: uno con axostilo grueso y otro con axostilo fino, y en este último aprecian gránulos teñidos intensamente en la parte posterior del cuerpo. Honigberg, 1963, interpreta que estos gránulos podían indicar la presencia del anillo periaxostilar. Posteriores investigadores admiten la especie de Dobell sin grandes comentarios, o simplemente se refieren a ella como Monocercomonas sp.

Honigberg (1963) hace un análisis de estos flagelados, sugiriendo que Dobell estuvo tratando posiblemente con dos especies diferentes, más que con una sóla, admitiendo asímismo que algunos de los organismos vistos por Dobell pudieran tratarse de M. colubrorum.

Moskowitz, en 1951, lista nueve especies de Monocercomonas descritas hasta entonces en reptiles, y cree que las distinciones entre las especies "presentan relaciones entre parásito-hospedador más que diferencias estructurales". Reconoce sólo dos especies como válidas, denominadas M. colubrorum Hammerschmidt, 1844, y M. mabuiae Dobell, 1910. Redescribe éstas con detalle, y supone que los parásitos descritos por él como M. mabuiae, son idénticos a M. mabuiae de Dobell, 1910 y M. vital-brasili Vidigal, 1942, y que el resto de las especies son idénticas a M. colubrorum. M. colubrorum es uno de los flagelados más comunes en serpientes y lagartijas. Una lista de parásito-hospedador del género ha sido realizado por Morgan (1944).

M. colubrorum tiene un filamento accesorio muy corto, de menos de 1 μm, con un axostilo hialino sin gránulos endoaxostilares, llevando en la parte superior un capítulo o cáliz.

M. mabuiae se diferencia de M. colubrorum, porque posee un filamente accesorio más largo, axostilo con anillo cromático, y un parabasal en forma de disco.

Bovee & Telford (1962) describen, por otra parte, dos nuevas especies: M. neosepsorum en el escíncido de arena y M. tantillorum en la serpiente coronada de Florida, destacando la torsión que presenta el cuerpo en forma de huso. La diferencia entre ambos se refiere básicamente al distinto hospedador y al mayor o menor grado de torsión, así como a diferencias en medidas corporales.

Honigberg (1963), aunque acepta M. colubrorum como especie tipo del género, piensa que podría hacerse una objeción en contra de la aceptación de Monocercomonas como nombre válido para el género en cuestión, y de M. colubrorum como su especie tipo, porque "ni la descripción de M. coronellae realizada por

Grassi, ni la de Bodo colubrorum por Hammerschmidt, eran satisfactorias para el reconocimiento de las formas con las que ellos estaban tratando". Sin embargo, él mantuvo el nombre de M. colubrorum "ya que los nombres de otros muchos géneros y especies de protozoos, no están basados en sus observaciones originales". El mismo autor redesigna M. moskowitzi, a la primera forma descrita por Moskowitz en 1951 como M. mabuiae Dobell, 1910, ya que piensa que no presenta caracteres idénticos con la especie de Dobell. Honigberg considera a las especies M. viperae Léger, 1904; M. vital-brasili Vidigal, 1942; y M. hemidactyli De Mello *et al.*, 1923, como no válidas, ya que están pobremente descritas o posiblemente mal clasificadas en este género. Sin embargo no hace referencia de las especies de Bovee & Telford (1962) citadas anteriormente, por lo que otros autores las han considerado como válidas.

Krishnamurthy (1968) hace un estudio sobre los flagelos de reptiles de Hyderabad (India) y áreas adyacentes, con un total de 130 lagartijas y 55 serpientes pertenecientes a 12 géneros distintos, observando que los parásitos del género Monocercomonas eran de los más frecuentes. Describiendo 8 especies como nuevas, entre las cuales 5 eran de serpientes: M. gopali, M. eryxi, M. najae, M. garnhami y M. elapheae, y las 3 restantes de lagartijas: M. varani, M. shortti y M. longiflagellata. Señala que las diferencias entre las especies implica esencialmente:

1) La presencia o ausencia de filamento accesorio, y si está presente, la longitud del filamento accesorio que está asociado con la parte proximal del flagelo posterior.

2) Presencia o ausencia de anillos cromáticos periaxostilares.

3) Las variaciones en la naturaleza de la pelta y el axostilo.

4) La forma general y dimensiones del organismo, incluyendo las proporciones relativas entre la longitud del cuerpo y la longitud de los flagelos, así como el extremo axostilar.

Las especies descritas las clasifica en tres categorías: un primer grupo estaría formado por especies carentes de filamento accesorio, con el flagelo posterior totalmente libre; otro grupo contendría especies con un filamento accesorio largo, adheriéndose la parte proximal del flagelo recurrente a la superficie del cuerpo.

Por todo ello Krisnhamurthy (1968) cree justificado la separación de éstos al nivel de subgéneros:

1) Alimonas Krishnamurthy, 1968: filamento accesorio ausente; anillos

cromáticos periaxostilares ausentes; pelta pequeña o ausente, en forma de media luna o de hoz cuando está presente; axostilo sin o con capítulo pequeño; punta axostilar larga o ausente.

Especie tipo: M. (Alimonas) neosepsorum.

Otras especies incluídas son: M. (A.) tantillorum, M. (A.) gopali, M. (A.) elapheae y M. (A.) longiflagellata.

2) Monocercomonas Krishnamurthy, 1968: filamento accesorio corto; relación del filamento accesorio/flagelo recurrente alrededor de 0,05; anillos cromáticos periaxostilares ausentes; pelta presente en forma de cono o de media luna; axostilo relativamente fino, con o sin capítulo; punta axostilar corta.

Especie tipo: M. (Monocercomonas) colubrorum.

Otras especies incluídas: M. (M.) garnhami.

3) Quadrimonas Krishnamurthy, 1968: filamento accesorio relativamente largo; relación del filamento accesorio/flagelo recurrente alrededor de 0,13-0,22; anillos cromáticos periaxostilares presentes o ausentes; pelta presente, variable en forma; axostilo variable con punta de longitud moderada.

Especie tipo: M. (Quadrimonas) moskowitzi.

Otras especies incluídas: M. (Q.) eryxi, M. (Q.) najae, M. (Q.) varani y M. (Q.) shortti.

La clave de subgéneros dada por Krishnamurthy en 1968 es la siguiente:

1. Filamento accesorio presente 2
   Filamento accesorio ausente ..... subgenéro Alimonas
2. Filamento accesorio muy corto ..... subgénero Monocercomonas
   Filamento accesorio corto ..... subgénero Quadrimonas

En 1971, Krishnamurthy & Deshmuki citan a Monocercomonas (Alimonas) deshmukhi como nueva especie, cuyas características más destacadas, según descripción original, son la ausencia de pelta y de filamento accesorio, axostilo claramente bien desarrollado, algo más estrecho cuando atraviesan el cuerpo y la parte posterior ligeramente más ancha.

En 1976, Madre & Krishnamurthy redescriben M. (M.) garnhami en un hospedador diferente, Vipera russeli, donde las dimensiones son ligeramente mayores, así como la longitud del filamento accesorio.

En 1978, Dayakar *et al.* citan un nuevo flagelado en el recto de la lagartija Varanus indica, denominándola M. kakativae, donde al igual que en el caso anterior, no le aprecian ni pelta ni filamento accesorio, y no tiene capítulo. En la discusión lo comparan con M. moskowitzi, M. shortti, M. longiflagellata

y M. varani.

En 1978, Madre describe tres especies que incluye en el subgénero Monocercomonas, por poseer un filamento accesorio corto, M. (M.) marathawadensis, M. (M.) calotesi y M. (M.) breviflagellata, todos los flagelos son muy cortos, posee un axostilo claramente bien desarrollado y un capítulo definido. No se aprecian gránulos endoaxostilares ni anillos cromáticos. Posee una pelta delicada y casi filamentosa.

En 1979, Madre describe tres especies de Monocercomonas incluyéndolas en el subgénero Quadrimonas al poseer un filamento accesorio largo: M. (Q.) krisnamurtii, M. (Q.) honigbergi y M. (Q.) chameleoni. La primera posee un axostilo moderadamente desarrollado, curvado en la región posterior, sin capítulo y sin pelta. M. (Q.) chameleoni posee un axostilo algo fino, aparentemente flexible y con extremo anterior ligeramente ensanchado, indicando un capítulo débilmente desarrollado. M. (Q.) honigbergi con axostilo hialino, tubular y claramente desarrollado, el tercio posterior es un poco ancho y se ahusa bruscamente en un filamento fino que se proyecta al exterior. Posee una pelta estrecha en forma de media luna. Las tres especies carecen de anillos cromáticos periaxostilares así como de gránulos endoaxostilares.

Además, hace la redescripción de M. (Q.) shortti y M. (Q.) najae sobre Hemydactylus brooki y Naja naja respectivamente, previamente descritas por Krishnamurthy en 1968.

Asimismo, Madre incluye en el subgénero Alimonas a la especie, que en su día describiera Grewal (1966) como Eutrichomastix sharani, por carecer de filamento accesorio.

En el mismo año, Madre describe M. (A.) hemidactyli, incluyéndola en el subgénero Alimonas por carecer de filamento accesorio. Posee una pelta en forma de hoz y anillo cromático periaxostilar, característica única que le diferencia del resto de las especies incluídas en el subgénero Alimonas.

Es en 1979 también, cuando Saratchandra & Narasimhamurti describen a M. (Q.) srikakulamensis del recto de Calotes versicolor, caracterizado fundamentalmente por carecer de capítulo y proyección axostilar, así como de anillos cromáticos y gránulos endoaxostilares, posee pelta y filamento accesorio.Al contrario que la especie, que Saratchandra publica en el mismo año, M. (A.) calotesi, del mismo hospedador, que incluye en el subgénero Alimonas por carecer de filamento accesorio y anillos cromáticos periaxostilares, pero también carece de pelta y de proyección axostilar.

Narasimhamurthy & Saratchandra, en 1980, admiten que en las diferencias en las que Krishnamurthy (1968) se basa para distinguir a los subgéneros Monocercomonas y Quadrimonas (longitud del filamento accesorio y relación filamento accesorio/flagelo recurrente), no les parece muy definidas, por lo que proponen, para diferenciarlos entre sí, la presencia o ausencia de anillos cromáticos periaxostilares. Por ello, sugieren enmendar las definiciones de los dos subgéneros, Monocercomonas y Quadrimonas, como sigue:

Monocercomonas con filamento accesorio y pelta presentes y anillos cromáticos periaxostilares ausentes.

Quadrimonas con filamento, pelta y anillos cromáticos periaxostilares presentes.

La nueva clave de subgéneros quedaría así:

1. Filamento accesorio ausente ..... Alimonas
   Filamento accesorio presente 2
2. Anillos cromáticos periaxostilares ausentes ..... Monocercomonas
   Anillos cromáticos periaxostilares presentes ..... Quadrimonas

Por lo tanto, M. (Q.) najae Krishnamurthy, 1968; M. (Q.) shortti Krishnamurthy, 1968; y M. (Q.) srikakulamensis Saratchandra & Narasimhamurti, 1979, son transferidos al subgénero Monocercomonas.

Por la misma razón, Castaño en 1985, siguiendo a estos autores en la subdivisión de los nuevos subgéneros, transfiere M. (Q.) chameleoni, M. (Q.) honigbergi y M.(Q.) krishnamurthyi al subgénero Monocercomonas por carecer de anillos cromáticos periaxostilares.

Narasimhamurthy & Saratchandra, 1980, describen M. (M.) waltairensis como parásito de Hemydactylus prashadi. Posee una pelta ancha, y un axostilo ligeramente curvado, con capítulo proyectándose al exterior en una espina.

En 1981, Saratchandra denomina M. (A.) prashadi a una nueva especie, encontrada en el mismo hospedador, con una proyección axostilar corta y sin pelta, según descripción original.

Continuando con el mismo hospedador, en 1982, Saratchandra y Narasimhamurti describen M. (M.) ravi, caracterizado por un cuerpo muy alargado y con el núcleo en forma de herradura, con presencia de una pelta fina y curvada, ligeramente teñida, en el extremo anterior del cuerpo.

Considerando en capítulo aparte los parásitos de anfibios, Krishnamurthy & Madre (1979) descubren tres especies nuevas de Monocercomonas: M. cyanophlycti de Rana cyanophlictis, M. melanosticti y M. aurangabadensis de Bufo melanostictus.

La primera se caracteriza por tener un axostilo moderadamente desarrollado con distintos gránulos periaxostilares y una pelta definida. M. melanosticti se diferencia por tener el flagelo recurrente fijado a la superficie del cuerpo por alguna distancia y un axostilo fino sin anillos cromáticos. M. aurangabadensis se caracteriza por un filamento accesorio largo, y axostilo grueso, con distintos *gránulos cromáticos*.

En 1981, Krishnamurthy & Shete describen otras dos especies más: M. maharastrae de Rana cyanophlyctis y M. sultanae de Rana tigrina. M. maharastrae se caracteriza por poseer un axostilo fino sin gránulos periaxostilares, con gránulos endoaxostilares en el medio o 1/3 posterior del axostilo. M. sultanae se caracteriza por la presencia de un filamento accesorio, y la ausencia de una pelta y gránulos cromáticos periaxostilares.

Saratchandra & Narasimhamurti en 1982 describen una nueva especie, Monocercomonas (Alimonas) ganapatii, en Hemydactylus prashadi en la India. Su forma es alargada, con extremos redondeados; posee 4 flagelos distintos; axostilo presente, recto o ligeramente curvado y sin extenderse más allá de la longitud del cuerpo celular; capítulo y pelta ausentes.

Carrera *et al.* (1987), describen M. maculatus en anfibios anuros de Canarias. El mismo año, Carrera cita 3 tipos de Monocercomonas, en el contenido intestinal de reptiles en Tenerife.

Delvinquier & Freeland (1988) encuentran M. batrachorum en Bufo marinus en Australia.

2.3.4.4 Familia TRICHOMONADIDAE Chalmers & Pekkola, 1918, enmend. Honigberg, 1963

Individuos con 4 a 6 flagelos, de los cuales uno es recurrente, está asociado a una membrana ondulante y unido a una costa. Axostilo y parabasal generalmente simples, salvo en los géneros más evolucionados.

Actualmente comprende 4 subfamilias: Trichomonadinae Chalmers & Pekkola enmend. Kirby, 1944; Tritrichomonadinae Honigberg, 1963 enmend. Brugerolle, 1976; Pentatrichomoidinae Honigberg, 1963; y Trichomitopsiinae Brugerolle, 1976.

Morgan (1943-46) y Trussel (1947) dan una lista de hospedadores de las especies de trichomonádidos. Se encuentran en animales domésticos y en el hombre.

Han sido observados en el ciego y colon de prácticamente todas las especies de mamíferos o aves que han sido examinados y también se encuentran en reptiles, anfibios, peces y muchos invertebrados. Peculiarmente no se conoce en conejos u otros lagomorfos. En el intestino de termitas son muy numerosos.

Kirby (1931) acepta la familia Trichomonadidae creada por Wenyon (1926), con la mayor parte de los no trichomonádidos o géneros no válidos, no corrigiendo este grupo hasta mucho tiempo después (1946).

Chalmers & Pekkola, crean la subfamilia Trichomonadinae en 1918, para incluir a organismos que definen como "Tetramitidae con un axostilo". Kirby, en 1947, observa que, siguiendo esta definición, la subfamilia abarcaría no sólo todos los trichomonádidos, sino también a un número de géneros no trichomonádidos. Por esta razón no está de acuerdo con el nombre propuesto por Chalmers & Pekkola, pero está a favor de la familia Trichomonadidae creada por Wenyon (1926).

Chalmers & Pekkola incluyeron en la subfamilia Trichomonadinae ocho trichomonádidos y sólo dos géneros no trichomonádidos (Monocercomonoides y Polymastix Bütschli, 1844), los cuales fueron también incluídos por Wenyon y Kirby en la familia Trichomonadidae.

Grassé & Hollande (1950) y Grassé (1952), dieron su voto de confianza al agrupamiento en subfamilias de Chalmers & Pekkola (equivalente a la familia Trichomonadidae sensu Kirby, 1931).

Kirby (1947) traslada la familia Trichomonadidae del orden Polymastigida Blochman, y lo eleva a un rango ordinal. Subdivide el nuevo orden en cuatro familias: Monocercomnadidae, Devescovinidae, Calonymphidae y Trichomonadidae. Sin embargo, Grassé & Hollande (1950) rechazaron el orden de Kirby y sugirieron que la familia Trichomonadidae fuera dividida en 4 subfamilias: Monocercomonadinae Grassé & Hollande (=Monocercomonadidae Kirby); Devescovinidae Kirby; Trichomonadinae Chalmers & Pekkola; y Macrotrichomonadinae Grassé & Hollande. Pero, más tarde, Grassé (1952) acepta el orden de Kirby, Trichomonadida, e incluye en él las siguientes familias: Trimastigidae Kent, Trichomonadidae Wenyon y Calonymphidae Grassi. Honigberg (1963) no ve claro el por qué los investigadores franceses encontraron apropiado considerar Trimastigidae como perteneciente al orden Trichomonadida, ya que el género Trimastix (incluído en la familia Trimastigidae) está separado claramente de los trichomonádidos, por la estrutura del núcleo y por el modo de división.

Reichenow (1952) no acepta el orden de Kirby, pero incluye todos los flagelados trichomonádidos en la familia Trichomonadidae, la cual él mantiene en el orden Polymastigida Blochman. En esta familia, los monocercomonádidos,

trichomonádidos y devescovínidos fueron considerados como grupos subfamiliares. Los caloníndidos fueron tratados como una familia aparte en el orden de Blochman.

Grell (1956) simplifica la clasificación de estos organismos a un grado sorprendente. Incluyó sólo tres familias: Trichomonadidae, Calonymphidae e Hypermastigidae, en el orden Polymastigida. La primera familia fue dividida *sobre las bases antinaturales de la presencia o ausencia de un flagelo recurrente.*

La decisión de los investigadores franceses de dar crédito a Chalmers & Pekkola, con el establecimiento del nombre familiar, estuvo conforme con las disposiciones del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.

Como corrigió Kirby en 1947, la familia Trichomonadidae incluye trichomonádidos equipados con una membrana ondulante y una costa.

Honigberg (1957), Lee (1960) y Honigberg (1963), señalaron que, en la evolución, el desarrollo de la membrana ondulante precede al de la costa. La presencia de este último orgánulo ha sido considerado por los anteriores autores y por Kirby (1947), como una base importante para la separación de los géneros trichomonádidos al nivel de familias. Ontogenéticamente, la aparición de una nueva costa precede al desarrollo de la membrana ondulante en todas las especies. Samuels (1959) opina que la costa aparece secundariamente en especies como Hypotrichomonas acosta, las cuales no tienen costa y son morfológicamente similares a Trichomitus batrachorum Perty, 1852. Lee señaló después (1960), que Samuels estudia el anterior organismo bajo condiciones culturales anormales y su hipótesis, concerniente a la costa, no está basada en una evidencia experimental. Juzgando los datos morfológicos y fisiológicos (Lee, 1960, 1961) se llega a la conclusión de que el desarrollo tiene lugar como indicaron los primeros autores.

Honigberg (1963), examinando las especies que pertenecen a la familia Trichomonadidae Chalmers & Pekkola, 1918, revela que hay una dicotomía morfológica y morfogenética. Por un lado, existe un número de especies que están desarrolladas o estructuralmente relacionadas con organismos del tipo Trichomitus batrachorum; y por otro lado, un grupo que parece presentar variaciones en la organización básica encontrada en Tritrichomonas muris o T. augusta. Los dos grupos pueden separarse sobre las bases de la estructura del axostilo, el aparato parabasal y, a menudo, en la longitud relativa de los flagelos anteriores. También hay ciertas diferencias en la morfología de la membrana ondulante y, en algunos géneros, en la costa. Generalmente, las especies relacionadas con Tritrichomonas augusta y T. muris parecen mostrar más uniformidad en su estructura y morfogénesis que las relacionadas con T. batrachorum. Finalmente, está el género Pentatrichomonoides Kirby, 1931, el cual no parece pertenecer propiamente a los grupos anteriores, por lo que se situa en una subfamilia aparte. En vista de todo esto,

Honigberg corrige una subfamilia y crea otras dos más, por lo que dentro de la familia Trichomonadidae quedan establecidas tres subfamilias: Trichomonadinae Chalmers & Pekkola, 1918 enmend. Honigberg, 1963; Tritrichomonadinae Honigberg, 1963; y Pentatrichomoidinae Honigberg, 1963.

Posteriormente, Brugerolle (1976) realiza un amplio estudio ultraestructural sobre ejemplares pertenecientes al orden Trichomonadida. Dentro de la familia Trichomonadidae crea la nueva subfamilia Trichomitopsinae para situar a los géneros Trichomitopsis Kofoid & Swezy, 1919 y Pseudotrypanosoma Grassi, 1917, incluídos previamente en la subfamilia Tritrichomonadinae, ya que presentan caracteres comunes a las subfamilias Trichomonadinae y Tritrichomonadinae. Por todo ello, finalmente queda establecida la subdivisión de la familia Trichomonadidae en cuatro subfamilias.

Subfamilia TRITRICHOMONADINAE Honigberg, 1963 enmend. Brugerolle, 1976

Individuos con 3 flagelos anteriores iguales; el número de flagelos se restaura rápidamente en la división. El flagelo recurrente presenta una vaina dilatada, asociada a una membrana ondulante en forma de raíl muy desarrollada y unido a una costa muy manifiesta del tipo C1; presencia de unos cuerpos subcinetosómicos conectados a la lámina marginal y al peine; axostilo espatulado, coronado por una pelta, tronco axostilar en forma de tubo, punta posterior corta, con anillos periaxostilares; parabasal en bastoncillos gruesos.

Género tipo: Tritrichomonas Kofoid, 1920

Género Tritrichomonas Kofoid, 1920

Tres flagelos anteriores; diámetro del flagelo recurrente igual o superior al del flagelo anterior, se extiende en una membrana ondulante hacia el extremo posterior, quedando libre una porción del flagelo; costa del tipo C1; capítulo del axostilo con expansiones ventrolaterales y/o anteriores conectando con una pelta pequeña; tronco del axostilo tubular que se proyecta en una punta cónica afilada, en el extremo posterior, con 1 o más anillos periaxostilares cerca del lugar de salida.

Especie tipo: Tritrichomonas augusta Alexeieff, 1911.

Introducción

Donne, en 1857, creó el género Tricomonas por el hallazgo de flagelados en el flujo vaginal de una mujer que padecía vaginitis. Ehrenberg, en 1838, lo enmendó al nombre Trichomonas. Así quedó establecido como especie tipo T. vaginalis. Kofoid en 1920 ideó un nombre genérico nuevo para los Trichomonas

que poseían sólo 3 flagelos anteriores, es el género Tritrichomonas y sugiere reservar el género Trichomonas para las especies que tienen 4 flagelos anteriores. En 1963, Honigberg crea la subfamilia Tritrichomonadinae donde incluye al género Tritrichomonas.

Morfología y ciclo biológico

El ciclo biológico de los trichomonádidos es simple. Se reproducen por escisión binaria longitudinal. Los estados sexuales no se conocen.

Los trofozoitos del género Tritrichomonas poseen un cuerpo piriforme u oval, con el extremo anterior redondeado y el posterior puntiagudo. En la parte superior se encuentran los cinetosomas, de donde se originan los tres flagelos anteriores, y uno dirigido posteriormente, extendiéndose a lo largo del cuerpo, formando una membrana ondulante, con una porción del flagelo libre. Tiene una costa filamentosa procedente también del cinetosoma y que recorre toda la base de la membrana ondulante. En el citoplasma, a menudo, están presentes gránulos relativamente grandes o incluso masas cromáticas.

El axostilo ocupa el eje longitudinal del organismo; de estructura tubular y grueso, en la parte anterior muestra las extensiones ventrolaterales formando el capítulo, muy desarrollado, en forma de cuchara; el tronco axostilar se ahúsa bruscamente, sobresaliendo por el extremo posterior en una punta cónica, con anillos cromáticos que rodean el axostilo. En la parte superior se encuentra la pelta, que se tiñe con plata; está solapada al capítulo del axostilo. En adición a estas estructuras existen varios gránulos, que se encuentran dentro, a lo largo del axostilo o a lo largo de la costa, o en otras localizaciones.

Un único núcleo se sitúa en la parte anterior, alojándose en la zona ensanchada del capítulo.

Este género se diferencia de la subfamilia Trichomonadinae por la presencia de una costa manifiesta del tipo C1, de un cuerpo subcinetosómico, y de una membrana ondulante típica, formada por una expansión en forma de raíl de la membrana del cuerpo celular, y por el flagelo recurrente dilatado, y de un axostilo con una forma particular.

El género Trichomitus, el cual posee una costa del tipo C1 y un peine, pero que ha perdido los cuerpos subcinetosómicos y adquiere una membrana ondulante lameliforme, no puede ser el origen del género Tritrichomonas, por lo que es más probable que éste provenga del género Monocercomonas, que posee cuerpos subcinetosómicos en relación con la lámina marginal y el peine.

Relación parásito-hospedador

Muchos trichomonádidos son comensales no patógenos, pero algunos son patógenos importantes. Sin embargo las relaciones parásito-hospedador de muchas de ellas no están todavía claras.

Especies de Trichomonas, y especialmente Tritrichomonas, en reptiles y anfibios

Los trichomonádidos que albergaban las ranas fueron inicialmente denominados por Perty, en 1852, como Trichomonas batrachorum.

Alexeieff, en 1911, reconoce dos especies distintas de trichomonádidos en anfibios anuros: Trichomonas batrachorum Perty, 1852 y un organismo nuevo, Trichomonas augusta (=Trichomonas batrachorum pro parte). Posteriormente Honigberg, (1963) los transfiere a Trichomitus batrachorum y Tritrichomonas augusta, respectivamente.

La descripción original de Alexeieff (1911) sobre T. augusta era bastante incompleta y sin dibujos. Otros investigadores que describen esta misma especie (Kuczynski, 1914; Kofoid & Swezy, 1915; Samuels, 1941; Chen, 1949) contienen diversos fallos al no registrar algunas variaciones encontradas en estas especies heterogéneas. Exceptuando a Chen, el resto al utilizar la técnica del Protargol no obtuvieron resultados adecuados (Buttrey, 1954).

Posteriormente, Buttrey (1954) realiza una descripción muy amplia y detallada al microscopio óptico. El estudio ultraestructural fue llevado a cabo por Brugerolle (1976).

T. augusta Alexeieff, 1911, al igual que T. batrachorum Perty, 1852, son parásitos frecuentes del intestino de los anfibios; sin embargo, también han sido citados en reptiles por Honigberg (1950) y Buttrey (1954). Más tarde fue encontrada en Lacerta agilis y L. vivipara de Checoslovaquia (Kulda, 1963), en salamandras (Joyon *et al.*, 1970) y en especies del sur de California pertenecientes a los géneros Xantuxia y Uta (Telford Jr., 1970)(Index Catálogo).

Previamente Prowazek (1904) había descrito en la lagartija Lacerta muralis una especie de Trichomonas a la que denomina T. lacertae, con un axostilo delgado, sin gránulos internos y una membrana ondulante más corta que el cuerpo. Según Honigberg (1963) se trataba de Trichomitus batrachorum, con la cual esta especie de Prowazek, T. lacertae, pasa a ser sinónimo de T. batrachorum. Posteriores autores como Doflein (1916), Grassé (1926) y Doflein & Reichenow (1929), identificaron también como T. lacertae a un trichomonádido completamente distinto, con axostilo hialino, ancho, que contenía gránulos endoaxostilares y membrana ondulante más larga que el cuerpo. Grassé (1926) reconoció diferencias inherentes

en los dos trichomonádidos, pero no adopta otro nombre para la especie T. lacertae, que la considera idéntica a T. mabuiae (Dobell, 1910). Según Honigberg (1963) se trataba de T. augusta, por lo tanto T. lacertae (Prowazek, 1904) Grassé, 1926, pasó a ser sinónimo. También en el mismo año describe T. alexeiefi Grassé, 1926, en el recto de Anguis fragilis, el cual comenta parecerse a Trichomonas prowazeki, pero con sólo tres flagelos anteriores. Posteriormente transferido al génro Trichomitus, como sinónimo de T. batrachorum (Honigberg, 1963).

En 1941, Percival describe Trichomonas hoplodactyli en la lagartija Hoplodactylus maculatus para situar a los organismos del tipo T. augusta, con tres flagelos anteriores, en cuya descripción incluye la característica diferencial de poseer un flagelo anterior más grueso que los otros dos. Sin embargo los dibujos eran muy similares, si no idénticos, a T. augusta, por lo que Honigberg (1963) no considera a la especie de Percival con caracteres diferentes a T. augusta, y por lo tanto T. hoplodactyli pasa a ser sinónimo, ya que comprueba que un gran número de geckos examinados, procedentes de diversas partes del mundo, incluído T. maculatus, albergaban organismos indistinguibles de T. augusta.

Coutelen *et al.* (1948) describen Trichomonas natricis en Natrix natrix y N. viperinus. Moskowitz (1951) piensa que esta especie es probablemente la misma que Das Gupta (1936) cita como Trichomonas sp. Sin embargo, Honigberg (1963) comprueba que esta especie debía ser incluída en el género Trichomitus, y la transfiere como sinónimo de Trichomitus batrachorum.

En 1951 Moskowitz hace un estudio de los protozoos encontrados en varias especies de reptiles y describe tres especies nuevas de Trichomonas: T. dispar, T. acosta y T. apectus, así como otras tres especies ya citadas: T. lacertae, T. hoplodactyli y T. natricis.

Considera a T. lacertae más semejante a la especie de Prowazek que a las especies dadas por Doflein, Grassé, y Doflein & Reichenow.

Con respecto a la especie identificada por Moskowitz como T. hoplodactyli Percival, encontrada en el intestino de la lagartija iguánida Anolis carolinensis de Norte América, era un organismo semejante en muchos aspectos a T. augusta, pero que poseía 4 flagelos. Se trataba de organismos que, aún sin encontrarse en estado de división, poseían 4 flagelos anteriores. Moskowitz emplea el nombre T. hoplodactyli para su especie (de A. carolinensis) al interpretar que el mayor grosor del flagelo citado en la especie de Percival podría ser debido a organismos con 4 flagelos, y que dos de ellos, al encontrarse tan íntimamente unidos, dieran la apariencia de ser uno sólo de mayor grosor. Sin embargo, Honigberg (1963) no cree posible esta presunción de Moskowitz y la considera como una especie diferente, a la que redenomina Trichomonas nonconforma. La diferencia con Tritrichomonas augusta estriba en el número de flagelos anteriores, sin embargo,

también considera la posibilidad de tratarse de un mutante, ya que las formas con 3 flagelos son mucho más frecuentes que las que poseen 4 flagelos anteriores. Honigberg sin embargo comenta, que hasta que posteriores estudios demostraran lo contrario, deben considerarse como una especie nueva a los ejemplares, del tipo augusta, pero que poseen 4 flagelos, denominandoseles Tritrichomonas nonconforma. También comenta que esta especie tetraflagelada sólamente se ha encontrado en este hospedador, pero Honigberg cree que haciendo estudios extensivos de los protozoos intestinales de varios hospedadores, puedan aparecer individuos con 4 flagelos.

De los organismos que Moskowitz cita como especies nuevas, T. dispar, encontrada en el contenido intestinal de Chameleon chameleo-jacksoni, difiere de las otras especies citadas, por poseer una membrana ondulante corta y una costa más larga.

T. acosta, caracterizada fundamentalmente por carecer de costa, como su propio nombre indica, y a menudo por la ausencia de membrana ondulante, se encuentra, en el informe de Das Gupta (1936), sobre un flagelado que encontró en un cultivo del contenido intestinal de las boas Drymarchon corais y Constrictor constrictor, el cual identifica como Trichomonas boae Reichenow, 1929. Pero debido a que el organismo que Reichenow denomina T. boae se trataba de un trichomonádido con costa y membrana ondulante bien desarrollada, es por esto, que la especie de Das Gupta pasó a llamarse T. acosta Moskowitz, 1951.

Posteriormente, en 1957, en la Reunión de la Asociación de Protozoólogos, Honigberg sugiere el nombre del género Hypotrichomonas, para adecuar a los organismos que poseen membrana ondulante pero carecen de costa, aunque no da la diagnosis. En 1960 Lee da ya la diagnosis, y designa a Hypotrichomonas acosta como especie tipo. Debido a la frecuencia con que la membrana ondulante aparece separada del cuerpo, estas especies han sido confundidas indudablemente con Monocercomonas colubrorum, como es el caso de los dibujos que realiza Matubayasi (1937) sobre la descripción de M. colubrorum, los cuales correspondían más bien a H. acosta.

Respecto a los organismos que aparecen con el flagelo recurrente despegado de la superficie del cuerpo, Lee, Das Agupta y Honigberg, lo interpretan debido a artefactos producidos en la extensión. Moskowitz sugiere que la presencia de partículas alimenticias puede usarse para diferenciar a H. acosta de M. colubrorum, Grassé y Das Gupta señalan que M. colubrorum raramente ingiere partículas alimenticias sólidas. Sin embargo, T. acosta es muy voraz, y el citoplasma generalmente muestra la presencia de numerosas partículas alimenticias, algunas de las cuales han sido reconocidas como núcleos de eritrocitos. En cultivo, Das Gupta (1936) observa que este trichomonádido ingiere granos de almidón, mientras que M. colubrorum no lo hace.

Por último, Tritrichomonas apectus, citado en Varanus salvator e Iguana iguana rhinolopha;, Moskowitz las cree idénticas a Trichomonas sp. descrita por Das Gupta (1935), en la culebra de agua Natrix erythrogaster y también en los trichomonádidos descritos en Crocodilus palustris de Parisi, 1910, el cual los creía similares a T. prowazeki (Alexeieff, 1909) descrito en batracios. Posteriormente es incluído como sinónimo de Pentatrichomonas prowazeki Alexeieff, 1911 por Honigberg en 1963.

Honigberg (1963) considera al género Tritrichomonas como un taxon polifilético, debido a la presencia de diferencias fisiológicas y morfológicas constantes entre los dos grupos en los que considera dividido este género.

Un grupo estaría representado por Tritrichomonas augusta Alexeieff; T. eberthi Martin & Robertson; T. foetus Riedmüler; T. suis Gruby & Delafond; T. minuta Wnerichy; T. nonconforma Moskowitz. Poseen flagelos anteriores aproximadamente de la misma longitud que el cuerpo. Flagelo recurrente con acronema típico y la costa excede sólo moderadamente el diámetro de los flagelos anteriores. Además, al menos en T. augusta, están presentes en asociación con la membrana ondulante, dos filamentos accesorios. También presentan diferencias fisiológicas. Mientras que T. augusta o T. foetus pueden ser aislados y mantenidos fácilmente en cultivos axénicos y con más dificultad en cultivos agnobióticos, no existe ninguna clase de cultivo con organismos del tipo T. muris que haya tenido éxito.

El segundo grupo incluye T. muris Grassi; T. caviae Davainey; y T. wnerichi Criouch. Con flagelos anteriores más cortos que el cuerpo, el flagelo recurrente no presenta en su extremo un acronema y es mucho más grueso en diámetro que los flagelos anteriores. La costa es muy robusta y se estrecha a ambos extremos. Hay aparentemente dos filamentos accesorios en el margen libre de la membrana ondulante.

Después de un largo paréntesis, en 1978 aparece publicada una especie nueva de Tritrichomonas en Rana pipiens, a la que Rao *et al.* denominan T. simhii; presenta 3 flagelos anteriores, flagelo recurrente sin acronema, costa muy fina, axostilo ancho con un capítulo bulboso y con anillos periaxostilares en el extremo posterior.

Subfamilia TRICHOMONADINAE Chalmers & Pekkola, 1918, enmend. Kirby, 1946

Individuos con 3 a 5 flagelos; complejo flagelar completo, normalmente restaurado al final de la división, ocasionalmente después de la citocinesis; flagelo recurrente, en su totalidad o sólo la parte proximal, incorporado a lo largo del filamento accesorio, en el margen de la membrana ondulante; membrana variable en longitud y grado de desarrollo; costa normalmente bastante más

delgada; capítulo del axostilo de variable complejidad, continuando anteriormente con una pelta típica; tronco del axostilo hialino, con forma de varilla, normalmente delgado o de diámetro moderado, no con apariencia tubular, sin gránulos axostilares y generalmente sin anillos periaxostilares, proyectándose a alguna distancia de la superficie posterior del cuerpo, en una punta axostilar; aparato parabasal con cuerpo de variable estructura y filamento o filamentos.

Género tipo: Trichomonas Donné, 1836.

La subfamilia Trichomonadinae contiene 4 géneros. En el género Trichomonas, el flagelo posterior no tiene porción libre, mientras que en los otros tres géneros sí la tienen; Trichomonas tiene 4 flagelos anteriores. Los otros tres géneros pueden diferenciarse por el número de flagelos anteriores y por la forma del cuerpo parabasal. En el género Trichomitus hay tres flagelos anteriores y el cuerpo parabasal tiene, generalmente, forma de V (ocasionalmente de varilla). En el género Tetratrichomonas hay 4 flagelos anteriores, en individuos maduros, y el cuerpo parabasal es generalmente en forma de disco. En el género Pentatrichomonas hay 5 flagelos anteriores, de los cuales 4 están agrupados juntos en la base y uno es independiente, y el cuerpo parabasal parece estar compuesto de gránulos pequeños.

Parece que el origen de esta subfamilia puede derivarse directamente de Hypotrichomonas, pues en muchos aspectos(flagelos anteriores, axostilo, y cuerpo parabasal) el género Trichomitus, perteneciente a esta subfamilia, se asemejan mucho a los orgánulos homólogos de Hypotrichomonas. Al estar equipados con una membrana ondulante débilmente desarrollada y una costa muy delgada, parece representar un eslabón de conexión entre Hypotrichomonas y la mayor parte de las especies de Trichomitus (p.e., T. batrachorum).

Aunque es evidente que Trichomitus, aparentemente más próximo a la línea evolutiva principal, ostenta más características morfológicas de la citada subfamilia que Trichomonas, hay razones taxonómicas válidas (ver I. Code Zool. Nomencl.) para la retención de los nombres de familia Trichomonadidae y subfamilia *Trichomonadinae. Si estos nombres deben ser retenidos, el género de Donné,* Trichomonas, tiene que ser mantenido como tipo de este taxón.

Género Trichomitus Swezy, 1915

Individuos con 3 flagelos anteriores, membrana ondulante de longitud variable, asi como la altura y número de ondulaciones, entre las especies y entre individuos de la misma especie. Flagelo posterior libre, costa relativamente delgada, en muchos casos, aunque fuertemente desarrollada en algunas especies; capítulo del axostilo espatulado o con forma de cuchara, a menudo con extensiones ventrolaterales, continúandose anteriormente por una pelta bien desarrollada;

tronco del axostilo de variable, pero normalmente moderado, diámetro; cuerpo parabasal, en muchas especies, predominantemente en forma de V con ramificaciones, variando de líneas casi rectas a estructuras discoidales más o menos anchas, asociadas con el filamento parabasal.

Especie tipo: Trichomitus batrachorum (Perty, 1852) Honigberg, 1963.

Recientes estudios sobre los flagelados del tipo T. batrachorum sugieren la posibilidad de que más de una especie morfológica de Trichomitus puede encontrarse en hospedadores anfibios y reptiles.

Los caracteres diferenciales serían: la relativa longitud y grado de desarrollo de la membrana ondulante, y detalles de la estructura del axostilo y del aparato parabasal.

Entre las especies estudiadas, con ayuda de modernas técnicas citológicas, los cuales son incuestionablemente congéneres con T. batrachorum, están: T. fecalis Cleveland, 1928; T. marmotae Crouch, 1933; T. ulmeri Gabel, 1954; o T. rotunda Hibler, Hammond, Caskey, Johnson & Filzgerald, 1960.

T. batrachorum no es congénere, con Trichomonas vaginalis Donné, 1837 ni con Tritrichomonas augusta Alexeieff, 1911. Este hecho ha sido observado por muchos investigadores. Gabel (1954) tuvo suficiente poder de convicción para establecer un nuevo género, Paratrichomonas, para los organismos del tipo T. batrachorum, incluye sólo una especie, P. marmotae (Crouch), pero sugirió que deberían ser incluidos T. batrachorum y especies similares. Honigberg aceptó el género Paratrichomonas, pues pudo confirmar experimentalmente que P. marmotae era congénere con T. batrachorum, pero debido a que Swezy en 1915 había creado un género aparte para las mencionadas especies de anfibios y la marmota de América, el nombre creado por Swezy debe tener prioridad ante el nombre Paratrichomonas de Gabel. Así P. batrachorum pasaría a ser sinónimo de Trichomitus batrachorum y P. marmotae sinónimo de T. marmotae (Crouch).

Trichomitus batrachorum (Perty, 1852) Honigberg, 1963 fue visto probablemente hace 250 años por Anthony van Leeuwenhoeck (Dobell, 1909, 1932). Parásito común del tubo digestivo posterior de muchas especies de ranas y sapos, es muy activo, con movimientos desiguales, pero a veces se inmoviliza por largos períodos de tiempo, doblándose o enroscándose sobre su axostilo. El cuerpo, sin distorsión alguna, es oval o piriforme, relativamente delgado, no contiene gránulos periaxostilares y el axostilo se proyecta a una considerable distancia del cuerpo, la región terminal del cuerpo va disminuyendo gradualmente hacia una punta. El cuerpo tiene un tamaño comprendido entre 14-18 x 6-10 μm, con tres flagelos anteriores, generalmente de desigual longitud.

El protozoo ingiere bacterias, y en cultivos otros muchos materiales tales como, gránulos de almidón y otros trichomonádidos. La ingestión del alimento se lleva a cabo por medio de pseudópodos (Samuels, 1957). Honigberg (1951) declara que nunca pudo apreciar la existencia de un citostoma , en contraposición a otros autores, ya que no observó que algún alimento fuera aspirado por el extremo anterior.

T. batrachorum posee una membrana ondulante que está fuertemente unida a un axonema, el cual queda libre por detrás, formando la porción libre del flagelo posterior. La costa es muy delgada, a menudo acompañada de un arco de gránulos. El axostilo adquiere forma de huso.

El órgano parabasal es difícil de apreciar, excepto por impregnación argéntica, y tiene dos ramas que parten del blefaroplasto, en forma de V invertida, en cada una, hay congregada una variable cantidad de material parabasal. Finalmente, encima del blefaroplasto, y sólo vista en impregnación argéntica, hay una pelta en forma de media luna.

El núcleo es oval, anterior, y con un cariosoma.

En la división, de acuerdo con Whittington (1951) el flagelo, la membrana ondulante y costa son distribuídos de la forma usual característica, el axostilo desaparece y cada futura célula hija desarrolla los elementos de los orgánulos desaparecidos antes de la citocinesis.

No forma quistes. La infección natural es presumiblemente por contaminación con flagelados libres.

T. batrachorum se encuentra citado en Rana temporaria, R. esculenta, R. dalmantina, R. perezi, R. pipiens e Hyla arborea. También ha sido hallado en Bufo marinus de Australia (Delvinquier & Freeland, 1988).

2.3.5 Protozoa "INCERTAE SEDIS"

2.3.5.1 Introducción

En un principio, su hallazgo fue ocasional, al efectuar análisis coprológicos encaminados a determinar la causa de diferentes alteraciones intestinales. En ocasiones se le asignaron nombres que la mayoría de las veces nada indicaban con respecto a su origen.

Brittan, en 1849, denomina "anular bodies" a unos corpúsculos de forma particular que se encontraban con gran frecuencia en las heces de enfermos coléricos, estudiados durante la epidemia europea de 1847-48.

Swayne, en 1849, en la misma época y con enfermos procedentes de la misma epidemia, describe unos cuerpos aplanados y transparentes, con cubierta de una gran refringencia, a los que denomina "chollera cells", que podría hacer pensar en Blastocystis. Si bien Aragao, en 1912, opina que son huevos de Ascaris lumbricoides. Algunos años después, en 1867, Hallier estudia los posibles organismos vistos por Brittan y Swayne, llegando a la conclusión de que se trata del género Urocystis.

Los estudios efectuados por Cunnighan en 1888, sobre las heces de animales vertebrados de sangre caliente (vaca, caballo y hombre), encuentra estos mismos elementos orgánicos que describe con el nombre de "sporoid cells". Grassi, en 1881, halla los mismos elementos descritos por Cunnighan en el contenido del ciego de las gallinas, donde dice encontrarlos en gran cantidad.

Perroncito, en 1888, considera como quistes de Trichomonas los organismos de esta clase observados en el cobaya y desde entonces, numerosos autores los dan como tales, llegando a explicar su formación de diferentes maneras, según el criterio de cada cual: Künstler en 1898 supone un proceso de conjugación previo al enquistamiento; Prowazeck entre 1904 y 1907, Bensen en 1909, James en 1914, y otros también, admiten que son quistes de Trichomonas. Sin embargo, la formación de quistes verdaderos entre los trichomonádidos ha sido demostrada por estudios ultraestructurales, pudiendo ser por lo tanto ciertas tales afirmaciones referidas a posibles quistes de protozoos. Así, Wenyon en 1910, los supone derivados de Chilomastix, y Macfie, en 1915, de Entamoeba intestinalis.

Alexeieff, en 1911, estudia tales formaciones halladas en el intestino de tritones, y concluye que los pretendidos quistes de Trichomonas, no son otra cosa que hongos ascomicetos blastosporulados muy parecidos a las levaduras, fundándose para ello en la estructura del núcleo tan semejante a la de aquellos hongos, creando el género Blastocystis con la especie B. enterocola.

Brumpt, en 1912, lo considera como una levadura intestinal inofensiva, admite este género y crea especies nuevas: B. hominis para los hallados en el hombre; B. cercophiteci en el Cercophitecus ruber; B. bufonis y B. sanquisugae en Bufo vulgaris y Haemophis sanquisugae respectivamente, sin señalar más diferencia que la de ser distinto el hospedador.

A pesar de los estudios de Alexeieff, no parecía plenamente demostrada la naturaleza vegetal de Blastocystis. Libros como el de Sartory (1921) de "Micología Parasitaria" los incluye como hongos dudosos al final del capítulo de Blastomicetos.

El mismo Brumpt, en 1922, al hablar en su "Precis de Parasitologie" de la diagnosis del género Blastocystis, los supone como protozoos. Sin embargo, más adelante, en 1926, en la cuarta edición del mismo libro, los vuelve a considerar como vegetales, hongos hifomicetos talospóricos.

Aragao, en 1922, afirma que los Blastocystis encontrados no difieren en animales de sangre caliente o fría, aunque procedan de los flagelados de estos seres o de cualquier otro parásito vegetal o animal presentes en el intestino. Por el contrario, Chatton, en 1917, demuestra con su estudio cómo los Blastocystis acaban por transformarse en flagelados. Ante tales discrepancias, algunos autores se muestran eclécticos o no definidos: Wenyon en 1916 dice que Blastocystis es un organismo vegetal, pero no es infrecuente que flagelados o amébidos en estado degenerativo desarrollen una gran vacuola central, imitando su forma.

Lynch (1922) considera a B. hominis sinónimo de B. enterocola, y por otra parte reconoce otras dos especies en el intestino del hombre: B. gemmagina y B. sporogina, que posteriormente son referidas como especies de la propia B. hominis en proceso de alteración en los medios de cultivo (Grassé, 1926).

Guevara Pozo en su Tesis Doctoral de 1936, desecha la naturaleza vegetal de estos organismos, basándose para ello en que si son considerados como tales, sus afinidades tintoriales debían diferir sensiblemente de las de cualquier especie de flagelado más que la de éstos entre sí. Llega a la conclusión de que son formas que adoptan los flagelados intestinales, para defenderse de una disminución en la presión osmótica del medio en que se encuentran. Afirma que la vitalidad no se suspende en la fase de Blastocystis, a lo sumo se retarda, pues sufren divisiones binarias por simple bipartición. Pero si la hipotonicidad crece, o persiste durante un tiempo mayor del posible de resistencia, la presencia de Blastocystis en unas heces denuncia la existencia de una flagelosis, cuya gravedad depende del papel patógeno del flagelado que representen. Propone el nombre de "Blastocystización" para explicar este fenómeno.

López-Neyra y Guevara Pozo junto con Suárez Peregrin en 1941 deducen que

Blastocystis corresponde en su mayor parte a formas de flagelados preferentemente, y en especial al Enteromonas (=Craigia = Tricercomonas), sin excluir otros protozoos intestinales humanos, naturalmente situados dentro de un medio hipotónico para ellos, siendo la defensa que operaba contra la hiperhidratación sufrida. De su trabajo se desprende que las formas ameboideas redondeadas e inmóviles de Craigia, y las formas de Blastocystis predominan en los cultivos hipotónicos, mientras que estas formas son rarísimas en los hipertónicos.

Género Blastocystis Alexeieff, 1911

Introducción

Alexeieff (1911) crea el género Blastocystis asignándole una naturaleza de hongo, con la especie B. enterocola, hallados en diversos vertebrados (hombre, cobaya, rata, pollo y diversos batracios) y en la sanguijuela (Haemopis sanguisugae).

Se conocen en la actualidad, con el nombre de Blastocystis, a unos cuerpos celulares de forma especial y típica, que se hallan con frecuencia en el intestino y en las heces fecales de numerosos animales vertebrados de sangre fría (rana, lagartija, etc.), vertebrados de sangre caliente (hombre, rata y cerdo), y aún de invertebrados (sanguijuelas).

Se incluye taxonómicamente en el grupo denominado "Incertae sedis", aunque Zierdt (1978) le confiere el estatus de protozoo, proponiendo su encuadre taxonómico dentro del Phylum Protozoa, en el subphylum Sporozoa, Clase Blastocystea, Orden Blastocystida y género Blastocystis, sin embargo no da la diagnosis.

Morfología y ciclo biológico

Zierdt *et al.*, en 1967, ponen de manifiesto que Blastocystis posee características más afines a los protozoos que a las levaduras, examina la morfología del organismo y realiza a la vez un estudio de las características en cultivo, en busca de proporcionar una información definitiva a su clasificación. Las observaciones reiteradas en cultivo demuestran que este organismo es extremadamente polimorfo, adoptando las siguientes formas típicas:

- Vacuolada
- Ameboidea
- Con contenido central granular.

La primera forma predomina en heces fecales recientemente aisladas, teniendo el núcleo y el citoplasma comprimidos en la periferia de la célula, ocupando

el centro una gran vacuola. Se reproduce por escisión binaria, división que ocurre a menudo.

La forma semejante a una ameba se encuentra en heces almacenadas durante bastantes días mantenidas a 37°C, siendo de menor tamaño que la forma vacuolada. En cultivos viejos, donde el crecimiento de estos organismos es lento, los cuerpos con forma ameboidea se hacen increíblemente abundantes. Los núcleos de esta forma, cuando son visibles, muestran periféricamente un acúmulo de cromatina.

La tercera forma vista por Zierdt *et al.* en 1967 fue la descrita como forma granular, observada sobre todo en cultivos viejos mantenidos en medio B-D (Boeck y Drohlav). Estas células suelen medir de 10 a 60 μm de diámetro y están llenas de gránulos pequeños. Los gránulos descritos son de dos formas: unos localizados en la periferia de la célula, en los cuales no se parecia ningún cambio, y otros localizados centralmente, sufriendo una ruptura celular, un desarrollo hacia la forma típica de Blastocystis; a los primeros se les puede asignar una función metabólica y a los segundos, reproductiva.

En 1973, Zierdt corrige su observación anterior, añadiendo nuevas formas y especificando las ya descritas por él en 1967. Determina tres clases diferentes de gránulos dentro de la forma granular:

- Gránulos metabólicos: los define como inclusiones de tamaño uniforme con un contorno esférico o tubular. Se encuentran en abundancia en la periferia de la célula.

- Gránulos reproductivos: incrementan el tamaño hasta producirse la ruptura de la célula madre, dirigen su desarrollo hacia la forma típica de Blastocystis.

- Gránulos lipídicos: se desarrollan en el citoplasma o en la vacuola.

En 1978, Zierdt demuestra que Blastocystis no es una levadura, sino que responde a la naturaleza de un protozoo intestinal. Al cultivarlo comprueban que este organismo es esencialmente anaerobio, al contrario que las levaduras. Blastocystis, asímismo, requiere bacterias para su crecimiento, salvo en condiciones axénicas de cultivo. Del mismo modo demostró que resistían altas concentraciones de Anfotericina B, mientras que la mayor parte de las levaduras son sensibles a ella.

En 1983 Zierdt resume una serie de características estructurales, que verifican su inclusión como protozoo:

1) No poseen pared celular, sino una membrana con poros y vesículas.

2) Mitoncodria (centenares en algunas células) de morfología típica de protozoos.
3) Aparato de Golgi de apariencia de protozoo.
4) Producción de pseudópodos en la extensión y la retracción.
5) Reproducción por escisión binaria o por esporulación más que por gemación.
6) Mantiene una endosimbiosis bacteriana estable, posiblemente de un mutualismo obligado.
7) Retículo endoplasmático rugoso y liso bien definidos.
8) Cuerpo central con una membrana limitante (previamente llamado vacuola) que ocupa al menos el 90% del volumen celular en la forma predominante y actúa en la reproducción sexual y asexual.

Entre las características fisiológicas incluye:

1) Anaerobio estricto.
2) Requiere la presencia de bacterias para crecer, a menos que esté sometido a condiciones axénicas de cultivo.
3) No crece sobre la superficie de un medio sólido utilizado para hongos o bacterias.
4) Crecimiento óptimo a 37°C, pero no crece a 24°C.
5) Crecimiento óptimo a pH neutro, no crece a pH 5,5.
6) Es resistente a concentraciones altas.

En el mismo año, en el estudio que llevan a cabo Zierdt *et al.* sobre los ensayos "in vitro" de 10 medicamentos antiprotozoarios contra las 4 cepas axénicas de Blastocystis hominis, mantenidas en un medio difásico de huevo (de Boeck & Drbohlav), demostraron una vez más la naturaleza protozoaria de Blastocystis, y desmienten la creencia que antiguamente se tenía en cuanto a considerarle como una levadura, al no presentar ninguna acción inhibitoria los medicamentos antibacterianos y antifúngicos ensayados (Paramomicina y Furoato de Diloxamida), y sí por el contrario, resultaron ser inhibidores los medicamentos que actúan contra protozoos. Dentro de los medicamentos antiprotozoásicos ensayados, siguiendo un orden decreciente de efectividad, los que produjeron una acción inhibitoria fueron: Emetina, Metronidazol, Furazolidona, Trimetroprim-sulfametoxazol, Iodoclorhidroxiquina (Entero-Vioformo) y Pentamidina. Aquellos que produjeron una acción moderada fueron la Floraquina y la Cloroquina.

Asimismo, previamente en 1981, Herrera *et al.* comunican el ensayo de una serie de quimioterápicos, que siguiendo un orden decreciente resultaron ser los más efectivos: Paramomicina, Sulfametoxazol, Aprolium y Espiramicina, lo que les indujo a considerar la naturaleza protozoaria de Blastocystis hominis.

Silard, en 1979, estudia la evolución de las alteraciones degenerativas

sufridas por Blastocystis hominis. Primeramente, habla de un cambio en la homogeneidad del citoplasma y una disminución de su aspecto refringente, así como la presencia en la periferia celular de gránulos lipídicos traslúcidos y gránulos de distinto tamaño, que aparecen difundidos por el citoplasma. Otro tipo de alteración o de degeneración sufrida por este parásito, es la degeneración del núcleo y la vacuolización del citoplasma. Estas formas degenerativas de Blastocystis poseen una gran tendencia a adherirse a otras formas vacuoladas o granulares indistintamente, formando conglomerados que aparecen con un tamaño gigante de 150 a 200 μm. Estas células muestran una alteración fácilmente demostrable, por la facilidad de penetración de soluciones iodadas en la forma vacuolada, siempre y cuando no se obre en condiciones ecológicamente favorables. Algunas de estas células no muestran una estructura intermedia definida, dando la impresión de haber sufrido un proceso de autolisis.

En 1976, Zierdt & Tan describen la ultraestructura de la forma trofozoica de Blastocystis hominis "in vivo", argumentando que este organismo presenta un núcleo más grande que el que se aprecia "in vitro", con un nucleólo bien estructurado y centenares de mitocondrias con una estructura interna muy compleja. Presenta también gran cantidad de vesículas citoplásmicas con ribosomas.

La estructura de Blastocystis "in vivo", se diferencia de la forma granular obtenida en cultivo, en que esta última tiene un núcleo más pequeño y sin nucleólo apreciable, con mitocondria caracterizada por una estructura uniforme menos electrodensa, y sólo unas cuantas vesículas citoplásmicas.

El ciclo biológico de este parásito fue establecido por Alexeieff en 1917, y más tarde por Grassé en 1926, no volviéndose a estudiar hasta 1973 por Zierdt, interpretándolo desde un punto de vista diferente al que había sido planteado previamente y corroborado por Silard (1978).

La evolución del ciclo, según Alexeieff (1917), comienza con la generación de la espora, transformándose ésta una vez germinada, en quiste. Sufre al mismo tiempo una división plasmotómica y se produce la copulación, a lo que sigue un periodo de multiplicación de los núcleos dentro del asca, con la formación de ascosporas en las ascas, para finalizar el ciclo evolutivo en la espora madura.

En 1926, Grassé estudia el ciclo de este parásito, adoptando el término creado por Alexeieff (1917) de quistes primarios. Para el autor, estos quistes representan el estado vegetativo del parásito.

Según Grassé, la segmentación de los quistes puede suceder siguiendo dos modelos:

1) Escisión por simple estrangulamiento. Los individuos hijos resul-

tantes serán bi-, tri- o cuatrinucleados, según que el elemento maternal posea dos o cuatro núcleos.
2) Aparición de 3 ó 4 elementos uninucleados, es decir, en los individuos con 4 núcleos, éstos se sitúan en los extremos de los dos diámetros perpendiculares, por constricción va a tener un corte de la masa en cuatro partes uninucleadas. En los individuos trinucleados el proceso será análogo.

No es hasta 1967 cuando Zierdt, resaltando sus características de protozoo, establece un nuevo ciclo biológico. Zierdt, 1973, parte de una forma vacuolada típica que sufre división binaria, dirigiendo su desarrollo hacia la forma granular. Otra evolución de la forma vacuolada es la que se dirige hacia la llamada por Zierdt forma de ameba.

Relación parásito-hospedador

Como resultado de las observaciones realizadas en pacientes con diarrea, asociado con una infección intensa de Blastocystis, y con la demostración de síntomas similares en animales con una infestación muy intensa con este mismo organismo, Phillips & Zierdt (1976) afirman que Blastocystis hominis a veces puede estar relacionado casualmente con la producción de tales síntomas, por un mecanismo no comprendido totalmente hasta la fecha.

Especies de Blastocystis

Existen diversas especies de Blastocystis citadas en la literatura científica, y las diferencias entre ellas no están claramente definidas, únicamente basándose en el hospedador, es por lo que Brumpt, en 1912, denomina las siguientes especies: B. hominis para las formas halladas en el hombre, B. cercophiceti en el mono Cercophitecus ruber, B. bufonis en el sapo Bufo vulgaris, y B. sanguisugae en la sanguijuela Haemophis sanguisugae. Sin embargo, tales especies son de dudosa aceptabilidad por diversos autores.

Previamente, Alexeieff, en 1911, aunque le asignara una naturaleza vegetal, crea la especie B. enterocola, hallada en diversos vertebrados (hombre, cobaya, rata, pollo, diversos batracios, reptiles) y en la sanguijuela (Haemophis sanguisugae).

Lynch (1922) considera a B. hominis sinónimo de B. enterocola, y por otra parte cita dos especies en el intestino del hombre: B. gemmagina y B. sporogina, que posteriormente se ha visto que se refieren a alteraciones producidas durante el proceso de cultivo.

2.4 REVISION DE TREMATODOS

Para la sistemática de los digénidos estudiados en esta Tesis, se han seguido los trabajos de La Rue (1957), Freitas (1963), Schell (1970), Yamaguti (1971), y Schmidt & Roberts (1984). Quedando, el encuadre taxonómico, de la siguiente manera:

Phylum PLATHELMINTHES Gegenbaur, 1859 *
Clase Trematoda Rudolphi, 1808
Subclase Digenea, van Beneden, 1858
Superorden Anepitheliocystidia La Rue, 1957
Orden Strigeata La Rue, 1926 (ort. enmend.)
Superfamilia Brachylaimoidea Allison, 1943 (ort. enmend.)
Familia Leucochloridiidae Dollfus, 1934
Subfamilia Leucochloridiinae Poche, 1907
Género Leucochloridium Carus, 1835

Superorden Epitheliocystidia La Rue, 1957
Orden Plagiorchiata La Rue, 1957 (ort. enmend.)
Superfamilia Plagiorchioidea Dollfus, 1930
Familia Brachycoeliidae Johnston, 1912
Subfamilia Mesocoeliinae Dollfus, 1929
Género Mesocoelium Odhner, 1911

* Según Beauchamp, P. De. (1961) Generalités sur les Plathelminthes. En: Grassé, P. P. Traité de Zoologie. Tome IV, première fascicule. Ed. Masson. Paris.

2.4.1 Revisión de la Familia Leucochloridiidae Dollfus, 1934 y de la subfamilia Leucochloridiinae Poche, 1907

La familia Leucochloridiidae no fué creada hasta 1934 por Dollfus. Anteriormente, las especies incluidas en ella, estaban encuadradas en la familia Brachylaemidae Joyeux & Foley, 1930.

López-Neyra (1947) en su libro "Helmintos de los Vertebrados Ibéricos" da una clave dicotómica de 60 familias incluídas en el suborden Prosostomata, asignando a Brachylaemidae las siguientes características:

"Distómidos, de cutícula lisa o débilmente espinulosa y cuerpo más o menos alargado; tubo digestivo que consta de prefaringe, faringe, esófago muy corto y ciegos intestinales que llegan muy cerca del extremo posterior del cuerpo. Aparato excretor corto, con un tubo impar delgado y corto y dos ramas

ascendentes; ovario situado entre los dos testículos; poro genital en la segunda mitad del cuerpo, mediano, más o menos lateral, excepcionalmente dorsal o casi terminal; bolsa del cirro pequeña, que contiene sólo el cirro y el canal eyaculador, estando la vesícula seminal, y si existe, la parte prostática, libres en el parénquima medular; útero y huevos de diversa constitución y tamaño. Parásitos intestinales de vertebrados de sangre caliente y fría".

Este autor acepta la clasificación dada por Dollfus (1934), en la que incluye las siguientes subfamilias:

- Brachylaeminae Joyeux & Foley, 1930 (=Heterolopinae Loos, 1899 =Harmostominae Looss, 1900), con los géneros Brachylaemus Dujardin, 1845; Glaphyrostomum Braun, 1901; Ityogonimus Luhe, 1899; Scaphiostomum Braun, 1901; y Extophonum Sinitsin, 1931, separando de ésta, y como familia independiente denominada Leucochloridiidae (=Urogoniminae Loos, 1899), los géneros Leucochloridium Carus, 1835 (= Urogonimus Monticelli 1888); Urotocus Loos, 1899, y Urorygma Braun, 1902, que Fuhrmann (1928) incluye en la subfamilia Brachylaeminae;
- Hastilesiinae Hall, 1916, con el género Hastilesia Hall, 1916, considerado por Fuhrmann como apéndice;
- Liolopinae Odhner, 1912, con los géneros Liolope Cohn, 1912; Harmotrema, Nicoll, 1914, y Helicotrema Odhner, 1912, que Dollfus (en el mismo año) eleva a la categoría de familia, creando en ella, además de la subfamilia indicada, la Moreaniinae Johnston, 1915, con el género único Moreania Johnston, 1915, que Fuhrmann (1928) sitúa como apéndice de Brachylaemiidae.

El único género con representación en España es Brachylaemus (Dujardin, 1843) Joyeux & Foley, 1930.

Kagan (1950, 1951, 1952), revisa la subfamilia Leucochloridiinae, incluyéndola en Brachylaemidae, subdivide el género Leucochloridium *sensu lato* en Leucochloridium *sensu stricto*; Urogonimus Monticelli, 1888; y Neoleucochloridium gen. nov.

Estos géneros, junto con Urotocus Loos, 1899, son reconocidos en la subfamilia Leucochloridiinae. En base a la morfología y a su ciclo biológico, los géneros Panopistos Sinitsin, 1931, y Urorygma Braun, 1901, han sido excluidos de la subfamilia.

El género Urogonimus es revalidado y puesto como sinónimo de Leucochloridium. 10 especies son reconocidas dentro del género Leucochloridium; 14 especies en Urogonimus; 5 especies en Neoleucochloridium, y 2 en Urotocus.

Las siguientes especies, anteriormente situadas como sinónimos con Urogonimus macrostomus (Rudolphi, 1803) presentan caracteres diferenciales, y se han renombrado U. witenbergiella sp.nov. (L. macrostomum de Witenberg, 1925), L. paradoxum Carus, 1835 (L. macrostomum de Zeller, 1874), L. heckerti sp. nov. (D. macrostomum de Heckert, 1899), U. caryocatactis (Zeder, 1800) (D. caudale Rudolphi, 1809, D. caudale de Muller, 1898).

Las siguientes especies han sido reducidas como sinónimos: L. insigne de Witerberg (1925) con L. heckerti sp.nov.; L. sp. de Hsü (1936) en Pavoncella pugnax con L. paradoxum Carus, 1835; L. sp. de Hsü (1936) en Vanellus vanellus con L. heckerti sp.nov.; L. actitis McIntosh (1932) con L. cyanocittae; y L. pricei McIntosh (1932) con L. variae McIntosh (1932).

Yamaguti (1971) da el siguiente diagnóstico para la familia Leucochloridiidae:

> "Digenea relacionado con Brachylaeimidae en la anatomía general y el modelo de ciclo de vida. Cuerpo pequeño, oval o lanceolado. Ventosa oral fuertemente desarrollada, con apertura oral apical. Faringe muy desarrollada, esófago muy corto o prácticamente ausente; ciegos simples, terminando en o cerca del extremo posterior. Acetábulo ancho o pequeño, a nivel variable. Testículos en tándem, diagonal o yuxtapuestos, normalmente en la parte posterior del cuerpo, raramente en la parte anterior. Presenta bolsa del cirro. Poro genital en el extremo posterior. Ovario intertesticular u opuesto al testículo anterior, raramente postesticular. Receptáculo seminal ausente o formado por dilatación de Laurer. Glándulas vitelógenas foliculares, extendiéndose en campos laterales por gran parte del cuerpo o confinadas en la parte anterior del mismo. Utero intercecal, pudiendo alcanzar el ciego lateral o anteriormente; huevos pequeños, numerosos. Sistema excretor como Brachylaemidae. Cercaria producida en esporocistos, ramificado en serpientes de tierra, sin cola, encerradas en membranas mucoides en el mismo esporocisto en el cual se han desarrollado. Parásitos de aves, excepcionalmente de mamíferos".

Así mismo, da la siguiente clave de subfamilias de Leucochloridiidae de aves:

1. Cuerpo alargado, linguiforme; ventosas poco desarrolladas; glándulas vitelógenas extendiéndose por la parte anterior y posterior del cuerpo ....Urotocinae
   Cuerpo oval o elíptico; ventosas fuertemente desarrolladas 2

2. Testículos en la parte anterior del cuerpo; ovario dorsal al acetábulo;

glándulas vitelógenas confinadas en la parte anterior del cuerpo .....
.....Urorygminae
Testículos y ovario en la parte posterior del cuerpo; glándulas vitelóge
nas extendiéndose por la parte anterior y posterior del cuerpo .....
.....Leucochloridiinae

Diagnosis de la subfamilia Leucochloridiinae Poche, 1907: Leucochloridiidae. Cuerpo oval, con los extremos redondeados o atenuados. Cutícula lisa o espinosa. Ventosas fuertemente desarrolladas. Acetábulo situado en el tercio medio del cuerpo, o un poco más anterior o posteriormente. Testículos más o menos diagonales o subsimétricos, cerca del extremo posterior. Bolsa del cirro en el final del extremo posterior del cuerpo. Poro genital dorsoterminal. Ovario medio o submediano, intertesticular, o algo opuesto al testículo anterior. Glándulas vitelógenas ocupando la mayoría de los campos laterales. Las ramas uterinas pueden o no extenderse más allá de los ciegos. Vesícula excretora sacular. Parásito de la cloaca o bolsa de Fabricio de aves, ocasionalmente en mamíferos.

Género tipo: Leucochloridium Carus, 1835.
Sinónimos: Urogonimus Monticelli, 1888; Neoleucochloridium Kagan, 1951.

Diagnosis: Leucochloridiidae, Leucochloridiinae, con el acetábulo en el tercio medio del cuerpo o un poco más posterior, pero no tan anterior como en Dollfusinus, parásito de mamíferos.

Especie tipo: L. macrostoma (Rudolphi, 1803) Poche, 1907; sinónimos: L. paradoxum Carus, 1835, Distomum ringens Rudolphi, 1819.

Mas-Coma y Gállego (1975) efectúan una revisión de las familias Brachylaemidae y Leucochloridiomorphidae a través de un estudio crítico a todos los niveles taxonómicos, debido al confusionismo reinante en la problemática taxonómica de Brachylaemoidea.

En 1980 Bakke hace una revisión de la familia Leucochloridiidae reconociendo en ella los 4 géneros siguientes: Leucochloridium Carus, 1835; Urogonimus Monticelli, 1888; Urotocus Loos, 1899; y Michajlovia Pojmanska, 1973. En este trabajo tabula la ecología de las larvas y sus características morfológicas para los 3 géneros con estados larvarios conocidos.

Cambió el status del género Neoleucochloridium Kagan, 1951, en relación con las similitudes de las larvas de Leucochloridium Carus, es decir que dentro del género Leucochloridium Carus, erigió tres subgéneros basados principalmente en las características de los esporocistos. Estos tres subgéneros

son: Leucochloridium, Neoleucochloridium y Papilloleucochloridium.

También tabuló el diagnóstico larvario y los caracteres de los adultos.

Así mismo, aceptó la importancia taxonómica de los esporocistos (indicada por Pojmanska en 1969) de estos gusanos; especialmente los tipos específicos de esporocistos pueden dar lugar a adultos que sólo se diferencian con dificultad por sus características morfológicas (p.e., Pojmanska, 1978, Bakke, 1978).

Estos resultados y otros previos (Bakke, 1976, 1978) indican que la clasificación basada en los adultos que fue presentada por Kagan (1950, 1951, 1952) debe reemplazarse por un sistema basado primariamente en diferencias y similitudes de las larvas. Propone una nueva clasificación basada en datos del autor y en informaciones disponibles de las larvas en la literatura.

Bakke (1980), afirma además que los géneros cuyos hospedadores finales son aves, pertenecen a la familia Leucochloridiidae Poche (superfamilia Brachylaimoidea Allison, 1943): Leucochloridium Carus, 1835; Urogonimus Monticelli, 1888; Urotocus Looss, 1899; Michajlovia Pojmanska, 1973 (sólo se conocen adultos). El género Neoleucochloridium lo reduce al rango subgenérico, debido a las similitudes existentes entre sus larvas y las de Leucochloridium Carus *sensu stricto*.

Sobre los esporocistos

En los Digenea, el color de los esporocistos tiene su mayor desarrollo en los leucocloridios, pero su importancia taxonómica se negó en los primeros estudios (p.e., Heckert, 1899; Mönning, 1922; Wesenberg-Lude, 1931). Witenberg, 1926, divide los sacos embrionarios de todas las especies conocidas de leucocloridios en el mundo en 4 grupos, en base al pigmento dominante (verde, marrón, amarillo, oro-rojo), pero sólo menciona la posibilidad de la importancia taxonómica del color y la distribución pigmentaria en los sacos embrionarios.

Después, Kagan (1951) dividió también los esporocistos basándose en los colores (verde, marrón o marrón-rojizo, amarillo o anaranjado, y sin pigmentos), pero sin afectar a la clasificación. Los colores pueden variar y oscurecerse durante el desarrollo ontogénico y pueden estar influenciados por factores ambientales así como por la especie y edad del hospedador, tamaño y nutrición, infección localizada o previas. La importancia de los factores ambientales difiere en las distintas especies de Leucochloridium.

Kagan (1951, 1952) distingue 3 tipos de pigmentos verdes en los esporo-

cistos en Europa.

2.4.1.1 Revisión del género Leucochloridium Carus, 1835

La clasificación de Leucochloridium presenta muchas dificultades debido a la gran similitud existente entre los trematodos adultos.

De las aproximadamente 40 especies descritas, algunas de ellas han sido clasificadas después en otros géneros (Kagan, 1952).

Rudolphi (1803), fué el primero en dar la descripción de un adulto de Leucochloridium, usando los siguientes caracteres taxonómicos: tamaño y situación de las gónadas (triangulares o en flecha) y parte anterior del útero.

Zeller (1874) y Heckert (1899) no consideran esenciales estos caracteres, indicando este último que no es importante el color de los esporocistos para una taxonomia futura.

Braun en 1902 clasificó todos los leucocloridídos conocidos como sinónimos de L. macrostomum Rud.

Witenberg (1925) también tuvo en cuenta caracteres morfológicos y biológicos como la especificidad del hospedador, lo que le llevó a algunas conclusiones erróneas. Asimismo señaló la necesidad de examinar los ciclos de vida de los trematodos para encontrar un criterio taxonómico.

En 1936, Szidat, basándose en datos conocidos en la literatúra y en la revisión de Rudolphi, considera 2 líneas evolutivas dentro del género, dependiendo de la forma de las gónadas (en triángulo o flecha). También da importancia taxonómica a la posición de las gónadas y a la parte anterior del útero.

Hsü (1936) añadió como ayuda taxonómica, la posición relativa de los ciegos, ramificaciones uterinas y glándulas vitelógenas; la posición y tamaño de las ventosas y la parte posterior de las glándulas vitelógenas.

McIntosh (1927, 1932) utilizó como criterios taxonómicos el tamaño, la disposición y la forma de distintas estructúras del cuerpo, pero no tuvo en cuenta variabilidades individuales. Como consecuencia, se describieron nuevas especies casi para cada hospedador.

Bykhovskaya-Pavlovskaya (1951) fué el primero en prestar atención al rango de variabilidad morfológica en varias especies, pero sólo lo examinó en trematodos adultos, en varias especies de aves de Siberia y Leningrado. Dis-

tinguió 3 grupos diferentes de trematodos y definió los siguientes datos taxonómicos:

- Posición de las gónadas (triángulo, flecha)
- Parte anterior del útero (intercecal, ant. o post.extracecal)
- Extremo posterior de las glándulas vitelógenas (más allá o no de los ciegos)

La especificidad del hospedador se consideró muy importante. Aplicando estos conceptos de variabilidad individual, sinonimizó diferentes especies, dejando sólo 9, dentro de Leucochloridium s.l.. Consideró especies colectivas de distintos esporocistos a L. macrostomum, L. holostomum, L. actitis y L. perturbatum.

Según esto, la misma especie de trematodo podría producir esporocistos de diferentes colores o el criterio de Bykhovskaya-Pavloskaya sería insuficiente.

Kagan (1952) revisa la subfamilia distinguiendo 4 géneros. Los datos genéricos coinciden con los datos específicos dados por Bykhovskaya-Pavlovskaya, aunque el tamaño y tipo del cirro es uno de los criterios genéricos esenciales al cual no se había prestado atención anteriormente. Leucochloridium Carus, 1835 con su especie tipo L. paradoxum Carus (definido en base a los ejemplares de Zeller), tiene un cirro largo, útero extracecal torciendo hacia la derecha entre la faringe y la ventosa ventral, gónadas en triángulo y glándulas vitelógenas extendiendose al menos tanto como los ciegos.

Este autor no resuelve el problema de los criterios específicos, pero señala la necesidad de los criterios experimentales de los ciclos.

Posteriormente se conocieron los ciclos biológicos de Leucochloridium y Neoleucochloridium, observando que los esporocistos producen sacos coloreados con numerosas metacercarias, cada una de ellas en una envuelta separada.

Pojmanska (1969) crea una clave para las especies europeas de Leucochloridium (referida a trematodos adultos) y publica un trabajo sobre los criterios específicos en dicho género, basándose en ciclos experimentales y en la variabilidad de 3 especies: L. paradoxum Carus, L. perturbatum Pojmanska y L. subtilis Pojmanska. Realiza infestaciones en una sola especie de hospedador con un sólo esporocisto, y da diferentes esporocistos al mismo hospedador. Observa los cambios de color producidos en los esporocistos procedentes de infestaciones naturales (sólo se obtuvieron esporocistos del perturbatum en el laboratorio) y, tras sus experiencias, realiza las siguientes conclusiones:

- Los adultos de Leucochloridium son muy similares unos a otros y su cla-

sificación en base a caracteres morfológicos es muy dificil.

- Cada especie tiene 3 ó 4 medidas constantes relativamente, y sólo tomándolas en conjunto pueden ser una base para la clasificación.
- Las siguientes medidas más constantes, son criterios específicos:
  - tamaño relativo de las ventosas
  - porción anterior del útero
  - tamaño y posición del poro del cirro
  - porción posterior de las glándulas vitelógenas

  Las medidas adicionales son, la forma del cuerpo, la forma del poro del cirro, y en algunas especies la porción anterior de las glándulas vitelógenas.
- Todas estas medidas taxonómicas se fijaron en adultos de 9 a 16 días. Las metacercarias y los adultos muy jóvenes no se pueden clasificar.
- A pesar de la considerable variabilidad, cierto tipo morfológico predomina en poblaciones numerosas.
- La clasificación taxonómica de los trematodos en poblaciones pequeñas (2 ó 3 ejemplares) sólo puede realizarse si se pueden observar todas las medidas taxonómicas.
- En caso de dudas en el material examinado, deben tenerse en cuenta: el hospedador, nicho, intensidad de la infestación, medidas del material y dibujos.
- Se pueden definir nuevas especies después de que con el ciclo experimental se den esporocistos. Debido a la gran similitud entre los adultos, sólo los esporocistos pueden probar las diferencias específicas. Los esporocistos tienen generalmente un patrón específico de distribución de anillos.

Bakke (1980) da el siguiente diagnóstico genérico: Leucochloridiidae; hospedador intermediario Succineidae (Pulmonata); los esporocistos estan centralmente ramificados con tubos y sacos embrionarios, estos últimos generalmente coloreados. La superficie de los sacos embrionarios con papilas o lisos, con color y bandas circulares protuberantes, continuas o discontinuas (más o menos fusionadas) y con o sin bandas longitudinales. Con color de fondo y con los sacos embrionarios con una banda; bandas longitudinalmente variables, tubo ocasionalmente coloreado en la parte distal. Colores principales: rojo, naranja, amarillo, verde y marrón tirando a negro. Cercaria sin cola, enquistada en una capa mucosa, no bien desarrollada; gónadas posteriores, generalmente en forma triangular. La bolsa del cirro tiene el canal de Laurer abierto y desemboca en la vesícula excretora. La vesícula excretora se abre en el medio y en el dorso de la parte posterior. Poro genital abierto dorsalmente, posterior al poro excretor. No hay un desarrollo especial de la vesícula seminal o de los receptáculos seminales.

Especie tipo: Leucochloridium paradoxum Carus, 1835
Ejemplar tipo: probablemente perdido
Hospedador tipo: Succinea putris L.
Localidad tipo: Islote de Elben, en Alemania.

Debido a las similitudes en los estados larvarios, se redujo Neoleucochloridium Kagan al rango subgenérico, dentro del género Leucochloridium y se crearon otros dos subgéneros, Papilloleucochloridium y Leucochloridium. La descripción del adulto de Papilloleucochloridium está basada sólo en infestaciones naturales en aves con L. phragmitophila, el cual, de acuerdo con los experimentos de Pojmanska (1978), es un sinónimo de L. vogtianum. Bakke incluye las especies reconocidas dentro de estos dos subgéneros, basándose en los tipos larvarios recogidos en la literatúra.

* Leucochloridium (n. subg.), especie tipo Leucochloridium (Leucochloridium) paradoxum Carus, 1835.
* Neoleucochloridium (enmend.), especie tipo Leucochloridium (Neoleucochloridium) problematicum Magath, 1920.
* Papilloleucochloridium (n. subg.), especie tipo Leucochloridium (Papilloleucochloridium) vogtianum Bandon, 1881.

La mayoria de los esporocistos individuales descritos eran originalmente indeterminados y debido a las lagunas en los datos de variabilidad, muchos de estos descubrimientos se han incluido en los subgéneros a los cuales parecen pertenecer.

El subgénero Leucochloridium tiene la distribución geográfica conocida más amplia (Neoártico, Paleártico, Oriental y Australia) seguido por Neoleucochloridium (Neoártico, Neotropical y Paleártico) y Papilloleucochloridium (Paleártico).

Un área de distribución así, puede hacer esperar que no tenga barreras geográficas o ecológicas separando las poblaciones americanas y canadienses de las europeas de Leucochloridium, debido al amplio rango de hospedadores definitivos, su gran movilidad y la amplia distribución de los succineidos. No obstante, debido al relativo aislamiento espacial de diferentes poblaciones de Succinea, podrían existir poblaciones genéticas de leucocloridídos, más o menos separadas, dando pie a circunstancias que favorecen la especiación, por ejemplo entre las regiones zoogeográficas más aisladas.

En la taxonomia de Digenea, las pequeñas diferencias alopátricas, dan como resultado, probablemente, subespecies de la misma bioespecie politípica (Bakke, 1978).

Los estudios de variabilidad intraespecífica, entre diferentes poblaciones de larvas de leucocloridídos, bajo las mismas condiciones experimentales y la presentación de los datos en forma comparable, es muy importante para la construcción de una base específica para la taxonomía de este grupo y se le debería prestar más atención en el futuro (Bakke,1978).

De acuerdo con esto, los adultos deberían unirse a sus correspondientes esporocistos, taxonómicamente hablando, antes de que su posición taxonómica final dentro de los leucocloridídos se decida.

2.4.2 Revisión de la Familia Brachycoeliidae Johnston, 1912 y de la Subfamilia Mesocoeliinae Dollfus, 1929

Johnston, en 1912, crea la Familia Brachycoeliidae y describe tres nuevas especies del género Mesocoelium, propuesto por Odhner en 1911 (parásitas de anfibios australianos), incluyendolas en Brachycoeliinae Loos, 1899.

En 1929, Dollfus propone la Subfamilia Mesocoeliinae, que incluye en Dicrocoeliidae Odhner, 1910 y da en un cuadro información completa sobre todas las especies incluidas en el género Mesocoelium.

Cuatro años mas tarde, este mismo autor, al referirse a M. americanum Harwood, 1932, escribe por primera vez Mesocoeliidae, dando así a este grupo de trematodos el rango de Familia.

La Rue (1957), hace una revisión de la sistemática de los digénidos basándose fundamentalmente en la morfología de la vesícula excretora y en los caracteres larvarios.

Yamaguti, en 1958, define Mesocoeliinae, que incluye en Brachycoeliidae, y asimismo da una definición del género Mesocoelium, relacionando todas las especies descritas. Para el género Pintneria propone una nueva tribu, Pintneriini, que incluye en Dicrocoeliinae Loos, 1899.

Odening en 1959, da los primeros caracteres de la Familia Mesocoeliidae.

Skrjabin y Morozov, tambien en 1959, dan por primera vez y en ruso, un diagnóstico para la Familia Mesocoeliidae que atribuyen a Dollfus (1950). Dan los diagnósticos y definen en una clave los géneros Mesocoelium y Pintneria.

Cheng y Provenza, en 1960, no aceptan la Familia Mesocoeliidae e incluyen Mesocoeliinae, que está caracterizada y definida en una clave, entre los Brachycoeliidae Johnston, 1912.

Freitas en 1963 hace una revisión exaustiva de Mesocoeliidae Dollfus, 1933, incluyendo como subfamilia tipo y única Mesocoeliinae Dollfus, 1929 que sinonimiza con Pintneriini Yamaguti, 1958 y da los caracteres de la Familia para los géneros Mesocoelium y Pintneria Poche, 1907. Observa que los representantes de este grupo presentan la siguiente morfología general:

"Los mesocoeliideos tienen el cuerpo achatado dorso-ventralmente, cuando estan comprimidos o fijados sin compresión en completa distensión muscular, con los bordes laterales casi paralelos y los extremos redondeados;

una vez fijados se comprimen y contraen y el cuerpo aparece, curvado, convexo dorsalmente y deprimido ventralmente. Generalmente ovalados, pero pueden presentar mayor la relación entre anchura y longitud, adquiriendo forma elíptica, alargada o lanceolada. A veces, cuando son de pequeño tamaño, presentan formas redondeadas; otras veces presentan la porción mas posterior un poco atenuada.

El revestimiento cuticular está constituido por espinas pequeñas, cónicas, que caen con mucha facilidad, debido al manejo del animal o por la edad del ejemplar. Hay individuos que se vuelven totalmente lisos, sin cualquier vestigio de espinas.

En una especie se observa la existencia de prolongaciones papiliformes, digitiformes, situadas en el extremo anterior del cuerpo, junto al borde de la ventosa oral; estas prolongaciones tambien son caducas como las espinas cuticulares, a veces dejando vestigios representados por la porción basal.

La ventosa oral es subterminal (raramente terminal), bien desarrollada y situada en la cara ventral del extremo anterior del cuerpo; sus dimensiones varían dentro de la misma especie según el mayor o menor tamaño del ejemplar.

La ventosa ventral o acetábulo, bien desarrollada, menor que la ventosa oral (excepcionalmente igual), generalmente situada en el tercio medio del cuerpo; sus dimensiones tambien son variables, como las de la ventosa oral.

La distancia del acetábulo a los extremos anterior o posterior del cuerpo es variable, según la mayor o menor contracción de sus porciones pre o post acetabulares.

Aparato digestivo: la boca, que se abre al fondo de la ventosa oral, se comunica con una faringe musculosa (sin la interposición de prefaringe); ésta se continúa con el esófago, que puede ser corto (casi siempre), un poco alargado o no existir; puede ser delgado o largo. Se bifurca, ligando a los dos ciegos intestinales, sin zona de transición nítidamente diferenciada.

Los ciegos intestinales, delgados o largos, se dirigen hacia afuera y atrás, pudiendo ser iguales o distintos en longitud y forma. Generalmente son de tamaño medio, cortos o un poco alargados, sin pasar la zona ecuatorial del cuerpo. Terminan en fondo de saco, nunca llegando al extremo posterior del animal.

Aparato reproductor masculino: el poro genital, siempre preacetabular, es normalmente mediano, pudiendo con bastante frecuencia, estar un poco desplazado lateralmente. Generalmente colocado en la zona esofágica, puede sin

embargo ser mas anterior, localizándose en la zona de la faringe, o más posterior, abriéndose en la zona de bifurcación o postbifurcal (menos frecuente).

La bolsa del cirro, con paredes bien constituídas, es total o parcialmente preacetabular. Generalmente corta, a veces un poco alargada, puede presentarse rectilínea o curvada. Encierra la vesícula seminal, generalmente bilobulada (un lóbulo basal mayor, más o menos alargado, y un lóbulo distal menor, más o menos globoso), pero sujeta a variaciones en su aspecto; parte prostática y cirro de dimensiones variables. Recibe en su región basal el canal resultante de la unión de los canales deferentes que vienen de los testículos.

Los testículos, en número de 2 (excepcionalmente 1) son preováricos (paralelos, uno de ellos en la zona ovárica), y generalmente situados en zonas que coinciden parcialmente (testículos oblicuos); algunas veces pueden estar en la misma zona (testículos simétricos). Frecuentemente ocupan el área intracecal, pudiendo o no invadir el área del acetábulo; a veces se encuentran un poco desviados lateralmente, alcanzando entonces las áreas ciegas, incluso las áreas extracecales. Generalmente situados en la zona del acetábulo, pueden ser, en algunos individuos, pre o postacetabulares, total o parcialmente. En cuanto a la forma, son frecuentemente ovoides o redondeados, pocas veces más o menos triangulares, de bordes lisos; excepcionalmente tienen forma y contorno irregulares.

Aparato genital femenino: ovario generalmente de forma ovalada o redondeada, pocas veces de aspecto triangular, con bordes lisos, raramente de forma y aspecto irregulares, total o parcialmente en el campo de uno de los testículos, ocupando casi siempre una parte de la zona del testículo opuesto, y comúnmente postacetabular; a veces está situado, en parte, en la zona del acetábulo, invadiendo o no su área, otras veces se encuentra totalmente en la zona acetabular. Casi siempre en el área intracecal, pudiendo a veces invadir las áreas cecal y extracecal. Cuando los ciegos intestinales son cortos pueden ser postcecales, esto es, situados por detrás de la terminación cecal, total o parcialmente.

La espermateca, de forma y situación variables, está situada próxima al ovario, siendo mediana o submediana. La glándula de Mehlis, generalmente mediana, normalmente se superpone a la espermateca. El canal de Laurer se abre dorsalmente.

Los dos viteloductos atraviesan el cuerpo en las regiones laterales, donde se sitúan las vitelinas. Las glándulas vitelógenas están constituídas por folículos de desarrollo variable, que se disponen en las áreas laterales

del cuerpo; son extracecales, a veces avanzan sobre los ciegos intestinales, extendiéndose o no al área intracecal. Sus campos pueden ser iguales o distintos, extendiéndose normalmente de la zona de la ventosa oral (otras veces de las zonas de la faringe o del esófago) para atrás, terminando generalmente después del final de los ciegos intestinales. A veces terminan antes o a nivel del final de los ciegos; otras veces al nivel o antes de la zona ovárica y, raramente, en la zona bifurcal o después de ella. A veces confluyen por la línea media del cuerpo, en la zona prebifurcal. Raramente existen glándulas vitelógenas en un solo lado del cuerpo.

El útero está constituído por una rama descendente, dorsal, que parte de la zona ovárica para atrás, extendiéndose o no al extremo posterior del cuerpo, formando numerosas asas sinuosas, y otra ascendente, ventral, también sinuosa, que se dirige para adelante, atravesando la región acetabular por el lado opuesto al del ovario, formando asas extracecales en el área de las glándulas vitelógenas, para terminar en el poro genital sin constituir vagina diferenciada. Los huevos son operculados, parduscos, con cubierta relativamente gruesa y pueden presentar, en el polo posterior, opuesto al del opérculo, salientes mameliformes o rugosidades de aspecto variable.

Aparato excretor: el poro excretor se sitúa en el extremo posterior del cuerpo, en general se abre terminalmente. La vesícula excretora, en forma de Y, con rama impar larga y ramas pares cortas, extendiéndose hasta casi la zona ovárica. La mayor o menor replección de la rama impar provoca la desaparición o vuelve más nítidas las ramas pares; en el primer caso, la vesícula toma el aspecto de una I. Algunas veces aparece en la rama impar un engrosamiento muscular próximo al poro excretor, simulando un esfínter o bulbo.

Algunos ejemplares pueden presentar en la luz de la vesícula excretora una o más formaciones de naturaleza desconocida. La fórmula excretora es 2 [(3+3+3)+(3+3+3)]."

En 1968 Dawes incluye Mesocoelium en la Familia Dicrocoeliidae Odhner, 1910, dando un diagnóstico y sinonimizándola en parte con Brachycoeliidae. La divide en dos subfamilias: Brachycoeliinae Loos, 1899 (con Brachycoelium y Leptophallus) y Dicrocoeliinae Loos, 1899.

Schell (1970) incluye Mesocoelium en Brachycoeliidae, junto con Cymatocarpus Loos, 1899 y Brachycoelium (Dujardin, 1845).

Yamaguti (1971), en "Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates" Vol. I, da el siguiente diagnóstico de la familia Brachycoeliidae Johnston, 1912:

"Digenea relacionado con Macroderoididae. Cuerpo alargado u oval, espinulado. Ventosa oral subterminal; faringe pequeña; esófago ancho y corto; ciegos cortos o hasta la mitad del cuerpo. Acetábulo pequeño, más o menos pre-ecuatorial. Testículos simétricos u oblicuos, situados en el tercio medio del cuerpo, o un poco mas anteriores o posteriores. Bolsa del cirro presente. Poro genital preacetabular. Ovario submediano, pre o post-testicular.

Glándulas vitelógenas, en la parte anterior del cuerpo. Utero, en su mayor parte, post-testicular. Vesícula excretora tubular, pudiendo estar dividida anteriormente en dos cortas ramas. Parásitos de anfibios y reptiles, excepcionalmente de peces."

En el mismo trabajo incluye una clave de subfamilias de Brachycoeliidae de reptiles, asignando a Brachycoeliinae los trematodos que posean ovario pretesticular y a Mesocoeliinae aquellos que lo tengan postesticular.

Asimismo, realiza la diagnosis de Mesocoeliinae Dollfus, 1929, como: "Brachycoeliidae, con cuerpo elíptico o lanceolado, espinoso. Ventosa oral subterminal, bien desarrollada; faringe pequeña, o moderadamente ancha. Esófago corto; ciegos cortos o hasta la mitad del cuerpo. Acetábulo normalmente tan pequeño como la ventosa oral, en el tercio anterior o medio del cuerpo. Testículos simétricos o no, entre los ciegos, en la zona acetabular o postacetabular. Bolsa del cirro entre el acetábulo y la bifurcación intestinal. Poro genital a nivel o próximo a la bifurcación intestinal. Ovario submediano, posterior al testículo izquierdo o derecho. Glándulas vitelógenas fuera de los ciegos, en gran parte situadas en la mitad anterior del cuerpo. Ramas uterinas ocupando casi la totalidad de la región posterior del cuerpo, raramente extendiendose hacia la parte anterior. Vesícula excretora tubular, dividida en su parte anterior en dos cortas ramas. Parásitos intestinales de anfibios y reptiles, excepcionalmente de peces.

2.4.2.1 Género Mesocoelium Odhner, 1911

Este género fué propuesto por Odhner, en 1911, para la especie Distomum sociale, descrita por Luehe (1901) en una nota sobre dos nuevos distómidos parásitos de anuros indianos, e incluido en la subfamilia Dicrocoeliinae Loos, 1899. La situación de esa especie, en el sistema general de los Trematodos, es abordada por Braun, en ese mismo año (1901) y por Odhner al año siguiente.

Cohn, en 1903, describe como género y especie nuevos, Hoploderma mesocoelium, parásito de un reptil javanés; ese nombre genérico ya estaba establecido, por lo que Poche, en 1907, lo cambia por el género Pintneria.

Odhner (1911) al proponer para la especie de Luehe el género Mesocoelium, el cual tambien encontró en Paraguay, no le dió ningún diagnóstico. Siendo al año siguiente Johnston, quien lo incluye en Brachycoeliinae Loos, 1899, dando además el siguiente diagnóstico:

"Trematodos pequeños, algunas veces ovales, mas o menos espinosos; la ventosa oral es la mayor; faringe presente; esófago moderadamente largo; ciegos intestinales llegando o sobrepasando un poco la mitad del cuerpo; vesicula excretora tubular y larga, con dos bolsas muy poco profundas en su extremo anterior; testículos lisos, colocados simétricamente a ambos lados de la línea media, próximo y en gran parte detrás de la ventosa ventral; ovario liso, en posición variable detrás de los testículos; vesícula seminal, bolsa del cirro, próstata y pene moderadamente o bien desarrollados; poro genital mediano, entre las ventosas; espermateca y canal de Laurer presentes; vitelaria formando un grupo simple de folículos redondeados, a cada lado, en la parte anterior del cuerpo, sin pasar internamente por detrás de los ciegos intestinales; útero con ramas transversales llenando casi todo el cuerpo por detrás de las gónadas, pasando delante de los testículos. Solamente en la porción terminal del intestino de ranas (Anura)".

Johnston, en este mismo año, describe tres nuevas especies del género propuesto por Odhner: M. mesembrinum, M. megaloon y M. oligoon, todas parásitas de anfibios australianos, y considera como caracteres genéricos más importantes los siguientes:

"Cuerpo más o menos espinoso, ciegos intestinales llegando o sobrepasando un poco la mitad del cuerpo, testículos simétricos a un lado de la línea media y glándulas vitelógenas no pasando por dentro de los ciegos intestinales".

Nicoll, en 1914, describe la cuarta especie australiana, M. microon, parásita de un anfibio y un reptil.

André en 1915, describe la primera especie africana: M. carli, parásita de un reptil, e indica algunos caracteres diferenciales entre Mesocoelium Odhner,1911 y Dicrocoelium Dujardin, 1845.

Skrjabin, en 1916, describe M. sokolowi, especie africana parásita de un reptil y hoy perteneciente al género Anchitrema Loos, 1899.

En 1919, Cort no acepta la inclusión de Mesocoelium entre los Brachycoeliinae, como lo hizo Johnston, y tampoco está de acuerdo con la opinión de Odhner, que lo incluyó entre los Dicrocoeliinae. En este mismo año Travassos lo define en una clave, con los siguientes caracteres:

"Intestino corto y grueso; cuerpo ancho de musculatúra reducida; parásitos de vertebrados de sangre fria; poro genital mediano; testículos con zonas superpuestas; ovario pre-ecuatorial, próximo a los testículos; conductos vitelinos en parte pre-acetabulares; acepta su inclusioón en Dicrocoeliinae.

Sewell, en 1920, redescribe detalladamente M. sociale (Luehe, 1901), de material obtenido en el hospedador tipo, en la India. Tambien discute su posición sistemática, estando en desacuerdo con Johnston y de acuerdo con Odhner, juzgándolo como intermedio entre las dos subfamilias, con lo que coincide Dollfus, en 1922.

Travassos, en 1921, describe M. incognitum, primera especie brasileña del género de Odhner, probablemente parásita de anfibios. Tres años más tarde, este autor considera idénticas las especies M. sociale (Luehe, 1901) y M. incognitum Travassos, 1921.

Bhalerao, en 1926, señala M. sociale (Luehe, 1901) en Birmania. Al año siguiente, este mismo investigador describe M. meggitti, especie birmanesa parásita de un reptil.

Meggitt, también en 1927, cita M. sociale en un nuevo hospedador (anfibio), en Birmania.

En 1929, Dollfus describe M. monodi, en un reptil africano. En esta ocasión, hace una revisión histórica de la posición sistemática del género y propone para él la subfamilia Mesocoeliinae. En 1930, publica una figura esquemática mostrando la unión de los canales colectores principales con la vesícula excretora.

Ochi, en un trabajo de Goto y Ozaki, publicado en 1929, describe la primera especie japonesa, M. brevicaecum, parásita de un anfibio. En esa publicación, Goto y Ozaki describen otras dos especies: M. elongatum y M. lanceatum, que descubren en anfibios japoneses.

Al año siguiente, Ochi publica un extenso estudio sobre M. brevicaecum, señalándola no sólo en anfibios, sino también en reptiles de Japón. De igual manera, describe la evolución de la especie. El artículo de Ochi, escrito en japonés, fue traducido al francés por Dollfus, en 1935.

Goto y Ozaki, también en 1930, describen tres nuevas especies japonesas: M. pearsei, M. japonicum y M. ovatum, todas parásitas de anfibios.

Tubangui, en 1931, estudia M. meggitti Bhalerao, 1927, de ejemplares cogidos en un reptil de Filipinas.

Harwood, en 1932, describe la primera especie norteamericana: M. americanum, parásita de reptiles.

Szidat, también en 1932, señala M. monodi Dollfus, 1929, en varios anfibios y reptiles africanos.

Fernando en 1933, describe dos nuevas especies parásitas de anfibios de Ceylan: M. burti y M. marrsi, parásitas de anfibios.

En 1935, Hoffman describe la primera especie de América Central: M. danforthi, parásita de un reptil portorriqueño.

Bhalerao, en 1936, describe M. leiperi, nueva especie parásita de un reptil de Birmania.

Ozaki, también en 1936, describe como nueva, la especie M. geoemydae, parásita de un reptil de las islas Loochoo, en Japón.

Walton en 1938, publica sus listas sobre trematodos parásitos de Amphibia.

Baylis, en 1939, señala M. monodi Dollfus, 1929 en un nuevo hospedador (reptil) en Africa.

Park, también en 1939, describe M. minutum, especie parásita de un anfibio japonés.

Chatterji, en 1940, señala M. sociale (Luehe, 1901), en un reptil birmanés y considera M. meggitti Bhalerao, 1927, idéntica a la especie de Luehe.

Pereira y Cuocolo (1940), redescriben M. incognitum Travassos, 1921, que consideran distinta de M. sociale (Luehe, 1901), redescriben M. waltoni y M. travassosi, como nuevas especies parásitas de anfibios brasileños y presentan una clave para determinar las 13 especies que consideran válidas. En esta clave no incluyen algunas especies (M. americanum, M. danforthi, M. leiperi, M. geoemydae y M. minutum) y otras son consideradas sinónimas: M. oligoon y M. microon de M. mesembrinum, M. japonicum de M. pearsei, M. marrsi de M. burti, M. elongatum y M. ovatum de M. brevicaecum. Estos autores introducen en la clave propuesta, caracteres nuevos para la diferenciación de especies, y hacen un análisis de los caracteres específicos del género de Odhner.

Hughes, Higginbotham y Clary, en 1941 y 1942, publican listas de los trematodos parásitos de reptiles.

Vigueras en 1942, describe M. crossophorum, parásita de un anfibio en Cuba. Walton, en ese mismo año, publica varias listas sobre parásitos de anfibios.

Ruiz y Leao, en 1943, describen M. sibynomorphi, primera especie del género de Odhner, referida como parásita de un reptil brasileño.

Travassos (1944), dice que Mesocoelium, después de la bolsa del cirro con vesícula seminal sacciforme, tiene la cutícula revestida de escamas mas o menos caducas y sin papilas, habitando el intestino delgado, donde generalmente se encuentra en gran cantidad, demostrando que la infestación se produce por la ingestión del hospedador intermediario.

Lent, Freitas y Proença, en 1946, señalan M. incognitum Travassos, 1921, en un nuevo hospedador (anfibio) de Paraguay.

Walton, en 1946, 1947, 1948 y 1949, continua la publicación de sus listas de parásitos de anfibios.

Dollfus (1950) describe M.schwetzi, parásito de un anfibio africano y vuelve a estudiar M. carli, André, 1915, del material obtenido en el nuevo hospedador (reptil) en Africa. En esta publicación Dollfus hace referencia a numerosas especies, con el fin de completar la lista que presentara en 1929, en la cual fueron omitidas las especies M. waltoni y M. travassosi.

Walton, también en 1950, continúa la publicación de sus listas de parásitos de anfibios.

Zerecero, asimismo en 1950, señala, describiendo y representando, M. leiperi Bhalerao, 1936, en Mexico, como parásito de un reptil.

Dollfus, en 1951, describe M. maroccanum, especie parásita de un reptil africano.

Walton (1951) realiza una nueva contribución a las listas de parásitos de anfibios.

Zerecero, en 1952, estudia M. travassosi Pereira y Cuocolo, 1940, de ejemplares recogidos en un reptil mejicano

Walton, en 1953, hace otras dos nuevas contribuciones a las listas de parásitos de Amphibia.

Dollfus, en 1954, describe tres nuevas especies africanas: M. georges-blanci, M. magrebense y M. brachyenteron, parásitas de reptiles. En esta publicación presenta una lista alfabética, no crítica, de todas las especies del género Mesocoelium.

Vigueras (1955) reproduce la descripción y figura de M. crossophorum Vigueras, 1942, en su "Contribución al conocimiento de la fauna helmintológica cubana".

Caballero, Flores-Barroeta y Grocott, en 1956, estudian M. travassosi de ejemplares recogidos en un anfibio de Panamá.

En 1957, Prudhoe estudia M. monodi Dollfus, 1929, de ejemplares encontrados en anfibios del Congo Belga.

Freitas, en 1958, vuelve a estudiar Distoma monas Rudolphi, 1819, de ejemplares encontrados en un reptil brasileño, colocándolo en el género Mesocoelium.

Yamaguti, en 1958, da el siguiente diagnóstico del género:

"Cuerpo eliptico o lanceolado, a veces ensanchado posteriormente, espinoso; ventosa oral bien desarrollada; faringe pequeña o de tamaño medio; esófago corto o de tamaño medio; acetábulo generalmente menor que la ventosa oral, en el tercio o en la mitad anterior del cuerpo; testículos simétricos o no, entre los ciegos, en la zona acetabular o posacetabular; bolsa del cirro posbifurcal; poro genital a nivel o próximo a la bifurcación intestinal; ovario submediano, posterior al testículo derecho o al testículo izquierdo; vitelinas extracecales, principalmente en la mitad anterior del cuerpo; ramas uterinas ocupando gran parte de la porción posterior del cuerpo, raramente invadiendo la porción anterior; vesícula excretora tubular, dividida anteriormente en dos cortas ramas; parásitos intestinales de anfibios y reptiles".

Baer, en 1959, vuelve a estudiar M. schwetzi Dollfus, 1950, de material procedente del hospedador tipo, en Africa.

Caballero y Brenes, en 1959, estudian M. travassosi de ejemplares encontrados en un anfibio, en Costa Rica.

Ucrós, asimismo en 1959, estudia M. sociale (Luehe, 1901), M. incognitum Pereira y Cuocolo, 1940 y Mesocoelium sp., de trematodos obtenidos de anfibios, en Colombia. Da una relación de 17 especies en el género Mesocoelium, así como el siguiente diagnóstico genérico en español:

"Cutícula generalmente espinosa; ventosa oral mayor que la ventosa ventral; ciegos intestinales como la mitad o 2/3 de la longitud del cuerpo; testículos mas o menos simétricos y colocados oblicuamente uno respecto a otro, cercanos a la ventosa oral; el borde anterior del testículo anterior, puede sobrepasar el borde anterior del acetábulo, estar al mismo nivel o un poco atrás; ovario casi a la misma altura del testículo posterior o un poco atrás; poro genital delante del acetábulo, próximo a la bifurcación intestinal; vitelinas comenzando a la misma altura de la ventosa oral o del esófago y extendiéndose posteriormente hasta el testículo posterior, por lo menos, o pudiendo llegar hasta la terminación del intestino."

Skrjabin y Morozov, en ese mismo año, dan en ruso, un nuevo diagnóstico:

"Trematodos pequeños, más o menos ovales; cutícula más o menos recubierta de espinas; ventosa oral grande, ventral; faringe y esófago presentes; ciegos intestinales relativamente cortos, alcanzando o sobrepasando un poco la mitad de la longitud corporal; vesícula excretora larga, tubulosa, con dos pequeñas dilataciones en su extremo anterior; testículos lisos, simétricos o levemente oblicuos, junto al acetábulo; ovario liso, postesticular; bolsa del cirro más o menos desarrollada, con vesícula seminal, parte prostática y cirro; poro genital mediano, entre la faringe y el acetábulo; espermateca y canal de Laurer presentes; vitelinas laterales, en la mitad anterior del cuerpo; útero con asas detrás de las gónadas y con la porción terminal preglandular; parásitos intestinales de anfibios y reptiles."

Cheng, tambien en 1960, presenta los siguientes caracteres para Mesocoelium:

"Poro genital anterior o posterior a la bifurcación intestinal, mediano o lateral a la línea media; testículos al mismo nivel, anteriores o posteriores al acetábulo; útero con asas ascendente y descendente sinuosas, limitadas al área posovárica; parásitos intestinales de anfibios y reptiles."

Asimismo, vuelve a estudiar muchas de sus especies, considerando 28 de ellas válidas, definiéndolas en una clave en la cual introduce nuevos caracteres diferenciales. Algunas especies son consideradas sinónimas: M. waltoni de M. incognitum, M. brevicaecum y M. pearsei de M. lanceatum, M. schwetzi de M. mesocoelium, ésta última presentada como nueva combinación.

Freitas, en 1963, indica:" Mesocoelium Odhner, 1911. Mesocoeliinae. Los testículos no estan situados en el mismo campo y generalmente tienen zonas parcialmente coincidentes. Parásitos de anfibios y reptiles".

Como especie tipo da M. monas (Rudolphi, 1819) y lo sinonimiza con M. sociale (Luehe,1901) Odhner,1911 y otros. También cita otras especies: M. megaloon Johnston, 1912; M. brevicaecum Ochi in Goto y Ozaki, 1929 (con varios sinónimos), M. danforthi Hoffman, 1935; M. geoemydae Ozaki, 1936; M. crossophorum Vigueras, 1942 y M. sibynomorphi Ruiz y Leao, 1943.

En 1971, Yamaguti lo incluye en Brachycoeliidae: Mesocoeliinae, dandole los caracteres de la subfamilia. Indica como especie tipo M. sociale, sinonimizándola con M. meggitti Bhalerao, 1927 - Fischthal & Kuntz (1965)-, en Bufo melanostictus, Rana tigrina, Ptyas mucosus, etc.; en India, Filipinas, etc.

Para la determinación de las especies de Mesocoelium, cita las claves de Pereira y Cuocolo (1940), Cheng (1960) y Freitas (1963). Asimismo, da una lista de especies encontradas en reptiles, indicando las que son sinónimas de M. monas (Rud.) -Freitas (1963, 1967)- y las localidades en las que aparecieron.

Otros autores como: Rodrigues y Cristófaro (1978), Crusz y Santiapillai (1982), Kennedy, Killick y Beverley-Burton (1987), o Crusz y Daundasekera (1988), encuadran Mesocoelium en Mesocoeliidae. Sin embargo, Wong y Bundy (1985), siguen considerándole dentro de Brachycoeliidae.

2.4.2.1.1. Claves prácticas para la determinación de especies del género Mesocoelium Odhner, 1911.

Se han encontrado en la literatura 4 claves:

* La primera, publicada por Johnston, en 1912, está basada en gran parte en caracteres individuales, con la finalidad de definir las especies descritas en 1912 por él mismo.

1. Cutícula densamente espinosa; relación ventosa oral/ventosa ventral no mayor de 3:2.....2
-. Cutícula lisa o muy poco espinosa; relación ventosa oral/ventosa ventral mayor de 3:2.....3
2. Testículos triangulares; ovario triangular, detras del testículo izquierdo; vitelinas extendiéndose por detrás del ovario; huevos de 0,040 x 0,025 mm.....sociale
-. Testículos ovales o redondeados; ovario oval o redondeado, detrás del

testículo derecho; vitelinas no extendiéndose por detrás del ovario; huevos de 0,040 x 0,025 mm.....mesembrinum

3. Testículos ovales; ovario esférico, lateromediano; vitelinas no extendiéndose por detrás del ovario; huevos de 0,047 x 0,029 mm.... megaloon

-. Testículos poliédricos; ovario oval, detrás del testículo derecho; vitelinas extendiéndose por detras del ovario; huevos de 0,044 x 0,028 mm..... oligoon

Indica como característico de M. sociale, testículos triangulares, lo cual no se corresponde con la realidad, ya que en la figura de Luehe (1901) se muestra un testículo subtriangular y otro ovoide. El único carácter importante utilizado por Johnston es la relación entre las ventosas, que asimismo, no es utilizado de modo realmente convincente.

* La segunda clave, propuesta muchos años mas tarde, por Pereira y Cuocolo, en 1940, es la siguiente:

1. Cutícula no revestida de espinas.....2
-. Cutícula revestida de pequeñas espinas.....3
2. Relación ventosa oral/acetábulo > 2/1.....megaloon
-. Relación ventosa oral/acetábulo menor que 2/1.....4
3. Glándulas vitelógenas iniciandose a la altura del eje mayor de la Vo...5
-. Glándulas vitelógenas iniciandose a la altura del esófago.....6
4. Folículos vitelógenos menores que los huevos.....carli
-. Folículos vitelógenos de tamaño parecido al de los huevos.....waltoni
5. Folículos vitelógenos de tamaño parecido al de los huevos.....incognitum
-. Folículos vitelógenos mayores que los huevos.....travassosi
6. Relación ventosa oral/acetábulo > 1,5/1.....lanceatum
-. Relación ventosa oral/acetábulo = 1,5/1.....7
-. Relación ventosa oral/acetábulo menor que 1,5/1.....8
7. Folículos vitelógenos mucho mayores que los huevos.....meggitti
-. Folículos vitelógenos del mismo orden de tamaño que los huevos (= oligoon, = microon).....mesembrinum
8. Relación limite posacetabular hasta el extremo posterior/ limite posacetabular hasta el extremo anterior > 2/1.....9
-. Relación limite posacetabular hasta el extremo posterior/ limite posacetabular hasta el extremo anterior menor que 2/1.....10
9. Esófago largo (= japonicum).....pearsei
-. Esófago corto.....11
10. Prefaringe presente.....monodi
-. Prefaringe ausente (= elongatum, = ovatum).....brevicaecum
11. Folículos vitelógenos mayores que los huevos (= marsi).....burti
-. Folículos vitelógenos del mismo orden de tamaño que los huevos...sociale

Estos autores introducen varios caracteres nuevos, muchos de ellos sin valor real. Omiten cinco de las especies existentes hasta 1940. El carácter de los folículos vitelógenos del mismo tamaño de los huevos para M. sociale, se observa en el trabajo de Luehe (1901) pero no se encuentra en el estudio de Sewell (1920), no consultado por ellos.

* Veinte años mas tarde, en 1960, Cheng propone la siguiente clave, (adaptada por Freitas en su presentación):

1. Testículos a nivel del acetábulo.....2
-. Testículos anteriores al acetábulo.....14
-. Testículos posteriores al acetábulo.....17
2. Ciegos intestinales extendidos más allá del nivel medio del cuerpo..3
-. Ciegos intestinales terminando en la mitad anterior del cuerpo.....11
3. Poro genital mediano, prebifurcal.....4
-. Poro genital mediano, posbifurcal.....6
-. Poro genitalmediano,bifurcal.....7
-. Poro genital lateral en la línea mediana, prebifurcal.....8
4. Testículos superponiendose a los ciegos.....sociale
-. Testículos no superponiéndose a los ciegos 5
5. Vitelaria con pequeños folículos independientes.....microon
-. Vitelaria con grandes folículos fusionados.....carli
6. Bolsa del cirro con una longitud aproximadamente igual a la mitad del diámetro del acetábulo.....leiperi
-. Bolsa del cirro en forma de garrafa, con longitud casi igual al diámetro del acetábulo.....mesocoelium
7. Diámetro de los testículos casi iguales al del acetábulo, testículo izquierdo enteramente superpuesto al acetábulo.....marsi
-. Diámetro de los testículos menores que el del acetábulo, vitelinos con pequeños folículos simples.....danforthi
-. Diámetro de los testículos mayor que el del acetábulo; vitelinos con folículos irregulares, parcialmente fusionados.....travassosi
8. Poro genital a la izquierda del esófago.....9
-. Poro genital a la derecha del esófago.....10
9. Bolsa del cirro con casi igual longitud que el diámetro del acetábulo.....meggitti
-. Bolsa del cirro con aproximadamente igual anchura que el doble del diámetro del acetábulo.....maroccanum
10. Espículas en el borde de la Vo presentes.....crossophorum
-. Espículas en el borde de la Vo ausentes.....monodi
11. Vitelaria confluentes en la línea mediana.....12
-. Vitelaria no confluentes en la línea mediana.....13
12. Ciegos intestinales llegando al nivel de los testículos.....lanceatum
-. Ciegos intestinales sin llegar al nivel de los testículos....elongatum

13. Poro genital prebifurcal.....sibynomorphi
-. Poro genital posbifurcal.....brachyenteron
14. Ciegos intestinales terminando en la mitad posterior del cuerpo.....15
-. Ciegos intestinales terminando en la mitad anterior del cuerpo.....16
15. Poro genital a la derecha de la línea media, prebifurcal....americanum
-. Poro genital mediano, posbifurcal.....minutum
16. Testículos contiguos.....japonicum
-. Testículos no contiguos.....ovatum
17. Ciegos intestinales terminando en la mitad anterior del cuerpo.....18
-. Ciegos intestinales terminando en la mitad posterior del cuerpo.....19
18. Ovario menor que los testículos.....geoemydae
-. Ovario mayor que los testículos.....maqrebense
19. Poro genital bifurcal.....20
-. Poro genital prebifurcal.....megaloon
20. Ciegos intestinales con distinta longitud.....oligoon
-. Ciegos intestinales con la misma longitud.....21
21. Bolsa del cirro con casi igual longitud que el diámetro del acetábulo.....mesembrinum
-. Bolsa del cirro con mayor longitud que el diámetro del acetábulo .....georgesblanci
-. Bolsa del cirro con menor longitud que el diámetro del acetábulo.....22
22. Diámetros de los testículos menores que el del acetábulo.....incognitum
-. Diámetros de los testículos casi iguales al del acetábulo.....burti

En el análisis de esta clave da la impresión de que Cheng está utilizando caracteres referidos a las descripciones o deducidos de las figuras, para mantener como válidas casi todas las especies descritas. Los caracteres adoptados, no tienen en su mayoria valor específico, pues representan en realidad variaciones individuales.

Caracteres específicos del género Mesocoelium Odhner, 1911

Freitas,en 1963, analiza los diferentes caracteres que han sido utilizados para distinguir las especies existentes del género propuesto por Odhner en 1911.

Cuerpo: La forma del cuerpo y su mayor longitud fueron usados como caracteres distintivos por Bhalerao (1927), Goto y Ozaki (1929, 1930) y Ozaki (1936). Los estudios de Freitas no permiten atribuirles importancia para la diferenciación de especies. En 1939 Park ya verificó esto, al describir M. minutum, cuando dice que el cuerpo puede ser foliáceo, alargado, lanceolado u oval.

El tamaño del cuerpo fué utilizado por Park (1939), Pereira y Cuocolo (1940) y Ruiz y Leao (1943). Freitas no le da a este carácter ningún valor específico, pues indica que es extremadamente variable dentro de la misma especie, y observa que las muestras constituidas por numerosos ejemplares presentan, en su mayoria, dimensiones pequeñas; algunos sin embargo son mayores.

Travassos en 1924, observó este hecho, y comentó: ..." es un Mesocoelium que presenta 2 tipos, uno mayor que corresponde a sociale (Luehe) y otro menor que corresponde a incognita Trav."

La relación entre las porciones pre- y posacetabulares del cuerpo, carácter destituido de valor, pues depende de la contracción o distensión del parásito, fue usado por Pereira y Cuocolo (1940).

Revestimiento cuticular: El revestimiento cuticular, en cuanto a la distribución de las espinas, su densidad, presencia o ausencia, fué un carácter utilizado por diferentes autores, como Johnston (1912), Fernando (1933), Pereira y Cuocolo (1940), Ruiz y Leao (1943), Zerecero (1950) y tambien por Dollfus (1954).

Freitas observó que las espinas cuticulares son caducas, no presentando para la especie ningún valor distintivo. Pueden desaparecer por envejecimiento o manejo del trematodo; caen irregularmente, a veces sin dejar vestigios de su existencia. La presencia o ausencia de espinas en la cutícula fue un carácter considerado de importancia por Pereira y Cuocolo, que basados en él, describieron como nueva especie M. waltoni, próxima a M. incognitum; hay que indicar que esos autores despreciaron el mismo carácter, sinonimizando m. marrsi (de cutícula lisa) con M. burti (de cutícula espinosa).

La presencia de prolongaciones cuticulares digitiformes situadas en el extremo anterior del cuerpo, descritos por Vigueras (1942) en M. crossophorum, es considerada de valor específico por Cheng (1960). En un estudio posterior realizado por Freitas *et al.* sobre varios paratipos de la especie de Vigueras, observaron que tales prolongaciones podian caer, dejando o no vestigios, representados por su porción basal. Dada su caducidad le restan valor específico, pues sólo en M. crossophorum han sido encontrados.

Ventosas: La ventosa oral y el acetábulo se usaron en cuanto al tamaño (Fernando,1933; Ruiz y Leao, 1943; Dollfus, 1950), en cuanto a la mayor o menor proximidad entre si (Goto y Ozaki, 1930), en cuanto a la posición más anterior de la ventosa ventral (Goto y Ozaki, 1929; Ozaki, 1936) y, finalmente, en cuanto a la relación existente entre ellas (Johnston, 1912; Goto y Ozaki, 1929; Hoffman, 1935; Park, 1939; Pereira y Cuocolo, 1940; Dollfus,

1954).

Las dimensiones de las ventosas, hasta ahora carácter valioso y ponderado, no pueden tenerse en consideración en este caso, pues se han utilizado con pequeñas diferencias, comprendidas dentro de variaciones individuales. Freitas observó que los ejemplares mayores, generalmente tienen las ventosas mas desarrolladas.

La mayor o menor distancia entre las ventosas, no tiene importancia diferencial, pues depende de la mayor o menor contracción de la porción anterior del cuerpo.

La situación mas anterior del acetábulo también carece de importancia, y depende del mayor o menor desarrollo de la porción posacetabular del cuerpo, que varía según el estado de replección del útero.

La relación entre las ventosas es un buen carácter específico usado con propiedad. Permite diferenciar algunas especies; por desgracia ha sido utilizado impropiamente, para pequeñas diferencias que solamente representan variaciones individuales.

La relación existente entre la ventosa oral y la longitud del cuerpo, sin mayor importancia, fué utilizada por Ozaki (1936).

Aparato digestivo: Se sacaron caracteres distintivos de este aparato; de la prefaringe (Pereira y Cuocolo, 1940; Zerecero, 1952), de la faringe (Dollfus, 1950, 1954), del esófago (Harwood, 1932; Pereira y Cuocolo, 1940; Ruiz y Leao, 1943; Dollfus, 1950, 1951, 1954) y de los ciegos intestinales (Goto y Ozaki, 1930; Ozaki, 1936; Ruiz y Leao, 1943; Zerecero, 1950; Dollfus, 1954; Cheng, 1960).

La prefaringe ha sido usada, en cuanto a su existencia o no. En realidad, ésta no existe; en algunos ejemplares comprimidos, la faringe se destaca de la ventosa oral, dejando un espacio vacío que a veces es mas claro y nítido. No es, sin embargo, un tubo con paredes propias, intercalado entre la ventosa oral y la faringe.

El tamaño de la faringe deja de tener valor específico, pues éste órgano es susceptible de variaciones relativamente amplias.

La longitud del esófago no es una contribución que da una distinción de las especies. Este órgano puede ser prácticamente nulo, corto o largo, según la distensión mas o menos pronunciada del ejemplar. Dollfus (1950) reconoce este hecho al estudiar M. carli, diciendo:"El esófago es mas largo que en los

ejemplares descritos de Cinixys belliana Gray, de Busu (Uganda), por André, pero es seguramente porque nuestros parásitos estaban en extensión.

La extensión de los ciegos intestinales también nos puede ofrecer caracteres específicos. Estos órganos son muy variables, presentándose algunas veces, desiguales en el mismo individuo.

Aparato genital masculino: Se han tomado como caracteres específicos, la posición del poro genital (Bhalerao, 1936; Zerecero, 1950; Dollfus, 1951, 1954; Cheng, 1960), la posición de la bolsa del cirro (Hoffman, 1935; Bhalerao, 1936; Zerecero, 1950) y en su tamaño (Ruiz y Leao, 1943; Dollfus, 1950, 1951; Cheng, 1960), en el tamaño del cirro (Fernando, 1933) y en la forma (Johnston, 1912), posición (Bhalerao, 1927; Goto y Ozaki, 1930; Cheng, 1960) y proximidad de los testículos (Park, 1939; Cheng, 1960).

Los estudios de Freitas muestran claramente que debido a la gran variabilidad observada, ninguno de estos caracteres puede tenerse en consideración.

Aparato genital femenino: Diversos autores intentaron establecer caracteres diferenciales en él: respecto a la forma (Johnston, 1912; Fernando, 1933) y posición (Johnston, 1912; Bhalerao, 1927; Goto y Ozaki, 1929; Harwood, 1932; Zerecero, 1950) del ovario, en la proximidad de la espermateca al ovario (Bhalerao, 1927), la posición de los viteloductos y de la glándula de Mehlis (Fernando, 1933), la complejidad de las ramas uterinas (Goto y Ozaki, 1929; Dollfus, 1954), la extensión del útero (Ruiz y Leao, 1943), el tamaño (Johnston, 1912; Hoffman, 1935; Park, 1939; Dollfus, 1951, 1954) y la forma de los huevos (Ruiz y Leao, 1943), la forma (Cheng, 1960) y tamaño (Pereira y Cuocolo, 1940; Zerecero, 1952) de los folículos vitelógenos, la extensión (Johnston, 1912; Fernando, 1933; Bhalerao, 1936; Park, 1939; Pereira y Cuocolo, 1940; Zerecero, 1950; Dollfus, 1951, 1954; Cheng, 1960) y desigualdad (Fernando, 1933) de la vitelaria.

La forma y posición del ovario, la posición de la espermateca, de los viteloductos y de la glándula de Mehlis no son caracteres distintivos. La complejidad de las ramas uterinas carece de valor, ya que depende de la mayor o menor replección del útero.

A la extensión del útero, Freitas le presta cierto valor específico; en los numerosos ejemplares que estudió, sólo no se extiende el útero al extremo posterior del cuerpo, en M. sibynomorphi.

El tamaño de los huevos no se puede utilizar como criterio válido en la separación de especies. Pero puede servir como dato adicional a otros carac-

teres diferenciales.

La forma de los huevos no nos permite distinguir especies; en un mismo ejemplar observamos huevos con el polo posterior, opuesto al opérculo, liso o con salientes, o rugosidades de aspecto variable.

Las vitelinas, dada su extremada variabilidad, no pueden contribuir con caracteres que permitan el reconocimiento de cualquier especie.

El tamaño de las gónadas, carácter usado por Harwood (1932), Hoffman (1935), Park (1939) y Cheng (1960), variable de acuerdo con la edad del trematodo, no puede ser utilizado como valor específico.

Hospedador: Utilizado por Bhalerao (1927), Fernando (1933) y Ruiz y Leao (1943) no nos puede servir como indicación para la determinación específica. Freitas (1963) indica que observó una misma especie en varios hospedadores diferentes. M. monas, llevado a la Isla Fernando de Noronha con Bufo paracnemis e introducidos durante la segunda Guerra Mundial, ya se ha adaptado a Mabuya maculata, pequeño lacértido propio de esa región; Rana catesbiana, introducida en Japón, ya se encontró como hospedador de M. brevicaecum.

Distribución geográfica: Aceptada por Dollfus (1954), y no por otros autores (Travassos, 1924; Zerecero, 1950). Freitas (1963) la juzga de poco valor, considerando provisionalmente la separación de M. monas y M. brevicaecum, especies en el momento actual, morfológicamente indistinguibles con seguridad.

* A la vista de todas estas consideraciones, Freitas en 1963, estableció una nueva clave para la determinación de las especies, que es la más aceptada, y que incluimos en el capítulo de Estudio Taxonómico de los Trematodos.

Mesocoelium monas (Rudolphi, 1819) Freitas, 1958

Esta especie fué descrita, por Rudolphi en 1819, del material encontrado por Natterer en el intestino de Amphisbaena sp. en Brasil, con los siguientes caracteres:

Cuerpo deprimido, oval o suboval, con los extremos redondeados; la porción posterior mas contraída; ventosas muy grandes, próximas, ventrales, salientes, siendo la anterior mayor y oblonga y la ventral circular; cirro no saliente; glándulas vitelógenas laterales; huevos maduros en el medio del cuerpo; de color gris amarillento; con un tercio de línea de longitud y un sexto de línea de anchura.

En 1845, Dujardin se refiere a ella diciendo: "Cuerpo de color gris amarillento; con 0,38 mm, deprimido, casi oval, algunas veces retraído, ventosas muy grandes, cercanas, vitelinos (ovarios) laterales; huevos maduros reunidos en el medio."

En 1850, Diesing da como hábitat el intestino de Siphonops annulatus, de acuerdo con el Catálogo del Museo de Viena, explicando:

"Cuerpo oval, deprimido, ventosa oral anterior, grande, oblonga; acetábulo un poco menor que la ventosa oral, central, circular; con una línea de longitud y 1/6 de línea de anchura".

En 1889, Stossich se refiere a la especie de Rudolphi, de la siguiente manera:

"Longitud 0,7 mm; anchura 0,35 mm; cuerpo inerme, deprimido, oval; ventosa ventral menor que la bucal, central, circular; ventosa oral (bucal) grande, oblonga."

En 1896 Parona, examinando ejemplares del Museo de Berlín (probablemente los vistos por Rudolphi), da una figura total bastante deficiente, y la descripción siguiente:

"Longitud 0,75 mm; anchura máxima 0,42 mm; cuerpo casi oval, deprimido, con ventosas grandes; huevos maduros en el centro del cuerpo. Ventosa oral con 0,182 mm de diámetro, orbicular, con abertura oval; bulbo esofágico (faringe) pequeño en proporción a la ventosa oral a la cual está contiguo; las ramas intestinales parten directamente del bulbo, pero no visibles más allá de la ventosa ventral debido a la masa de huevos,que es de forma oval, con 0,168 mm de longitud; ovario por debajo de la ventosa ventral; glándulas vitelógenas laterales, en la parte anterior del cuerpo; poro genital a nivel de la faringe, con márgenes marcados; huevos perfectamente ovales, de color pardo, operculados, con 0,042 mm de longitud x 0,014 mm de anchura."

En 1951, Walton la cita, diciendo por equivocación, que se trata de una forma larvaria.

En 1958, Freitas la describe, colocandola en el género Mesocoelium Odhner,1911. La descripción de Freitas, basada en ejemplares brasileños parásitos del intestino de Amphisbaena sp. proveniente de Rio de Janeiro, es el siguiente:

"Cuerpo con los extremos redondeados, midiendo de 1,26 a 2,41 mm de longitud por 0,69 a 1,07 mm de máxima anchura; cutícula espinosa; ventosa

oral con 0,23-0,33 mm de longitud por 0,23-0,36 mm de anchura; faringe (no original, por equívoco está prefaringe) presente, globosa, muscular, con 0,06-0.13 mm de longitud por 0,100-0,166 mm de anchura; esófago con una longitud de 0,05 a 0,17 mm; ciegos intestinales extendiendose por debajo de la región ecuatorial del cuerpo; poro genital mediano o submediano, en la región esofágica o faringea; bolsa del cirro con una longitud de 0,174 a 0,304 mm y una anchura de 0,061 a 0,078 mm, encierra vesícula seminal bilobulada; parte prostática y cirro, preacetabulares, pudiendo invadir el área de ese organo; testículos generalmente redondeados, con 0,12-0,23 mm de longitud por 0,10-0,20 mm de anchura, estan situados frecuentemente en la zona acetabular; ovario mas o menos redondeado, postesticular, con 0,13-0,25 mm de diámetro, situándose en el campo de uno de los testículos, invadiendo o no la zona acetabular; espermateca presente, próxima al ovario, con 0,083-0,166 mm de diámetro; glándula de Mehlis junto a la espermateca; útero con ramas que ocupan la región posterior del cuerpo; huevos parduscos, operculados, con saliente irregular en el polo posterior, de 0,034-0,044 mm de longitud por 0,021-0,025 mm de anchura; vitelinas constituidas por folículos relativamente bien desarrollados, que se extienden desde la zona de la ventosa oral hasta la zona acetabular o hasta la zona de las gónadas; poro excretor terminal, vesícula excretora en Y, con la rama impar larga.

Las figuras publicadas por Freitas muestran algunas de las variaciones observadas por él.

Skrjabin y Morozov, en 1959, dan en ruso la descripción de Freitas y reproducen sus figuras.

Cheng la desconoce en 1960.

Freitas en 1963, realiza una extensa revisión del género Mesocoelium, incluyendo la siguiente lista de sinónimos de M. monas (Rudolphi, 1819) Freitas, 1958:

Distoma monas Rudolphi, 1819
Distoma sociale Luehe,1901
Mesocoelium mesembrinum Johnston, 1912
M. oligoon Johnston, 1912
M. microon Nicoll, 1914
M. carli André, 1915
M. incognitum Travassos, 1921
M. meggitti Bhalerao, 1927
M. monodi Dollfus, 1929
M. americanum Harwood, 1932
M. burti Fernando, 1933

M. marrsi Fernando, 1933
M. leiperi Bhalerao, 1936
M. waltoni Pereira y Cuocolo, 1940
M. travassosi Pereira y Cuocolo, 1940
Mesocoelium sp. Travassos y Freitas, 1942
Mesocoelium sp. Travassos, 1945
M. schwetzi Dollfus, 1950
M. maroccanum Dollfus, 1951
M. georgesblanci Dollfus, 1954
M. magrebense Dollfus, 1954
M. brachyenteron Dollfus, 1954
Mesocoelium sp. Ucrós, 1959

En el mismo trabajo Freitas da la distribución geográfica de esta especie:

América del Sur (Brasil, Paraguay, Uruguay, Colombia), América Central (Panamá, Costa Rica), América del Norte (Estados Unidos, Méjico), Africa (Uganda, Congo, Camerun, Liberia, Marruecos, Costa de Marfil, Ghana), Asia (India, Birmania, Ceylan) y Oceania (Indonesia, Australia, Filipinas).

Asimismo incluye 26 dibujos y numerosas medidas, constantes, en los cuadros del I al XXIX para esta especie y sus diferentes sinónimos.

También indica que es originaria del Continente Americano, desde donde se ha expandido, por el transporte de hospedadores definitivos infestados (como su introducción en la Isla Fernando de Noronha) y de hospedadores intermediarios (moluscos terrestres), por los Continentes Africano, Asiático y Australiano, e Islas de Oceanía.

De igual manera da una lista de los hospedadores en que ha sido encontrado M. monas, localizándose preferentemente en intestino delgado, aunque también ha sido citado en intestino grueso, vesícula y conductos biliares.

2.5 REVISION DE LOS NEMATODOS

El encuadre taxonómico de los nematodos encontrados en el presente trabajo, siguiendo hasta el taxon de orden a Maggenti, 1970 [1], y las claves de la C.A.B. para el resto de los taxones, es el siguiente:

Phylum NEMATODA Cobb, 1919
Clase SECERNENTEA (= PHASMIDIA) Dougherty, 1958

Orden OXYURIDA Railliet, 1916 [2] (OXYURIDEA Weiland, 1858) [3]
Superfamilia OXYUROIDEA Railliet 1916 [2]
Familia PHARINGODONIDAE Travassos, 1919
Género Thelandros Wedl, 1862
Género Parapharyngodon Chatterji, 1933

Orden ASCARIDIDA Skrjabin & Schulz, 1940
Superfamilia SEURATOIDEA Chabaud, Campana-Rouget & Brygoo, 1959
Familia SEURATIDAE (Hall, 1916) Railliet, 1916
Subfamilia SKRJABINELAZIINAE Chabaud, Campana-Rouget & Brygoo, 1959
Género Skrjabinelazia Sypliaxov, 1930
Superfamilia HETERAKOIDEA Chabaud, 1957
Familia HETERAKIDAE Railliet & Henry, 1912
Subfamilia SPINICAUDINAE Travassos, 1920
Género Spinicauda Travassos, 1920

2.5.1 Orden OXYURIDA Railliet, 1916 (OXYURIDEA Weinland, 1858)

A lo largo de más de 100 años de historia, este orden ha sufrido diversas modificaciones, que han dado lugar a las clasificaciones que reflejamos esquemáticamente a continuación y en páginas sucesivas, siguiendo un orden cronológico de fechas.

---

[1] Maggenti (1970) en: The Organization of Nematodes. Academic Press, 1976. 439 pp.

[2] Chabaud (1974): C.I.H. Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates.

[3] Yamaguti (1961): Systema Helminthum. III. Nematodes of Vertebrates.

Clasificación de Travassos, 1920

SUPERFAMILIA OXYUROIDEA Railliet, 1916

FAMILIAS	SUBFAMILIAS
OXYURIDAE Cobbold, 1864	OXYURINAE Hall, 1916 SYPHACINAE Railliet, 1916 OXYSOMATINAE Railliet, 1916
ATRACTIDAE Travassos, 1919	
PHARINGODONIDAE Travassos, 1919	
KATHLANIIDAE Travassos, 1918	
CRUZIDAE Travassos, 1917	
HETERAKIDAE Railliet & Henry, 1912	HETERAKINAE Railliet & Henry, 1912 SUBULURINAE Travassos, 1914 SPINICAUDINAE Travassos, 1920

Clasificación de Yorke & Maplestone, 1926

SUPERFAMILIA OXYUROIDEA Railliet, 1916

FAMILIAS	SUBFAMILIAS
OXYURIDAE Cobbold, 1864	OXYURINAE Hall, 1916 SYPHACINAE Railliet, 1916 COSMOCERCINAE Railliet, 1916 OXYSOMATINAE Railliet, 1916
ATRACTIDAE Travassos, 1919	LABIDURINAE Yorke & Maplestone, 1916 ATRACTINAE Railliet, 1917 CROSSOCEPHALINAE Yorke & Maplestone, 1926
HETERAKIDAE Railliet & Henry, 1912	HETERAKINAE Railliet & Henry, 1912
SUBULURIDAE Yorke & Maplestone, 1926	SUBULURINAE Travassos, 1914 HOPLODONTOPHORINAE Yorke & Maplestone, 1926
KATHLANIIDAE Travassos, 1918	KATHALANIINAE Lane, 1914 CISSOPHYLLINAE Yorke & Maplestone, 1926
CRUZIDAE Travassos, 1917	

Clasificación de Travassos, 1930

SUBORDEN OXYURATA Skrjabin, 1923

SUPERFAMILIAS	FAMILIAS
OXYUROIDEA Railliet, 1916	OXYURIDAE Cobbold, 1864 ATRACTIDAE Travassos, 1919
SUBULUROIDEA Travassos, 1930	SUBULURIDAE Yorke & Maplestone, 1926 KATHLANIIDAE Travassos, 1918 CRUZIDAE Travassos, 1917 HETERAKIDAE Railliet & Henry, 1912 COSMOCERCIDAE Travassos, 1925

Clasificación de Chitwood, 1937

SUPERFAMILIA OXYUROIDEA Railliet, 1916

FAMILIAS	SUBFAMILIAS
OXYURIDAE Cobbold, 1864	OXYURINAE Hall, 1916 PHARYNGODONINAE Travassos, 1919
THELASTOMATIDAE Travassos, 1929	THELASTOMATINAE Travassos, 1929 PROTELLOIDINAE Chitwood, 1932
ATRACTIDAE Travassos, 1919	ATRACTINAE Railliet, 1917 LABIDURINAE Yorke & Maplestone, 1926 RANSOMNEMATINAE Travassos, 1929
RHIGONEMATIDAE Artigas, 1930	RHIGONEMATINAE Artigas, 1926 ICHTYOCEPHALINAE Artigas, 1929

Clasificación de López-Neyra, 1947

ORDEN OXYURATA

SUBORDEN	FAMILIA	SUBFAMILIA	GENERO
OXYUROIDEA Travassos, 1930	LAUROTRAVASSOXYURIDAE Vigueras, 1938		Parathelandros Baylis, 1930
	OXYURIDAE Cobbold, 1864		Mamillomacracis Dossé, 1939
		PHARYNGODONINAE Travassos, 1920	Pharyngodon Diesing, 1861
			Travassozolaimus Vigueras, 1938
	PHARYNGODONIDAE Travassos, 1920		Thelandros Wedl, 1862
		OZOLAIMINAE Pereira, 1935	Ozolaimus Dujardin, 1835
			Macracis Gedoelst, 1916
	SYPHACIDAE Railliet, 1916		
	TACHYGONETRIDAE López-Neyra, 1947		Tachygonetria Wedl, 1862
			Alaeuris Thapar, 1925
			Veversia Thapar, 1925
			Mehdiella Seurat, 1818
SUBULUROIDEA Travassos, 1930			

Clasificación de García Calvente, 1948

ORDEN OXYURATA

SUPERFAMILIA OYUROIDEA Travassos, 1930

FAMILIA PHARYNGODONIDAE Travassos, 1920

SUBFAMILIAS	GENEROS	SUBGENEROS
PHARYNGODONINAE Travassos, 1920	Parathelandros Baylis, 1930	
	Mamillomacracis Dossé, 1938	
	Thelandros Wedl, 1862	
	Travassozolaimus Vigueras, 1938	
	Pharyngodon Diesing, 1861	Pharyngodon (Pharyngodon)
		Pharyngodon (Neyrapharyngodon)
OZOLAIMINAE Pereira, 1935	Ozolaimus Dujardin, 1845	
	Macracis Gedoelts, 1916	

Clasificación de Skrjabin & Schikhobalova, 1951

SUBORDEN OXYURATA Skrjabin, 1923

SUPERFAMILIAS	FAMILIAS	SUBFAMILIA
OXYUROIDEA Railliet, 1916	OXYURIDAE Cobbold, 1864	OXYURINAE Hall, 1916
		PHARYNGODONINAE Travassos, 1919
		OZOLAIMINAE Ortlepp, 1933
		TRAVNEMATINAE Skrjabin & Schikhobalova, 1951
	HETEROXYNEMATIDAE Skrjabin & Schikhobalova, 1948	
	SYPHACIIDAE Skrjabin & Shikhobalova, 1951	*SYPHACIINAE* Railliet, 1916
		TACHYGONETRIINAE Skrjabin & Schikhobalova, 1951
		LAUROTRAVASSOXYURINAE Vigueras, 1930
SUBULUROIDEA Travassos, 1930	SUBULURIDAE *Yorke & Maplestone*, 1926	
	HETERAKIDAE Railliet & Henry, 1912	
	KATHLANIIDAE Travassos, 1918	
	PARASUBULURIDAE Berghe & Unylsteke, 1938	
	ONISCICOLIDAE Skrjabin & Schikhobalova, 1949	
COSMOCERCOIDEA Skrjabin & Shikhobalova, 1951	COSMOCERCIDAE Travassos, 1925	
	GYRINICOLIDAE Yamaguti, 1938	
	DUBIOXYURIDAE Ortlepp, 1937	
	LAURONEMATIDAE Skrjabin & Schikhobalova, 1951	

Clasificación de Chabaud, 1957

ORDEN ASCARIDINA

SUPERFAMILIAS	FAMILIAS	SUBFAMILIAS	GENEROS
COSMOCERCOIDEA Skrjabin & Shikhobalova, 1925	COSMOCERCIDAE Travassos, 1925	COSMOCERCINAE Railliet, 1916 ATRACTINAE Railliet, 1917 GYRINICOLINAE Yamaguti, 1938	
	KATHALANIIDAE Travassos, 1918		
ASCARIDOIDEA Railliet & Henry, 1915	HETEROCHEILIDAE Railliet & Henry, 1915	ANISAKINAE Railliet & Henry, 1912 HETEROCHEILINAE Railliet & Henry, 1912	
	ASCARIDIDAE Blanchard, 1896		
HETERAKOIDEA Chabaud, 1957	HETERAKIDAE Railliet & Henry, 1912	SCHNEIDERNEMATINAE Freitas, 1956 LAUROIINAE Skrjabin & Shikhobalova, 1951 ASPIDODERINAE Skrjabin & Shikhobalova, 1951 (sensu Inglis, 1957 Jane) HETERAKINAE Railliet & Henry, 1912	
	ASCARIDIIDAE Skrjabin & Mosgovoy, 1952		
SUBULUROIDEA Travassos, 1930	QUIMPERIIDAE Baylis, 1930	QUIMPERIINAE Grende, 1928	
	SUBULURIDAE Yorke & Maplestone, 1926	SUBULURINAE Travassos, 1914 LEIPOANEURINAE Chabaud, 1957	Pseudoalaeuris Paralaeuris Trazassozolaimus Ozolaimus Macracis Thaparia Veversia Thelastomoides Mammillomacracis
	DUBIOXYURIDAE Ortlepp, 1937	DUBIOXYURINAE Skrjabin & Shikhobalova, 1951 NAUPASININAE López Neyra, 1945	
OXYUROIDEA Railliet, 1916	THELASTOMATIDAE RHIGONEMATIDAE	parásitos de invertebrados	
	OXYURIDAE Cobbold, 1864	OXYURINAE Hall, 1916 PHARYNGODONINAE Travassos, 1920	Alaeuris Pharyngodon Parathelandros Thelandros (Parapharyngodon = Avilandros) Tachugonetria Mehdiella
INCERTAE SEDIS			

Clasificación de Yamaguti, 1960

ORDEN OXYURIDEA Weinland, 1858

FAMILIA OXYURIDAE Cobbold, 1864

SUBFAMILIAS	GENEROS
SYPHACIINAE Railliet, 1916	Paralaeuris Cuckler, 1938 Pseudoalaeuris Walton, 1942 Alaeuris Thapar, 1925 Veversia Thapar, 1925 Tachygonetria Wedl, 1862
OXYURINAE Hall, 1916	Ozolaimus Dujardin, 1845 Macracis Gedoelst, 1916 Thapariā Ortlepp, 1933 Thelandros Wedl, 1861 Mamillomacracis Dossé, 1933 Travassozolaimus Vigueras, 1938 Pharyngodon Diesing, 1861 Thelastomoides Walton, 1927 Typhlonema Kreis, 1938
COSMOCERCINAE Railliet, 1916	
OXYSOMATINAE Railliet, 1916	

Clasificación de Skrjabin, Schikhobalova & Lagodovskaya, 1960

SUBORDEN OXYURATA Skrjabin, 1923

SUPERFAMILIAS	FAMILIAS	SUBFAMILIAS	GENEROS
HETERAKOIDEA Chabaud, 1957			Pharyngodon Diesing, 1960
SUBULUROIDEA Travassos, 1930	PHARYNGODONIDAE Travassos, 1919		Spauligodon Skrjabin, Schikhobalova & Lagodovskaya, 1960
COSMOCERCOIDEA Skrjabin *et al.*, 1960			Parathelandros Baylis, 1930
OXYUROIDEA Railliet, 1916	OXYURIDAE Cobbold, 1864	THELANDROINAE Skrjabin *et al.* 1960	Parapharyngodon Chatterji, 1933 Thelandros Wedl, 1862 Thelastomoides Walton, 1927
	OZOLAIMIDAE Pereira, 1935	OZOLAIMINAE Ortlepp, 1933	Ozolaimus Dujardin, 1845
		MACRACIINAE Skrjabin *et al.* 1960	Mamillomacracis Dossé, 1939 Macracis Gedoelst, 1916 Travassozolaimus Vigueras, 1938
	SYPHACIIDAE Skrjabin *et al.* 1951	TACHYGONETRIINAE Skrjabin & Schikhobalova, 1951	Tachygonetria Wedl, 1861 Veversia Thapar, 1925 Alaeuris Thapar, 1925 Mehdiella Seurat, 1918 Paralaeuris Cuckler, 1938 Pseudoalaeuris Walton, 1924 Thaparia Ortlepp, 1933

Clasificación de Chabaud, 1965

ORDEN ASCARIDINA

SUPERFAMILIAS	FAMILIAS	SUBFAMILIAS	GENEROS
COSMOCERCOIDEA ..... Skrjabin & Schikhobalova, 1951	COSMOCERCIDAE Travassos, 1925		Veversia Thapar, 1925
	KATHLANIIDAE Travassos, 1918		Mamillomacracis Dossé, 1939
	ATRACTIDAE Travassos, 1919		Alaeuris Thapar, 1925
SEURATOIDEA Chabaud *et al.* 1959	THELASTOMATIDAE Travassos, 1929		Tachygonetria Wedl, 1862
	RHIGONEMATIDAE Artigas, 1930		Mehdiella Seurat, 1918
OXYUROIDEA ..... Railliet, 1916			Thaparia Ortlepp, 1933
		PHARYNGODONINAE ... Travassos, 1920	Travassozolaimus Vigueras, 1938
			Paralaeuris Cuckler, 1938
ASCARIDOIDEA Railliet & Henry, 1915			Pseudoalaeuris Walton, 1942
	OXYURIDAE ..... Cobbold, 1864		Thelastomoides Walton, 1927
HETERAKOIDEA Chabaud, 1957			Pharyngodon Diesing, 1861
			Parathelandros Baylis, 1930
SUBULUROIDEA Travassos, 1930		OXYURINAE Hall, 1916	Ozolaimus Dujardin, 1845
			Macracis Geodoelst, 1916
			Thelandros Wedl, 1862

Claves de la Commonwealth Agricultural Bureaux (C.A.B.)

En 1974 se publica el primer número de la serie "C.I.H. Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates" de la C.A.B., en el que después de una introducción general, se da un glosario de los términos más utilizados en taxonomía, así como las claves de clasificación para las subclases y los distintos órdenes de la Clase Nematoda.

Según este organismo, la situación taxonómica de los géneros que parasitan reptiles es la siguiente:
Nemathelmintes - Nematoda - Oxyurida - Oxyuroidea - Pharyngodonidae.

Las claves para los géneros de la familia Pharyngodonidae aparecen en 1976, en el número IV de la serie, comentada por Petter & Quentin, a la que nos referiremos más adelante.

Clasificación de la C.A.B., 1976

ORDEN OXYURIDA Skrjabin, 1923

SUPERFAMILIA OXYUROIDEA Railliet, 1916

FAMILIAS	GENEROS
OXYURIDAE Cobbold, 1864	Travnema Pereira, 1938
	Callistoura Chabaud & Petter, 1958
HETEROXYNEMATIDAE Skrjabin & Schikhobalova, 1948	Ctenodctylina Bernard, 1969
	Pharyngodon Diesing, 1861
	Spauligodon Skrjabin *et al.* 1960
	Skrjabinodon Inglis, 1968
	Parathelandros Baylis, 1930
	Ichthyouris Inglis, 1962
	Veversia Thapar, 1925
	Thelandros Wedl, 1862
PHARYNGODONIDAE Travassos, 1919	Synodontisia Petter *et al.* 1972
	Citharinella Khalil, 1964
	Laurotravassoxyuris Vigueras, 1938
	Batracholandros Freitas & Ibañez, 1965
	Paralaeuris Cuckler, 1938
	Ortleppnema Petter, 1966
	Alaeuris Thapar, 1925
	Ozolaimus Dujardin, 1845
	Mehdiella Seurat, 1918
	Tachygonetria Wedl, 1862
	Thaparia Ortlepp, 1933

Clasificación de Baker, 1987

ORDEN OXYURIDA

SUPERFAMILIA OXYUROIDEA

FAMILIA	GENERO
	Pharyngodon Diesing, 1861
	Alaeuris Thapar, 1925
	Batracholandros Freitas & Ibañez, 1965
	Gyrinicola Yamaguti, 1938
	Gopheruris Petter & Douglas, 1976
	Mehdiella Seurat, 1918
	Ortleppnema Petter, 1966
	Ozolaimus Dujardin, 1845
PHARYNGODONIDAE Travassos, 1919	Paralaeuris Cucker, 1938
	Parapharyngodon Chatterji, 1933
	Parathelandros Diesing, 1861
	Skrjabinodon Inglis, 1968
	Spauligodon Skrjabin *et al.* 1960
	Tachygonetria Wedl, 1862
	Thaparia Ortlepp, 1933
	Thelandros (Thelandros) Wedl, 1862
	Thelandros (Archithelandros) Petter, 1966
	Veversia Thapar, 1925

OXYURIDAE (en mamíferos)
HETEROXYNEMATIDAE (en mamíferos, raramente en aves)

2.5.2 Superfamilia OXYUROIDEA Railliet, 1916

Fue aceptada como válida por gran número de autores (Travassos, 1920; Yorke & Maplestone, 1926; Travassos, 1930; Chitwood, 1937; García Calvente, 1948); sin embargo, López-Neyra (1947) considera el suborden Oxyuroidea Travassos, 1930. Skrjabin & Schikhobalova (1951) dividen esta superfamilia en tres familias: Oxyuridae Cobbold, 1864; Syphaciidae Skrjabin & Schikhobalova, 1951; y Heteroxynematidae Skrjabin & Schikhobalova, 1948.

Chabaud (1957) intentó restablecer la clasificación de esta superfamilia. Incluye tres familias en Oxyuroidea: Oxyuridae Cobbold, 1864; Thelastomatidae Travassos, 1929; y Rhigonematidae Artigas, 1930. Los hospedadores de las dos últimas familias son invertebrados. No reconoce las familias Heteroxynematidae y Syphaciidae (sin dar razones) y transfiere la mayor parte de sus géneros a la familia Oxyuridae.

Skrjabin *et al.* (1960) incluyen 5 familias en la superfamilia Oxyuroidea: Oxyuridae Cobbold, 1864; Ozolaimidae Pereira, 1935; Heteroxynematidae Skrjabin & Schikhobalova, 1968; Syphaciidae Skrjabin & Schikhobalova, 1951; y Pharyngodonidae Travassos, 1919. Introducen dos nuevas subfamilias: Thelandroinae, incluída en la familia Oxyuridae, y Macraciinae, en la familia Ozolaimidae.

En 1965, Chabaud revisa la superfamilia Oxyuroidea y establece tres familias: Thelastomatidae, Rhigonematidae y Oxyuridae; basándose en la estructura cefálica, las espículas y el tipo de hospedador.

En 1976, Petter & Quentin, en su trabajo "Key to genera of the Oxyuroidea (C.I.H. Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates)" agrupan en la superfamilia Oxyuroidea a tres familias: Pharyngodonidae, Oxyuridae y Heteroxynematidae. Consideran las subfamilias Heteroxynematinae Skrjabin & Schikhobalova, 1950, y Labiostomatinae Akhtar, 1956, incluídas en la familia Heteroxynematidae.

En 1987, Baker divide la superfamilia Oxyuroidea en tres familias: Pharyngodonidae (en reptiles y anfibios, raramente en peces y mamíferos), Oxyuridae (en mamíferos) y Heteroxynematidae (en mamíferos, raramente en aves). Asímismo, hace una revisión de todos los géneros y especies encontrados en anfibios y reptiles.

2.5.3 Familia PHARYNGODONIDAE Travassos, 1919

En 1919 Travassos creó la familia Pharyngodonidae, para los géneros Pharyngodon, Thelandros y Tachygonetria.

En 1926 Yorke y Maplestone la excluyen de su clasificación por considerar que no aporta nada nuevo, incluyendo los géneros Thelandros y Pharyngodon en la subfamilia Oxyurinae, y Tachygonetria en la Syphaciinae.

Chitwood en 1937 la considera como subfamilia dentro de la familia Oxyuridae.

López-Neyra, en 1947, la define como: "Hembras con la vulva en la mitad posterior del cuerpo, casi más próximo al ano que a la extremidad cefálica. Cuerpo sin expansiones cuticulares, ni armadura bucal quitinosa. Parásito de vertebrados de sangre fría".

Divide a la familia en 2 subfamilias; la primera, Pharyngodoninae Travassos, 1920, que incluye los géneros Parathelandros Baylis, 1930, Mamillomacracia Dossé, 1939, y Pharyngodon Diesing, 1861; y la segunda, Ozolaiminae Pereira, 1935, con los géneros Travassozolaimus Vigueras, 1938, Thelandros Wedl, 1862, Ozolaimus Dujardin, 1835, y Macracis Gedoelst, 1916.

En el trabajo "Revisión del género Pharyngodon y descripción y revisión de especies nuevas", de García Calvente (1948) vuelve a aparecer la familia Pharyngodonidae, definiéndola como:

> "Oxyuroidea con la boca triangular, con tres labios sencillos bilobulados o bífidos, uno dorsal y dos lateroventrales; en algunos casos, la boca es alargada dorsoventralmente, con el labio dorsal muy poco desarrollado. Los machos con una espícula a veces poco desarrollada o casi atrofiada, varios de ellos sin gubernáculo. Las hembras tienen la vulva, en la mayoría de las especies, posterior a la mitad del cuerpo, más próxima al ano que a la extremidad cefálica en las hembras jóvenes; en las grávidas a veces es anterior. Parásito de vertebrados de sangre fría (reptiles y anfibios)."

El grupo de géneros que parasitan a los reptiles y anfibios, formado por Pharyngodon, Thelandros, Travassozolaimus, Macracis y Thelastomoides, se incluyen en la subfamilia Pharyngodoninae, según Skrjabin & Shikhobalova (1951). Añaden, además, el género Avilandros y su única especie A. avis que parasita a los pájaros.

Estos dos autores, junto con Lagodowskaya en 1960, dividen en 3 grupos las especies incluídas en la subfamilia Pharyngodoninae por Skrjabin & Shikhobalova (1951):

El primer grupo contiene especies sin espícula o solamente con un rudimento. A este grupo pertenecen: Pharyngodon Diesing, 1851; Parathelandros

Baylis, 1930, y Spauligodon Skrjabin, Shikhobalova & Lagodovskaya, 1960 (*nuevo género*). Estos 3 géneros son incluídos en la familia Pharyngodonidae.

El segundo grupo contiene géneros cuyos machos poseen una espícula pero carecen de gubernáculo. A este grupo pertenecen Thelandros Wedl, 1862; Parapharyngodon Chatterji, 1933; Avilandros Skrjabin & Shikhobalova, 1951; y Thelastomoides Walton, 1927. Estos géneros serían situados en la familia Oxyuridae dentro de la nueva subfamilia Thelandroinae Skrjabin, Shikhobalova & Kagodovskaya, 1960.

El tercer grupo contiene los géneros Macracis Gedoelst, 1916; Mamillomacracis Dossé, 1939; Travassozolaimus Vigueras, 1938; y el género Ozolaimus Dujardin, 1845, que forman la familia Ozolaimidae Pereira, 1935, por la estructura característica del gubernáculo.

En 1965, Chabaud *no considera la familia Pharyngodonidae, sino que* divide la familia Oxyuridae en dos subfamilias: Pharyngodoninae, parásitos de anfibios y reptiles, y Oxyurinae, parásitos de mamíferos, con los siguientes caracteres:

> **Pharyngodoninae:** *cola del macho situada siempre en la parte ventral* del cuerpo, inmediatamente después de la cloaca. Vulva por lo general postecuatorial. Bandas laterales formadas por grandes células situadas en una única hilera.
>
> **Oxyurinae:** cola del macho no situada obligatoriamente en la parte ventral del cuerpo. Vulva generalmente preecuatorial. Bandas laterales formadas por pequeñas células situadas en dos hileras.

Los géneros incluídos en Pharyngodoninae son: Veversia, Mamillomacracis, Alaeuris, Tachygonetria, Mehdiella, Thaparia, Travassozolaimus, Paralaeuris, Pseudoalaeuris, Thelastomoides, Pharyngodon, Parathelandros, Thelandros (=Parapharyngodon=Avilandros), Ozolaimus y Macracis.

Hasta que aparece la clasificación de Petter & Quentin en 1976, esta familia Pharyngodonidae como tal no la tienen en cuenta autores como Yamaguti (1961), Sulahian & Schacher (1968), Barus & Coy-Otero (1969). Es considerada como subfamilia por alguno de ellos en sus clasificaciones. Los géneros de nuestro interés son incluídos en la familia Oxyuridae.

En 1976, Sharpilo aceptó la clasificación de Skrjabin *et al.* (1960) en la que introdujo algunas modificaciones. No considera al género Parathelandros, el cual lo sitúa como sinónimo de Skrjabinodon Inglis, 1968; dentro de la familia Pharyngodonidae, e incluye los géneros Pharyngodon, Spauligodon y

Skrjabinodon.

Petter & Quentin, en 1976, realizan una nueva revisión de todos los trabajos publicados sobre los nematodos parásitos de vertebrados para la C.A.B. y elaboran una nueva clasificación.

Incluyen en la familia Pharyngodonidae todos aquellos géneros que en la clasificación de 1960 estaban incluídos en las subfamilias Thelandroinae (familia Oxyuridae), Tachygonetrinae (familia Syphaciidae), Ozolaiminae y Macraciinae (familia Ozolaimidae) y en la familia Pharyngodonidae. Los géneros que nos interesan están incluídos en esta familia. Según estos autores:

> "La familia Pharyngodonidae, parásitos de vertebrados inferiores, se distingue de la familia Thelastomatidae, parásitos de invertebrados, por el número de papilas cefálicas; 4 u 8 papilas, unidas en pares en Pharyngodonidae, y 8 papilas separadas en Thelastomatidae. Sin embargo, 8 papilas separadas han sido observadas en especies de Pharyngodonidae, y algunos Thelastomatidae sólo tienen 4 papilas. Algunos géneros de Pharyngodonidae, como Synodontisia de peces, Parathelandros y Batracholandros de anfibios y algunas especies de Skrjabinodon y Thelandros de reptiles carnívoros, tienen gran similitud con algunos Thelastomatidae, particularmente en las estructuras genitales del macho. La separación de las dos familias es, por lo tanto, arbitraria y posiblemente la familia Pharyngodonidae es polifilética y ha aparecido en varias ocasiones como oxiúridos de insectos."

> "La estructura de la extremidad caudal del macho de la familia Pharyndonidae parece mostrar mejor las relaciones filogenéticas del grupo. Los géneros que parasitan peces y anfibios están muy cerca de algunos Thelastomatidae y han evolucionado al mínimo desde que se adaptaran como nuevos parásitos de vertebrados. Los géneros que parasitan reptiles son actualmente los últimos que provienen de la familia Thelastomatidae y en estos géneros dos líneas pueden distinguirse por la posición de la vulva y de las papilas genitales. En la primera, la cual incluye los reptiles carnívoros, la cola permanece larga y afilada y existe una reducción progresiva de las alas caudales. La segunda línea incluye reptiles herbívoros (Uromastix, Testudinidae e Iguanidae herbívoros). Las papilas pierden sus pedúnculos pero permanecen largas, y hay un progresivo acortamiento de la extremidad caudal y una desaparición progresiva de las alas caudales. Thelandros, parásito tanto de reptiles herbívoros como carnívoros, muestra algunas veces afinidades con la línea de los herbívoros y otras veces con la línea de los carnívoros o bien con especies de Batracholandros de anfibios."

Con estas líneas Petter & Quentin (1976) llegan a definir la familia Pharyngodonidae Travassos, 1919, como perteneciente a la superfamilia Oxyuroidea, con las siguientes características:

- Anfidios sobre un pedúnculo, muy juntos, adheridos a la superficie o saliendo hacia atrás.
- Cono genital, a menudo reforzado con una estructura en V esclerotizada.
- 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.

En observaciones realizadas por nosotros, en nuestro Departamento, apreciamos que existe también una diferencia notable entre los dos grupos por la forma y estructura del poro excretor (Astasio, 1984) y diferencias anatómicas y posicionales de la vagina y útero (Castaño, 1985).

Así comprobamos que los géneros del primer grupo presentan el poro excretor rodeado de un fuerte repliegue cuticular que le confiere forma de ojal, mientras que los del segundo grupo lo presentan sobre una placa esclerotizada, elíptica o circular.

Por tanto, en el primer grupo están comprendidos aquellos géneros con el poro excretor en ojal. La vulva de las hembras siempre en la mitad anterior del cuerpo, inmediatamente después del poro excretor, y cola en ambos sexos larga y fusiforme.

En el segundo grupo están incluídos los géneros que tienen el poro excretor sobre una placa elíptica o circular, y las hembras presentan la vulva en la parte media o posterior del cuerpo.

Los géneros encontrados en nuestro hospedador pertenecen al segundo grupo, y son Thelandros Wedl, 1862, y Parapharyngodon Chatterji, 1933.

2.5.3.1 Revisión de los géneros Thelandros Wedl, 1862, y Parapharyngodon Chatterji, 1933

El género Thelandros fue definido por Wedl en 1862 y Parapharyngodon por Chatterji en 1933. La relación entre ambos géneros ha sido muy estrecha en todo momento, siendo sinónimos o subgéneros entre sí, dependiendo de los diferentes autores, por lo cual haremos la revisión en conjunto, mencionando

cronológicamente los distintos cambios que se han ido produciendo.

Wedl establece el género Thelandros en 1862 y Linstow (1879) describe especies de este género pero las incluye en el género Oxyuris. Seurat, en 1912, estudió el sistema reproductor de las hembras de Thelandros.

La primera clasificación que recoge casi la totalidad de los datos conocidos hasta el momento es la de Railliet & Henry (1916), y en la misma, Thelandros se agrupa entre aquellos géneros cuyos machos presentan espícula pero carecen de gubernáculo y la vulva de las hembras se sitúa en la mitad posterior del cuerpo.

En el año 1917, Seurat considera Thelandros derivado de Pharyngodon.

Yorke & Maplestone, en 1926, definen al género Thelandros, incluyéndolo en la subfamilia Oxyurinae, de la familia Oxyuridae, por la presencia de una sola espícula corta y acicular sin gubernáculo. La boca rodeada por seis labios (tres bilobulados), en el margen bucal lleva 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 la vulva, en la mitad del cuerpo, con labios ligeramente prominentes. Ovíparas. Parásitos de reptiles.

Se da como especie tipo Thelandros alatus Wedl, 1862, y se citan otras seis especies cuyos hospedadores son en su mayoría tortugas.

En 1933, Chatterji instaura el género Parapharyngodon, al describir la especie P. maplestoni parásito intestinal de Calotes versicolor. Da el siguiente diagnóstico para dicho género:

> "Oxyurinae: boca con tres labios simples, cápsula bucal ausente. Esófago con bulbo provisto de 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, en 1936, opina que los caracteres genéricos de Parapharyngodon son idénticos a los de Thelandros, por lo cual transfiere P. maplestoni a este género.

Más tarde, Sandground (1936), siguiendo la opinión de Seurat (1917), considera a Thelandros como derivado de Pharyngodon Diesing, 1861, por sus caracteres más evolucionados (pérdida del ala caudal y reducción de la cola y del pedúnculo del primer par de papilas postanales, en el macho), pero dichos caracteres no son suficientes para separarlos y crea, como vimos anteriormente, un sólo género, Pharyngodon, con dos subgéneros: Pharyngodon (Pharyngodon) Dujardin, 1845, y Pharyngodon (Thelandros) Wedl, 1862, y considera innecesario el género Parapharyngodon Chatterji, 1933, que según él sería sinónimo de Pharyngodon.

Karwe, en 1938, estudia los ejemplares que recoge de los intestinos de Calotes versicolor y Hemidactylus flavoviridis, junto con el material en el que se basa Chatterji (1933) para la creación de Parapharyngodon maplestoni; observa que se trata de especies idénticas y anota características morfológicas referentes a su conformación bucal, número de papilas genitales y estructura de los huevos, entre otras, que no habían sido citadas o no se apreciaban en las ilustraciones de Chatterji.

Revisa, así mismo, el material del Dr. Partwarham depositado en el Departamento Zoológico del Colegio de Ciencias de Nagpur, en el que se basó este autor para establecer Thelandros hemidactylus Partwarhan, 1935, llegando a la conclusión, de nuevo, que se trata de la misma especie. Como considera Thelandros sinónimo de Parapharyngodon denomina todas estas especies como Thelandros maplestoni (Chatterji, 1933) Baylis, 1936.

Walton (1941, 1942) acepta la sinonimia de los géneros que revisamos.

En 1947, López-Neyra considera como sinónimos a Thelandros y Parapharyngodon y define al género Thelandros como:

> "Gusanos de boca rodeada por tres labios profundamente bilobulados, generalmente, con 6 papilas sentadas; alas laterales con frecuencia bien desarrolladas, cavidad bucal corta, esófago con bulbo manifiesto dotado de válvula trirradiada. La extremidad caudal del macho es truncada, en cuyo dorso sale, opuesto al ano, un corto apéndice cónico. Espícula corta y acicular, sin gubernáculo. La vulva de las hembras es posterior a la mitad del cuerpo, con labios prominentes, ovoyector con células glandulares y dos úteros. Ovíparas. Parásitos de reptiles".

Skrjabin & Shikhobalova, en 1951, siguen considerando a Thelandros y Parapharyngodon como sinónimos y proponen un nuevo género, Avilandros, para incluir en él a la especie A. avis anteriormente incluída en Thelandros.

En 1952, Lucker comprobó que la especie tipo de Thelandros (T. alatus

Wedl, 1862) carecía de alas laterales; ésto motivó a Read, Amrein y Walton a establecer el género Pseudothelandros para aquellas especies cuyos machos las presentaban y proponen como especie tipo P. sceleratus (Travassos, 1923).

En el año 1957, Freitas opina que las especies de Thelandros con alas laterales pertenecen al género Parapharyngodon anteriormente establecido, por lo que cree innecesaria la creación de Pseudothelandros y lo sinonimiza con el género anterior. Este autor, al dar el diagnóstico de ambos géneros (Thelandros y Parapharyngodon) los diferencia únicamente por la presencia o ausencia de alas laterales.

Skrjabin *et al.*, en 1960, vuelven a definir el género Parapharyngodon, separándolo de Thelandros, aunque a ambos los hace pertenecientes a la subfamilia Thelandroinae, de la familia Oxyuridae. Dan la siguiente descripción:

> "Helmintos de tamaño medio o pequeño. Esófago con bulbo y aparato valvular. Intestino simple y sin divertículos. Los machos no tienen ventosa preanal o músculos precloacales especiales. Una sola espícula, sin gubernáculo. En el género Thelandros, el macho no tiene alas caudales ni laterales, en Parapharyngodon el macho con alas laterales y sin alas caudales. Las hembras tienen la vulva en la mitad posterior del cuerpo".

Consideran además al género Avilandros creado por Skrjabin & Shikhobalova en 1951.

Yamaguti, en 1961, incluye el género Thelandros en la subfamilia Oxyurinae, de la familia Oxyuridae:

> "Machos sin ningún desarrollo especial de la musculatura ventral precloacal, sin gubernáculo, espícula simple. Boca igual a las anteriormente descritas".

Este autor divide a este género en dos subgéneros, que son T. (Parapharyngodon) Chatterji, 1933, y T. (Thelandros) Wedl, 1862:

> "Cuya diferencia está en la presencia de alas laterales en el primero y ausencia en el segundo. La cola de los machos está truncada posteriormente. Sin alas caudales, caunque sí tienen tres pares de papilas caudales, una de las cuales se sitúa en la superficie ventral del proceso caudal. La cola de las hembras se estrecha antes del ano para formar una punta terminal. La vulva usualmente situada un poco antes de la mitad del cuerpo; ramas uterinas paralelas. Ovíparas".

En 1965, Chabaud sinonimiza los géneros Thelandros, Parapharyngodon y Avilandros y los incluye dentro de la subfamilia Pharyngodoninae, familia Pharyngodonidae.

Sulahian, en 1968, compara los trabajos de López-Neyra (1947), García Calvente (1948), Freitas (1957) y Yamaguti (1961) y considera, siguiendo a este último, el género Thelandros subdividido en dos subgéneros: T. (Thelandros) y T. (Parapharyngodon), basado en la presencia o ausencia de alas laterales en el macho. Esta misma opinión es compartida por Fotedar (1968).

En 1973, Barus, en su trabajo "Algunas notas de las especies neotropicales del género Parapharyngodon", hace resurgir este problema taxonómico que se cierne sobre estos géneros. Así, él explica que parásitos localizados en el hospedador Tropidurus albernarlensis los ha definido como Parapharyngodon, pero hasta aquí este género ha sido considerado como sinónimo de Thelandros.

Este autor, comparando los trabajos de Lucker (1952) en los que se define la especie Thelandros alatus, observa que no tiene alas laterales por lo que acepta la nomenclatura de Read *et al.*, 1952, y el género Thelandros para aquellas especies cuyos machos carecen de alas caudales.

Sharpilo, en 1976, sigue la clasificación de Skrjabin, Shikhobalova & Lagodovskaya (1960), por lo que también separa los géneros Thelandros y Parapharyngodon por la presencia o ausencia de alas laterales.

Petter & Quentin (1976) hacen dos importantes modificaciones en las clasificaciones anteriores, sobre todo en la de Chabaud (1965):

1) La presencia o ausencia de gubernáculo ha sido usada para diferenciar parásitos de herbívoros, parásitos de carnívoros y el género Thelandros. El gubernáculo en los faringodónidos es una pieza esclerotizada en forma de V que sostiene el labio posterior anal, el cual tiene forma de cono truncado; la pieza en forma de V está desarrollada en parásitos herbívoros, pero estos autores han confirmado su presencia en algunas especies de Thelandros y ha sido visto más o menos bien desarrollado en numerosas especies de carnívoros. Este carácter no es por lo tanto esencial para la diferenciación de los grupos principales.

2) La presencia o ausencia de alas laterales ha sido también usada para separar algunos géneros. Sin embargo, las alas laterales pueden estar presentes o ausentes en algunas especies dependiendo del ejemplar examinado (Chabaud & Golvan, 1957), y, por lo tanto, no conside-

ran este carácter. Esto les lleva a considerar a Parapharyngodon como un sinónimo de Thelandros. El género Pseudothelandros es también sinónimo de Thelandros.

Estos mismos autores dividen al género Thelandros en dos subgéneros según la presencia o ausencia de alas caudales: Thelandros (Thelandros), sin alas caudales, y T. (Archithelandros) con alas caudales.

Adamson, en 1981, hace una revisión de los géneros Parapharyngodon y Thelandros, y discute la división de Petter & Quentin (1976), volviendo a establecer el género Parapharyngodon separado de Thelandros, en base a la diferente estructura genital de los machos, diferencias en los huevos, en la estructura caudal de las hembras y su presencia en hospedadores herbívoros, carnívoros u omnívoros:

"Los machos de Thelandros tienen un cono genital prominente, el labio posterior del ano es saliente y sostenido por una pieza accesoria en forma de V; la cola de la hembra es variable, en algunas especies es cónica, disminuyendo desde el ano, mientras que en otras es redondeada y la sostiene un corto apéndice filiforme. Los huevos están larvados en el útero, y el opérculo, cuando está presente, va en posición polar. Son parásitos de hospedadores herbívoros y carnívoros. Los machos de Parapharyngodon tienen el cono genital ligeramente desarrollado o ausente y el labio posterior anal carece de pieza accesoria; el apéndice caudal está insertado terminalment. La cola de las hembras es redondeada y termina en un apéndice cónico corto, el cual está, a menudo, curvado dorsalmente. Los huevos en la puesta están en un primer estado de división y el opérculo es subterminal. Parásito de reptiles carnívoros".

Considera a Pseudothelandros sinónimo de Parapharyngodon y Avilandros sinónimo de Thelandros.

Este mismo autor, junto con Nasher, en 1984, revisan su trabajo anterior (Adamson, 1981) y observan otros caracteres distintivos entre los géneros Parapharyngodon y Thelandros; éstos son:

a) La posición de la abertura de la espícula, la cual es marcadamente postanal en Thelandros, mientras que en Parapharyngodon se abre en la cloaca.

b) La presencia de papilas pedunculadas preanales y adanales, carácter que se presenta en faringodónidos que parasitan reptiles herbívoros, mientras que está ausente en Parapharyngodon y otros géneros que para-

sitan reptiles insectívoros. Pharyngodon Diesing, 1851, y Spauligodon Skrjabin *et al.*, 1960, también tienen papilas pedunculadas pero difieren de Thelandros por la posición anterior de la vulva.

Castaño *et al.*, en 1987, hacen una revisión de los géneros Parapharyngodon y Thelandros, redefiniendo los caracteres morfológicos diferenciales, basándose sobre todo 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 que da tres años más tarde junto con Nasher, en donde cambia de criterio sin justificación alguna. Se basa fundamentalmente en la morfología de las papilas genitales de los machos, e indican que según Petter (1966), las papilas genitales de Pharyngodonidae evolucionan, como el resto de las estructuras, hacia la simplificación y observan que de hecho, en otros géneros como Pharyngodon y Spauligodon se pueden encontrar especies con papilas pedunculadas o sésiles, al igual que han observado en algunas especies de Thelandros y Parapharyngodon.

Por otra parte, no están de acuerdo en la diferenciación de los géneros por los hábitos alimenticios de los hospedadores, ya que Adamson & Nasher (1984) destacan la ausencia de Parapharyngodon en reptiles herbívoros, no cumpliéndose esta hipótesis, al menos, en las poblaciones de lacértidos insulares. Proponen una serie de caracteres morfológicos para diferenciar estos géneros:

> 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".

2.5.3.2 Evolución y relaciones filogenéticas y biogeográficas de la familia Pharyngodonidae

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

Seurat (1917) considera al género Thelandros más evolucionado que al género Pharyngodon, puesto que la conformación del extremo caudal del macho del primero se reduce con respecto a la del segundo, ya que se produce la pérdida de las alas caudales, la disminución del pedúnculo del primer par de

que aparezcan en reptiles carnívoros y anfibios. Por ejemplo, sólo dos géneros aparecen en anuros, uno en América tropical y subtropical y el otro en Australia. Esta restringida distribución puede indicar que su adquisición es relativamente reciente.

Dos familias distintas de oxiúridos aparecen en mamíferos. Probablemente derivan de los ancestros de los faringodónidos, con modificaciones morfológicas especialmente en el extremo cefálico. Cuándo y de cuáles derivan no está claro. Su amplia distribución en diversos mamíferos indica una larga asociación.

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

Este autor, junto con Nasher (1984), estudia los hospedadores y la distribución geográfica de los faringodónidos de reptiles herbívoros; dichos parásitos pertenecen a nueve géneros distintos que están presentes en la mayoría de las regiones biogeográficas, excepto en Australia.

Los géneros de distribución más amplia son Alaeuris Thapar, 1925; Tachygonetria Wedl, 1862; y Thaparia Ortlepp, 1933, que están en las regiones Paleártica, Oriental, Etiópica, Neoártica, Neotropical y Malgache. Se encuentran parasitando generalmente tortugas y también iguánidos, xantúsidos y agámidos.

Sólo dos géneros, Paralaeuris Cukler, 1938, y Ozolaimus Dujardin, 1845, se restringen a lagartos; ambos en iguánidos del Nuevo Mundo.

Thelandros Wedl, 1862, se encuentra sólo en el Viejo Mundo, en tortugas, agámidos y lagartos iguánidos. Los demás géneros se encuentran únicamente en tortugas y tienen distribuciones muy restringidas.

Estos autores dan una hipótesis sobre la evolución de los faringodónidos de reptiles herbívoros. Afirman que la mayor dispersión de estos nematodos parásitos ocurre probablemente en las tortugas, esto puede deberse a que han sido, generalmente, en su mayor parte herbívoras desde su origen. Por esta causa poseen un voluminoso intestino posterior que resulta particularmente apto para los faringodónidos, pudiendo encontrarse una docena o más de especies en un mismo hospedador.

Los primeros fósiles, claramente identificables como tortugas (Testudinidae), datan del Eoceno primario y medio y aparecen en Norteamérica, Europa

y Asia. Las tortugas colonizan subsecuentemente Africa, primero desde Europa y después desde Asia, vía India y Arabia Saudita. Madagascar lo colonizan desde Africa. De un modo similar colonizan América del Sur, directamente desde Norteamérica, o desde Asia vía Norteamérica.

De acuerdo con las hipótesis anteriormente mencionadas, la distribución actual de los faringodónidos de reptiles herbívoros es consecuencia de los desplazamientos de los hospedadores, así como de ramificaciones evolutivas locales. Según ésto, Alaeuris, Tachygonetria y Thaparia fueron llevadas a Sudamérica, Africa y Madagascar con las tortugas.

Es interesante destacar que 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. De este modo, las especies herbívoras de los escíncidos de Australia están parasitadas por el género Pharyngodon Diesing, 1861, que pertenece a otra línea diferente y descrito en lagartos estrictamente insectívoros (Adamson, 1984).

2.5.4 Orden ASCARIDIDA Skrjabin & Schulz, 1940

El orden Ascaridida fue creado por Skrjabin & Schulz en 1940 para los subórdenes Oxyurata Skrjabin, 1923, y Ascaridata Skrjabin, 1915.

La primera información de un parásito humano, ahora ya conocido como ascárido, se encontró en el papiro de Ebers (700 a.C.). Hipócrates (460-377 a.C.) introdujo los términos "helminthos" y "ascaridos". Aristóteles (384-322 a.C.) describió un áscaris del hombre y otros helmintos. Linneo, fundador de la taxonomía de animales y plantas, estableció en 1758, junto con otros géneros de helmintos, el género Ascaris, con su especie tipo A. lumbricoides (parásito del hombre).

En años posteriores, otros autores (Goeze, Müller, Rudolphi, etc.) completaron este género con nuevas especies. Zeder, en 1800, describió un nuevo género, Goezia, en peces. A mitad del siglo XIX varios autores crearon 7 géneros más: Hemprich & Ehrenberg (1828) establecieron Crossophorus; Diesing (1839), Heterocheilus; Dujardin (1845), Anisakis, Ascaridia, Polydelphis y Heliqmus; Molin, en 1858, Acanthocheilus.

Baird (1853) reunió las formas conocidas hasta ese momento en la familia Ascaridae.

Aparte de los trabajos de estos autores, el de Dujardin sugiere dividir el género Ascaris en base a la estructura del canal digestivo. De acuerdo con ésto, divide los ascáridos en cuatro grupos:

1) Ascáridos con esófago ancho y con ventrículo presente o ausente: incluyó en este grupo formas procedentes de mamíferos, algunas especies de aves, reptiles y peces, y una de un insecto.

2) Ascáridos en los que junto con el esófago hay una distinción del ventrículo y un ciego saliendo del intestino: Dujardin incluyó 12 formas dentro de este grupo, obtenidas sobre todo de peces y aves.

3) Ascáridos en los que había dos ciegos, uno esofágico y otro intestinal: el autor incluye en este grupo 5 especies recogidas de peces y aves acuáticas.

4) Ascáridos con un apéndice esofágico recorriendo desde el intestino posterior hasta el esófago, junto al intestino: Dujardin incluye dentro de este grupo una especie ahora conocida como Raphidascaris acus.

La división del género Ascaris por Dujardin tuvo algunos aspectos positivos, aunque los investigadores de la segunda mitad del siglo XIX no estuviesen de acuerdo en muchas de sus conclusiones. A principios del siglo XX el número de especies de ascáridos que se describieron fue elevado. Frecuentemente los autores de este período establecieron criterios genéricos de acuerdo con caracteres ecológicos, entre ellos, encontrarlos en nuevos hospedadores. Stossich (1896), en su monografía de los ascáridos, menciona 218 especies. Hall (1916) indica que en el Catálogo de la Sección Zoológica, Oficina de Cría y Reproducción de Ganado Vacuno, se enumeran 1000 especies dentro del género Ascaris.

A principios de este siglo la taxonomía de los ascáridos sufrió contínuas revisiones, por ello resultó una división de distintos géneros a partir del género Ascaris.

Clasificación de Railliet & Henry (1912)

Railliet & Henry (1912) establecen dos géneros, Contracaecum y Porrocaecum, y dividen la familia Ascaridae en 4 subfamilias: Ascarinae, Anisakinae, Heterakinae y Heterocheilinae. Poco después, en 1915, la última subfamilia nombrada la elevaron al rango de familia. En el mismo año estos autores crearon el género Raphidascaris.

FAMILIA ASCARIDATA Skrjabin, 1915

SUBFAMILIAS	GENEROS
ANISAKINAE Railliet & Henry, 1912	Anisakis Dujardin, 1845 Conocephalus Diesing, 1861 Crossocephalus Railliet, 1909
ASCARINAE Railliet & Henry, 1912	Ascaris Linnaeus, 1758 Belascaris Leiper, 1907 Toxascaris Leiper, 1907 Lagochilascaris Leiper, 1909 Polydelphis Dujardin, 1845
HETEROCHEILINAE Railliet & Henry, 1912	Heterocheilus Diesing, 1839 Typhlophorus Linstow, 1906 Porrocaecum Railliet & Henry, 1912 Crossophorus Hemprich & Ehrenberg, 1828 Lecanocephalus Diesing, 1839 Contracaecum Railliet & Henry, 1912
HETERAKINAE Railliet & Henry, 1912	Ascaridina Dujardin, 1845

Tres géneros (Acanthocheilus Molin, 1858; Echinonema Linstow, 1898; y Heliqmus Dujardin, 1845) no se incluyeron en el sistema de Railliet & Henry, 1912.

En 1914, los mismos autores pasan representantes de la familia Ascaridae a la subfamilia Heterakinae, formando para ellos una familia independiente. En 1915 los autores establecieron la superfamilia Ascaroidea, en la que incluyen las familias Ascaridae, Heterocheilidae y Heterakidae. En 1915, Skrjabin une todos los ascáridos en el suborden Ascaridata, y en 1940, junto con Schultz, describe el orden Ascaridida, en el que incluye los subórdenes Ascaridata y Oxyurata. Baylis (1920) revisó la taxonomía de los heterocheílidos y estableció una nueva subfamilia, Crossophorinae. Travassos, en 1919, eleva el género Ascaridia a una subfamilia especial, Ascaridiinae.

Clasificación de Travassos, 1924

SUBORDEN ASCARIDAE Skrjabin, 1915

FAMILIAS	SUBFAMILIAS	GENEROS
ASCARIDAE Baird, 1854	ASCARINAE (Railliet & Henry, 1912)	Ascaris Linnaeus, 1758 Belascaris Leiper, 1907 Toxascaris Leiper, 1907 Lagochilascaris Leiper, 1909 Orneoascaris Skrjabin, 1916 Polydelphis Dujardin, 1845 Hexametra Travassos, 1919 Trispiculascaris Skrjabin, 1916 Ophidascaris Baylis, 1921
	ASCARIDIINAE Travassos, 1919	Ascaridia Dujardin, 1845
HETEROCHEILIDAE Railliet & Henry, 1915	HETEROCHEILIINAE Railliet & Henry, 1912	Heterocheilus Diesing, 1839 Typhlophorus Linstow, 1906
	ANISAKINAE Railliet & Henry, 1912	Anisakis Dujardin, 1845 Raphidascaris Railliet & Henry, 1912 Porrocaecum Railliet & Henry, 1912 Contracaecum Railliet & Henry, 1912 Dujardinia Gedoelst, 1916 Angusticaecum Baylis, 1920 Cloeoascaris Baylis, 1923 Multicaecum Baylis, 1923 Hysterotylacium Ward & Magath, 1916
	CROSSOPHORINAE Baylis, 1920	Crossophorus Hemprich & Ehrenberg, 1828
	GOEZIINAE Travassos, 1919	Goezia Zeder, 1800
OXYASCARIDAE Travassos, 1920		Oxyascaris Travassos, 1920

Clasificación de Yorke & Maplestone, 1926

Yorke & Maplestone, en 1926, en su monografía de nematodos de vertebrados, excluyen del suborden Ascaridata a la familia Oxyascaridae, poniéndola en el suborden Oxyurata. Además, describieron un nuevo género (Parascaris) y dieron una lista de los géneros y especies de ascáridos.

SUPERFAMILIA ASCAROIDEA Railliet & Henry, 1915

FAMILIAS	SUBFAMILIAS	GENEROS
ASCARIDAE Baird, 1853	ASCARINAE Railliet & Henry, 1912	Ascaris Linnaeus, 1758 Trispiculascaris Skrjabin, 1916 Lagochilascaris Leiper, 1909 Ophidascaris Baylis, 1921 Polydelphis Dujardin, 1845 Hexametra Travassos, 1919 Orneoascaris Skrjabin, 1916 Toxocara Stiles, 1905 Toxascaris Leiper, 1907 Parascaris Yorke & Maplestone, 1926
	ASCARIDIINAE Travassos, 1919	Ascaridia Dujardin, 1845
HETEROCHEILIDAE Railliet & Henry, 1915	ANISAKINAE Railliet & Henry, 1912	Multicaecum Baylis, 1923 Porrocaecum Railliet & Henry, 1912 Cloeoascaris Baylis, 1923 Contracaecum Railliet & Henry, 1912 Amplicaecum Baylis, 1920 Raphidascaris Railliet & Henry, 1915 Dujardinia Gedoelst, 1916 Anisakis Dujardin, 1845 Paranisakis Baylis, 1923 Angusticaecum Baylis, 1920
	GOEZINAE Travassos, 1919	Goezia Zeder, 1800
	CROSSOPHORINAE Baylis, 1920	Crossophorus Hemprich & Ehrenberg, 1828
	HETEROCHEILINAE Railliet & Henry, 1912	Heterocheilus Diesing, 1839 Typhlophorus Linstow, 1906
ASCAROIDEA	Pobremente estudiado	Acanthochelius Molin, 1858 Heligmus Dujardin, 1845

La taxonomía de los ascáridos fue motivo de una revisión realizada por científicos rusos. En base a un detallado análisis de los datos disponibles en la literatura, Skrjabin & Karokhin (1945) reconstruyeron totalmente los gigantescos grupos taxonómicos del suborden Ascaridata. Los cambios más significativos son los de la familia Heterocheilidae, la cual es dividida en 3 familias independientes: Heterocheilidae, Goeziidae y Anisakidae. Las bases para la reconstrucción de la familia Heterocheilidae fueron las considerables diferencias morfológicas y anatómicas entre los grupos de helmintos incluídos en ésta.

Clasificación de López-Neyra, 1947

López-Neyra (1947) incluye el suborden Ascaridata, junto con Strongyla-

ta y Rhabditoidea, en el orden Rhabditida. Hace un resumen de la clasificación de Baylis & Daubney (1926) hasta el rango de familia, admitiendo 5 órdenes, entre los que se encuentra Ascaroidea, con las 14 familias siguientes: Ascaridae, Heterakiidae, Atractidae, Rhabditidae, Oxyascaridae, Oxyuridae, Kathlaniidae, Mermithidae, Anguillulidae, Trilobidae, Alamidae, Chaetosomatidae, Desmoscolecidae, y Oncholaimidae.

Este autor, en su "Parasitología Animal" (1947), dice: "La constitución de la extremidad cefálica, con sus órganos externos e internos, entre ellos el comienzo del aparato digestivo, proporcionaron datos de primer orden para el conocimiento filogenético de los nematodos y su sistemática; para la designación precisa ha habido que establecer una glosología peculiar, cuyos términos más habituales ha ideado Steiner (1933)".

En una segunda publicación incluye una clave de los órdenes que poseen nematodos parásitos, entre los que se encuentra el orden Ascaridata (Railliet & Henry, 1915), con las siguientes características:

> "Los ascáridos (de áscaris = verme intestinal) son nematodes dioicos, de adultos parásitos intestinales de vertebrados; de tamaño medio o grande, cilíndrico-fusiformes, con el extremo anterior cefálico bi- o trilobulado, formado por la boca rodeada de tres labios con papilas o tubérculos, en algunos casos acompañados de interlabios; esófago más o menos ensanchado posteriormente, mazudo, sin diferenciarse en un bulbo posterior con aparato trivalvulado; intestino tubular con o sin divertículos ciegos, que pueden aparecer también en el esófago; polimiarios; machos rara vez con una, generalmente con dos, espículas, con o sin gubernáculo, y varias papilas pre- y postanales; en algún caso con ventosa precloacal rodeada de un anillo quitinoso (Ascaridiinae); hembras no mucho mayores que los machos, con dos ovarios; ovíparas; evolución directa en el mismo hospedador definitivo, donde efectúan migraciones; a veces, con animales intermediarios".

Esquemáticamente, divide el orden Ascaridata de la siguiente forma:

FAMILIAS	SUBFAMILIAS
ASCARIDAE Baird, 1853	ASCARINAE (Railliet & Henry,1912) Travassos, 1913
	ASCARIDIINAE Travassos, 1919
HETEROCHEILIDAE Railliet & Henry, 1915	ANISAKINAE Railliet & Henry, 1912
	GOEZIINAE (Travassos, 1912)
	CROSSOPHORINAE Baylis, 1920
	HETEROCHEILINAE Railliet & Henry, 1912
	ACANTHOCHEILINAE Wueker, 1930

Hasta este momento no hemos citado los trabajos realizados por los autores soviéticos, ya que hemos preferido mencionarlos en conjunto, intentando así dar una visión más completa de los mismos.

La creación, en 1915, de los Institutos de Investigación Helmintológica de la Unión Soviética, marca el comienzo de los estudios en este campo.

Skrjabin (1923) publica "Parasitic Nematodes of the freshwater fauna of the European and partly Asian USSR", donde establece el suborden Oxyurata, específico de los oxyúridos, que hasta entonces se habían estado incluyendo en el suborden Ascaridata Skrjabin, 1915, o en la superfamilia Ascaridoidea Railliet & Henry, 1915. Dicho suborden es aún considerado independiente del suborden Ascaridata, y ambos forman el orden Ascaridida Skrjabin & Schulz, 1940. En base a un detallado análisis de los datos disponibles en la literatura, Skrjabin & Karokhin (1945) reconstruyeron totalmente los gigantescos grupos taxonómicos del suborden Ascaridata. Los cambios más significativos son los de la familia Heterocheilidae, la cual dividen en 3 familias independientes: Heterocheilidae, Goeziidae y Anisakidae. Las bases para la reconstrucción de la familia Heterocheilidae fueron las considerables diferencias morfológicas y anatómicas entre los grupos de helmintos incluídos en ésta.

Clasificación de Mosgovoy, 1950

SUBORDEN ASCARIDATA Skrjabin, 1915

SUPERFAMILIA ASCAROIDEA Railliet & Henry, 1915

FAMILIA	SUBFAMILIA	GENEROS
ASCARIDAE Baird, 1853	ASCARINAE Railliet & Henry, 1912	Ascaris Linnaeus, 1758 Hexametra Travassos, 1919 Lagochilascaris Leiper, 1909 Ophidascaris Baylis, 1921 Orneoascaris Skrjabin, 1916 Parascaris Yorke & Maplestone, 1926 Polydelphis Dujardin, 1845 Toxascaris Leiper, 1907 Trispiculascaris Skrjabin, 1916
ASCARIDIIDAE Skrjabin & Mosgovoy, 1952	ASCARIDIINAE Travassos, 1919	Ascaridia Dujardin, 1845

SUPERFAMILIA ANISAKOIDEA Mosgovoy, 1950

FAMILIA	SUBFAMILIA	GENEROS
ANISAKIDAE Skrjabin & Karokhin, 1945	ANISAKINAE Railliet & Henry, 1912	Anisakis Dujardin, 1845 Acanthocheilus Molin, 1858 Belanisakis Maplestone, 1932 Cloeoascaris Baylis, 1923 Contracaecum Railliet & Henry, 1912 Dujardinascaris Baylis, 1947 Heliqmus Dujardin, 1845 Heterotyphlum Spaul, 1927 Ichtyanisakis Gendre, 1928 Multicaecum Baylis, 1923 Neoascaris Travassos, 1927 Paradujardinia Travassos, 1933 Paranisakiopsis Yamaguti, 1941 Paranisakis Baylis, 1923 Phocascaris Höst, 1932 Polycaecum Maplestone, 1930 Porrocaecum Railliet & Henry, 1912 Pseudanisakis (Layman and Borowkova, 1926) Mosgovoy, 1950 Pseudoterranova Mosgovoy, 1950 Raphidascaris Railliet & Henry, 1915 Raphidascaroides Yamaguti, 1941 Rijycovascaris Mosgovoy, 1950 Terranova Leiper & Atkinson, 1914 Toxocara Stiles, 1905
ANGUSTICAECIDAE Mosgovoy, 1950	ANGUSTICAECINAE Skrjabin & Karokhin, 1945	Angusticaecum Baylis, 1920 Metangusticaecum Mosgovoy, 1950 Amplicaecum Mosgovoy, 1950
GOEZIIDAE Skrj. & Karokhin, 1945	GOEZIINAE Travassos, 1919	Goezia Zeder, 1800
HETEROCHEILIDAE Rai. & Henry, 1915 (sensu stricto)	HETEROCHEILINAE Railliet & Henry, 1912	Heterocheilus Diesing, 1839 Typhlophorus Linstow, 1906 Plicatolabia Mosgovoy, 1950
	CROSSOPHORINAE Baylis, 1920	Crossophorus Hemprich & Ehrenberg, 1828

Las clasificaciones de Chabaud de 1957 y 1965 han sido ya citadas en la revisión del orden Oxyurida.

Clasificación de Yamaguti, 1965

Yamaguti crea el orden Ascaridídea para la superfamilia Ascaroidea Railliet & Henry, 1915, dándole el siguiente diagnóstico:

> Nematoda: gusanos robustos normalmente grandes. Boca casi siempre con 3 labios; esófago frecuentemente más o menos ensanchado posteriormente, pero sin un bulbo posterior esférico conteniendo un aparato valvular (excepto en Dujardinascaris, el cual tiene un bulbo pequeño sin armar), con o sin ventrículo posterior o apéndice ventricular; intestino con o sin divertículo anterior. Espículas iguales o desiguales. Hembra no mucho mayor que el macho. Algunas veces se requiere un hospedador intermediario. Parásitos de vertebrados.

Da una clave para las familias, subfamilias y géneros de este nuevo orden que parasitan reptiles, que de forma esquemática es la siguiente:

FAMILIAS	SUBFAMILIAS	GENEROS
ASCARIDIDAE Blanchard, 1849 sin. Ascaridae Cobbold, 1862	ASCARIDINAE Lane, 1923 for Ascarinae Travassos, 1913	Polydelphis Dujardin, 1845 Trispiculascaris Skrj., 1916 Ophidascaris Baylis, 1921
	ASCARIDIINAE Travassos, 1919	Ascaridia Dujardin, 1845
HETEROCHEILIDAE Railliet & Henry, 1915	FILOCAPSULARIINAE n.sf.	Multicaecum Baylis, 1923 Polycaecum Maplestone, 1930 Paraheterotyphlum Johnston & Mauson, 1948 Porrocaecum Railliet & Henry, 1912 Terranova (Leiper & Atkinson, 1914) Dujardinascaris Baylis, 1947 Amplicaecum Baylis, 1920 Angusticaecum Baylis, 1920 Metangusticaecum Mosgovoy, 1950
	GOEZIINAE Baylis, 1920	Goezia Zeder, 1800
	HETEROCHEILINAE Railliet & Henry, 1912	Typhlophoros Linstow, 1906
OXYASCARIDIDAE Freitas, 1958 for Oxyascaridae Travassos, 1920	OXYASCARIDINAE Freitas, 1958	Oxyascaris Travassos, 1920

Clasificación de la C.A.B., 1978

Según este organismo, la situación taxonómica de los géneros aparecidos en nuestros reptiles, es la siguiente: Nemathelmintes - Nematoda - Ascaridida - Seuratoidea - Seuratidae - Skrjabinelaziinae, y - Ascaridida - Heterakoidea - Heterakidae - Spinicaudinae.

Las características que da del orden Ascaridida son:

Extremo anterior trirradiado (excepto en algún Seuratoidea), lateral. Presenta papilas en los labios externos. Con 2 ó 3 pares de papilas caudales en posición dorsolateral. Esófago variable en forma, pero no dividido en una parte muscular corta y otra glandular larga. Ventosa *preanal presente o ausente en los machos. Normalmente, se encuentran en* el intestino del hospedador definitivo. Excepto en Subuluroidea, el desarrollo de los estados larvarios preinfestantes para el hospedador definitivo no ocurre enteramente en el hospedador intermediario.

El orden Ascaridida está formado por 5 superfamilias: Cosmocercoidea, Seuratoidea, Heterakoidea, Ascaridoidea y Subuluroidea.

Clasificación de Baker, 1987

Incluye, dentro del orden Ascaridida, 4 superfamilias, con representantes en anfibios y reptiles.

ORDEN ASCARIDIDA

SUPERFAMILIAS	FAMILIAS	SUBFAMILIAS	GENEROS
COSMOCERCOIDEA	COSMOCERCIDAE KATHLANIIDAE ATRACTIDAE		
HETERAKOIDEA	HETERAKIDAE Railliet & Henry, 1912	METETERAKINAE Inglis, 1967 SPINICAUDINAE Travassos, 1920	Spinicauda Africana Hatterianema Moaciria Pseudostrongyluris Strongyluris
	ASCARIDIIDAE		
SEURATOIDEA	SEURATIDAE (Hall, 1916) Railliet, 1916	SEURITANAE ECHINONEMATINAE SKRJABINELAZIINAE	Skrjabinelazia Rabbium
	CHITWOODCHABAUDIIDAE CUCULLANIDAE QUIMPERIIDAE		
ASCARIDOIDEA	ASCARIDIDAE	ASCARIDINAE ANISAKINAE HETEROCHEILINAE RAPHIDASCARIDINAE	

2.5.5 Superfamilia SEURATOIDEA Chabaud, Campana-Rouget & Brygoo, 1959

La superfamilia Seuratoidea fue creada en 1959 por los autores franceses Chabaud, Campana-Rouget & Brygoo para agrupar los numerosos géneros arcaicos que se originaron de la superfamilia Cosmocercoidea. Incluyeron en ella 17 géneros, 5 de los cuales habían aparecido antes en Thelazioidea: Skrjabinelazia Sypliakova, 1930; Cottocomephoromnema Layman, 1933; Haplonema Ward & Magath, 1916; Ichthyobronema Gnedina & Ssavina, 1930; Omeia Hsü, 1933.

Chabaud *et al.* colocaron esta nueva superfamilia entre los órdenes Ascaridida y Spirurida, pero asignándola a la primera. Estos autores escribieron: "De acuerdo con la morfología de las formas maduras y la morfología de las larvas, de las cuales es conocida la última, Seuratoidea debe asignarse a Ascaridida. Esta superfamilia también está relacionada genética con Spirurida" (Chabaud, Campana-Rouget & Brygoo, 1960).

En 1941. Skrjabin presentó un esquema aislando los géneros incluídos entre Spirurida y Ascaridida, como el grupo Spiro-Ascaridata (Skrjabin, 1941, 1946). El esquema presentado por los científicos franceses muestra similitudes con el de Skrjabin (1941), aunque su trabajo no es mencionado en los artículos franceses (1959, 1960), ni aparece tampoco en su bibliografía, quizá por desconocimiento del mismo.

Yamaguti, en 1961, no reconoce esta superfamilia.

Le Van Hoa y Pham-Ngoc-Khue (1971) descubren algunos géneros que ligaban estrechamente algunos Seuratoidea con los Cucullanidae, y es ahora necesario seguir a Inglis (1967) e incluir Cucullanidae en la superfamilia Seuratoidea. Desde que el taxon supragenérico más antiguo es el Cucullanidae (Cobbold, 1864), la superfamilia debe ser llamada Cucullanoidea. Desde que los autores soviéticos elevaron el único grupo de los Cucullanidae a superfamilia y casi a un nivel de suborden, es preferible, como demostró Le Van Hoa *et al.*, preservar el taxon Seuratoidea para evitar confusiones.

Skrjabin e Ivaschkin (1968) creyeron que la superfamilia Seuratoidea era innecesaria, y distribuyeron sus géneros entre 4 subórdenes: Cucullanata, Ascaridata, Spirurata y Oxyurata, asumiendo que Cucullanata es la unión entre Ascaridata y Spirurata. Los dos conceptos del grupo son en realidad fundamentalmente similares. Las principales y variadas ramas divergen desde un origen común en Cosmocercoidea. Se individualizaron sistemáticamente hacia diferentes niveles en los dos sistemas: hacia un nivel bajo en el sistema soviético, y hacia un nivel un poco más alto en nuestro sistema.

Retienen el taxon Seuratoidea por las siguientes razones: Cucullanidae

tiene pocos géneros pero muchas especies, y se caracteriza, como dijo Inglis, por una evolución única: la formación de una cavidad bucal a partir de una extensión del extremo anterior del esófago llamado "oesophastome" (Inglis, 1967). No es posible teóricamente considerar los cuculínidos como una conexión entre Ascaridata y Spirurata. De hecho, Seuratoidea, cuando se consideró como un conjunto, indicó claramente los ancestros genéricos arcaicos de Heterakoidea, Subuluroidea, Cucullanidae, Thelazioidea, Rictularioidea y Camallanoidea, y como se dijo a algunos otros, derivando del Cosmocercoidea.

Desde un punto de vista práctico, la supresión de Seuratoidea no resultaría una disminución de taxones, ya que serían necesarios un suborden para Cucullanidae. Finalmente, debido a sus pequeños labios y relativamente, esófago simple, los seuratoideos son fácilmente separables de los otros grupos de nematodos, ya que Seuratoidea contiene todos y cada uno de los caracteres más primitivos del género. La definición de Heterakoidea, Subuluroidea, Cucullanidae, Thelazioidea, Rictularioidea y Camallanoidea se simplifica mucho.

La superfamilia Seuratoidea fue originariamente tomada de una familia dividida en 7 subfamilias. Inglis, en 1969, desarrolla la sistemática reconociendo 4 familias, llamadas:

- Seuratidae, con Seuratinae y Skrjabinelaziinae.
- Schneidernematidae, con Schneidernematinae y Echinonematinae.
- Quimperiidae, con Quimperiinae y Omeiinae.
- Cucullanidae.

Le Van Hoa y Pham-Ngoc-Khue (1967) descubrieron la subfamilia Campanarougetiinae, la cual establece claramente las afinidades entre Quimperiidae y Cucullanidae. Estas afinidades fueron posteriormente apoyadas por el descubrimiento de Oceanicucullanidae (= Chitwoodiidae) y Chitwoodchabaudiidae.

Finalmente, en 1968, Mawson descubrió la subfamilia Inglisonematinae, y en 1971 Quentin mostró que Echinonematinae podría incluirse en Seuratidae, y no en Scheneidernematidae. La clasificación aquí establecida está de acuerdo con Inglis, 1967, realizando las siguientes modificaciones:

1- Echinonematinae incluida en Seuratidae.
2- Inglisonematinae, en Schneidernematinae.
3- Gendriinae, en Quimperiidae (mirar Boyce, 1961).
4- Campanarougetiinae, en Cucullanidae (Oceanicucullanidae, en Campanarougetiinae).
5- Chitwoodchabaudiidae se añade a la superfamilia.

Desde 1961 la biología de cierto número de géneros pertenecientes a Seuratoidea se han investigado: Seuratum (ver Quentin, 1970), Cucullanus (ver

Le Van Hoa & Pham-Ngoc-Khue, 1967), etc.

Numerosos géneros nuevos se describieron y unas cuantas formas conocidas se han redescrito. Las principales innovaciones en la clasificación de la superfamilia desde el tratado de zoología de Grassé se indican más adelante en la revisión de la familia Seuratidae.

Autores rusos como Skrjabin, Sobolev o Ivashkin (1971) indican que la superfamilia Seuratoidea podría reemplazar en cierto modo al grupo hipotético Spiro-ascaridata creado por Skrjabin (1941, 1946) y reorganizan la superfamilia Thelazioidea, excluyendo el género Skrjabinelazia.

En 1974, Chabaud incluye en el número 1 de C.I.H. Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates, una clave para las superfamilias del orden Ascaridida, dando las siguientes características para Seuratoidea: esófago corto, simple y cilíndrico, o corto y dividido en dos partes teniendo o no el mismo diámetro. Parte faríngea del esófago presente o ausente. Labios ausentes o muy reducidos y variables. Abertura oral a veces alargada dorsoventralmente.

Más tarde, en 1978, este mismo autor publica en el número 6 las claves de géneros de las superfamilias Cosmocercoidea, Seuratoidea, Heterakoidea y Subuluroidea. En este trabajo agrupa en Seuratoidea a 5 familias: Seuratidae, Schneidernematidae, Quimperiidae, Chitwoodchabaudiidae y Cucullanidae.

FAMILIAS	SUBFAMILIAS	GENEROS
SEURATIDAE (Hall, 1916) Railliet, 1906	SKRJABINELAZIINAE Chabaud *et al.*, 1959	Skrjabinelazia Sypliaxov, 1930
		Rabbium Chitwood, 1960
	ECHINONEMATINAE Inglis, 1967	Echinonema Linstow, 1898
	SEURATINAE Hall, 1916	Skrjabinura Gnedina, 1933
		Seuratum Hall, 1916
		Monovaria Khera, 1953
SCHNEIDERNEMATIDAE Freitas, 1956	INGLISONEMATINAE Mawson, 1968	
	SCHNEIDERNEMATINAE Freitas, 1956	
QUIMPERIIDAE (Gendre, 1928) Baylis, 1930	QUIMPERIINAE Gendre, 1928	
	OMEIINAE Sobolev, 1949	
CHITWOODCHABAUDIIDAE Puylaert, 1970		Chitwoodchabandia Puylaert, 1970
CUCULLANIDAE Cobbold, 1864	CAMPANAROUGETIINAE Le Van Hoa & Pham-Ngoc-Khue, 1971	
	CUCULLANINAE Cobbold, 1964	

En 1987 Baker publica una sinopsis de nematodos parásitos en anfibios y reptiles, excluyendo de la superfamilia a Schneidernematidae, e indicando que de las 4 restantes, sólo Seuratidae, Chitwoodchabaudiidae y Quimperiidae incluyen géneros que parasitan anfibios y reptiles.

2.5.6 Familia Seuratidae (Hall, 1916) Railliet, 1916, y subfamilia Skrjabinelaziinae Chabaud, Campana-Rouget & Brygoo, 1959 (= Salobrellidae Freitas, 1940)

Chabaud, en 1976, en las claves de la C.A.B., divide Seuratidae en 3 subfamilias: Skrjabinelaziinae, Echinonematinae y Seuratinae.

Skrjabinelaziinae

Chabaud (1973) indicó que Salobrella Freitas, 1949, es sinónimo de Skrjabinelazia Sypliaxov, 1930; Rabbium Chitwood, 1960, puede emplazarse cerca del último. La importancia de la subfamilia es que une Cosmocercoidea (ver Maxvachonia) y Thelazioidea (ver Chabaud *et al.*, 1965).

Echinonematinae

Sólo las especies de Echinonema y la especie tipo fueron redescritas por Inglis (1967). Después de estudiar las larvas de las especies de Seuratum, Quentin (1971) pudo demostrar las afinididades de este género con Echinonema, incluyendo *Echinonematinae en Seuratidae*.

Seuratinae

La diferenciación de Seuratinema Johnston & Mawson, 1941 de Skrjabinura Gnedina, 1933, por Inglis en 1967, parece basada en un error en la descripción de la especie tipo de Skrjabinura, y prefieren aceptar la sinonimia de los géneros propuesta por Mawson (1960).

Los caracteres que distinguen Limonnema Guerrero, 1971 de Skrjabidura no parecen ser lo suficientemente importantes como para garantizar la creación de un género especial, y el primero es emplazado como sinonimia del segundo.

Rictularina Johnston & Mawson, 1941, y Denticulospirura Johnston & Mawson, 1941 son conocidas sólo a partir de hembras inmaduras, y no pueden ser incluídas en las claves.

López-Neyra (1947) no menciona esta familia.

primitivas especies hipotetizadas por Inglis, y el Pseudostrongyluris Guerrero, 1971, el cual se parece a Cruzia en que la faringe está armada con dientes.

Inglis (1967) emplaza las siguientes sinonimias: Preterakis Freitas, 1956; Heterakoides Freitas, 1956; Pareterakis Freitas, 1956; Pseudaspidoderoides Freitas, 1956; Pseudaspidoderina Freitas, 1956; Raillietakis Freitas, 1956; Sexansodera Skrjabin & Schikhobalova, 1947; Bellaplectana Skrjabin, Schikhobalova & Lagodovskaya, 1961; Ganguleterakis Lane, 1914; Cheloniheterakis Yamaguti, 1961; Spinaspidodera Skrjabin & Schikhobalova, 1947.

Parapseudaspidodera Johnson, 1967; y Pseudaspidoderella Ali & Deshmukh, 1969, se consideran sinónimos de Pseudaspidodera. Como los acuáridos, la proliferación innecesaria del género basada en la complejidad de los cordones lleva inevitablemente a una clasificación no utilizable. El propio Johnson, en 1974, propone reducir el género a nivel de subgénero. Es más, los dientes labiales según los cuales Ali & Deshmukh diferenciaron sus géneros parecen corresponder a estructuras descritas en Pseudaspidodera por Inglis en 1957.

Inglisakis Freitas, Vicente & Santos, 1969, se separó de Heterakis del mismo modo que Preterakis Freitas, 1956 se separó de Africana. Así, en ambos casos, las alas caudales parecen unirse enfrente de la ventosa preanal. Inglis indicó que en Preterakis este carácter es realmente un artefacto de la fijación, y por tanto este género es sinónimo de Africana. Igual ocurre en Inglisakis, y este género es sinónimo de Heterakis.

Proencaia Gomes & Pereira, 1970, es muy similar a Lauroia. La ausencia de un anillo cuticularizado rodeando la ventosa preanal no parece tener mucho valor genérico, ya que Lauroia está caracterizada por una ventosa más o menos reducida.

Paraheterakis Nama & Jain, 1974, es un Subulura que los autores confundieron con un heterákido. Cotylascaris Sprent, 1971, se creó por error, emplazándose dentro de la sinonimia de Ascaridia al año siguiente (Sprent, 1972). Cometeterakis Cruz & Ching, 1975, es tratado como un sinónimo de Meteterakis, ya que se distingue sólo por la marcada diferencia en la longitud de sus espículas.

Una monografía de las especies y su bibliografía correspondiente fué publicada por Mosgovoy en 1953, y por Skrjabin *et al.* en 1961.

Baker, en 1984, escribió un trabajo sobre sistemática y zoogeografía de Spinicaudinae y Meteterakinae (Heterakoidea: Nematoda) que parasitan reptiles

y anfibios.

La superfamilia Heterakoidea está compuesta por nematodos parásitos del intestino de toda subclase de vertebrados, excepto de peces. Hay un tipo de hospedadores y distribución geográfica característicos para cada una de las tres familias (Chabaud, 1978), que puede ser utilizada para analizar el historial zoogeográfico del grupo.

Los Heterakoidea aparentemente se desarrollaron en primer lugar en anfibios y reptiles, ya que los más primitivos se encuentran en estos vertebrados, como en el caso de los cosmocercoideos, los cuales son presumiblemente los ancestros directos de esta superfamilia (Baker, 1981).

No es posible indicar un origen central para los Heterakoidea, basado en las distribuciones actuales de grupos de hospedadores o de parásitos. Es muy probable que al principio de su historia los Heterakoidea estuvieran ligados a una distribución cosmopolita anterior al ensanchamiento de las barreras marinas intercontinentales.

2.5.8 Familia Heterakidae Railliet & Henry, 1912

La familia Heterakidae fue establecida por Railliet y Henry en 1912. El mismo año, habían creado la subfamilia Heterakinae, que comprendía 6 géneros. Esta subfamilia fue incluida en la familia Ascaridae junto con otras 3 subfamilias: Ascarinae, Anisakinae y Heterocheilinae.

Travassos (1913) hizo una revisión parcial basándose mayoritariamente en las especies existentes en Brasil. Está de acuerdo con Railliet & Henry (1912) e incluye otros géneros nuevos en la subfamilia Heterakinae.

Al crear la familia Heterakidae (Railliet & Henry, 1912), trasladan las especies de la subfamilia Heterakinae de Ascaridae a la familia Heterakidae. Esta familia fue diagnosticada, en general, por la presencia de una ventosa precloacal en la cola del macho, e incluía los géneros Heterakis, Ascaridia, Aspidodera, Cissophylus y Subulura, con Strongyluris como un subgénero de Heterakis y Oxynema como subgénero de Subulura.

Travassos (1914) incluye un nuevo género en la familia Heterakidae, y la divide en 2 subfamilias: Subulurinae y Heterakinae.

Lane, en 1917, divide la familia Heterakidae en 2 subfamilias: Heterakinae y Kathlaniinae.

En 1918, Travassos considera la familia Kathlaniidae. En 1920, creó la

subfamilia Spinicaudinae en la que incluyó dos nuevos géneros, Spinicauda y Africana, dando la siguiente clave genérica:

A - Alas caudales grandes y sustentadas por papilas pedunculadas, espículas largas, *sin gubernáculo* ..... Strongyluris MÜller, 1894

B - Alas caudales pequeñas, papilas sésiles, gubernáculo ausente .....
..... Africana, n.g.

C - Alas caudales ausentes, papilas pequeñas y sésiles, gubernáculo .....
..... Spinicauda, n.g.

Más tarde, en el mismo año, dividió la familia Heterakidae en 3 subfamilias:

- Heterakinae, con Heterakis, Ganguleterakis, Aspidodera, Paraspidodera y Gireterakis.
- Spinicaudinae (nov.) con Spinicauda, Africana y Strongyluris.
- Subulurinae, con Subulura, Heteroxynema, Oxynema y Numidica.

En la última subfamilia los machos tienen una ventosa precloacal dilatada sin borde definido, mientras que en las otras dos tienen una ventosa precloacal con borde definido reticular. Las diferencias de diagnóstico entre las otras dos subfamilias eran vagas y parecían haber sido principalmente la restricción de las especies de la primera a hospedadores de sangre caliente y las de la *segunda a hospedadores de sangre fría*.

En 1926, Yorke & Maplestone elevan la subfamilia Subulurinae al rango de familia Subuluridae, y la dividen en 2 subfamilias: Subulurinae y Hoplodontophorinae.

Dieron el siguiente diagnóstico para la familia Heterakidae:
Gusano de tamaño medio o pequeño; boca con 3 labios muy definidos; vestíbulo ausente; esófago con una porción anterior estrecha y corta *(faringe) y una parte posterior larga que termina en un bulbo; intes*tino simple, sin divertículo. Macho: con una ventosa preanal circular definida con bordes quitinosos; espículas iguales o desiguales. Hembra: cola alargada; 2 ovarios; vulva generalmente cerca de la mitad del cuerpo; ovípara.

Incluyen en esta familia 7 géneros:
- Heterakis Dujardin, 1845, con 27 especies.
- Aspidodera Raillet & Henry, 1912, con 5 especies.
- Pseudaspidodera Baylis & Daubney, 1922, con una especie.

- Paraspidodera Travassos, 1914, con una especie.
- Strongyluris Müeller, 1894, con 9 especies.
- Spinicauda Travassos, 1920, con 4 especies.
- Africana Travassos, 1920, con 3 especies.

Baylis & Daubney, un poco más tarde y en el mismo año (1926), todavía trataron a los subulúridos como una subfamilia, pero esto no se aceptó de manera general.

En 1926, Gendre establece el género Quimperia y lo emplaza en la familia Heterakidae, creando la subfamilia Quimperinae.

En 1930, Baylis estableció la familia Quimperidae para un grupo de géneros entre los que incluía al género Quimperia.

Travassos, en 1930, propuso que las 5 familias del suborden Oxyurata: Heterakidae, Subuluridae, Kathlaniidae, Cruziidae y Cosmocercidae, formaran la superfamilia Subuluroidea. Las 2 grandes superfamilias Oxyuroidea (Railliet & Henry, 1916) y Subuluroidea (Travassos, 1930) se incluyeron en el suborden Oxyurata (Skrjabin, 1923).

En 1931, Travassos emplaza el género Oniscicola en la familia Heterakidae, y lo divide en 3 subfamilias: Heterakinae, Spinicaudinae y Oniscicolinae.

En 1937, Chitwood conservó en la superfamilia Oxyuroidea las 4 familias: Oxyuridae, Atractidae, Thelastomatidae y Rhigonematidae, pero transfirió las familias de la superfamilia Subuluroidea, incluyendo la Heterakidae, hacia la superfamilia Ascaroidea.

López-Neyra (1947) reconoció la subfamilia Spinicaudinae y situó el género Meteterakis en ella.

Skrjabin & Shikhobalova (1949, 1951) sacaron las siguientes conclusiones:

1. "Consideramos los Heterakidae como una familia del suborden Oxyurata Skrjabin, 1923, y rechazamos la opinión de Chitwood de que pertenecen a los Ascaridata".

2. "Señalamos que hay 2 grupos de géneros en los Heterakidae, uno en el cual los cordones cervicales tienen estructura complicada (Aspidodera, Pseudaspidodera), y otro en el cual están ausentes. Consideramos la presencia de cordones cervicales como un coeficiente taxonómico del rango de la subfamilia

y divide los Heterakidae en las subfamilias Heterakinae Railliet & Henry, 1912, y Aspidoderinae Skrjabin & Shikhobalova, 1947".

3. "Después del estudio de especies situadas en Heterakis, consideramos la estructura de las espículas y su tamaño como coeficiente taxonómico de rango genérico".

El diagnóstico de la familia Heterakidae dado por Skrjabin & Shikhobalova (1949, 1951) en el cual incluyen las subfamilias Heterakinae Railliet & Henry, 1912, y Aspidoderinae Skrjabin & Shikhobalova, 1947, es el siguiente:

> Oxyuroidea. Musculatura polimiaria. Boca con 3 labios. El extremo cefálico puede mostrar órganos táctiles especiales, cordones cefálicos de variada estructura (Aspidoderinae). Estos cordones están ausentes en Heterakinae. Machos con una ventosa preanal con bordes quitinizados. Presencia o ausencia de alas en el extremo caudal del macho. Dos espículas iguales o desiguales. Presencia o ausencia de gubernáculo. Papilas, en el extremo caudal del macho, pedunculadas, sésiles o ambas. Vulva normalmente situada cerca de la mitad del cuerpo o anterior. Ovíparas. Parásitos del intestino de mamíferos, aves, reptiles y anfibios.
>
> Subfamilia tipo: Heterakinae (Railliet & Henry, 1912).

Dan una clave para las subfamilias de la familia Heterakidae Skrjabin & Shikhobalova, 1951:

1 (2) *Presencia de cordones cervicales arrollados en el extremo cefálico* ..... Aspidoderinae Skrjabin & Shikhobalova, 1947

2 (1) Ausencia de cordones cervicales ... Heterakinae Railliet & Henry, 1912

Skrjabin & Shikhobalova (1949, 1951) emplazan los siguientes géneros en la subfamilia Heterakinae: Heterakis Dujardin, 1845; Africana Travassos, 1920; Ganguleterakis Lane, 1914; Odontoterakis Skrjabin & Shikhobalova, 1947; Paraspidodera Travassos, 1914; Spinicauda Travassos, 1920; y Strongyluris Müller, 1894.

Freitas, en 1956, hizo una nueva clasificación, cambiando la composición de las familias existentes y creando otras nuevas. Esta clasificación no fue aceptada y se basó ampliamente en descripciones publicadas que contenían un número considerable de errores de observación. Esto le llevó a crear géneros, subfamilias, incluso alguna familia, basándose en descripciones erróneas. Revisó la familia Heterakidae y propuso 4 nuevas subfamilias: Pretera-

kinae y Spinaspidoderinae de la familia Heterakidae; Scheidernematinae de la familia Scheidernematidae y Strongylurinae de la familia Strongyluridae (para los géneros Strongyluris y Moaciria). Restableció la subfamilia Spinicaudinae Travassos, 1920, a la que emplazó en la familia Aspidoderidae y situó en ella los géneros Spinicauda, Africana y Paraspidodera. También transfirió Meteterakis a la subfamilia Heterakinae.

Este autor dió el siguiente diagnóstico para la subfamilia Spinicaudinae Travassos, 1920:

"Aspidoderidae. Extremo anterior sin protuberancia cuticular cefálica. Numerosas papilas caudales sésiles. Espículas iguales o casi iguales. Parásitos de mamíferos, reptiles y anfibios".

Género tipo: Spinicauda (sinónimos: Sonsinia Baylis & Daubney, 1922).

Otros géneros: Paraspidodera y Africana.

Chabaud, en una revisión de la clasificación del suborden Ascaridina que hizo en 1957, propuso una nueva clasificación de los Heterakidae. No estaba de acuerdo con la clasificación realizada por Freitas en 1956. Introdujo una nueva superfamilia Heterakoidea Chabaud, 1957, que incluía dos familias y 4 subfamilias: Heterakidae, constituída por Heterakinae, Aspidoderinae, Lauroinae y Schneidernematinae; y Ascarididae. La subfamilia Heterakinae la constituyen los géneros Heterakis, Preterakis, Odontoterakis, Pseudaspidodera, Pseudaspideroides, Spinicauda, Africana y Strongyluris.

También en 1957, Inglis publicó 2 trabajos. En el primero se ocupó de describir la anatomía comparada y la importancia sistemática del extremo cefálico en la familia Heterakidae. La estructura de los labios de especies de Heterakis la utilizó como criterio para comparar con otros géneros de Heterakidae. Al contrario que Chabaud, considera a la familia Ascarididae como un miembro de los Ascaridoidea. Tiene en cuenta la superfamilia Heterakoidea constituída por un grupo homogéneo morfológicamente, en el cual hay 2 subgrupos distintos que se les asigna el rango de familias: Heterakidae y Aspidoderidae. Inglis reconoce que los heterákidos y aspidodéridos derivan, la mayoría, de una forma ancestral similar y considera que el último grupo representa la radiación de un grupo aislado que ha divergido tanto que podría ser reconocido como una familia distinta. La subfamilia Schneidernematidae (Freitas, 1956), aceptada por Chabaud, no la considera heterákido y prefiere incluirla en la familia Ascaridiidae.

En el segundo trabajo, Inglis hace una revisión de los nemátodos de la superfamilia Heterakoidea Chabaud, 1957, quedando de la siguiente manera:

"Ascaridina: 3 labios diferentes, el dorsal con 2 papilas dobles, los

2 labios ventrales con una papila ventral doble y una sola papila lateral externas a los anfidios; borde de la cavidad bucal dividido en 3 partes distintas, una correspondiendo a cada labio (bordes cuticulares anteriores); proceso faríngeo embebido en el conjunto de los labios; esófago con bulbo posterior trivalvulado y con istmo no manifiesto; sin apéndices esofágicos o intestinales. Macho: ventosa precloacal circular bien definida; borde cuticular simple; 2 espículas. Hembra: huevos no embrionados en el útero, de cáscara gruesa".

Familia Heterakidae Railliet & Henry, 1912.

"Heterakoidea: labios redondeados, no conectados por lóbulos laterales; cuando los presenta, no anastomosados y poco desarrollados; esófago bastante corto y robusto. Macho: presenta generalmente alas caudales; pequeño número de papilas caudales, las espículas pueden ser distintas, gubernáculo a menudo reducido o ausente, cola casi siempre relativamente corta".

Subfamilia Spinicaudinae Travassos, 1920.

"Heterakidae: labios sobresaliendo del cuerpo; sin interlabios o cordones; campos laterales prominentes. Macho: espículas iguales, idénticas y simples; cuando presenta alas caudales, generalmente no soportan papilas; la cola es corta y la ventosa precloacal está dirigida posteriormente".

Género tipo: Spinicauda Travassos, 1920.

Hospedador y distribución geográfica: reptiles y anfibios. Cosmopolita.

En esta subfamilia, Inglis incluye los géneros: Africana Travassos, 1920; Strongyluris Müeller, 1894; y Spinicauda Travassos, 1920; con los subgéneros Spinicauda y Moaciria Freitas, 1956. Excluyó la familia y subfamilias establecidas por Freitas para el género Strongyluris.

Familia Heterakidae Railliet & Henry, 1912:

Subfamilias	Géneros	Subgéneros
Heterakinae Railliet & Henry, 1912	Heterakis Dujardin, 1845	
	Odontoterakis Skrjabin & Shikhobalova, 1947	
	Pseudaspidodera Baylis & Daubney, 1922	
Meteterakinae (nov.)	Meteterakis Karve, 1930	
	Gireterakis Lane, 1917	
Spinicaudinae Travassos, 1920	Spinicauda Travassos, 1920	Spinicauda Travassos, 1920
		Moaciria Freitas, 1956
	Africana Travassos, 1920	
	Strongyluris Müeller, 1894	

Heterakidae Railliet & Henry, 1912:
Heterakoidea: labios redondeados, no conectados por lóbulos laterales. Cuando se presentan cordones, están poco desarrollados y con distinta anchura a lo largo de toda su longitud, esófago relativamente corto y grueso. Machos: presentan ala caudal típica; número de papilas caudales relativamente pequeño; las espículas pueden ser desiguales; gubernáculo generalmente reducido o ausente; la cola suele ser relativamente corta. Parásitos de anfibios, reptiles y (principalmente) aves. Una especie en mamíferos. Distribución cosmopolita.

Género tipo: Heterakis Dujardin, 1845.

Spinicaudinae Travassos, 1920:
Heterakidae: labios que sobresalen del cuerpo; sin interlabios o cordones; campos laterales prominentes; papilas en el cuerpo. Macho: espículas iguales, idénticas y simples; papilas no soportando las alas caudales cuando están presentes, excepto cuando la cola es corta y la ventosa precloacal está dirigida posteriormente. Parásito de anfibios y reptiles. Cosmopolita en los trópicos y subtrópicos.

Género tipo: Spinicauda Travassos, 1920.

Esta subfamilia es morfológicamente la menos uniforme y, por tanto, la más difícil de diagnosticar, de la superfamilia Heterakoidea. Esto se debe a

que Spinicauda está generalizada morfológicamente, mientras Strongyluris está altamente modificada. Una tendencia en la modificación cefálica se nota desde Africana, con un simple borde cuticular anterior, hacia Spinicauda y Moaciria en los que el borde se proyecta ligeramente más allá de la masa de labios, hasta Strongyluris en el que el borde forma la mayor parte del labio. Moaciria constituye un estado intermedio casi perfecto entre Spinicauda y Strongyluris, ya que se parece a Spinicauda en la presencia de un gubernáculo y en tener la misma forma en la región cefálica y se parece a Strongyluris en la ventosa precloacal dirigida posteriormente y en la presencia de alas caudales (estrechas) soportadas por papilas largas. Trató Moaciria como un subgénero de Spinicauda en 1958 pero ahora prefiere tratarlo como un género distinto.

Clave para los géneros de la superfamilia Heterakoidea:

1 (2) Sin un bulbo esofágico posterior trivalvulado ..... Ascaridia

2 (1) Con un bulbo esofágico posterior trivalvulado 3

3 (18) Extremo cefálico sin una cápsula, sin interconexión entre los lóbulos y los labios 4

4 (9) Borde cuticular anterior del labio no dirigido hacia la masa principal, sin papilas en el cuerpo, presenta alas laterales y alas caudales anchas soportadas por papilas largas y finas 5

5 (6) Cabeza sin cordones o estrías labiales ..... Heterakis

6 (5) Cabeza con cordones o ranuras labiales 7

7 (8) Espículas desiguales, la izquierda con ala ancha y la derecha parecida a una aguja, restringido a la India y asociado a ciertas regiones ..... Pseudaspidodera

8 (7) Espículas iguales, sin alas, restringido a Sudamérica .. Odontoterakis

9 (15) Alas laterales estrechas, papilas en la superficie del cuerpo, cuando se presentan alas caudales no están soportadas por papilas o están soportadas por muchas papilas pequeñas y robustas 10

10 (11) Sin alas caudales en la cola del macho ..... Spinicauda

11 (12) Alas caudales no soportadas por papilas ..... Africana

12 (15) Alas caudales soportadas por papilas robustas, cola del macho

truncada oblicuamente y ventosa dirigida posteriormente 13

13 (14) Cola del macho sin punta terminal larga, borde cuticular anterior en la mayor parte del labio ..... Strongyluris

14 (13) Cola del macho con larga punta terminal, borde anterior no en la mayor parte del labio ..... Moaciria

15 (9) Alas caudales soportadas por 3-4 papilas fuertes 16

16 (17) Cordones rectos que cursan posteriormente desde el espacio interlabial, espículas muy complejas ..... Gireterakis

17 (16) Sin cordones, espículas no muy complejas ..... Meteterakis

18 (3) Extremo cefálico con una cápsula, con lóbulos y labios interconectados 19

19 (22) Extremo cefálico sin cordones 20

20 (21) Extremo cefálico con 3 láminas cuticulares, ventosa precloacal reducida o sin ella ..... Lauroia

21 (20) Extremo cefálico sin láminas cuticulares, ventosa normal .... Paraspidodera

22 (19) Extremo cefálico con cordones 23

23 (24) Cordones no anastomosados ..... Ansiruptodera

24 (23) Cordones anastomosados ..... Aspidodera

Chabaud, en 1978, elaboró una clave para los nematodos parásitos de vertebrados, en la cual incluye la superfamilia Heterakoidea. Esta clasificación fue aceptada y publicada por la C.A.B. Las familias, subfamilias y géneros que considera válidos se representan en el siguiente esquema:

FAMILIA	SUBFAMILIA	GENERO
HETERAKIDAE	SPINICAUDINAE	Hatterianema Chabaud & Dollfus, 1966 Spinicauda Travassos, 1920 Africana (=Preterakis) Travassos, 1920 Moaciria (=Belleplectana) Freitas, 1956 Strongyluris Müeller, 1894 Pseudostrongyluris Guerrero, 1971
	METETERAKINAE	Meteterakis Karve, 1930 Gireterakis Lane, 1917
	HETERAKINAE	Heterakis Dujardin, 1845 Pseudaspidodera Baylis & Daubney, 1922 Odonterakis Skrjabin & Shikhobalova, 1947
ASPIDODERIIDAE	ASPIDODERINAE	Aspidodera Railliet & Henry, 1912 Ansiruptodera Skrjabin & Shikhobalova, 1947
	LAUROIINAE	Lauroia Proença, 1938 Paraspidodera Travassos, 1914
ASCARIDIIDAE		Ascaridia Dujardin, 1845

2.5.9.1 Revisión del género Spinicauda Travassos, 1920

Travassos dió el siguiente diagnóstico par Spinicauda:
"Cuerpo fusiforme, relativamente grueso, cutícula gruesa, con fuerte estriación transversal; alas laterales salientes y en toda la extensión del cuerpo. Campos laterales constituídos por pocas células, muy voluminosas y dispuestas en una sola fila; campos musculares constituídos por más de dos series de células musculares; boca con tres labios subtriangulares, esófago largo, cilíndrico, recto, y con bulbo provisto de válvula tricúspide quitinosa; intestino con el extremo anterior dilatado. Hembra: vulva en la prte media del cuerpo, ovoyector simple, útero doble. Cola larga subulada. Huevos de cáscara gruesa, a veces rugosa. Macho: dos espículas cortas, casi iguales; gubernáculo cónico y ventosa circular de reborde quitinoso; alas caudales ausentes o rudimentarias; papilas no pedunculadas".

Sinónimo: Sonsinia Baylis & Daubney, 1922.

Olfers (1819) describió un nematodo del ciego de Podicnema tequixin, el cual apareció en un trabajo de Rudolphi como Ascaris spinicauda. Raillite & Henry (1914) incluyen esta especie en Heterakis. Travassos, en 1920, estableció el género Spinicauda para ella y creó la subfamilia Spinicaudinae, en la que incluyó los géneros Spinicauda, Strongyluris y Africana. Esta subfamilia no fue aceptada cuando se creó. Linstow (1894) describió Heterakis sonsinoi del intestino de reptiles. Seurat, en 1917, emplazó esta especie en el género Strongyluris, pero Baylis & Daubney (1922) establecieron el nuevo género Sonsinia para ella. Sin embargo, esto no fue reconocido por otros autores hasta más tarde, considerando esta especie perteneciente al género Spinicauda. Un nematodo de agamas, descrito como Heterakis campanula por Linstow (1899), y Strongyluris icosiensis de Gongylus ocellatus descrito por Seurat (1917) fueron también incluídas en Spinicauda.

Yorke & Maplestone, en 1926, incluyen el género Spinicauda en la familia Heterakidae, pero no reconocen a la subfamilia Spinicaudinae. Describen el género Spinicauda de la siguiente manera:

> "Heterakinae: estrechamente relacionado con Strongyluris, excepto por la cola de ambos sexos que es larga y subulada. En el macho las alas caudales están ausentes o son rudimentarias; las papilas son sésiles; las espículas son cortas y distintas; presenta un gubernáculo. En la hembra la vulva está cerca de la mitad del cuerpo. Ovíparas, huevos con cubierta gruesa, muchas veces rugosa. Parásitos de reptiles".

Especie tipo: Spinicauda spinicauda (Olfers, 1819). 5-7 mm. En Lacerta tequixin, Ctenodon sp., etc.

López-Neyra (1947) reconoció la subfamilia Spinicaudinae.

Skrjabin & Schikhobalova (1949, 1951) emplazan Spinicauda en la subfamilia Heterakinae.

Freitas, en 1956, volvió a incluir el género Spinicauda en la subfamilia Spinicaudinae Travassos, 1920, a la cual emplazó en la familia Aspidoderidae. Hizo la siguiente descripción del género Spinicauda:

> "Spinicaudinae: alas laterales ausentes o rudimentarias. ESpículas relativamente cortas y gruesas. Presenta gubernáculo. Labios con dientes. Parásito de reptiles y anfibios".

Especie tipo: S. spinicauda Olfers in Rudolphi, 1819.
Sinónimos: Heterakis turgida, Heterakis campanula.

Chabaud (1957) vuelve a incluir el género Spinicauda en la subfamilia Heterakinae Railliet & Henry, 1912.

Inglis, en 1957, dividió el género Spinicauda en dos subgéneros, S. (Spinicauda) y S.(Moaciria), y los incluyó en la subfamilia Spinicaudinae, haciendo la siguiente diagnosis:

"Spinicaudinae: borde cuticular anterior proyectado ligeramente hacia la parte anterior de los labios. Machos: cola larga con papilas sésiles relativamente pequeñas y sin alas caudales claras; presencia de gubernáculo, ventosa pre-cloacal relativamente pequeña. Parásito de reptiles y anfibios. Cosmopolita".

Especie tipo: S. spinicauda (Rudolphi, 1819) Travassos, 1920.

Para la diferenciación de los dos subgéneros se basa en los siguientes caracteres morfológicos:

- Subgénero Spinicauda:

Cola del macho larga, con pequeñas papilas sésiles; ventosa pre-cloacal relativamente pequeña, dirigida ventralmente.

Especie tipo: S. (S.) spinicauda (Rudolphi, 1819) Travassos, 1920.

- Subgénero Moaciria:

Cola del macho muy corta, con papilas relativamente grandes; ventosa pre-cloacal dirigida posteriormente, relativamente grande. Parásito de reptiles del sur de Africa y Sudamérica.

Especie tipo: S. (M.) alvarengai (Freitas, 1956).

En 1961, Skrjabin *et al.* no ven la razón de dividir Spinicauda en dos subgéneros y retienen Moaciria en la familia Strongyluridae. Dan el siguiente diagnóstico para Spinicauda:

"Spinicaudinae: cuerpo relativamente grueso. Cutícula con estriación trasnversal. Alas laterales que se extienden a lo largo de todo el cuerpo. Los márgenes laterales están formados por unas pocas células muy grandes, alineadas en una fila. La musculatura consiste ern 2 filas de células musculares. Tres labios triangulares cercanos, una faringe, un largo esófago cilíndrico terminado en un bulbo quitinizado con 3 válvulas. Intestino ensanchado en la parte anterior. Hembra: abertura genital situada cerca de la mitad del cuerpo. Ovoyector simple, útero doble, cola larga alesnada, huevos gruesos, frecuentemente cáscara reticulada. Macho: 2 espículas próximas iguales; gubernáculo cónico; ventosa preanal grande redonda con los márgenes quitinizados. Alas caudales ausentes o rudimentarias; papilas caudales sésiles no pedunculadas. Parásitos de anfibios y reptiles".

Especie tipo: Spinicauda spinicauda (Olfers, 1819).

Yamaguti (1961) dió el siguiente diagnóstico del género Spinicauda

En la zona Paleártica sólo se recogieron una especie de Moaciria y una de Spinicauda, encontradas en algunas localidades del Norte de Africa, Sicilia y Sinaí. Spinicauda aparece en Sudamérica, Africa, Madagascar y Australia, con una especie en cada área. Strongyluris se extiende ampliamente en las regiones tropicales y subtropicales, y está representado por un número de especies mucho mayor. Por el contrario, Africana se restringe a Africa y Moaciria a Sudamérica, Africa y Madagascar.

Strongyluris parece representar la culminación de Spinicauda.

MAPA II



DISTRIBUCION GEOGRAFICA DEL GENERO Spinicauda.Travassos, 1920 (según Baker, 1984)

2.6. REVISION DE ACANTOCEFALOS

El encuadre taxonómico de los Acantocéfalos encontrados, siguiendo a Golvan (1956) y Díaz Cosín (1970), es el siguiente:

Clase PALAEACANTHOCEPHALA (Meyer, 1931)
Orden PALAEACANTHOCEPHALA (Meyer, 1931)
Familia POLYMORPHIDAE Meyer, 1931
Subfamilia PLAGIORHYNCHINAE Meyer, 1931
Género Prosthorhynchus Kostylew, 1915

Los Acantocéfalos son animales vermiformes, endoparásitos en todos sus estados vitales, con la extremidad anterior formando una probóscide protráctil armada de ganchos. No presentan tubo digestivo en ninguno de sus estados vitales y tienen una cavidad general pseudocelómica.

Aunque no se les distinguía de los demás parásitos intestinales, los acantocéfalos son conocidos desde el siglo XVIII.

Koelreuther propuso, en 1771, el nombre de Acanthocephalus para un parásito intestinal de peces.

Zoega y Muller asignaron en 1776, sin conocimiento del trabajo de Koelreuther, el nombre de Echinorhynchus, tambien para un parásito intestinal de peces.

Rudolphi dió, en 1809, el nombre de **Acanthocephala** para este grupo de parásitos, nombre que ha resultado definitivo para el tronco.

Ray Lankester (1900), fue el primero en proponer la creación de un tronco para los acantocéfalos, opinión que posteriormente sustentó Van Cleave (1941).

Meyer (1932-1933), creó dos ordenes: Palaeacantocephala y Archiacantocephala.

Van Cleave (1936) añadió a estos el orden de los Eoacanthocephala.

López-Neyra (1947), acepta la clasificación de Meyer (1932), modificada por Van Cleave (1936-1940). Asimismo da una clave diferencial de familias y subdivide Polymorphidae Meyer, 1931 en tres subfamilias: Polymorphinae, Centrorhynchinae y Plagiorhynchinae. Como características diferenciales de ésta última, destaca el receptáculo inserto en la base de la trompa, que es cilíndrica u ovoide. Da una clave de los géneros de Plagiorhynchinae, incluyendo

Sphaerechinorhynchus, Lueheia, Porrorchis, Prosthorynchus, Plagiorhynchus y Oligoterorhynchus. Indica como caracter diferencial de Prosthorynchus, el poseer 3 (6) glándulas cementarias, trompa cilindrica espinosa y ser parásitos de aves.

Van Cleave (1948), elevó los Eoacanthocephala al rango de clase y propuso la clase de los Metacanthocephala, que englobaría los otros dos ordenes.

Golvan en 1956 publica la tercera nota de un trabajo sobre Acantocéfalos de aves, haciendo una revisión de las especies europeas de la subfamilia Plagiorhynchinae Meyer, 1931 (Polymorphidae).

Golvan, 1959, suprime la clase de los Metacanthocephala y eleva los dos ordenes que la constituyen a la categoría de clases. Existen entonces 3 clases distintas, agrupando los 90 géneros que comprende el tronco Acanthocephala: Eoacanthocephala, Palaeacanthocephala y Archiacanthocephala.

Las principales características de estas clases son:

Clase Eoacanthocephala._ canales lacunares principales dorsal y ventral. Núcleos tegumentarios gigantes. Ganchos de la trompa dispuestos según una simetria radial. Una sola glándula cementaria de estructúra sincitial. Parásitos exclusivamente de peces.

Clase Palaeacanthocephala._ canales lacunares principales situados lateralmente. Núcleos tegumentarios fragmentados amitóticamente. Ganchos de la trompa dispuestos según una simetria radial. Varias glándulas cementarias de estructúra sincitial. Parásitos de peces y rara vez de aves.

Clase Archiacanthocephala._ canales lacunares principales dorsal y ventral. Núcleos tegumentarios gigantes. Ganchos de la trompa dispuestos a menudo en espiras. Varias glándulas cementarias con un sólo núcleo. Parásitos de aves y mamíferos.

Gran número de autores no estan de acuerdo con la elevación a nivel de clase de estos 3 grupos, que siguen citando como ordenes. Sin embargo, en este trabajo, seguiremos la clasificación dada por Golvan, puesto que las diferencias existentes entre los 3 grupos, parecen indicar que constituyen unidades evolutivas perfectamente independientes entre sí, y nos inclinan a mantener la elevación de estos 3 grupos a la categoría de clases.

2.6.1 Orden PALAEACANTHOCEPHALA (Meyer,1931)

El Orden Palaeacanthocephala, tiene el mismo diagnóstico que la Clase

Palaeacanthocephala (Meyer, 1931):

"Núcleos tegumentarios de pequeña talla y más o menos esferoidales, que resultan de la fragmentación amitótica de los núcleos gigantes embrionarios; en especies primitivas, los núcleos pueden presentarse, como núcleos gigantes ramificados, pero nunca como núcleos gigantes esferoidales; canales lacunares principales dispuestos lateralmente y unidos por anastomosis; varias glándulas cementarias (2 a 8) individualizadas y con estructura sincitial; sacos ligamentarios que rompen precozmente en la hembra; receptáculo de la trompa con dos capas musculares, una circular interna y otra, longitudinal u oblicua, externa; parásitos de vertebrados acuáticos y terrestres."

Díaz Cosín (1970), incluye en este orden 15 familias, entre las cuales se encuentra Plagiorhynchidae, con 3 subfamilias: Plagiorhynchinae (con Plagiorhynchus y Prosthorhynchus), Porrorchinae y Centrorhynchinae.

2.6.2 Subfamilia Plagiorhynchinae Meyer, 1931

Meyer (1931), dió el siguiente diagnóstico de Plagiorhynchinae:

"Polymorphidae de tamaño medio o grande, con el cuerpo desprovisto de espinulación, fusiforme. Probóscide larga, regularmente cilindrica, fuertemente incinada sobre la cara ventral. Todos los ganchos de la parte anterior del rostro, estan provistos de raíces bien desarrolladas y tienen, más o menos, el mismo tamaño. Los ganchos mas inferiores, son por el contrario, de espinas con las raíces poco desarrolladas. El número de espinas es siempre muy inferior al de ganchos. El receptáculo se inserta en la base de la probóscide, exactamente en el límite del rostro y el cuello. El ganglio cerebral está siempre situado en la parte media del receptáculo. Los lemniscos son generalmente mucho mas largos que el receptáculo. Están, con menor frecuencia, doblados longitudinalmente que los Porrorchinae. Así son los parásitos en estado adulto y, en condiciones normales, en los pájaros. Estan representados en todo el mundo."

Reconoce 6 géneros en ella:

Prosthorhynchus Kostylew, 1915
Plagiorhynchus Lühe, 1911
Porrorchis Fukui, 1929
Oligoterorhynchus Monticelli, 1914
Lueheia Travassos, 1919
Sphaerechinorhynchus Johnston, 1929

Después de la publicación de la Monografía de Meyer, se han añadido a esta subfamilia dos nuevos géneros: Pseudoporrorchis Joyeux et Baer,1935 y Furcata Werby, 1938.

El género Furcata es sinónimo de Lueheia.

Posteriormente, Golvan (1956) propone la repartición de los géneros que componian la subfamilia Plagiorhynchinae en dos subfamilias: Plagiorhynchinae Meyer, 1931 y Porrorchinae n. sf., atendiendo principalmente a la forma de la probóscide.

Los representantes de los géneros Prosthorhynchus y Plagiorhynchus poseen una probóscide larga y regularmente cilindrica, quedando comprendidos en la subfamilia Plagiorhynchinae, mientras que los de los géneros Porrorchis, Pseudoporrorchis, Oligoterorhynchus, Lueheia y Sphaerechinorhynchus tienen probóscide corta, casi esférica, y estarían formando la subfamilia Porrorchinae.

2.6.2.1 Género Prosthorhynchus Kostylew, 1915

En 1947, López-Neyra da los siguientes caracteres para el género Prosthorhynchus Kostylew, 1915:

"Plagiorhynchinae, de cuerpo y tamaño medio o pequeño, cilindrico, alargado, liso, sin espinas; cuello ausente; trompa cilindrica larga, con numerosos ganchos, con raíz posterior los anteriores, los posteriores sin raíces; vaina de la trompa inserta en la base de la trompa, que suele estar inclinada ventralmente; testículos elípticos en el tercio anterior del cuerpo; glándulas cementarias filiformes, largas, en número de 3 (6); huevos ovales, en general con la cubierta media sin prolongaciones polares. Parásitos de aves."

Indica que este género es muy parecido a Centrorhynchus, diferenciándose por la trompa inserta oblicua y ventralmente con relación al eje longitudinal, y por la inserción básica de la vaina de la trompa.

Las especies que tienen representación ibérica, entre las 19 conocidas son, P. transversus y P. upupae.

Hubo una confusión entre los géneros Prosthorhynchus y Plagiorhynchus a causa de una traducción errónea, de una frase de la definición del género dada por Kostylew (1915) y referida a la situación del ganglio cerebral.

Golvan, en 1956, dió un nuevo diagnóstico del género Prosthorhynchus, sin cambiar el espíritu de la definición primera, y que aporta algunas precisiones indispensables para la diferenciación de estos géneros.

"Polymorphidae con el cuerpo liso, inerme, oblongo, cilíndrico, de tamaño medio. Probóscide cilíndrica, armada de numerosos ganchos que poseen raices, muy desarrollados salvo a nivel de 1 a 4 hileras circulares inferiores. Eetas hileras estan compuestas de espinas con raices muy pequeñas. El receptáculo posee una doble pared musculosa, cerrada por todas partes, y se inserta a nivel de la unión de la probóscide y el cuello, es decir, por debajo de la última hilera circular de espinas. El ganglio está situado en el eje del receptáculo y a nivel del tercio medio (y no en su base como creyó Meyer).

Los lemniscos son generalmente mucho mas largos que el receptáculo y pueden desdoblarse por su extremo inferior. Contienen numerosos núcleos redondeados. Los núcleos subcuticulares son igualmente redondeados y numerosos.

Los testículos estan situados en el tercio anterior del cuerpo. Son ovoides y se encuentran uno por detrás del otro, tocándose solo por sus polos contiguos, en los machos sexualmente maduros. Hay generalmente tres glándulas cementarias, pero no es raro que cada glándula se desdoble, dando así individuos con seis glándulas cementarias. Puede que en algunas especies esta disposición haya cambiado la regla. En las hembras, el saco ligamentario es precozmente roto, las masas ováricas y los huevos flotan libremente en la cavidad pseudocelómica. Estos huevos son siempre ovales y regulares. La membrana externa forma una cáscara gruesa, llevando en ocasiones rugosidades. La membrana media es exactamente concentrica a la precedente, y no presenta nunca quebraduras polares. Estos huevos son típicamente los de los Acantocéfalos, pues el hospedador intermediario es un artrópodo terrestre. El orificio genital femenino está siempre desprovisto de espinas, pero se abre a menudo en la cúspide de una papila genital. Es generalmente subterminal.

Son siempre parásitos de aves terrestres, insectívoras estrictas. Accidentalmente, se les puede encontrar en mamíferos insectívoros, pero los parásitos no parecen alcanzar su madurez sexual en estos hospedadores anormales."

Estan repartidos por todo el mundo. Actualmente se conocen 17 especies, pero alguna de ellas debe englobar a 8 que consideramos como sinónimas.

El nuevo diagnóstico pone en evidencia la especificidad parasitaria propia de cada uno de los géneros.

Los Plagiorhynchus tienen un ciclo evolutivo que se desarrolla en animales acuáticos, y los Prosthorhynchus evolucionan en animales terrestres.

En este mismo trabajo, Golvan indica que la especie Prosthorhynchus cylindraceus (Schrank, 1788), parásita de Turdidos, quizás tenga una variedad, parásita de pequeños Passeriformes y de diferente tamaño, conocida como P. transversus. Asi mismo, publica una tabla con las dimensiones comparadas de 15 especies de Prosthorhynchus, asignando a P. transversus las siguientes medidas:

Longitud total del cuerpo: 10 mm en los machos y 13 mm en las hembras
Número de filas de ganchos: 14 - 16
Número de ganchos por fila: 12 - 13
Glándulas cementarias: 3 ó 6
Dimensiones de los huevos: 55 μm / 2 μm

Al publicar esta revisión de las especies europeas de la subfamilia Plagiorhynchinae parásitas de aves, Golvan da un lista de hospedadores de todas las especies, conocidas hasta el momento, de los géneros Plagiorhynchus y Prosthorynchus. Para P. cylindraceus cita también 3 hospedadores accidentales mamíferos y 2 hospedadores definitivos no europeos.

2.7 REVISION DE HONGOS

La clasificación según las Normas Internacionales del Reino Vegetal (Webster, 1980) para la especie que nos ocupa es la siguiente:

División EUMYCOTA Hawrsworth *et al.*, 1983
Subdivisión ZYGOMICOTINA Lk., 1974
Clase ZYGOMYCETES Sachs ex. Winter, 1884
Orden ENTOMOPHTHORALES Warning, 1884
Familia ENTOMOPHTHORACEAE Warming, 1884
Género Basidiobolus Eidam, 1886

Especie B. ranarum Eidam, 1886

2.7.1 División EUMYCOTA Hawrsworth et al., 1983

En los Eumycotas, el talo puede ser unicelular o micelar, pero sus células son casi siempre plurinucleadas y la septación es predominantemente adventicia.

La reproducción asexual es por esporangiosporas, móviles o inmóviles. La reproducción sexual produce la formación de esporangios o esporas (oosporas y zygosporas).

Se subdivide en Mastigomycotina y Zygomycotina. En ambas subdivisiones se pueden encontrar ejemplos en que el esporangio puede actuar facultativamente como conidio.

2.7.1.1 Subdivisión ZYGOMYCOTINA Lk., 1974

Los miembros de esta subdivisión son fácilmente distinguibles por la falta de células móviles. Su reproducción asexual por esporangio con aplanosporas, y su reproducción sexual, cuando se conoce, es por conjugación gametangial resultando la formación de una zygospora. Totalmente zigogamos.

La mayoría de sus miembros son saprofitos.

Clase ZYGOMYCETES Sachs ex. Winter, 1884

En los Zygomycetes se encuentran procesos sexuales peculiares, que se basan en la fusión de los gametangios, denominada zigogamia, y que han dado nombre a esta clase de hongos. La zigogamia y las zigosporas formadas en ella presentan, dentro de la clase, variaciones morfológicas relativamente esca-

sas. En algunas especies queda reprimida la reproducción sexual, o bien puede ser observada sólo raramente. Es cierto que también en los Tricomicetes aparecen zigosporas morfológicamente parecidas; sin embargo, hasta hoy día no se sabe con seguridad hasta qué punto son homólogos estos órganos.

Por otra parte, los órganos característicos de la reproducción asexual suministran caracteres diferenciales que se prestan a la agrupación sistemática. Aquí, se forman esporas no flageladas de aspecto en general característico.

Las sustancias de sostén de las paredes celulares son la quitina y una poliglucosamida, el quitosano, junto con glucanos.

Se pueden distinguir dos órdenes: Mucorales y Entomophthorales.

En los Mucorales, las esporas de la fructificación asexual se forman en los esporangios o sobre las ramificaciones de éstos; en algunos casos, estas evaginaciones (esporangiolos) tienen una sola espora y se desprenden como un todo; se han convertido en conidios.

En la fase asexual de las Entomophthorales se forman casi sin excepción conidios. Otra diferencia afecta a la zigospora, la cual se desarrolla casi siempre como una evaginación de la célula de fusión de los dos gametangios (en las Mucorales se forma dentro de la misma célula de fusión).

Orden ENTOMOPHTHORALES Warning, 1884

Comprende hongos con micelios cenocíticos, parásitos de animales, rara vez de plantas, o saprófitos del suelo o del estiércol. Su micelio consiste en segmentos hifales más o menos cortos (los cortos terminan en cuerpos hifales o en brotes de éstos) de 13 a 30 μm de diámetro y con paredes bastante gruesas compuestas fundamentalmente de quitina, que se aprecia de color marrón.

La reproducción vegetativa se puede producir de tres formas:

1) El micelio se fragmenta en cuerpos hifales o evaginaciones de estos cuerpos.
2) Los conidios primarios uni o plurinucleados, de forma variable, normalmente tienen una papila basal que se forma en el ápice de un esporangio, que puede ser simple o ramificado, y coloreado o hialino.
3) Producción de conidios secundarios sobre la germinación de los primarios, siendo a menudo descargados a la fuerza.

La reproducción sexual se produce por fusión de hifas ensanchadas (ga-

metangios), multinucleadas, iguales o desiguales, las cuales dan origen, normalmente por brotes laterales, a una zigospora con una gruesa capa doble o triple (hasta 6,5 μm), hialina u oscura, con una pared lisa u ornamentada. También se pueden producir azigosporas similares sin que exista tal fusión.

Los gametangios tienen el aspecto de glóbulos uni o plurinucleados, levaduriformes, en primer lugar son uninucleados y luego plurinucleados. La fecundación se produce, ya sea por fusión de los gametangios levaduriformes, en el intestino del hospedador, o por reunión de dos células contiguas del filamento, en las materias fecales del animal.

Las zigosporas pasan al medio externo, donde germinarán y darán esporangios de germinación, siendo el origen de un nuevo micelio esporofítico.

Según Waterhouse (1973) este orden incluye una sola familia, Entomophthoraceae. Pero Langeron & Vanbreuseghem (1952) consideran la familia Basidiobolaceae Engler & Gilg, 1924, sobre la base de que Basidiobolus es saprozoica y no vive en animales, sino que sólo los atraviesa y se aprecia en sus excreciones; también que el micelio es uninucleado en vez de multinucleado, que no se fragmentan como en Entamophthora, y que los gametangios son desiguales. Sin embargo, actualmente se sabe que las especies de Basidiobolus son parásitas (en animales vertebrados), que la condición nuclear y la tendencia a segmentarse no es exclusivo de un género en particular, que los gametangios desiguales también son característicos de otros géneros y que los de Basidiobolus no son siempre desiguales. Por consiguiente, Waterhouse considera que no existe ningún motivo para retener esta última familia.

Familia ENTOMOPHTHORACEAE Warming, 1884

Se caracteriza por presentar micelios anchos bastante fuertes, normalmente segmentados, ya sea por la formación de divisiones cruzadas o por pérdida del protoplasma en sectores vecinos. Los cuerpos hifales característicos pueden llegar a separarse con brotes de conidios terminales, los cuales son liberados a la fuerza en la mayoría de los géneros. los conidios secundarios que se originan tienen formas características. Poseen zigosporas de pared gruesa o azigosporas producidas por cuerpos hifales.

Género Basidiobolus Eidam, 1886

Inicialmente las especies de Basidiobolus habían sido citadas únicamente procedentes de hábitats saprozoicos, aunque algunos bastante especiales como estiércol o intestino de anfibios y reptiles (Hutchison & Nickerson, 1970).

A partir de 1950, fueron aislados de personas que padecían ficomicosis (Clarck, 1968; Srinivasan & Thirumalachar, 1967; Cutler & Swatek, 1969; Emmons *et al.*, 1970) e identificados como miembros de este género.

En cultivo, el micelio tiende a formar cuerpos hifales pero no se fragmenta. Los conidióforos verticales, sensibles a la luz, tienen una forma apical característica, primero se origina un ensanchamiento cilíndrico que da lugar a un conidio esférico en la punta. Al madurar llega a desprenderse el conidio. Los conidios al germinar, pueden producir conidios secundarios similares, o pueden formar esporangiosporas por división del contenido, siendo un rasgo característico que no se encuentra en ningún otro género del orden, o pueden formar pedículos finos (1-2 μm de ancho) donde nacen conidios alargados. También se pueden producir esporangiosporas por conidios secundarios o por segmentos hifales. Los gametangios se desarrollan como protuberancias en ángulo recto al eje de la hifa alargada. El contenido de un gametangio pasa al otro. Las dos paredes de la zigospora están a menudo separadas parcial o completamente como en Conidiobolus. Diferenciándose en Conidiobolus por los ácidos grasos (Tyrrel, 1967).

La especiación está basada en el tamaño de las zigosporas, en la naturaleza de la pared, en el aspecto del micelio en cultivo, y en el olor de la colonia que forman.

Ciertos caracteres fisiológicos como por ejemplo, temperatura máxima de crecimiento, producción de pigmentos sobre agar tirosina (Cutler & Swatek, 1969), así como diferencias antigénicas, parecen variar incluso dentro de las mismas especies.

B. ranarum vive normalmente como saprofito en el intestino de las ranas. Se caracteriza por poseer gametangios levaduriformes uninucleados, localizados en el tracto digestivo, y por filamentos gametofíticos desarrollados en las heces del animal, donde se encuentran también las zigosporas. las esporas absorbidas por el insecto producen en el intestino 8 esporas uninucleadas.

B. ranarum (= ? B. meristosporus) también es un habitante frecuente de reptiles, habiendo sido aislado regularmente de sus heces (Coremans-Pelseneer, 1973; Nickerson & Hutchinson, 1971). Al parecer nunca se ha encontrado invadiendo los tejidos y la idea de la asociación entre insectos y reptiles a través de su micoflora patógena normal no está consolidada.

Presencia de hongos en reptiles

Los micosis de reptiles han recibido muy poca atención. Según Ippen

(1967) la incidencia de enfermedad por hongos oscila entre un 0.4% de los reptiles examinados "post mortem", hasta un 3.2% registrado por Keymer (1978) en un informe de necropsia de tortugas marinas y de agua dulce, aunque es probable que muchos otros casos hayan permanecido no identificados.

Las enfermedades fúngicas en los reptiles, fueron registradas por primera vez en 1890 cuando Blanchard encontró excrecencias superficiales que contenían los conidios de Fusarium urticearum sobre la piel de una lagartija (Lacerta viridis). Pero no fue hasta 1912 en que el término "micosis" aparece en relación a los reptiles en los informes de Plimmer (1912) según patólogos del Zoo de Londres. A continuación se empiezan a mencionar regularmente micosis en reptiles, como Hamerton (1926) en que muestra un tipo de neumonía nodular crónica, micetoma visceral y enfermedades cutáneas y subcutáneas, asociadas con hongos.

A pesar del creciente interés, desde 1950, sobre micología veterinaria y médica, es sólo a finales de los años 20, cuando aparecen suficientes informes sobre micosis de reptiles, para proporcionar una base en el tratamiento sistemático de micopatología de este grupo. Se tienen datos del Brookfield Zoo en Chicago, sobre micosis de tortugas gigantes, por George *et al.* (1962) y los estudios pioneros de Elkan (1962). La mayor parte de los informes describen casos de colecciones zoológicas, pero también hay alguna evidencia de que ciertas infecciones eran contrastadas antes de la captura, y quizá desarrollada más rápidamente bajo las condiciones de stress producidas por el confinamiento al que estuvieran sometidas.

La literatura sobre micosis de reptiles, junto con los datos del Zoo de Londres (1966-78), cubren unos 60 títulos, describiendo unos 100 casos de infecciones por hongos y actinomicetes. El tratamiento, sin embargo, varía ampliamente, ya que en sólo el 42% de los casos se aisló el organismo y se identificó a nivel de especie y en sólo el 49% fue realizado un examen patológico en el tejido afectado. Ninguno de los hongos registrados son parásitos obligados y la mayor parte son saprófitos del suelo relativamente comunes, por eso no en todos está implicada una acción patógena, y en algunos casos puede representar únicamente contaminación superficial de la lesión.

En reptiles, el tracto alimentario superior es tan propenso a candidosis como en mamíferos, aunque los datos que hay registrados no están sustentados por una confirmación histopatológica (Thoday, 1975; Elkan, 1962). La úlcera de estómago en la cual Fusarium solani fue aislado en una tortuga de agua dulce (Borst *et al.*, 1972) y aquellos asociados con la infección de Mucor circinelloides en un cocodrilo del Nilo, mostró que la mucosa gástrica es también susceptible de invasión fúngica, estando en el segundo caso asociado con la debilitación (Jones, 1978).

Las infecciones de hígado, riñones y vesícula biliar son fundamentalmente consideradas como crónicas y granulomatosas, normalmente asociadas con lesiones pulmonares extensivas. Las lesiones nodulares generalmente muestran fuertes cápsulas fibrosas y centros caseosos. Se han observado directamente Metarhizium anisopliae y Paecilomyces lilacinus en tales lesiones y es interesante señalar que el aislamiento original de P. viridis proviene de una micosis visceral generalizada en un camaleón (Segretain *et al.*, 1964).

El conocimiento de las circunstancias en que las infecciones fúngicas llegan a establecerse en reptiles es esencial para el estudio de la patogenicidad y para el aspecto práctico del control de estas infecciones en animales en cautividad. El confinamiento de los animales capturados proporciona el principal factor que contribuye al stress, el cual se manifiesta con la pérdida de apetito y deficiencia nutricional. Otro factor de stress, el cual ha sido significativo en las enfermedades de reptiles, está asociado con la bajada de temperatura. Both George *et al.* (1962) y Fromtling *et al.* (1979) encontraron sus casos en animales que habían sido expuestos a shocks térmicos debido a un fallo en el sistema de calefacción. También existe una interrelación con la infección vírica, bacteriana y protozoásica.

MATERIAL
Y
METODOS

3. MATERIAL Y METODOS

3.1 EJEMPLARES ESTUDIADOS

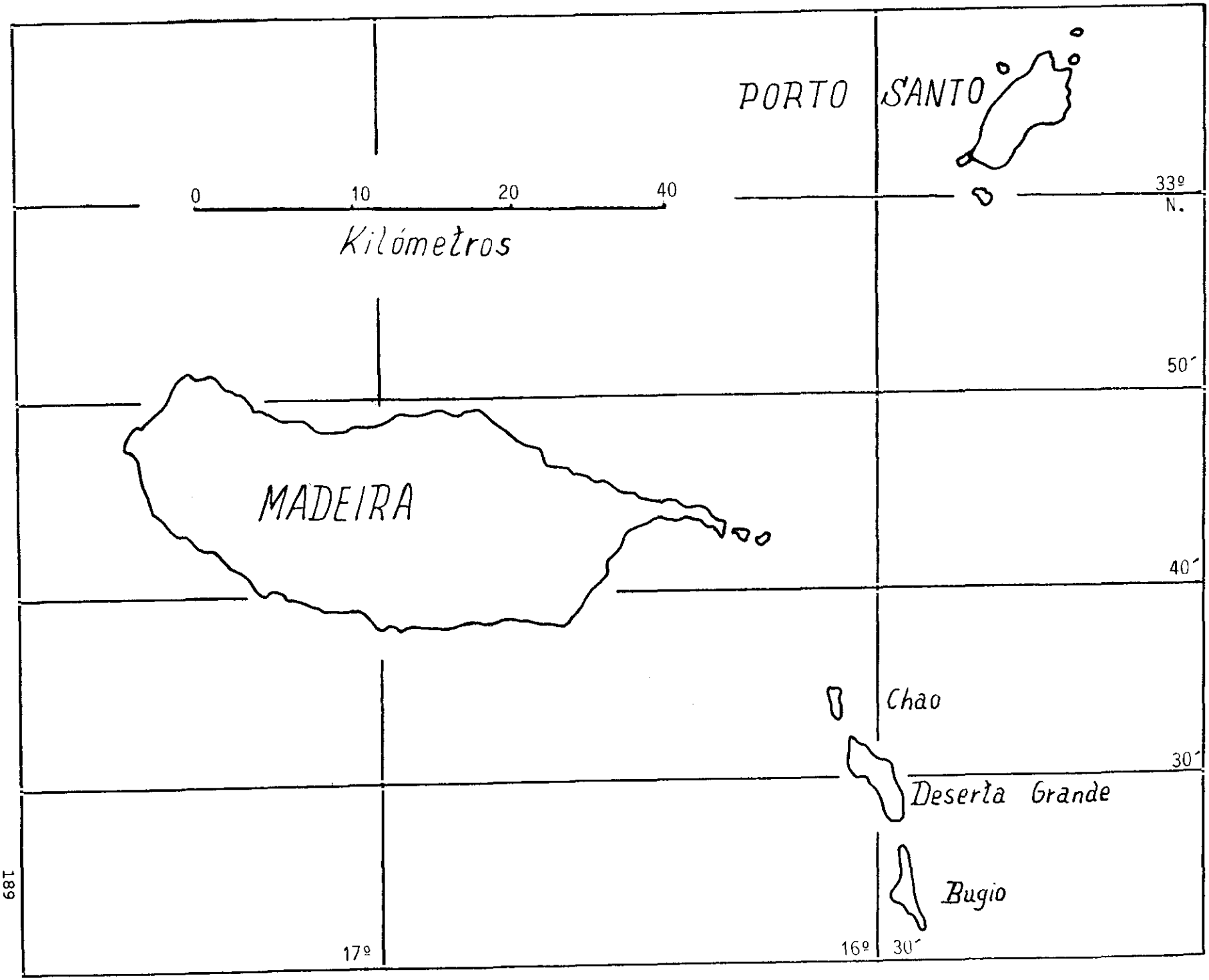
En el presente trabajo, se han estudiado un total de 931 lacértidos: 750 en la isla de Madeira, y 181 en la de Porto Santo; todos ellos de la especie Podarcis dugesii Milne-Edwards, 1829. Asímismo, de la subespecie P. dugesii mauli Mertens, 1938, endémica de la Isla Deserta Grande, se capturaron 24 ejemplares.

Los muestreos se realizaron en 21 localidades de Madeira, en 7 de Porto Santo y en una de Deserta Grande, durante los meses de Agosto de 1987 y 1989. El número de ejemplares recogidos en cada biotopo y las altitudes correspondientes, se muestran en la siguiente tabla:

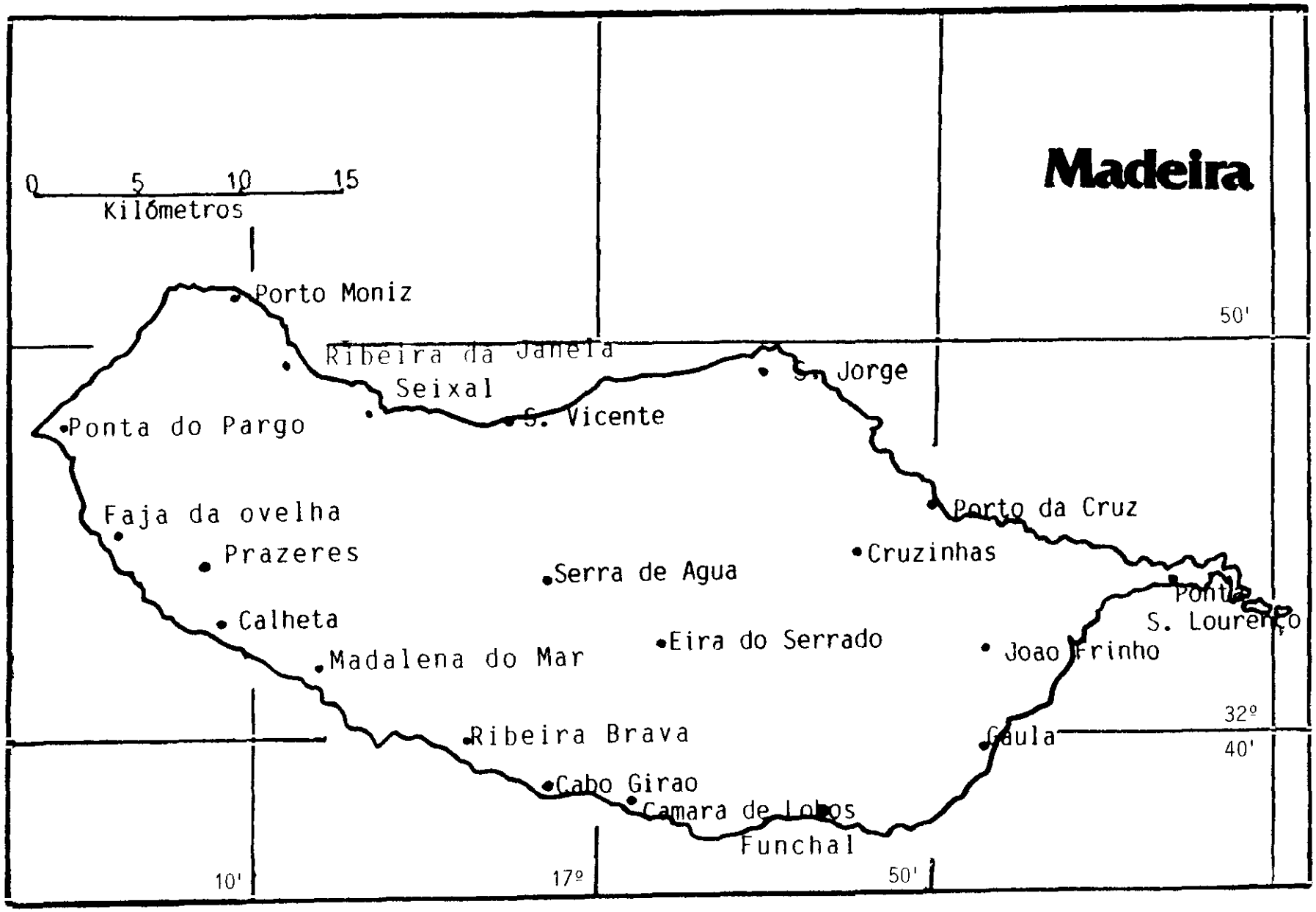
LOCALIDAD	ALTITUD (m)	EJEMPLARES RECOGIDOS
Madeira		
Porto Moniz	10	37
Ponta do Pargo	25	80
Faja da Ovelha	350	24
Prazeres	600	13
Ribeira da Janela	150	5
Calheta	10	28
Seixal	5	56
Madalena do Mar	3	74
Sao Vicente	7	34
Serra de Agua	700	30
Ribeira Brava	10	25
Cabo Girao	580	53
Câmara de Lobos	90	24
Eira do Serrado	1100	61
Sao Jorge	200	12
Cruzinho	400	35
Porto da Cruz	3	34
Funchal	100	30
Joao Frinho	700	30
Gaula	150	31
Ponta Sao Lourenço	100	34
Porto Santo		
Ponta da Calheta	10	10
Pico de Ana Ferreira	150	19
Espíritu Santo	25	20
Vila Baleira	10	49
Pé do Pico	200	23
Pedregal de Dentro	200	18
Serra de Fora	90	42
Deserta Grande		
Doca	2	24

Los individuos capturados eran de distintos sexos y edades.

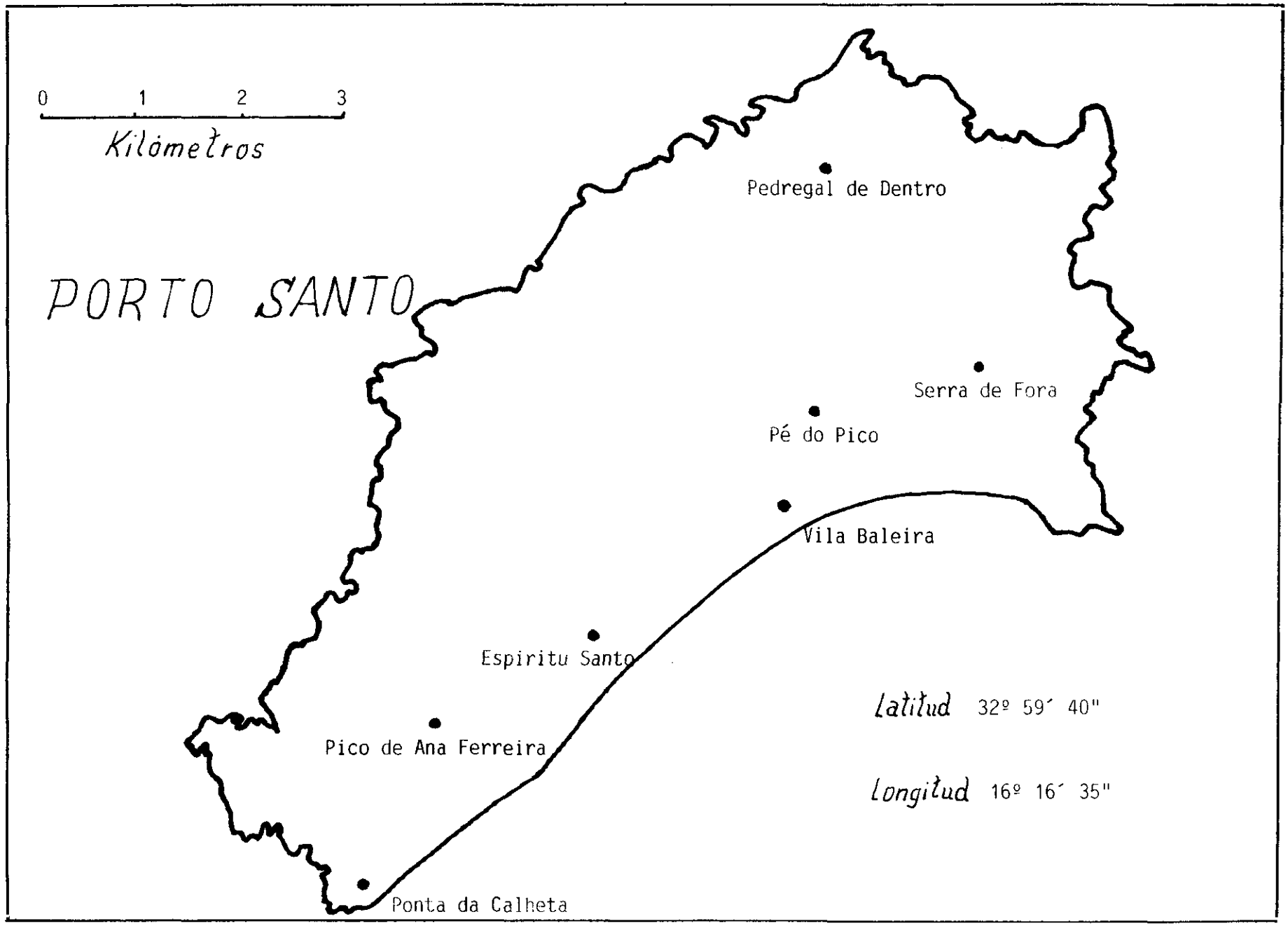
La distribución geográfica de las localidades prospectadas se muestra en los mapas III, IV y V.


PORTO SANTO
0
10
20
40
Kilómetros
33º
N.
50´
MADEIRA
40´
Chão
30´
Deserta Grande
Bugio
17º
16º
30´

MAPA III


Madeira
0 5 10 15
Kilómetros
Porto Moniz
Ribeira da Janela
Seixal
S. Vicente
S. Jorge
Ponta do Pargo
Faja da ovelha
Prazeres
Calheta
Madalena do Mar
Serra de Agua
Eira do Serrado
Cruzinhas
Porto da Cruz
Ponta de S. Lourenço
Joao Frinho
Gaula
Ribeira Brava
Cabo Girao
Camara de Lobos
Funchal
50'
32º
40'
10'
17º
50'

MAPA IV


0 1 2 3
Kilómetros
PORTO SANTO
Pedregal de Dentro
Serra de Fora
Pé do Pico
Vila Baleira
Espiritu Santo
Pico de Ana Ferreira
Ponta da Calheta
Latitud 32º 59´ 40"
Longitud 16º 16´ 35"

MAPA V

3.1.1 Capturas

Se realizaron con trampas. Cuando el número de capturas era suficiente, se llevaban al laboratorio, procurando que los animales llegasen vivos, para poder realizar análisis de sangre, heces, hígado y músculo.

3.1.2 Mantenimiento en el laboratorio

La mayoría de los ejemplares se sacrificaban con éter y se necropsaban pocas horas después de la captura, pero algunos de los reptiles se acomodaban en recipientes de vidrio o plástico de boca ancha y paredes lisas y verticales; distribuídos en lotes de 10 ejemplares como máximo y agrupados según el lugar de procedencia. Dichos recipientes se disponían en una habitación con temperatura uniforme de 20-22°C, donde se mantenían.

La alimentación suministrada a las lagartijas fue a base de tomate y plátano.

3.2 MATERIAL DE LABORATORIO

- Material de disección.
- Cubetas de tinción.
- Platina eléctrica.
- Lupa binocular Nikon SMZ-10, para la recogida y separación de los nematodos.
- Microscopio OLYMPUS B.H.C., para el estudio morfológico.
- Un micrómetro ocular OLYMPUS O.S.M. acoplado al microscopio, y un portaobjetos calibrado ZEISS 005, para realizar las medidas.
- Cámara clara OLYMPUS, adaptada al microscopio, para realizar las ilustraciones.
- Equipo fotográfico automático OLYMPUS PM-10-35-A, para hacer las microfotografías.

3.3 TECNICAS PARASITOLOGICAS

3.3.1 Necropsia y procedimientos

Los animales se depositaban en un frasco de vidrio con cierre hermético, en el que se había introducido previamente empapado en éter etílico. Una vez muertos, se hacía una observación externa a la lupa para detectar la posible presencia de ectoparásitos. Se sujetaban con alfileres a un soporte de corcho y después se abrían los ejemplares longitudinalmente, desde el ano hasta el cuello.

Debido a la poca cantidad de sangre que poseen, solíamos dar un corte en el corazón para poder realizar el frotis sanguíneo.

Se realizaban improntas de diversos órganos: hígado, tejido muscular, etc., y al mismo tiempo se tomaba una muestra de sangre para observarla en fresco.

Posteriormente, cortábamos el aparato digestivo desde el esófago hasta la porción final del recto, se colocaba en una placa de Petri y se tomaban muestras a nivel del duodeno y recto, para su observación en fresco. Al mismo tiempo, se hacían extensiones para su posterior tinción.

Finalmente abríamos longitudinalmente el intestino a la lupa binocular, para observar la posible presencia de helmintos, larvas enquistadas, quistes, etc.

Todos los datos obtenidos se anotaban en una ficha que se abría para cada animal necropsado. En ella, además de las observaciones realizadas, se indicaban datos como lugar de procedencia, fecha de captura y de necropsia, sexo, tamaño, etc.

3.3.2 Estudio de los protozoos

3.3.2.1 Protozoos sanguíneos y hepáticos

En primer lugar se realiza una observación directa en fresco, para ver los posibles parásitos existentes. Posteriormente se hacen frotis sanguíneos e improntas de hígado. Se tiñen con Giemsa, mediante la técnica posteriormente descrita, y se observan al microscopio con aceite de inmersión.

3.3.2.2 Protozoos fecales

Observaciones en fresco

Como anteriormente hemos indicado, se recoge parte del contenido rectal y se coloca entre porta y cubre, con solución salina. Se observa al microscopio la presencia de protozoos (trofozoitos o quistes).

Esta observación en fresco es importante porque nos da una idea de la intensidad de parasitación protozoaria del animal, así como del comportamiento y movilidad característicos de cada parásito.

Técnicas de tinción

Estas técnicas se emplean para confirmar la observación en fresco, o llegar a la identificación y para apreciar detalladamente la morfología de los distintos protozoos.

Es en las preparaciones teñidas donde se realizan una serie de mediciones en los parásitos, ya que en fresco, debido a la movilidad que tienen, es prácticamente imposible hacerlo.

Las técnicas de tinción se dividen en dos grupos: extemporáneas y permanentes.

Tinciones extemporáneas

1.- Técnica de tinción-conservación Merthiolato-Iodo-Formaldehído (MYF)

La tinción por MYF es útil para conservar y observar muestras de heces que contienen quistes, trofozoitos de protozoos y huevos de helmintos.

Su composición es la siguiente:

* Solución A (Solución madre M.F.)

Glicerina	5 ml
Formaldehído	25 ml
Tintura de Merthiolato	200 ml
Agua destilada	250 ml

* Solución B (Solución Lugol al 5%)

Yodo metaloide	5 g
Yoduro potásico	10 g
Agua destilada	100 ml

Para realizar la tinción tomamos tres gotas de la Solución A y una gota de la Solución B; ambas se ponen en contacto con una pequeña cantidad de heces, sobre un portaobjetos, homogeneizando bien la muestra y formando una suspensión fina para que el cubre no se desplace al ponerlo sobre ella.

Tinciones permanentes

1.- Método de May-Grünwald-Giemsa

Se utilizan las siguientes soluciones:

- alcohol metílico
- solución Giemsa.

Con una pipeta Pasteur tomamos una pequeña porción de heces y la depositamos en el portaobjetos. A continuación efectuamos una extensión fina, dejando secar la preparación y fijándola posteriormente con alcohol metílico durante 5 minutos. Después introducimos la preparación en la solución Giemsa (3 gotas/ml), de 25 a 30 minutos. Se lava después, dejándola secar al aire, y se observa al microscopio con el objetivo de inmersión.

2.- Método de Giemsa-Suárez Peregrín

Es una modificación del método anterior, siendo la más utilizada en nuestro laboratorio. Consiste en mezclar las heces con una gota de suero, para después efectuar la extensión con un cubre. La fijación y tinción se realizan igual que en el método anterior. Proporciona unas imágenes muy nítidas de los protozoos fecales, sobre todo de las formas trofozoicas.

3.3.3 Estudio de los helmintos

3.3.3.1 Recogida de los Helmintos

La placa de Petri que contenía el intestino, suspendido en solución salina al 0,9%, se llevaba a una lupa binocular, y con ayuda de unas agujas enmangadas se abría longitudinalmente, saliendo al exterior todo su contenido. Con la misma aguja se disgregaban los restos alimenticios y las heces, para dejar libres los helmintos que se encuentran allí. Posteriormente, se raspa cuidadosamente la mucosa para observar y separar las posibles larvas enquistadas, y se separaban los quistes existentes en su pared externa.

Resulta interesante la observación en fresco, ya que nos permite conocer y esquematizar la localización y forma de las estructuras "in vivo" de dichos helmintos, que por tratamientos posteriores pueden quedar ligeramente modificados.

Los ejemplares se recogían de la placa de Petri que contenía solución salina, con una aguja enmangada muy fina o con una pipeta Pasteur provista de un bulbo de goma.

3.3.3.2 Fijación y conservación de los helmintos

La técnica de fijación más adecuada consiste en introducir los helmintos en viales conteniendo alcohol de 70°, a una temperatura de 70-75°C aproximadamente, y agitarlos durante 8 a 10 segundos, con lo que quedaban perfectamente estirados. De esta forma no existía dificultad, tanto para observar las estructuras internas, como para medirlos.

Si los ejemplares no se montaban inmediatamente, se conservaban en alcohol de 70° en pequeños frascos de cierre hermético y debidamente etiquetados.

3.3.3.3 Tinción y montaje de los trematodos

Tras ser extraídos del líquido conservador, los trematodos se dejan en agua durante varias horas, posteriormente se introducen en el colorante, en el cual permanecen 24 horas. El colorante que nosotros utilizamos fue el carmín clorhídrico alcohólico, obtenido de la siguiente forma:

> Se mezclan 5 g de carmín número 40 con 5 ml de clorhídrico concentrado, y 5 ml de agua destilada; se deja una hora en maceración y se añaden 200 ml de alcohol de 90°. Por último se hierve suavemente hasta su completa disolución.

Tras la coloración, el segundo paso es la decoloración en alcohol clorhídrico. Para ello se deposita el verme teñido en una placa de Petri con alcohol de 70°, al que se le va añadiendo gota a gota solución de clorhídrico al 2%. Esta operación debe realizarse cuidadosamente a la lupa binocular para poder observar el momento óptimo de decoloración, que coincide generalmente con la aparición de una tonalidad rosada en el parásito. Una excesiva coloración es perjudicial, ya que impide que resalten convenientemente las estructuras internas del helminto. Si ocurre ésto, hay que volver a colorear a teñir los ejemplares.

La duración de la decoloración depende mucho del tamaño y el grosor del trematodo con que se esté trabajando. Aquellos helmintos más grandes y gruesos requieren no sólo un mayor tiempo de permanencia en el diferenciador, sino a menudo una mayor proporción de clorhídrico.

Tras la diferenciación se procede a la deshidratación de los vermes, para lo cual se dispondrá de una cadena de deshidratación formada por varios alcoholes. El parásito permanecerá unos 30 minutos en cada uno de los siguientes alcoholes: 70° -> 85° -> 96° -> Absoluto. Tras esto, se pasa rápidamente el verme a xilol para su trasparentación, procurando que no se rehidrate, ya que habría que repetir el proceso desde el principio.

Por último, se procede al montaje del trematodo entre portaobjetos y cubreobjetos, con bálsamo de Canadá o DPX, evitando la entrada de aire en la preparación.

3.3.3.4 Aclarado y montaje de los nematodos y acantocéfalos

Una vez fijados en alcohol de 70°, se procedió a su montaje. Se usa a tal efecto, un portaobjetos desengrasado sobre el que se depositaba una gota del líquido de montaje. Con una aguja enmangada colocábamos el verme y finalmente deslizábamos el cubreobjetos. Se observaba al microscopio y se situaba en la posición más adecuada que permitiera su estudio.

Como líquido de montaje se utilizó Lactofenol de Amman, cuya composición es la siguiente:

Cristales de fenol ..... una parte
Acido láctico ..... una parte
Glicerina ..... dos partes
Agua destilada ..... una parte.

Con esta técnica el aclaramiento no es excesivo ni la preparación permanente. El estudio morfológico se ve facilitado porque este tipo de preparaciones permite situar el ejemplar del modo deseado cuantas veces sean necesarias.

Unicamente se presentó la dificultad de un ligero arrugamiento de los ejemplares cuando se pasaban del conservador (alcohol de 70°) al lactofenol, como consecuencia de la distinta viscosidad de ambos líquidos, pero al cabo del tiempo volvían a recuperar su forma inicial.

Finalmente, los ejemplares, una vez estudiados, medidos y clasificados, se separan por especies y se conservan nuevamente en viales con alcohol de 70°.

3.3.3.5 Observación del extremo apical

Para la observación de la parte apical de los nematodos aplicamos la técnica agar-agua descrita por Esser (1986).

Se prepara una mezcla de agar-agua al 1,7%, se deja enfriar en unas placas de Petri con un grosor de 4 mm. Una vez que haya solidificado, se cortan cuadrados de 15 x 15 mm, uno de éstos se coloca en un portaobjetos practicándose un corte que divida al cuadrado en dos partes; se sitúa el nematodo con el extremo apical hacia arriba, quedando la estructura bucal ligeramente saliente; posteriormente se unen los dos trozos de agar. Se le añade una gota de lactofenol de Amman y se pone un cubreobjetos. Una vez aclarado, se observa al microscopio a 100x, con una gota de aceite de inmersión. Realizamos también una modificación de dicha técnica, consistente en

clavar una aguja en el agar haciendo un pequeño taladro e introduciendo en él, con ayuda de la aguja, la porción anterior cortada del nematodo. De este modo se consigue fácilmente que quede en posición adecuada para su observación.

3.3.3.6 Observación de la musculatura del nematodo

Para observar el tipo de musculatura que presentan los nematodos se hicieron cortes transversales a diferentes alturas. Esta técnica fue realizaa en el Departamento de Histología de la Fac. de Veterinaria de la U.C.M.

Para realizar dichos cortes se siguió el siguiente protocolo de inclusión en parafina:

Alcohol etílico 50%	3 h.
Alcohol etílico 70%	2 h.
Alcohol etílico 80%	1 h.
Alcohol etílico 96%	2 h.
Alcohol absoluto (100%) I	1 h.
Alcohol absoluto (100%) II	1 h.
Metilbenzoato	1 h.
Benceno I	45 min.
Benceno II	30 min.
Parafina I	2 h.
Parafina II	4 h.
Parafina III	1 h. (unidad formadora de bloques)

Se realizó en un inclusor Sandon Elliot de tejidos y el proceso duró 18 h. 15 min.

Posteriormente, con un dispensador de parafina se llenó el cestillo. El nematodo se colocó verticalmente en el cestillo con parafina, el cual se puso en una placa fría para que solidificara en seguida. Una vez introducido el nematodo en el bloque de parafina, se llevó a un microtomo de rotación, marca Leitz, modelo 1516, y se efectuaron cortes de 5 μm de grosor a distintos niveles del cuerpo.

Los cortes se introdujeron inmediatamente en un baño María a 38°C para que se estiraran y no se formaran arrugas. Se capturaban con un portaobjetos al que previamente se añadió una capa de albúmina glicerinada para que se fijaran bien, y se introdujeron en la estufa hasta que se secaron (a 40°C, aproximadamente 1 hora). A continuación se desparafinó con xilol, se deshidrató con alcoholes de graduación decreciente, se tiñó con Hematoxilina y

Eosina y se volvió a deshidratar, montando finalmente las preparaciones con DPX.

3.3.4 Técnicas de calibrado y medición

Para efectuar la medición de los protozoos, trematodos y acantocéfalos encontrados, utilizamos un microscopio al que se había acoplado un micrómetro ocular, previamente calibrado.

3.3.4.1 Medidas en protozoos

Las medidas realizadas en las preparaciones teñidas de los distintos ejemplares son las siguientes:

- En los trofozoitos, dependiendo de la naturaleza de cada individuo, eran practicadas las siguientes mediciones:

  - Longitud del cuerpo.
  - Longitud del cuerpo, excluyendo la proyección axostilar.
  - Longitud del cuerpo con extremo caudal.
  - Anchura máxima del cuerpo.
  - Longitud de la proyección axostilar.
  - Longitud de los flagelos anteriores, siendo enumerados (I, II, III, IV, y V) según la longitud de los mismos, siendo el más corto el I, y así sucesivamente.
  - Longitud del flagelo recurrente.
  - Longitud del citostoma.
  - Longitud del flagelo citostomal.
  - Longitud de la porción libre en la membrana ondulante.
  - Tamaño del núcleo.

- En los quistes, pseudoquistes, ooquistes y esporas se medía el largo y el ancho del cuerpo, así como el tamaño de los núcleos, etc. según cada caso.

3.3.4.2 Medidas en Trematodos

Las medidas realizadas en los ejemplares obtenidos fueron las siguientes:

- Longitud corporal.
- Anchura corporal.
- Longitud y anchura de la ventosa oral.
- Longitud y anchura de la ventosa ventral (acetábulo).

- Longitud y anchura de la faringe.
- Longitud y anchura de la bolsa del cirro.
- Longitud y anchura de los testículos.
- Longitud y anchura del ovario.
- Longitud y anchura de los huevos.
- Longitud de las glándulas vitelógenas.
- Longitud de los ciegos intestinales (sólo en Leucochloridium sp.)

Hay que tener en cuenta que los ejemplares han podido sufrir variaciones dimensionales durante los diferentes procesos a que han sido sometidos.

3.3.4.3 Medidas en Nematodos

Las medidas que se realizaron en cada uno de los ejemplares de faringodónidos fueron:

En los machos:
- Longitud total.
- Anchura a nivel del bulbo.
- Longitud del esófago y 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.
- Diámetro del poro excretor.

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

Para el género Skrjabinelazia se midieron los parámetros siguientes:

En los machos:
- Longitud total.

- Anchura corporal.
- Longitud del esófago.
- Anchura del esófago.
- Separación entre estrías transversales.
- Distancia cloaca-extremo caudal.
- Distancia poro excretor-extremo anterior.
- Longitud del gubernáculo.
- Anchura del gubernáculo.
- Longitud de las espículas.

En las hembras:
- Longitud total.
- Anchura corporal.
- Separación entre estrías transversales.
- Cápsula bucal.
- Longitud del esófago.
- Anchura del esófago.
- Distancia vulva-extremo apical.
- Anchura y longitud de los huevos.

Para el género Spinicauda se tomaron las siguientes medidas:

En los machos:
- Longitud total.
- Anchura corporal.
- Longitud de la faringe.
- Anchura de la faringe.
- Longitud del esófago.
- Anchura del esófago.
- Diámetro del bulbo.
- Distancia del extremo cefálico a las alas laterales.
- Longitud de la ventosa.
- Anchura de la ventosa.
- Distancia de la ventosa a la cloaca.
- Longitud de las espículas.
- Longitud de la cola.

En las hembras:
- Longitud total.
- Anchura corporal.
- Longitud de la faringe.
- Anchura de la faringe.
- Longitud del esófago.
- Anchura del esófago.

- Diámetro del bulbo.
- Distancia del extremo cefálico a las alas laterales.
- Distancia del extremo cefálico a la vulva.
- Longitud de la cola.
- Longitud y anchura de los huevos.

Al valorar las dimensiones obtenidas de los nematodos, hay que tener en cuenta las condiciones en las que se ha adecuado el material, señalando los agentes fijadores y aclarantes a los que les hemos sometido, por las posibles variaciones que pueden afectar al organismo vivo.

Los nematodos fueron medidos una vez montados y previamente fijados, con alcohol de 70° calentado a 70-75°C, para que quedaran completamente estirados. Los depositábamos en un portaobjetos desengrasado, con una gota de Lactofenol de Amman, y deslizábamos el cubreobjetos. Se almacenaban hasta el momento de realizar las medidas oportunas, y así, al mismo tiempo, el agente aclarante hacía su función.

3.3.4.4 Medidas en Acantocéfalos

Las medidas que se realizaron fueron las siguientes:

En los quistes:
- Longitud.
- Anchura.

En las larvas:
- Longitud total del cuerpo.
- Número de filas de ganchos.
- Número de ganchos por fila.
- Longitud de los ganchos.
- Longitud de la trompa.

3.4 ESTUDIO TAXONOMICO

3.4.1 En Protozoos

Para la clasificación de Protozoos se ha seguido a Levine *et al.*, 1980, hasta el taxón Orden, basándonos para llegar a familia y género en textos de Protozoología tales como: Grassé (1952), Baker (1969), Page (1976), Kreier (1978) y Levine (1980), fundamentalmente. Asímismo, hemos utilizado diversas separatas de Revistas Científicas para la identificación y comparación con las especies descritas recientemente por los distintos autores, cuya relación

exponemos en el capítulo bibliográfico.

3.4.2 En Trematodos

Para el encuadre taxonómico de los géneros Leucochloridium y Mesocoelium se ha seguido el criterio de Schmidt & Roberts (1984), basado en la clasificación de La Rue (1957), y con modificaciones posteriores de diversos autores. También hemos utilizado la siguiente clave de especies del género Mesocoelium dada por Freitas en 1963:

1. Con prolongaciones cuticulares digitiformes anteriores...crossophorum
-. Sin prolongaciones cuticulares digitiformes anteriores.....2
2. Relación acetábulo/ventosa oral igual a 1:3.....megaloon
-. Relación acetábulo/ventosa oral aproximadamente igual a 1:2.....3
-. Relación acetábulo/ventosa oral menor que 1:2.....4
3. Huevos pequeños (0,032-0,036 mm x 0,019-0,020 mm).....danforthi
-. Huevos mayores (0,045-0,048 mm x 0,027-0,030 mm).....geoemydae
4. Asas uterinas no invadiendo la porción más posterior del cuerpo.....sibynomorphi
-. Asas uterinas invadiendo la porción más posterior del cuerpo.....5
5. Huevos, de 0,030 a 0,044 mm de longitud de media.....monas
-. Huevos con tendencia a dimensiones mayores (en torno a 0,050-0,060 mm de longitud).....brevicaecum

La comparación de nuestros ejemplares con otras especies ya descritas se ha realizado consultando trabajos de Bakke, Dollfus, Freitas, Pojmanska, Yamaguti, etc., que reflejamos en el capítulo de BIBLIOGRAFIA.

3.4.3 En Nematodos

Para la clasificación de los géneros se han seguido las claves de la C.A.B. (Commonwealth Agricultural Bureaux, 1974, 1976, 1978), ya que son aceptadas internacionalmente. Estas claves sinonimizan los géneros Thelandros y Parapharyngodon, por lo que, para la separación de estos géneros, hemos tenido en cuenta las revisiones realizadas por Adamson (1981, 1984) y Castaño *et al.* (1987).

La comparación de nuestros ejemplares con otras especies ya descritas se ha realizado siguiendo los trabajos de Skrjabin, Schikhobalova & Lagodovskaya (1960), Sharpilo (1976), y Baker (1987), así como gran número de separatas pertenecientes a diversos autores que indicamos en el capítulo bibliográfico.

3.4.3.1 Claves de la C.A.B.

Clave de Familias de la Superfamilia Oxyuroidea

1 (2) Anfidios con un pedúnculo adherido estrechamente a la superficie cefálica o proyectándose hacia delante. Cono genital sostenido, a menudo, por una estructura esclerotizada en forma de V. Parásitos de vertebrados de sangre fría, raramente de mamíferos arcaicos .. **PHARYNGODONIDAE**

2 (1) Anfidios no pedunculados; cono genital sin estructura esclerotizada que los sontenga. Parásitos de mamíferos y raramente de pájaros.

3 (4) Cola del macho irregular, con forma a veces truncada obtusamente con o sin punta dorsal, a veces con una gran papila digitiforme extendiéndose en las alas caudales ..... **OXYURIDAE**

4 (3) Cola del macho regular, en forma cónica o aplanada dorsoventralmente, no truncada obtusamente, sin una gran papila extendiéndose en las alas cuticulares. Papilas genitales, en su mayor parte, concentradas en la región perianal ..... **HETEROXYNEMATIDAE**

Clave de Géneros de la Familia Pharyngodonidae

1 (6) Bulbo esofágico con aparato esclerotizado.

2 (3) Esófago dividido en dos partes casi iguales, cada uno dilatado. Parásito de peces ..... Travnema Pereira, 1938

3 (2) Esófago no dividido en dos partes casi iguales y solamente dilatado en el bulbo en la extremidad posterior. Labio posterior del ano prolongado en una estructura cónica truncada y sostenida por una pieza esclerotizada en forma de V. Parásitos de mamíferos.

4 (5) Región anal del macho provista de alas cuticulares y apéndices digitiformes complejos. Parásitos de lémures .....
..... Callistoura Chabaud y Petter, 1958

5 (4) Región anal del macho sin alas cuticulares y apéndices digitiformes complejos. Parásitos de roedores ..... Ctenodactylina Bernard, 1969

6 (1) Bulbo esofágico con aparato esclerotizado.

7 (14) Vulva anterior, cerca del poro excretor. Cola generalmente larga y

fusiforme en ambos sexos.

8 (13) Papilas genitales no separadas claramente en un grupo anterior que rodea al ano y un par posterior, este último generalmente sólo a una corta distancia de los otros; las papilas de este último par bien separadas una de otra y no en forma de roseta. Cono genital sobresaliente y sostenido por una estructura esclerotizada tal vez presente, pero los dos pares anteriores de papilas no están situados en el cono. Espícula a menudo ausente. Cola de la hembra con espinas. Parásitos de reptiles carnívoros.

9 (12) Alas caudales presentes. Papilas genitales voluminosas; los dos pares posteriores pedunculados.

10 (11) Alas caudales sostenidas por tres pares de papilas genitales .... Pharyngodon Diesing, 1861

11 (10) Alas caudales no sostenidas por el último par de papilas genitales ..... Spauligodon Skrjabin, Schikhobalova & Lagodovskaya, 1960

12 (9) Alas caudales ausentes. Papilas genitales sentadas y, a menudo, reducidas ..... Skrjabinodon Inglis, 1968

13 (8) Alas caudales ausentes. Papilas genitales claramente separadas, un grupo anterior en la protuberancia del cono genital y un par posterior; cada papila de este último par en forma de roseta y repartiéndose la base común. Parásitos de anfibios australianos .... Parathelandros Baylis, 1930

14 (7) Vulva en la región media del cuerpo, excluyendo la cola, o en la región posterior (excepto Thelandros maculatus Caballero, 1968).

15 (16) Papilas genitales agrupadas rodeando al ano y apéndice caudal sin papilas. Un par de estructuras fuertemente cuticularizadas, semejantes a una placa, situadas lateral y posteriormente al ano. Con alas caudales. Parásitos de peces ..... Ichthyouris Inglis, 1962

16 (15) Papilas genitales constituidas por un grupo anterior alrededor del ano y un par posterior en el apéndice caudal. Región anal sin un par de estructuras fuertemente cuticularizadas en forma de placa. Alas caudales presentes o ausentes.

17 (22) Cola del macho reducida a un apéndice simple, generalmente insertado dorsalmente y dirigido oblicuamente al eje longitudinal del cuerpo.

Labio anal posterior, a menudo, presente y sostenido por una pieza esclerotizada en forma de V.

18 (19) Monodélfica. Alas caudales ausentes. Parásito de reptiles carnívoros ..... Veversia Thapar, 1925

19 (18) Didélfica. Labio anal anterior frecuentemente cubierto por una membrana bien desarrollada en forma de flequillo. Parásitos de reptiles carnívoros y herbívoros ..... Thelandros Wedl, 1862

20 (21) Alas caudales presentes .. Thelandros (Archithelandros) Petter, 1966

21 (20) Alas caudales ausentes .... Thelandros (Thelandros) Petter & Quentin, 1976

22 (17) Cola del macho no reducida a un apéndice simple, al final y sobre todo el nivel del par posterior de papilas genitales y dirigida paralelamente al eje longitudinal del cuerpo.

23 (30) Estructura esclerotizada en forma de V que sostiene el labio posterior del ano, ausente o mal desarrollada. Papilas genitales del par posterior fusionadas o estrechamente unidas. Alas caudales ausentes. Cola larga y ahusada en ambos sexos. Parásitos de peces y anfibios.

24 (25) Tres pares de papilas genitales, redondas y pequeñas, situadas en el extremo del sobresaliente cono genital. Parásitos de peces .... Synodontisia Petter, Vassiliades & Troncy, 1972

25 (24) Papilas genitales no situadas en el extremo del sobresaliente cono genital.

26 (29) Dos pares de grandes papilas subventrales alrededor del ano. Espícula con un capítulo inclinado dorsalmente. Huevos con filamentos. Parásitos de peces.

27 (28) Extremidad cefálica con cuatro labios grandes, submedianos y dos labios laterales estrechos y planos. Cavidad bucal con tres piezas esclerotizadas y estriadas ..... Cithariniella Khalil, 1964

28 (27) Extremidad cefálica con seis laminillas rectangulares salientes sobre la superficie apical, las cuales originan la profundidad de la cavidad bucal ..... Laurotravassoxyuris Vigueras, 1938

29 (26) Dos o tres pares de papilas pequeñas alrededor del ano, uno de los

cuales está situado lateralmente. Labio anal posterior formando un apéndice en forma de papila cónica. Espícula simple. Huevos sin filamentos. Parásitos de anfibios . Batracholandros Freitas & Ibánez, 1965

30 (23) Labio posterior del ano prolongado en un cono truncado y sostenido por un tipo de pieza esclerotizada en forma de V. Parásito de reptiles herbívoros, raramente de reptiles carnívoros.

31 (42) Istmo esofágico muy corto en relación con el cuerpo.

32 (39) Alas caudales presentes.

33 (36) Alas caudales sostenidas por un par posterior de papilas genitales.

34 (35) Par posterior de papilas genitales largas y delgadas. Parásitos de Iguanidae herbívoros ..... Paralaeuris Cuckler, 1938

35 (34) Par posterior de papilas genitales grandes y cortas. Parásitos de Testudinidae de Madagascar ..... Ortleppnema Petter, 1966

36 (33) Alas caudales no sostenidas por un par posterior de papilas genitales.

37 (38) Abertura oral con salientes, elevaciones cuticulares laterales pe netradas por los conductos anfidiales. Cuerpo esofágico, a veces, con una protuberancia anterior más o menos pronunciada. Cola del macho corta y redondeada. Par posterior de papilas genitales subterminales. Parásitos de Iguanidae herbívoros ..... Ozolaimus Dujardin, 1845

38 (37) Abertura oral sin salientes, elevaciones cuticulares laterales penetrados por los conductos anfidiales. Cuerpo esofágico cilíndrico. Cola del macho, a veces, terminada en una punta larga y fusiforme, o corta y redondeada con papilas subterminales. Parásitos de Testudinidae e Iguanidae herbívoros, raramente de reptiles carnívoros .... Alaeuris Thapar, 1925

39 (32) Alas caudales ausentes. Papilas genitales del par posterior muy grandes, claramente separadas una de otra y situadas lateralmente.

40 (41) Cola del macho terminada en punta ..... Mehdiella Seurat, 1918

41 (40) Cola del macho truncada en su extremo. Parásitos de Testudinidae y Uromastix ..... Tachygonetria Wedl, 1862

42 (31) Istmo esofágico muy alargado, dividiendo el esófago en dos partes casi iguales. Anfidios en forma de varillas salientes rígidas y pequeñas sobre la superficie apical. Parásitos de Testudinidae .....
..... Thaparia Ortlepp, 1933

Clave de familias de la Superfamilia Seuratoidea

1 (6) Cavidad bucal ausente, o, si está presente, deriva del queilostoma. Cutícula constituída por paredes de queilostoma que tienen la misma estructura externa del cuerpo.

2 (3) Huevos embrionados, presenta a veces viviparismo. Presenta a veces filas de espinas cuticulares. Cola corta o muy corta. Sin ventosa preanal. Gubernáculo ancho. Espículas simples, apenas tan largas como el gubernáculo (excepto en Echinonema). Parásitos de distintos vertebrados, excluyendo los peces ..... **SEURATIDAE**

3 (2) Huevos sin embrionar. Ausencia de filas de espinas cuticulares. Con o sin ventosa preanal. Con o sin gubernáculo. Espículas tan largas como el gubernáculo. Parásitos de peces, anfibios, aves o mamíferos.

4 (5) Ventosa circular preanal con el borde cuticular claramente definido. Parásitos de mamíferos y aves ..... **SCHNEIDERNEMATIDAE**

5 (4) Ventosa preanal, cuando existe, alargada sin borde cuticular. Parásitos de peces de agua dulce o anfibios ..... **QUIMPERIIDAE**

6 (1) Cavidad bucal formada por modificaciones del extremo anterior del esófago; paredes del esofagostoma rodeadas por tejido esofágico. Parásitos de peces, raramente de quelonios.

7 (8) Esófago dividido en una parte anterior muscular y una posterior glandular. Parásitos de anfibios ..... **CHITWOODCHABAUDIIDAE**

8 (7) Esófago no dividido. Parásitos de peces, raramente de quelonios .....
..... **CUCULLANIDAE**

Clave de subfamilias de la Familia Seuratidae

1 (2) Abertura de la vulva hacia la mitad del esófago. Parásitos de reptiles
..... **Skrjabinelaziinae**

2 (1) Abertura de la vulva hacia la mitad del cuerpo. Parásitos de aves y mamíferos.

3 (4) Extremo anterior del cuerpo hinchado, formando bulbos cefálicos que portan grandes espinas. Espículas alargadas. Parásitos de marsupiales australianos..... **Echinonematinae**

4 (3) Extremo anterior del cuerpo sin bulbos cefálicos. Espículas cortas, menores que el gubernáculo. Parásitos de aves, murciélagos y roedores ..... **Seuratinae**

Clave de géneros de la Subfamilia Skrjabinelaziinae

1 (2) Abertura oral triangular con delicada corona radiada. Esófago cilíndrico ..... Skrjabinelazia Sypliaxov, 1930
(=Salobrella Freitas, 1940)

2 (1) Abertura oral alargada dorsoventralmente. Esófago con una parte anterior muscular corta ..... Rabbium Chitwood, 1960

Clave de familias de la Superfamilia Heterakoidea

1 (4) Esófago con aparato valvular trirradiado en la parte posterior del bulbo.

2 (3) Labios redondeados, no conectados con el lóbulo lateral. Cuando los presenta, cordones poco desarrollados y con distinta anchura en toda su longitud. Esófago relativamente corto y fuerte. Cosmopolita **HETERAKIDAE**

3 (2) Labios cuadrangulares, conectados por lóbulos laterales. Cutícula y extremo anterior del cuerpo engrosados para formar una cápsula cefálica. Esófago largo y estrecho con un pequeño bulbo esofágico posterior. Cuando presenta cordones tienen la misma anchura en toda su longitud. De Sudamérica ..... **ASPIDODERIDAE**

4 (1) Esófago en forma de maza, sin bulbo posterior. Labios anchos y fuertes. Ausencia de borde cuticular anterior. Cosmopolita ..... **ASCARIDIIDAE**

Clave de subfamilias de la Familia Heterakidae

1 (2) Labios sobresaliendo del cuerpo. Cuando presenta alas caudales no están soportadas por papilas o, si lo están, soportadas por papilas muy pe-

queñas y fuertes. Parásitos de anfibios y reptiles ..... **Spinicaudinae**

2 (1) Labios no sobresalientes del cuerpo. Presenta alas caudales soportadas por 3 ó 4 papilas fuertes o por papilas largas y finas.

3 (4) Porción cefálica con 3 labios redondeados, sin interlabios. Alas caudales soportadas por 3 ó 4 pares de anchas y gruesas papilas. Presenta numerosas papilas sésiles, pequeñas, en la cola. Parásitos de anfibios, reptiles y mamíferos en Oriente ..... **Meteterakinae**

4 (3) Porción cefálica con interlabios o su homólogo. Alas caudales anchas, soportadas por papilas largas y estrechas. Presenta algunas papilas sésiles en la cola. Parásitos de aves y raramente de mamíferos .... **Heterakinae**

Clave de géneros de la Subfamilia Spinicaudinae

1 (6) Cola del macho puntiaguda y ventosa dirigida ventralmente. Ausencia de alas caudales o no soportadas por papilas.

2 (5) Cola del macho sin alas caudales.

3 (4) Ausencia de borde cuticular que se proyecta más allá de la masa principal de labios. Presenta papilas sésiles pequeñas en la cola. Parásitos de reptiles rhynocefálidos (Nueva Zelanda) .... Hatterianema Chabaud & Dollfus, 1966

4 (3) Borde cuticular anterior que se proyecta ligeramente más allá de la masa principal de labios. Presenta algunas papilas sésiles en la cola (menos de 20). Parásitos de reptiles tropicales y subtropicales .... Spinicauda Travassos, 1920

5 (2) Cola del macho con alas caudales no soportadas por papilas. Parásitos de anfibios y reptiles de Africa e India .... Africana Travassos, 1920

6 (1) Cola del macho truncada oblicuamente, ventosa dirigida posteriormente. Alas caudales soportadas por fuertes papilas.

7 (10) Ausencia de hileras de dientes cuticularizados en el canal faríngeo.

8 (9) Cola del macho con larga punta terminal. Sin borde anterior en la mayor parte del labio. Parásito de reptiles ..... Moaciria Freitas, 1956

9 (8) Cola del macho sin larga punta terminal. Borde anterior cuticular en la mayor parte del labio. Parásito de reptiles, raramente de anfibios ..... Strongyluris Mueller, 1894

10 (7) Tres hileras de dientes cuticularizados en el canal faríngeo. Parásito de reptiles de Sudamérica ..... Pseudostrongyluris Guerrero, 1971

3.4.4 En Acantocéfalos

Para la clasificación de los Acantocéfalos hemos seguido a Golvan (1956), Grassé (1961), Díaz Cosín (1970) y Sharphilo (1976). Este último , solo lo hemos utilizado para la confirmación de la especie encontrada, ya que su encuadre taxonómico es diferente a los autores anteriormente citados.

3.5 ANALISIS ESTADISTICO

3.5.1 Estudio estadístico de cada muestra

A partir de las poblaciones encontradas se extrajeron unas muestras, de cuyos parámetros morfológicos realizamos el análisis estadístico, empleando los métodos habituales siguiendo a Sokal & Rohlf, 1979. Se calcularon la media aritmética y la desviación típica.

Asimismo, se calcularon la prevalencia y la intensidad media de parasitación para las diferentes especies parásitas estudiadas en P. dugesii.

En Parasitología, el concepto de **prevalencia** se refiere a la relación existente entre el número de individuos hospedadores de una especie determinada, infestados por un parásito de una especie determinada, y el número total de hospedadores de la especie examinados, expresándose habitualmente en términos de porcentaje de animales parasitados (Margolis, Esch, Holmes, Kuris & Schad, 1982).

Este índice, por tanto, no distingue entre individuos hospedadores más o menos parasitados, incluyendo dentro del mismo compartimento a todos los individuos hospedadores infestados, independientemente del número de individuos de la especie parásita en cuestión que transportan, y diferenciándolos de todos aquellos no parasitados por individuo alguno de dicha especie parásita, que son englobados en el otro y único compartimento de no parasitados, vayan éstos o no infestados por individuos de otras especies parásitas. Para subsanar este defecto, se recurre a otro dato ecológico importante, que es el de la "carga parasitaria" o "intensidad de parasitación". La **intensidad de infestación** o **intensidad de parasitación** es el número de individuos de una

especie parásita dada, presentes y coexistentes en cada individuo hospedador parasitado de una muestra de una población de hospedadores. Si consideramos que el conjunto de los parásitos de una misma especie presentes en un hospedador, constituye una infrapoblación, la intensidad será pues el efectivo de esa infrapoblación. La intensidad es a veces designada con el término de "carga parasitaria". Con frecuencia se expresa mediante un intervalo numérico.

La **intensidad media** es, en cambio, la media de las intensidades de parasitación individuales de los hospedadores parasitados de una muestra de una población hospedadora. Dicho de otra manera, se trata del cociente entre el número total de individuos de una especie parásita concreta en una muestra de una especie hospedadora, y el número de individuos infestados de la especie hospedadora en la misma muestra. Se refiere al número medio de individuos de una especie parásita determinada por hospedador infestado en una muestra.

La elaboración de las gráficas con las que se representan el número y el porcentaje de parasitación, etc., se realizó aplicando sobre un ordenador PC-compatible el programa Harvard Graphics ver. 2.301-sp.

RESULTADOS

4. RESULTADOS

4.1 RESULTADOS DE PROTOZOOS

4.1.1 DISTRIBUCION Y PORCENTAJES

Para el estudio de protozoos, se diseccionaron 55 ejemplares de P. dugesii procedentes de Madeira (en Cabo Girau y Eira do Serrado), y 10 del endemismo P. dugesii mauli de Deserta Grande, capturados en Agosto de 1987 los primeros, y en el mismo mes de 1989 los segundos.

El porcentaje de parasitación en Madeira fue del 100%. En Deserta Grande un individuo joven dió negativo, por lo que el porcentaje de parasitación fue del 90%.

Hemos identificado un total de 10 especies de protozoos en heces, 9 de ellas flagelados y uno "incertae sedis", que son los siguientes:

Proteromonas lacertae-viridis
Retortamonas viperae
Monocercomonoides lacertae
Monocercomonas 1 sp.
Monocercomonas 2 sp. tipo colubrorum
Monocercomonas 3 sp. tipo maculatus
Tritrichomonas augusta
Trichomitus batrachorum

En "incertae sedis", se incluiría la especie Blastocystis enterocola.

Todas estas especies se localizaron en el recto o en el intestino delgado.

En las Tablas I y II relacionamos las diferentes especies de protozoos encontradas en Madeira y en Deserta Grande, con sus respectivos porcentajes de parasitación.

La representación gráfica, en diagrama de barras, se muestra en las Gráficas I y II.

También en heces hemos identificado un hongo que se corresponde con la especie Basidiobolus ranarum, cuyo porcentaje de parasitación fue del 25,45%.

En sangre no hemos hallado protozoos; sin embargo, aparecieron quistes de Sarcocystis dugesii en la musculatura de algunos ejemplares de P. dugesii

mauli en Deserta Grande. No se pudo investigar la presencia de Sarcocystis en Podarcis dugesii de Madeira y Porto Santo, por no disponer del equipo necesario para realizarlo, en el momento de la captura.

TABLA I: PORCENTAJE DE PARASITACION DE PROTOZOOS EN HECES DE P. dugesii DE MADEIRA

	ESPECIES	CASOS +	PREVALENCIA (%)
1	Proteromonas lacertae-viridis	32	58,18
2	Monocercomonoides lacertae	10	18,18
3	Chilomastix bursa	33	60,00
4	Monocercomonas 1 sp.	33	60,00
5	Monocercomonas 2 sp.	20	36,36
6	Monocercomonas 3 sp.	9	16,36
7	Tritrichomonas augusta	40	72,73
8	Retortamonas viperae	21	38,18
9	Trichomitus batrachorum	15	27,27
10	Blastocystis enterocola	47	85,45

Número total de hospedadores: 55
Número total de hospedadores positivos: 55

GRAFICA I: PORCENTAJE DE PARASITACION DE P. dugesii dugesii POR PROTOZOOS

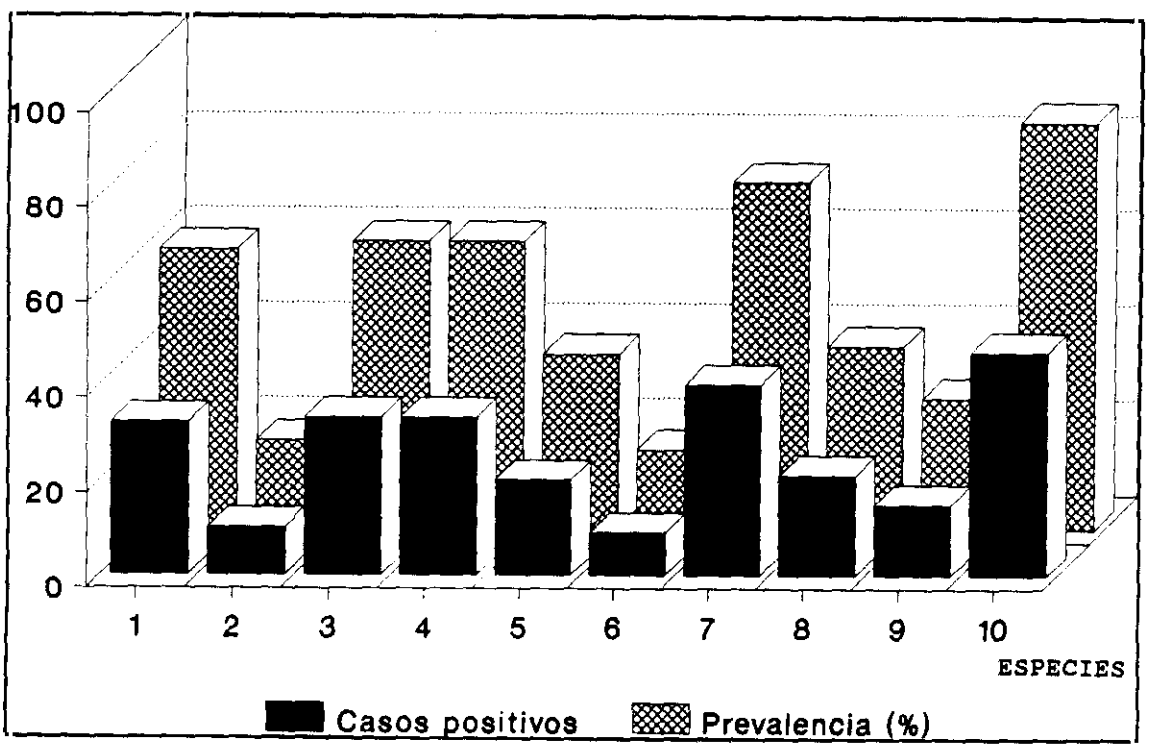
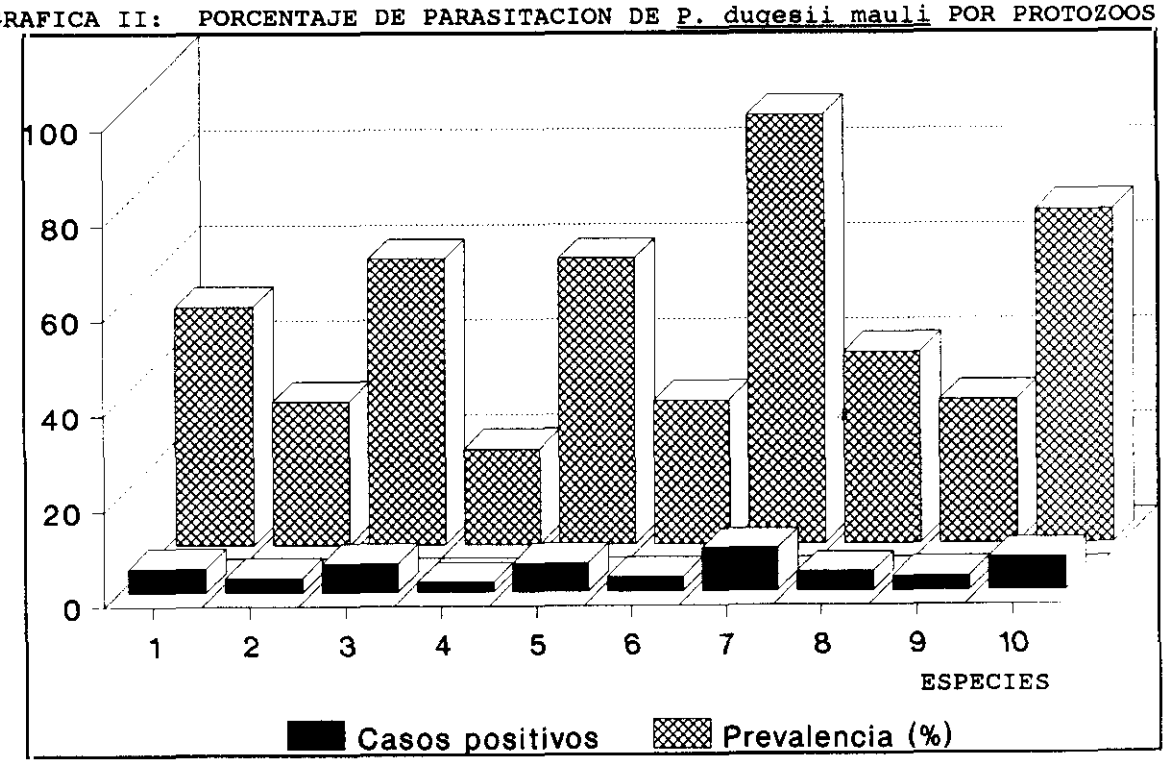


TABLA II: PORCENTAJES DE PARASITACION DE PROTOZOOS EN HECES DE *P. dugesii mauli* DE DESERTA GRANDE

	ESPECIES	CASOS +	PREVALENCIA (%)
1	*Proteromonas lacertae-viridis*	5	50,00
2	*Monocercomonoides lacertae*	3	30,00
3	*Chilomastix bursa*	6	60,00
4	*Monocercomonas* 1 sp.	2	20,00
5	*Monocercomonas* 2 sp.	6	60,00
6	*Monocercomonas* 3 sp.	3	30,00
7	*Tritrichomonas augusta*	9	90,00
8	*Retortamonas viperae*	4	40,00
9	*Trichomitus batrachorum*	3	30,00
10	*Blastocystis enterocola*	7	70,00

Número total de hospedadores: 10
Número de hospedadores positivos: 9

GRAFICA II: PORCENTAJE DE PARASITACION DE *P. dugesii mauli* POR PROTOZOOS



4.1.2 CARACTERISTICAS DE LOS PROTOZOOS ENCONTRADOS

4.1.2.1 Proteromonas lacertae-viridis (Grassi, 1879) Grassé, 1926 en Podarcis dugesii

Es un protozoo muy común, con una elevada densidad de parasitación, 58,18% en Madeira y 50% en Deserta Grande. En algunas preparaciones predomina la conformación pseudoquística, siendo éstos los únicos indicios de la presencia de Proteromonas, al no apreciarse la presencia de formas flageladas. Abundan los "trofoquistes" o pseudoquistes de multiplicación, en ocasiones se han visto con una gran actividad en el interior, donde en los estados más avanzados se encuentran los flagelados completamente desarrollados y saliendo del pseudoquiste.

En diversas ocasiones, cuando la muestra en fresco posee una cantidad muy elevada de Proteromonas, se forman unos conglomerados en los que se encuentran adheridos por sus extremos posteriores o pueden estar fijados a un resto de mucus o de bolo fecal, formando las rosetas de aglomeración, ya descritas por Grassé (1926). Esta disposición únicamente ha sido apreciada en fresco, cuando se ponía entre porta y cubreobjetos unas gotas de solución salina. En esta disposición los protozoos mantienen su gran movilidad, llegando algunos a liberarse de este entramado.

En las preparaciones teñidas se han observado los "trofoquistes", pseudoquistes de multiplicación con un número variable de núcleos, que en ocasiones son grandes masas donde predominan, sobre todo, los estados con 1 y 2 núcleos (Lámina II, Figs. 7 y 8). Existen "trofoquistes" con un número elevado de núcleos, como el representado en la Lámina II, Fig. 11, con 16 núcleos, algunos llegan a alcanzar grandes dimensiones. En su interior se aprecian además de los núcleos la mitocondria subyacente. En los pseudoquistes de multiplicación más evolucionados, se halla desarrollado el aparato flagelar.

También forman quistes verdaderos, son quistes de resistencia rodeados por una cubierta no muy gruesa. En su interior se puede apreciar el núcleo con la mitocondria subyacente, como los que representamos en la Lámina II, Figs. 4 y 5.

P. lacertae-viridis es un protozoo con gran variabilidad en la forma; en la Lámina I representamos las formas no habituales, pero sí bastante frecuentes, con las que nos podemos encontrar en las preparaciones que denominamos: forma redondeada, piriforme, y en forma de tachuela. Sin embargo, la forma típica es la lanceolada o fusiformes (Figuras 1-4 de la Lámina I). Se pueden presentar pequeñas vacuolas y diversos gránulos, en el citoplasma, pero generalmente se tiñe de modo uniforme . La mitocondria es de forma variable,

de gran tamaño, se encuentra en posición subyacente, debajo del núcleo, y se tiñe con menor intensidad que el citoplasma.

Del extremo anterior se originan 2 flagelos, uno dirigido hacia adelante, algo más grueso y ligeramente más largo que el otro, que se dirige hacia atrás (recurrente), que es más fino y corto. El flagelo grueso oscila entre 24,5-30,6 μm por término medio, y el recurrente de 22,6-28,1 μm.

El núcleo, de forma redondeada o ligeramente ovalada, se tiñe intensamente de color violeta oscuro, es de pequeño tamaño, oscila entre 0,9-1,3 x 1,2-2,1 μm.

Las dimensiones que se indican en la Tabla III corresponden a los ejemplares con la forma lanceolada típica.

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii dugesii Milne-Edwards, 1829
P. dugesii mauli Mertens, 1938
LOCALIDAD: Archipiélago de Madeira
HABITAT: Intestino grueso (recto)

TABLA III: MEDIDAS DE Proteromonas lacertae-viridis EN P. dugesii

	Mínimo	Máximo	Media
Longitud del cuerpo	7,8	20,2	18,1
Anchura del cuerpo	2,9	4,9	3,1
Longitud del flagelo I (grueso)	24,5	30,6	27,2
Longitud del flagelo II (fino)	22,6	28,1	25,4
Tamaño del núcleo	0,9x1,2	1,3x2,1	1,1x1,9

Todas las dimensiones están en micrómetros.

LAMINA I

Proteromonas lacertae-viridis.

Figuras 1, 2, 3 y 4.- Forma típica lanceolada.
Figuras 5, 6, 7 y 8.- Formas variables.

(Todas ellas teñidas por Giemsa).

LAMINA I

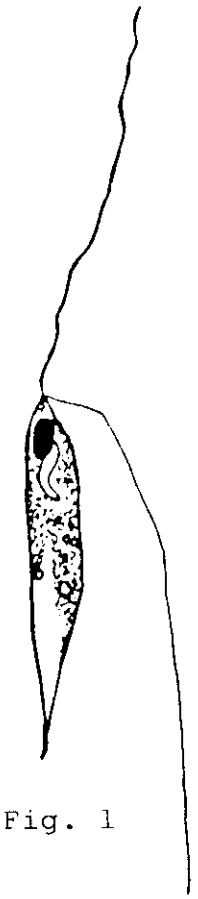


Fig. 1



Fig. 2

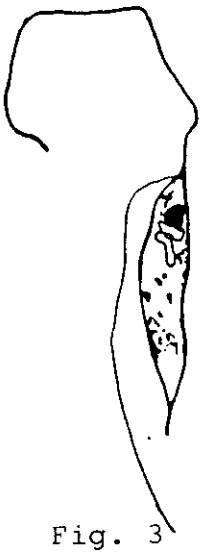


Fig. 3

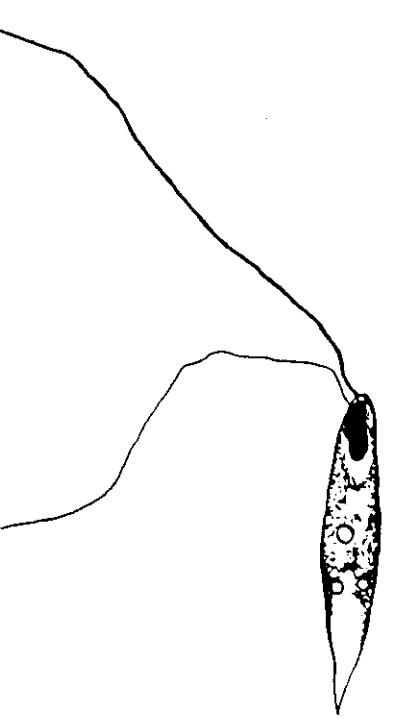


Fig. 4

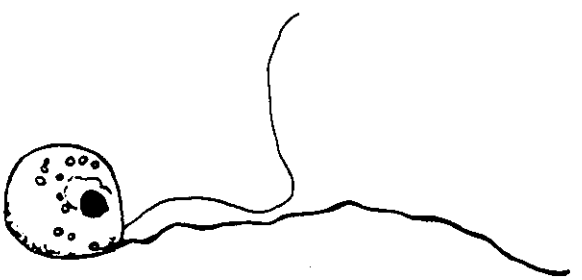


Fig. 5

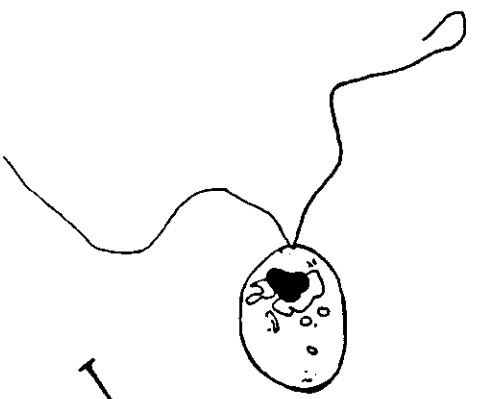


Fig. 6

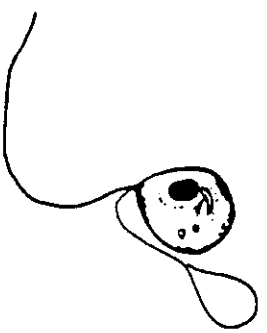


Fig. 7

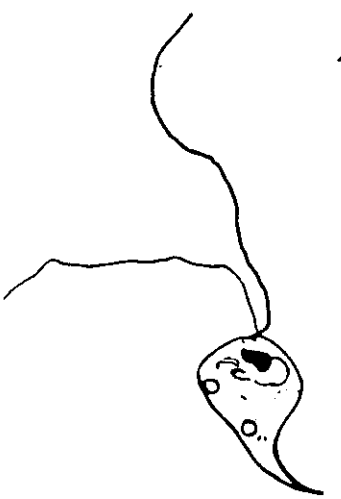


Fig. 8

LAMINA II

Proteromonas lacertae-viridis.

Figuras 1-5.- Quistes de resistencia.
Figuras 6-11.- Trofoquistes o pseudoquistes de multiplicación.

(Todas ellas teñidas por Giemsa).

LAMINA II



Fig. 1

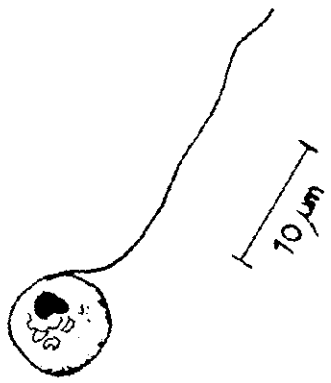


Fig. 2



Fig. 3



Fig. 5



Fig. 4

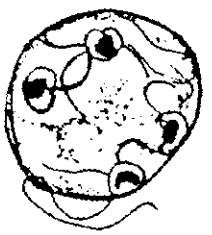


Fig. 9



Fig. 8



Fig. 7



Fig. 6

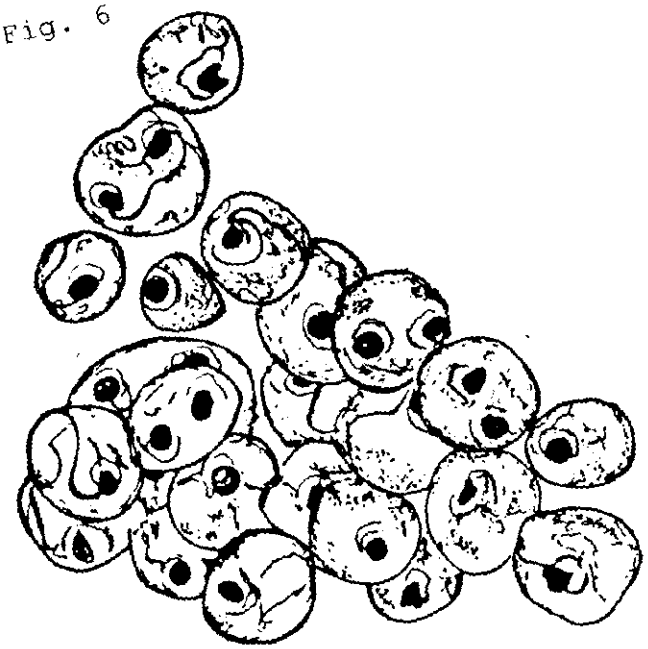


Fig. 10

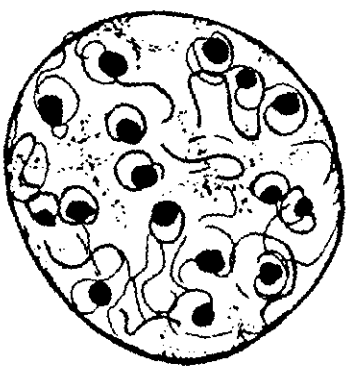


Fig. 11

4.1.2.2 *Retortamonas viperae* Krishnamurthy & Madre, 1976 en *Podarcis dugesii*.

En fresco, se aprecian como formas ovales con movimiento lento, pudiéndose observar, en ocasiones, la abertura citostomal.

La prevalencia fue 38,18% en Madeira, y 40,00% en Deserta Grande. En las preparaciones teñidas presentan generalmente una forma esférica, de 7,9 x 6,9 µm por término medio, y raramente forma piriforme.

Por lo general presenta el flagelo anterior ligeramente más largo que el citostomal, que se encuentra frecuentemente fuera del citostoma; dispuestos anteriormente y distanciados en los puntos de inserción. No se apreciaron de distinto grosor, únicamente en algunos ejemplares se vió una porción más fina de acronema en el extremo flagelar.

El citostoma, al menos, en las preparaciones teñidas por Giemsa, suele ser prácticamente indiferenciable (Lámina III).

El citoplasma presenta el aspecto característico de los retortamonádidos con gran número de vacuolas, gránulos y bacterias en su interior.

El núcleo, en posición anterior, es de tamaño pequeño (1,1 x 1,8 µm), con forma esférica o triangular.

Las dimensiones del protozoo se relacionan en la Tabla IV.

HOSPEDADOR: *Podarcis dugesii dugesii* Milne-Edwards, 1829.
P. dugesii mauli Mertens, 1938.
LOCALIDAD: Archipiélago de Madeira.
HABITAT: Intestino grueso.

TABLA IV: MEDIDAS DE *Retortamonas viperae* EN *P. dugesii*

	Mínimo	Máximo	Media
Longitud del cuerpo	4,9	9,8	7,9
Anchura del cuerpo	3,9	7,9	6,9
Longitud del flagelo I	7,9	15,7	8,9
Longitud del flagelo II	5,9	5,9	5,9
Tamaño del núcleo	0,9x1,2	1,4x1,9	1,1x1,8

Todas las dimensiones están en micrómetros.

LAMINA III

Retortamonas viperae.

Figuras 1-5.- Ejemplares redondeados con ambos flagelos dirigidos anteriormente.

(Teñidos por Giemsa).

LAMINA III



Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3

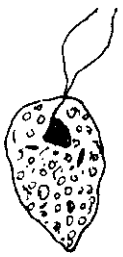


Fig. 4





Fig. 5

4.1.2.3 *Chilomastix bursa* Moskowitz, 1951, en *Podarcis dugesii*.

En la observación en fresco, se diferencia perfectamente del resto de los protozoos existentes por su movimiento característico, lento, con una ligera vibración al girar. El citostoma se aprecia claramente, así como la prolongación caudal de algunos ejemplares.

Es un protozoo frecuente, con una prevalencia del 60%, lo mismo en Madeira que en Deserta Grande.

Ch. bursa se puede presentar en dos tipos: alargado con extremo caudal muy desarrollado (Lámina IV), y rechoncho con extremo caudal ausente o con una espina ligeramente pronunciada (Lámina V).

Se hicieron por separado las mediciones de las dos formas. La Tabla V corresponde al tipo alargado, y la Tabla VI al redondeado.

En un mismo hospedador se pueden encontrar estas dos conformaciones. El tipo redondeado, probablemente constituye ejemplares más jóvenes que pueden estar algo hinchados por el plasma utilizado en el frotis o por la presión osmótica del contenido intestinal.

Los ejemplares alargados son de mayor tamaño, presentando generalmente una ligera torsión en el extremo posterior.

Algunos ejemplares de menor tamaño presentan también una ligera torsión en el extremo caudal, pero son más frecuentes los ejemplares con una proyección caudal recta y corta (Lámina V, Figuras 7 y 8).

El tipo alargado generalmente tiene tres flagelos anteriores casi de igual longitud (Tabla V) (flagelo I: 9,2 μm; II: 9,0 μm; III: 7,8 μm).

En el tipo rechocho (Tabla VI) se aprecia un flagelo que es más corto que los otros dos anteriores (I: 9,1 μm; II: 9,0 μm; III: 4,9 μm). Sin embargo, en otros ejemplares (Lámina V, Figura 5) los 3 flagelos eran de la misma longitud, como en el caso del tipo alargado.

El flagelo IV es el citostomal y puede encontrarse dentro del citostoma o fuera de éste, es aproximadamente de la misma longitud en los dos tipos de conformaciones (5,4 μm).

Se aprecian claramente las dos fibrillas que bordean al citostoma, una más larga y en forma de J y la otra casi recta, la longitud del citostoma es aproximadamente 1/2 de la longitud del cuerpo (sin incluir el extremo caudal).

El núcleo es de pequeño tamaño (1,1 x 1,7 μm), redondo, y en los frotis más extendidos (Lámina V, Figura 3) se aprecia un halo blanco alrededor que está constituído por la membrana nuclear.

El citoplasma tiene el aspecto típico de los retortamonádidos, con vacuolas, bacterias y otras inclusiones alimenticias de gran tamaño.

Se apreciaron quistes con la forma típica de grano de uva, con una cubierta gruesa, observándose en su interior el núcleo y en algunos se diferenciaban los restos de las dos fibrillas citostómicas (Lámina V, Figura 4).

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii dugesii Milne-Edwards, 1829.
P. dugesii mauli Mertens, 1938.
LOCALIDAD: Archipiélago de Madeira.
HABITAT: Intestino grueso.

TABLA V: MEDIDAS DE Chilomastix bursa "tipo alargado" EN P. dugesii

	Mínimo	Máximo	Media
Longitud del cuerpo (con extremo caudal)	10,9	17,7	14,2
Anchura del cuerpo	4,0	9,6	5,8
Longitud del extremo caudal	3,9	7,0	5,5
Longitud del flagelo I	7,9	12,6	9,2
Longitud del flagelo II	7,9	9,7	9,0
Longitud del flagelo III	6,0	9,5	7,8
Longitud del flagelo citostomal	4,9	5,8	5,3
Longitud del surco citostomal	4,0	7,2	5,8
Tamaño del núcleo	0,9x0,9	1,9x2,9	1,1x1,7

TABLA VI: MEDIDAS DE Chilomastix bursa "tipo rechoncho" EN P. dugesii

	Mínimo	Máximo	Media
Longitud del cuerpo (con extremo caudal)	8,1	10,9	9,5
Anchura del cuerpo	6,9	9,8	8,5
Longitud del extremo caudal	2,0	4,2	2,8
Longitud del flagelo I	6,0	10,2	9,1
Longitud del flagelo II	6,0	10,1	9,0
Longitud del flagelo III	3,1	5,8	4,9
Longitud del flagelo citostomal	4,5	5,9	5,4
Longitud del surco citostomal	4,9	6,5	5,6
Tamaño del núcleo	0,8x0,7	1,4x1,9	1,0x1,5

Todas las dimensiones están en micrómetros.

LAMINA IV

Chilomastix bursa en conformación tipo "alargado"

Figuras 1, 2, 4, 5 y 6.- Formas típicas con ligera torsión en el extremo caudal.

Figura 3.- Quiste con forma de grano de uva.

(Todas teñidas con Giemsa).

LAMINA IV



Fig. 1

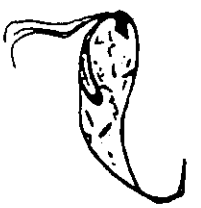


Fig. 2



Fig. 3





Fig. 6



Fig. 4



Fig. 5

LAMINA V

Chilomastix bursa en conformación tipo "rechoncho".

Figuras 1, 2, 3, 5 y 6.- Ejemplares redondeados, algo hinchados y sin proyección caudal, mostrando un flagelo anterior más corto.

Figura 4.- Quiste, apreciándose el núcleo y las dos fibrillas citostómicas.

Figuras 7 y 8.- Ejemplares de pequeño tamaño con una espina caudal aguda.

(Todas teñidas con Giemsa).

LAMINA V



Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3



Fig. 4



Fig. 5

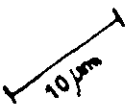




Fig. 6



Fig. 7



Fig. 8

4.1.2.4 Monocercomonoides lacertae (Tanabe, 1933) Moskowitz, 1951 en Podarcis dugesii.

En observaciones en fresco se puede diferenciar del resto de los posibles protozoos existentes, por su pequeño tamaño, por la forma del cuerpo, y por los movimientos ligeramente más lentos y algo distintos que los Monocercomonas.

En contraste de fases se aprecia además el citoplasma muy oscuro, por la gran cantidad de gránulos y vacuolas que contienen.

La descripción de la especie se realiza a partir de las observaciones en preparaciones teñidas.

Se caracteriza por presentar un tamaño pequeño, de forma ovalada, con el extremo anterior redondeado, ocupado en su mayor parte por un núcleo bastante grande, rodeado por un halo blanco festoneado que le da un aspecto característico. En el interior del núcleo se aprecian diversos gránulos de cromatina que se tiñen más intensamente.

El citoplasma es muy vacuolado y suelen presentar, por tinción de Giemsa, dos zonas de distinta coloración: azul en la parte anterior y de color rosa claro o anaranjado en la posterior (Lámina VI, Figuras 2, 3 y 4). Se aprecia la estructura del axostilo, atravesando el cuerpo, de calibre uniforme y semejante al que presentan los flagelos, fuerte y recto (Figuras 1 y 2), sobresaliendo por la parte posterior, en algunos ejemplares, a una considerable distancia (Figuras 4, 5 y 6).

Tienen 4 flagelos que se reparten en grupos de dos, originándose cada uno de un cinetosoma. Tres de ellos son ligeramente desiguales en longitud y el cuarto mucho más largo: el flagelo más corto, I, oscila entre 7,2-13,9 μm (media 10,2); el flagelo II, 8,4-15,1 μm (media 11,2); el flagelo III, 9,9-16,2 μm (media 14.3); y el cuarto flagelo, el más largo, varía entre 15,9-24,5 μm, presentando una media de 20,1 μm. En algunos ejemplares se puede distinguir, en el extremo final del flagelo, una porción más fina o acronema.

En organismos bien diferenciados se puede reconocer una pelta en la parte superior, encima del núcleo.

El funículo es una varilla muy fina y corta, que únicamente se puede apreciar con tinción de Plata.

Las dimensiones de los parásitos se relacionan en la Tabla VII.

La prevalencia fue superior en Deserta Grande (30%) que en la Isla de Madeira (18,18%).

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii dugesii Milne-Edwards, 1829.
P. dugesii mauli Mertens, 1938.

LOCALIDAD: Archipiélago de Madeira.

HABITAT: Intestino grueso.

TABLA VII: MEDIDAS DE Monocercomonoides lacertae EN P. dugesii

	Mínimo	Máximo	Media
Longitud del cuerpo (con extremo caudal)	6,5	10,9	8,2
Anchura del cuerpo	3,0	6,8	4,9
Longitud de la proyección axostilar	0,9	3,9	1,9
Longitud del flagelo I	7,2	13,9	10,2
Longitud del flagelo II	8,4	15,1	11,2
Longitud del flagelo III	9,9	16,2	14,3
Longitud del flagelo IV	15,9	24,5	20,1
Tamaño del núcleo	1,7x1,9	2,9x3,8	2,3x2,9

Todas las medidas están en micrómetros.

LAMINA VI

Monocercomonoides lacertae

Figuras 1-5, 7 y 8.- Forma general.
Figura 6.- Forma pequeña de axostilo muy largo.

(Todas teñidas por Giemsa).

LAMINA VI



Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3



Fig. 4



Fig. 5



Fig. 6



Fig. 7

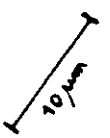




Fig. 8

4.1.2.5 Descripción de Monocercomonas 1 sp.

En observación en fresco se aprecian como formas ovaladas, pequeñas, con gran número de inclusiones y gránulos en el citoplasma. Son muy activos, batiendo sus flagelos sincrónicamente, y desplazándose con movimientos muy rápidos.

En preparaciones teñidas presentan una forma ovoide o piriforme, con el extremo anterior redondeado que se va estrechando hacia el extremo posterior. El citoplasma no es uniforme por llevar gran número de inclusiones y gránulos que se tiñen más o menos intensamente de azul-violeta por Giemsa, dándole un aspecto característico, también se aprecian gran número de vacuolas alimenticias.

Los cinetosomas, situados en la parte anterior del cuerpo, dan origen a 3 flagelos anteriores, desiguales en longitud que se encuentran juntos en un haz. El más corto mide 9,8 μm, los otros dos miden 12,9 y 14,7 μm por término medio. El flagelo posterior o recurrente no es muy largo, tiene 16,1 μm de media y alcanza los 18,8 μm en algunos ejemplares, termina en una porción más fina de acronema.

La pelta se encuentra en la parte anterior del cuerpo, en algunos ejemplares se ha visto claramente en forma de hoz, en otros aparece enmascarada por los gránulos o acúmulos intensamente teñidos del citoplasma.

El axostilo, de estructura tubular, es relativamente grueso y ancho, se proyecta en una punta cónica hacia el exterior, con una espina muy fina, oscila entre 1,2-3,6 μm. No se aprecian gránulos endoaxostilares, pero sí presenta anillo cromático periaxostilar, la proyección axostilar se hace ligeramente más ancha, para posteriormente ahusarse en una punta cónica, terminando en un filamento muy fino. En ocasiones se aprecia la trayectoria del tronco axostilar atravesando el citoplasma (Lámina VII, Figura 2); en otros ejemplares sólo se aprecia la punta cónica.

El núcleo es de tamaño grande, 1,9 x 2,9 μm de media, con forma irregular: redondo, ovalado, reniforme, etc.

Se apreciaron escasos ejemplares en conformación pseudoquística (Figura 6).

Monocercomonas 1 sp. apareció con un 60% de prevalencia en Madeira y un 20% en Deserta Grande.

Las dimensiones de los parásitos encontrados se relacionan en la Tabla

VIII.

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii dugesii Milne-Edwards, 1829.
P. dugesii mauli Mertens, 1938.
LOCALIDAD: Archipiélago de Madeira.
HABITAT: Intestino grueso.

TABLA VIII: MEDIDAS DE Monocercomonas 1 sp. EN P. dugesii

	Mínimo	Máximo	Media
Longitud del cuerpo (sin proyección axostilar)	5,9	10,8	8,8
Anchura del cuerpo	2,5	5,9	4,7
Longitud de la proyección axostilar	1,2	3,6	2,3
Longitud del flagelo I	8,0	10,9	9,8
Longitud del flagelo II	10,9	14,8	12,9
Longitud del flagelo III	11,9	16,4	14,5
Longitud del flagelo recurrente	11,9	18,8	16,1
Tamaño del núcleo	1,0x2,0	2,9x3,9	1,9x2,9

Todas las medidas están en micrómetros.

LAMINA VII

Monocercomonas 1 sp.

Figuras 1, 3-5 y 7.- Citoplasma mostrando gran número de inclusiones y gránulos teñidos intensamente.

Figura 2.- Se aprecia la trayectoria del axostilo atravesando el cuerpo.

Figura 6: Organismo redondeado en conformación pseudoquística.

(Todos teñidos por Giemsa).

LAMINA VII



Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3



Fig. 4



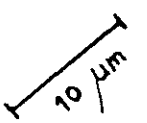
Fig. 5



Fig. 6



Fig. 7



4.1.2.6 Descripción de Monocercomonas 2 sp. tipo colubrorum.

En observación en fresco se aprecian formas piriformes u ovales de tamaño relativamente pequeño, que nadan con movimientos rápidos sin seguir una determinada trayectoria.

Presentan una forma piriforme, con el extremo anterior más ancho y redondeado, ahusándose hacia el extremo posterior que es puntiagudo. Tienen un tamaño relativamente pequeño de 4,9-11,1 μm (media de 7,5 μm) por 2,2-5,6 μm (media 3,4 μm) excluyendo la proyección axostilar.

En los organismos bien diferenciados se pueden apreciar unos gránulos dispuestos en filas de tres a la altura del núcleo (Lámina VIII, Figuras 1, 2 y 3). El citoplasma presenta zonas más pigmentadas, granuladas, así como pequeñas vacuolas.

En el extremo anterior se encuentran los cinetosomas que dan origen a tres flagelos desiguales en longitud dirigidos anteriormente, siendo uno un poco más corto que los otros dos, y éstos últimos, casi de igual longitud, aparecen normalmente aglutinados, lo que dificulta su medición.

El cuarto flagelo, el recurrente, dirigido hacia la parte posterior, es el más largo, midiendo 2 o 3 veces la longitud del cuerpo.

La pelta, con forma de media luna, se tiñe intensamente y se encuentra contigua a la pared del cuerpo en su borde superior, cerca del origen de los flagelos anteriores.

El axostilo es fino, pudiéndose apreciar su trayectoria a través del citoplasma, se va ahusando gradualmente hasta terminar en una punta muy fina, que puede estar retorcida o doblada, lo que indica flexibilidad. No se aprecia ningún ensanchamiento en la parte anterior, que pudiera evidenciar la existencia de un capítulo, ni tampoco se aprecian gránulos endoaxostilares ni anillos periaxostilares.

El núcleo tiene forma triangular u ovalada, está situado a 1/3 del extremo anterior del cuerpo, presenta gránulos de cromatina en el borde anterior que se tiñen más intensamente.

Monocercomonas 2 sp. tipo colubrorum presentó una prevalencia del 60% en Deserta Grande, y del 36,36% en Madeira.

Las dimensiones de los parásitos encontrados en P. dugesii se indican en la Tabla IX.

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii dugesii Milne-Edwards, 1829.
P. dugesii mauli Mertens, 1938.
LOCALIDAD: Archipiélago de Madeira.
HABITAT: Intestino grueso.

TABLA IX: MEDIDAS DE Monocercomonas 2 sp. tipo colubrorum EN P. dugesii

	Mínimo	Máximo	Media
Longitud del cuerpo (sin proyección axostilar)	4,9	11,1	7,5
Anchura del cuerpo	2,2	5,6	3,4
Longitud de la proyección axostilar	1,0	5,2	2,8
Longitud del flagelo I	9,8	14,2	11,4
Longitud del flagelo II	10,8	16,7	15,6
Longitud del flagelo III	13,6	17,1	15,7
Longitud del flagelo recurrente	15,0	20,7	18,3
Tamaño del núcleo	1,0x2,0	2,0x2,4	1,5x2,1

Todas las medidas están en micrómetros.

LAMINA VIII

Monocercomonas 2 sp. tipo colubrorum.

Figuras 1-7.- Formas típicas.

(Todas teñidas por Giemsa).

LAMINA VIII



Fig. 1

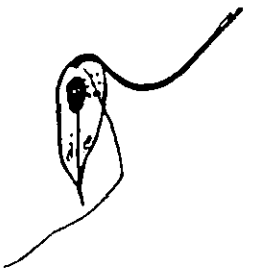


Fig. 2

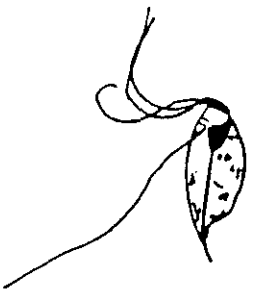


Fig. 3

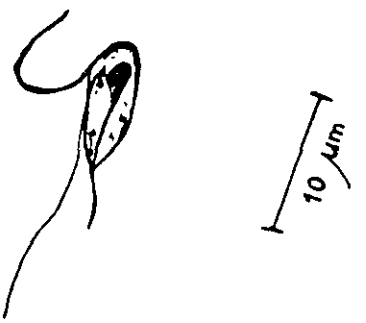


Fig. 4

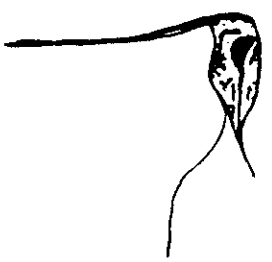


Fig. 5



Fig. 6



Fig. 7

4.1.2.7 Descripción de Monocercomonas 3 sp. tipo maculatus.

En preparaciones teñidas, la forma del parásito varía entre esférica, piriforme u oval alargarda. El citoplasma no se tiñe uniformemente, presentando zonas de máculas grandes y redondeadas, en la parte anterior y posterior del cuerpo, teñidas de violeta claro por el método de Giemsa. En las formas más redondeadas, las máculas pueden aparecer dispersas por todo el cuerpo, quizá por estar más extendidos o por encontrarse en una fase distinta de desarrollo. En el citoplasma también pueden apreciarse gránulos aislados, así como alguna vacuola.

Los cinetosomas situados en el extremo anterior del cuerpo, dan origen a tres flagelos anteriores y uno recurrente. Los flagelos son desiguales en longitud, siendo uno más corto que los otros dos. El flagelo más corto es aproximadamente tan largo como el cuerpo, mientras que los otros dos son mayores, de una longitud 1,5 veces superior a la del cuerpo. Los tres flagelos generalmente se presentan juntos en un haz, y corren próximos entre sí. El flagelo recurrente es el más largo, midiendo dos veces o más la longitud del cuerpo; en ocasiones, parece estar fijado a la superficie del cuerpo en un cierto trecho antes de quedar libre.

Es difícil apreciar la presencia o ausencia de pelta, debido al enmascaramiento de la zona por las máculas presentes. No se observa filamento accesorio.

El axostilo es hialino y relativamente fino, sobresale por la parte inferior y termina en una punta cónica. No se aprecian gránulos endoaxostilares ni anillo cromático periaxostilar.

Núcleo relativamente grande, de forma redondeada, arriñonada o simplemente irregular. Por Giemsa se tiñe de color rosa claro, diferenciándose de las máculas que se tiñen de color violeta intenso.

La prevalencia de Monocercomonas 3 sp. tipo maculatus en Madeira fue del 16,36%, y en Deserta Grande del 90%.

Las dimensiones del parásito se expresan en la Tabla X.

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii dugesii Milne-Edwards, 1829.
P. dugesii mauli Mertens, 1938.
LOCALIDAD: Archipiélago de Madeira.
HABITAT: Intestino grueso.

TABLA X: MEDIDAS DE Monocercomonas 3 sp. tipo maculatus EN P. dugesii

	Mínimo	Máximo	Media
Longitud del cuerpo (sin proyección axostilar)	7,9	10,3	8,7
Anchura del cuerpo	2,9	5,8	4,5
Longitud de la proyección axostilar	1,9	2,6	2,0
Longitud del flagelo I	5,0	5,0	5,0
Longitud del flagelo II	7,9	9,8	8,9
Longitud del flagelo III	10,8	14,7	12,3
Longitud del flagelo recurrente	12,8	22,6	17,6
Tamaño del núcleo	0,9x1,8	2,0x3,0	1,5x2,2

Todas las medidas están en micrómetros.

LAMINA IX

Monocercomonas 3 sp. tipo maculatus.

Figuras 1-5.- En todas las figuras se observan los gránulos o máculas, típicos de esta especie.

(Todos ellos teñidos por Giemsa).



Fig. 1

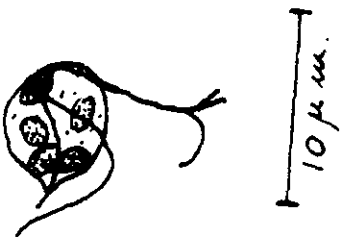


Fig. 2



Fig. 3



Fig. 4



Fig. 5

4.1.2.8 Tritrichomonas augusta Alexeieff, 1911, en Podarcis dugesii.

En la observación en fresco destacan notablemente del resto de los protozoos existentes por su gran tamaño y por la presencia de una membrana ondulante muy manifiesta.

Sus dimensiones se representan en la Tabla XI.

En preparaciones teñidas se han apreciado formas redondeadas, en estado de pseudoquistes, donde el axostilo se dobla y el cuerpo llega a hacerse esférico, como las Figuras 4, 6 y 7 mostradas en la Lámina X.

No consideramos necesario extendernos más en los aspectos morfológicos, ya que ha sido tratado con gran detalle en diferentes ocasiones por diversos autores (Samuels, 1941; Buttrey, 1954; Carrera, 1984; y Castaño, 1985, entre otros).

Tritrichomonas augusta resultó tener la prevalencia más alta en Deserta Grande (90%), siendo en Madeira también elevada (72,76%).

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii dugesii Milne-Edwards, 1829.
P. dugesii mauli Mertens, 1938.
LOCALIDAD: Archipiélago de Madeira.
HABITAT: Intestino grueso.

TABLA XI: MEDIDAS DE Tritrichomonas augusta EN P. dugesii

	Mínimo	Máximo	Media
Longitud del cuerpo (sin proyección axostilar)	9,8	19,7	14,3
Anchura del cuerpo	3,9	9,8	7,0
Longitud de la proyección axostilar	2,9	7,8	5,4
Longitud del flagelo I	---	---	11,0
Longitud del flagelo II	---	---	13,0
Longitud del flagelo III	11,8	19,7	16,0
Longitud del flagelo libre	9,8	16,7	12,5
Tamaño del núcleo	1,9x2,9	2,3x4,9	2,1x4,1

Todas las medidas están en micrómetros.

LAMINA X

Tritrichomonas augusta.

Figuras 1, 2, 3, 4 y 5.- Muestran la estructura general; con la porción anterior del axostilo dilatada, formando el capítulo, donde se aloja el núcleo; pelta en la región más anterior, de pequeño tamaño; axostilo marcadamente ancho, con anillo periaxostilar a partir del cual se ahusa bruscamente.

Figura 6.- Ejemplar que tiende a hacerse esférico.

Figura 7.- Organismo totalmente redondeado, con la membrana ondulante en su interior, formando un pseudoquiste.

(Todos ellos teñidos por Giemsa)

LAMINA X



Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3

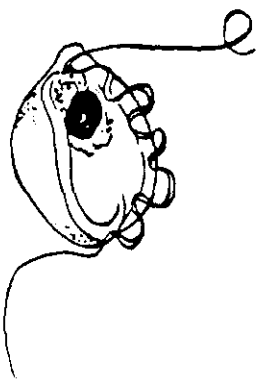


Fig. 4



Fig. 5

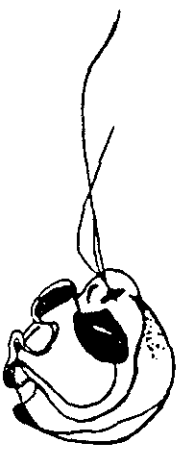
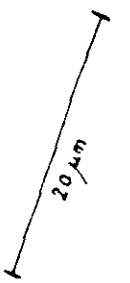


Fig. 6



Fig. 7



4.1.2.9 Trichomitus batrachorum (Perty, 1852) Honigberg, 1963 (nueva comb.)

En las preparaciones en fresco aparece como un protozoo de pequeño tamaño, con respecto a los otros trichomonádidos, de cuerpo oblongo y una punta axostilar larga y fina; se observa el clásico movimiento de la membrana ondulante, y sus desplazamientos son rápidos y un poco a saltos; de los tres flagelos anteriores, lanza uno repetidas veces, a un ritmo característico, mientras que los otros dos permanecen juntos. Su número generalmente es escaso, apareciendo con una prevalencia del 30% en Deserta Grande, y del 27,27% en Madeira.

En las tinciones aparece con las características indicadas por otros autores (Lámina XI).

Se han podido observar, en las preparaciones teñidas, ejemplares con la membrana ondulante con distinto grado de desarrollo: en unos era larga, hasta el final del cuerpo, con grandes ondulaciones, mientras que en otros solamente llegaba a la porción media del mismo; caracteres, que junto a otros, como: estructura del axostilo, aparato parabasal, etc., indican la posibilidad, según Honigberg, 1963, de que puedan existir más de una especie de Trichomitus.

Las medidas de nuestros ejemplares vienen dadas en la Tabla XII.

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii dugesii Milne-Edwards, 1829.
P. dugesii mauli Mertens, 1938.
LOCALIDAD: Archipiélago de Madeira.
HABITAT: Intestino grueso.

TABLA XII: MEDIDAS DE Trichomitus batrachorum EN P. dugesii

	Mínimo	Máximo	Media
Longitud del cuerpo	8,8	9,8	9,3
Anchura del cuerpo	5,9	5,9	5,9
Longitud del flagelo I	19,6	21,6	20,6
Longitud del flagelo II	15,0	16,0	15,7
Longitud del flagelo III	14,0	15,0	14,7
Tamaño del núcleo	2,5x4,0	2,8x4,7	2,6x4,2

Todas las medidas están en micrómetros.

LAMINA XI

Trichomitus batrachorum.

Figuras 1-5.- Distintas formas en que aparece.

(Todos ellos teñidos por Giemsa).

LAMINA XI



Fig. 1

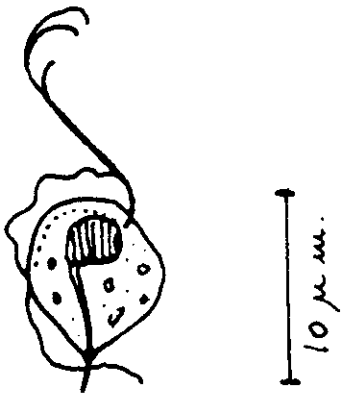


Fig. 2



Fig. 3



Fig. 4



Fig. 5

4.1.2.10 Blastocystis enterocola Alexeieff, 1911

Como demuestran sus prevalencias (Tablas I y II), resultó ser el parásito más abundante en Madeira (85,45%), y el segundo mayoritario en Deserta Grande (70%), *después de Tritrichomonas.*

La forma predominante fue la denominada "forma vacuolar", por presentar un cuerpo en la parte central, que daba el aspecto de una gran vacuola, quedando el resto de los órganulos desplazados a la periferia. En ocasiones aparecen formas "hialinas", sin vacuola central, con citoplasma uniformemente teñido, y con uno o varios núcleos (Figura 7).

Debido a la alta densidad de parasitación, se aprecian frecuentemente en la observación directa, presentando un aspecto traslúcido, con los bordes algo más reforzados que la zona media. Pero es en las preparaciones teñidas por Giemsa donde podemos observar las particularidades morfológicas que le caracterizan.

El tamaño medio más frecuente oscila entre 19 x 19 μm y 7 x 7 μm. En la Lámina XII se representan diversas formas con gran variedad de tamaños. El número de núcleos que contienen oscila entre 1 y 4, siendo las formas con 1 ó 2 núcleos las más frecuentes. En las zonas periféricas, junto a los núcleos, se aprecian pequeñas vacuolas características.

La presencia de Blastocystis en P. duqesii no parece causarles graves trastornos, a pesar de encontrarse en gran abundancia, su vitalidad era normal, incluso en aquellos casos en que la densidad de parasitación fue muy elevada.

LAMINA XII

Blastocystis enterocola.

Figuras 1-6.- Formas vacuoladas de diferentes tamaños.
Figura 7.- Forma hialina.

(Todos ellos teñidos por Giemsa).

LAMINA XII



Fig. 1

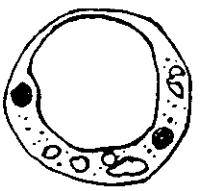


Fig. 2

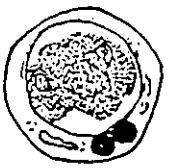


Fig. 3



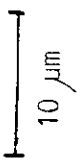
Fig. 4



Fig. 5



Fig. 6



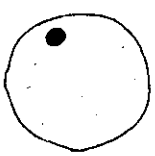


Fig. 7

4.2 RESULTADOS DE TREMATODOS

4.2.1 Distribución y porcentajes

El estudio helmintológico de 931 ejemplares de Podarcis dugesii Milne-Edwards, 1829, procedentes de 28 biotopos de las islas de Madeira y Porto Santo, ha proporcionado el hallazgo de dos especies de Trematodos Digenea pertenecientes a los géneros Leucochloridium (Leucochloridiidae, Leucochloridiinae) y Mesocoelium (Brachycoelidae, Mesocoelinae). Así mismo, se examinaron 24 lacértidos de P. dugesii mauli Mertens, 1938, endémica de Deserta Grande, encontrándose sólo representantes del género Mesocoelium.

En la Tabla XIII se analiza detalladamente el número de hospedadores recogidos en cada localidad, así como los que resultaron positivos a digénidos y sus parámetros parasitológicos (prevalencia e intensidad de parasitación).

Hay que destacar que los resultados reflejados en la tabla se refieren a M. monas, ya que solo aparecieron 5 ejemplares de Leucochloridium sp., en 3 hospedadores recogidos en Eira do Serrado (Madeira), los cuales mostraban una intensidad media de parasitación de 1,66 y una prevalencia de 0,4%.

TABLA XIII

LOCALIDAD	Nº HOSP.	HOSP. +	PREVALENCIA (%)	INT. PARASIT.
MADEIRA				
Porto Moniz	37	3	8,11	2,66
Ponta do Pargo	80	40	50,00	2,97
Faja da Ovelha	24	7	29,16	5,14
Prazeres	13	5	38,46	1,60
Ribeira da Janela	5	0	0,00	0,00
Calheta	28	13	46,43	3,00
Seixal	56	3	5,36	1,33
Madalena do Mar	74	35	47,29	8,08
Sao Vicente	34	8	23,53	1,75
Serra de Agua	30	12	40,00	1,66
Ribeira Brava	25	4	16,00	6,75
Cabo Girao	53	14	26,41	2,71
Câmara de Lobos	24	2	8,33	2,00
Eira do Serrado	61	28	45,90	2,75
Sao Jorge	12	1	8,33	1,00
Cruzinho	35	7	20,00	3,28
Porto da Cruz	34	0	0,00	0,00
Funchal	30	0	0,00	0,00
Joao Frinho	30	3	10,00	2,33
Gaula	31	5	16,13	3,80
Ponta Sao Lourenço	34	1	2,94	1,00
	750	191	25,46 %	3,86
PORTO SANTO				
Ponta da Calheta	10	0	0,00	0,00
Pico de Ana Ferreira	19	1	5,26	1,00
Espíritu Santo	20	0	0,00	0,00
Vila Baleira	49	0	0,00	0,00
Pé do Pico	23	13	56,52	2,54
Pedregal de Dentro	18	1	5,55	1,00
Serra de Fora	42	8	19,05	2,25
	181	23	12,71 %	2,30
DESERTA GRANDE				
Doca	24	2	8,33	3,00
	24	2	8,33 %	3,00

4.2.2 Características de los trematodos encontrados

4.2.2.1 *Leucochloridium* sp. en *P. dugesii* de Madeira

Cuerpo oval con los extremos redondeados, de 2,30 a 3,55 mm de longitud y una anchura máxima de 1,22 a 1,83 mm hacia la mitad del cuerpo. Cutícula con espinas que van disminuyendo de tamaño hacia su parte posterior. Ventosas casi iguales. La ventosa oral, de mayor tamaño, mide 0,34-0,47 x 0,33-0,46 mm; la ventosa ventral o acetábulo se encuentra próxima a la ventosa oral en la mitad anterior del cuerpo, y mide 0,20-0,37 x 0,23-0,39 mm. Prefaringe y esófago ausentes. Faringe globular midiendo 0,09-0,15 x 0,12-0,15 mm. Los ciegos intestinales forman un arco en su parte anterior, por encima del acetábulo y se extienden hasta casi el extremo final del cuerpo. No tienen la misma longitud y miden de 2,1 a 2,86 mm uno, y de 1,87 a 3,06 mm el otro.

Testículos casi al mismo nivel, lobulados, situados en el extremo posterior del cuerpo, midiendo 0,09-0,24 x 0,15-0,27 mm y 0,10-0,23 x 0,15-0,32 mm. Ovario (0,18-0,28 x 0,31-0,35 mm) con 4 ó 5 lóbulos largos y muy marcados, situado a la izquierda y por delante de los testículos. Cirro sin espinas y evaginado en algunos ejemplares. Bolsa del cirro con un tamaño de 0,15-0,18 x 0,07-0,08 mm. Reservorio vitelino alargado (0,19x0,05 mm) situado por encima y entre ambos testículos. Poro genital en el extremo posterior. Glándulas vitelógenas extendiéndose por la parte externa de los ciegos, comenzando a nivel de la zona acetabular hasta un poco antes de finalizar los ciegos intestinales. Viteloductos muy marcados. Ramas uterinas ocupando casi la totalidad del área intercecal. Huevos oscuros, pequeños y numerosos, midiendo 0,026-0,032 x 0,017-0,022 mm. Poro excretor dorsal y cercano al extremo posterior.

Las dimensiones se relacionan en la Tabla XIV, y los dibujos se corresponden con las Láminas XIII y XIV.

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii Milne-Edwards, 1829
LOCALIDAD: Madeira
HABITAT: Intestino grueso.

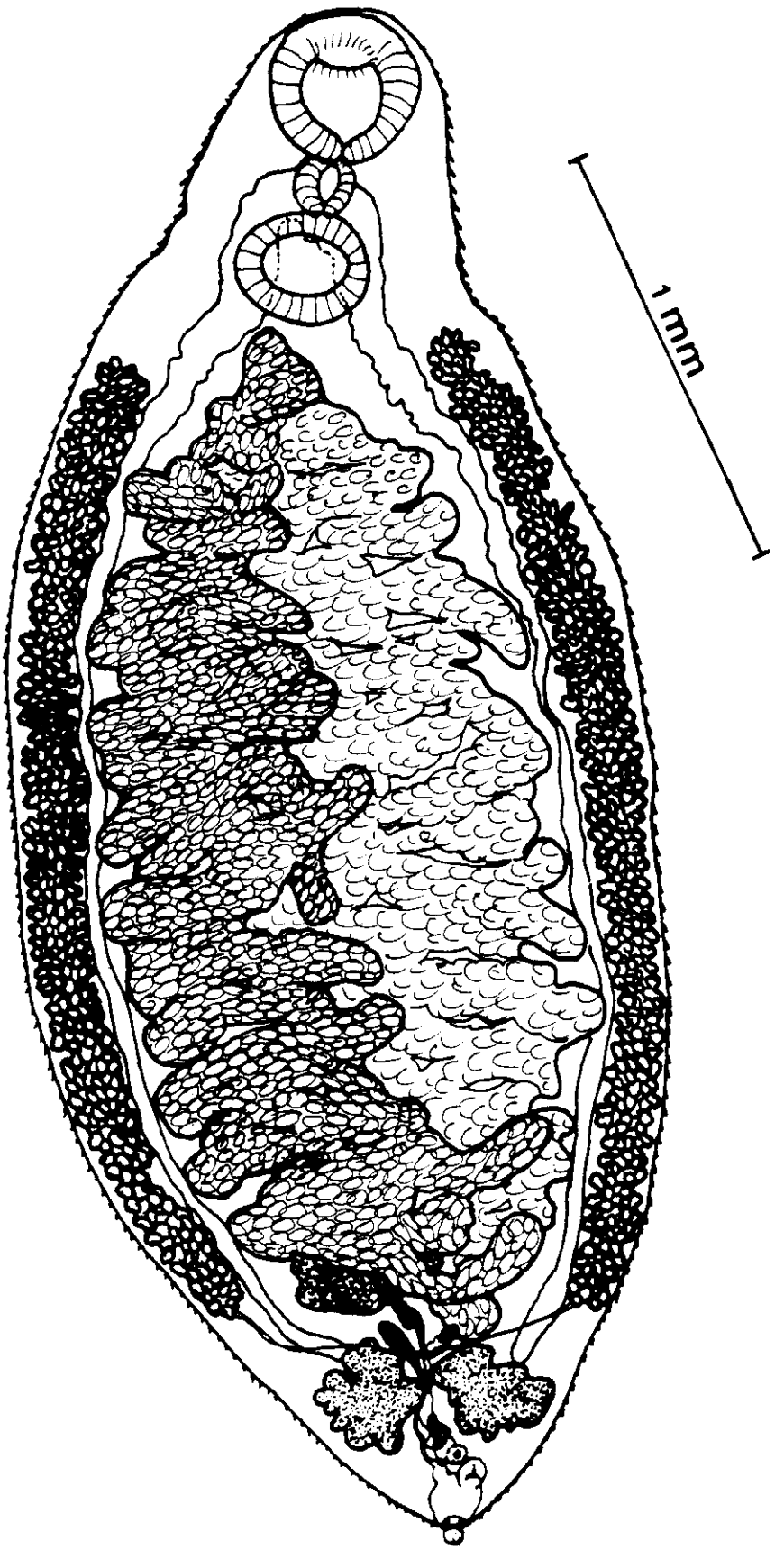
TABLA XIV - MEDIDAS EN mm DE Leucochloridium sp. EN Podarcis dugesii DE MADEIRA.

	Máximo-mínimo	Media
Longitud del cuerpo	3,55-2,3	3,033
Anchura corporal máxima	1,837-1,225	1,550
Ventosa oral	0,4704-0,3434x0,4606-0,3333	0,4022x0,3847
Ventosa ventral	0,3724-0,2020x0,3920-0,2323	0,2876x0,3249
Faringe	0,1507-0,1250x0,1500-0,0900	0,1352x0,1219
Testículo derecho	0,2744-0,1515x0,2450-0,0909	0,2328x0,1643
izquierdo	0,3234-0,1515x0,2323-0,1010	0,2425x0,1797
Ovario		0,2220x0,2010
Huevos	0,0325-0,0293x0,0225-0,0175	0,0314x0,0198
Longitud de los ciegos	2,866-2,100 3,062-1,875	2,5303 2,4687

LAMINA XIII

Leucochloridium sp.

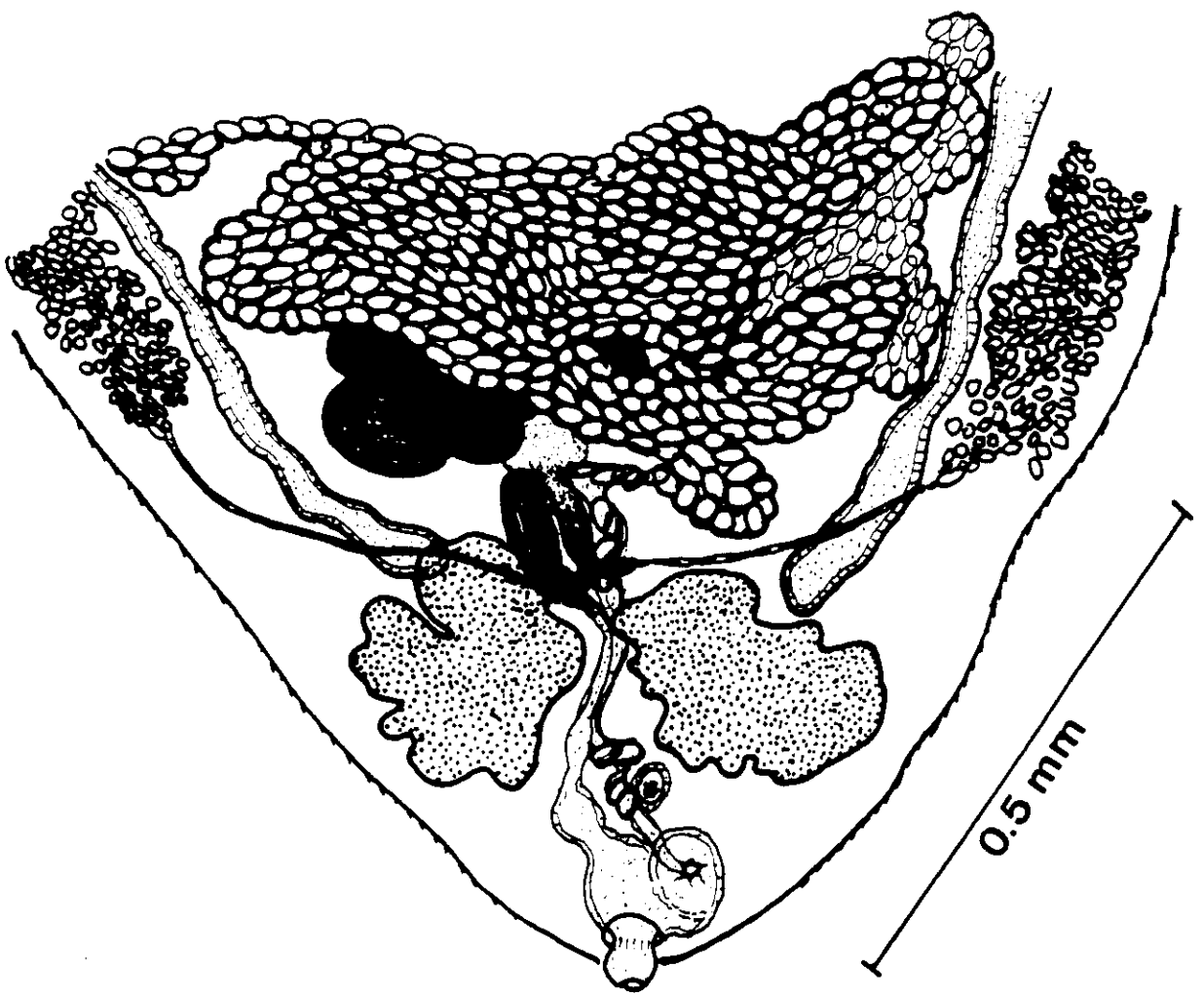
LAMINA XIII



LAMINA XIV

Leucochloridium sp. - Detalle del extremo posterior

LAMINA XIV



4.2.2.2 *Mesocoelium monas* en *P. dugesii* de Madeira

Cuerpo con los extremos redondeados, midiendo de 1,62 a 2,45 mm de longitud, por 0,27-0,52 mm de máxima anchura; cutícula espinosa; ventosa oral con 0,13-0,28 mm de longitud por 0,15-0,31 mm de anchura; acetábulo con 0,09-0,20 mm de longitud por 0,09-0,21 mm de anchura. Faringe globosa, muscular, con 0,05-0,062 mm de longitud por 0,05-0,075 mm de anchura.

Ciegos intestinales extendiéndose más abajo de la región ecuatorial del cuerpo, poro genital mediano o submediano en la región esofágica o faríngea; bolsa del cirro con una longitud de 0,075-0,20 mm y una anchura de 0,06 mm., encerrando vesícula seminal bilobulada, parte prostática y cirro; es preacetabular, pudiendo invadir el área de ese órgano. Testículos generalmente redondeados, con 0,12-0,17 mm de longitud por 0,11-0,15 mm de anchura, situados frecuentemente en la zona acetabular; ovario más o menos redondeado, postesticular, con 0,07-0,075 mm de diámetro, situándose en el campo de uno de los testículos, invadiendo o no la zona acetabular. Espermateca presente, próxima al ovario. Utero con ramas que ocupan la región posterior del cuerpo. Huevos parduscos, operculados, con saliente irregular en el poro posterior, de 0,035-0,050 mm de longitud por 0,025-0,030 mm de anchura. Glándulas vitelógenas relativamente bien desarrolladas, que se extienden desde la zona de la ventosa oral hasta la zona acetabular o hasta la zona de las gónadas. Poro excretor terminal; vesícula excretora en Y, con la rama impar larga.

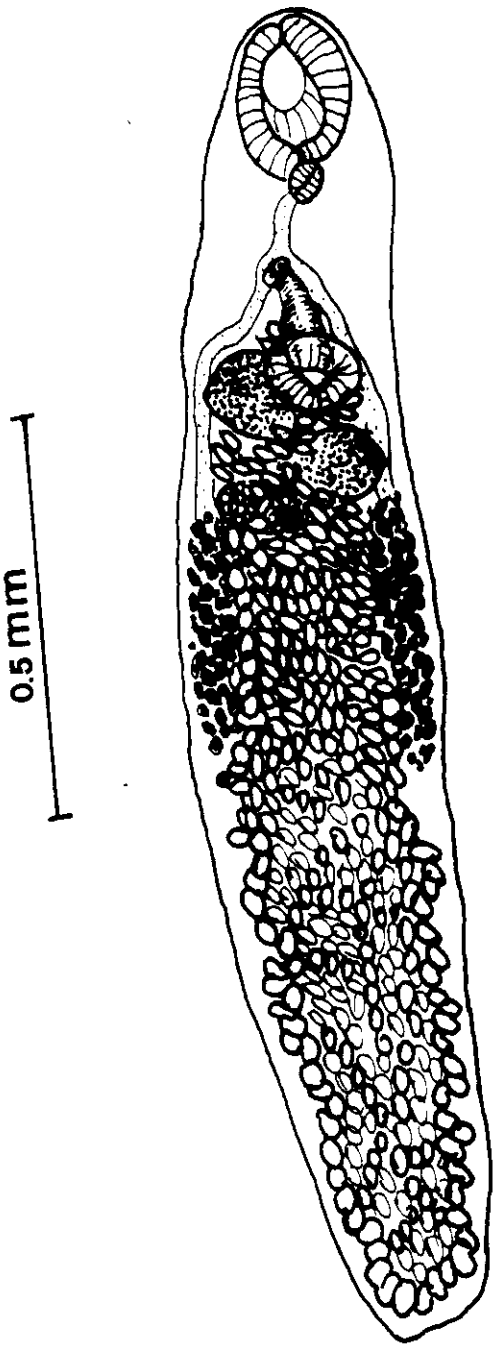
Los dibujos se corresponden con la Lámina XV.

HOSPEDADOR: *Podarcis dugesii dugesii* Milne-Edwards, 1829
Podarcis dugesii mauli Mertens, 1938
LOCALIDAD: Madeira, Porto Santo y Deserta Grande
HABITAT: Intestino grueso.

LAMINA XV

Mesocoelium monas

LAMINA XV



4.3 RESULTADOS DE NEMATODOS

4.3.1 DISTRIBUCION Y PORCENTAJES DE LAS ESPECIES ENCONTRADAS

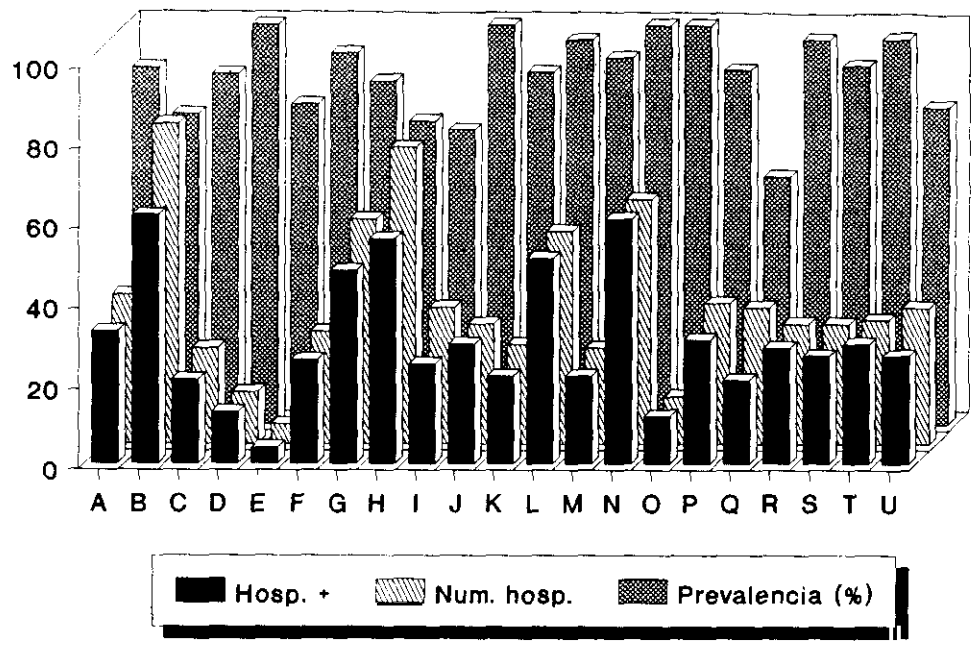
Se diseccionaron y estudiaron 931 ejemplares de Podarcis dugesii Milne-Edwards, 1829: 750 procedentes de 21 localidades de la isla de Madeira (prevalencia: 86,8%), y 181 recogidos en 7 biotopos de la isla de Porto Santo (prevalencia: 79,5%). Así mismo, se colectaron y examinaron 24 lacértidos de la subespecie P. dugesii mauli (Mertens, 1938), endemismo melánico de la isla Deserta Grande (prevalencia: 70,8%).

Los porcentajes de parasitación en las diferentes localidades prospectadas se indican en la Tabla XV y en las Gráficas IIIA y IIIB. La situación de dichas localidades se muestra en los mapas III, IV y V.

TABLA IV

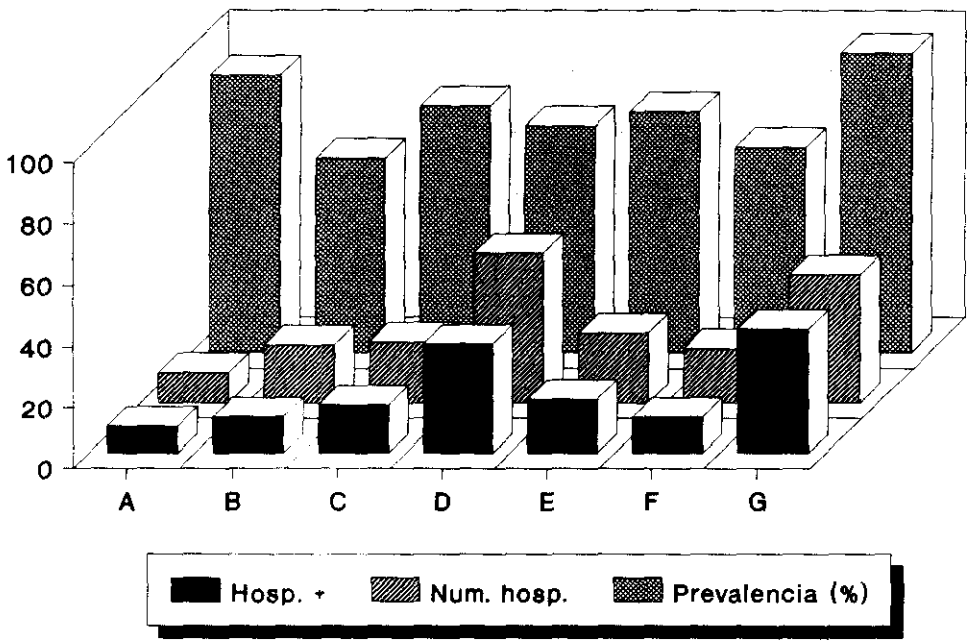
LOCALIDAD	Nº HOSP.	HOSP. +	PREVALENCIA (%)
MADEIRA			
Porto Moniz	37	33	89,19
Ponta do Pargo	80	62	77,50
Faja da Ovelha	24	21	87,50
Prazeres	13	13	100,00
Ribeira da Janela	5	4	80,00
Calheta	28	26	92,86
Seixal	56	48	85,71
Madalena do Mar	74	56	75,67
Sao Vicente	34	25	73,53
Serra de Agua	30	30	100,00
Ribeira Brava	25	22	88,00
Cabo Girao	53	51	96,23
Câmara de Lobos	24	22	91,67
Eira do Serrado	61	61	100,00
Sao Jorge	12	12	100,00
Cruzinho	35	31	88,57
Porto da Cruz	34	21	61,76
Funchal	30	29	96,66
Joao Frinho	30	27	90,00
Gaula	31	30	96,77
Ponta Sao Lourenço	34	27	79,41
	750	651	86,80 %
PORTO SANTO			
Ponta da Calheta	10	9	90,00
Pico de Ana Ferreira	19	12	63,20
Espíritu Santo	20	16	80,00
Vila Baleira	49	36	73,50
Pé do Pico	23	18	78,30
Pedregal de Dentro	18	12	66,70
Serra de Fora	42	41	97,62
	181	144	79,50 %
DESERTA GRANDE			
Doca	24	17	70,80
	24	17	70,80 %

GRAFICA III A - PARASITACION POR LOCALIDADES EN MADEIRA



A - Porto Moniz
B - Ponta do Pargo
C - Faja da ovelha
D - Prazeres
E - Ribeira da Janela
F - Calheta
G - Seixal
H - Madalena do Mar
I - Sao Vicente
J - Serra de Agua
K - Ribeira Brava
L - Cabo Girao
M - Câmara de Lobos
N - Eira do Serrado
O - Sao Jorge
P - Cruzinho
Q - Porto da Cruz
R - Funchal
S - Joao Frinho
T - Gaula
U - Ponta Sao Lourenço

GRAFICA III B - PARASITACION POR LOCALIDADES EN PORTO SANTO



A - Ponta da Calheta
B - Pico de Ana Ferreira
C - Espiritu Santo
D - Vila Baleira
E - Pé do Pico
F - Pedregal de Dentro
G - Serra de Fora

Hemos encontrado 4 especies diferentes y una subespecie de nematodos pertenecientes a los géneros: Thelandros, Parapharyngodon, Skrjabinelazia y Spinicauda. La distribución de estos helmintos en las distintas localidades se muestra en la Tabla XVI y en las Gráficas IVA y IVB.

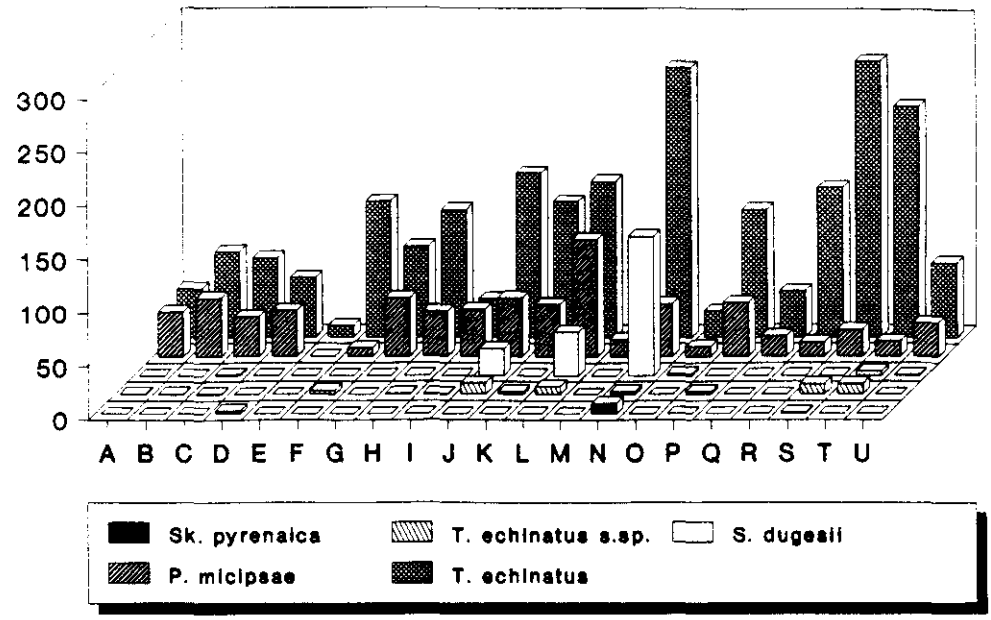
TABLA XVI

LOCALIDAD	1	2	3	4	5
MADEIRA					
Porto Moniz	46	1	42	---	---
Ponta do Pargo	80	1	55	---	---
Faja da Ovelha	74	1	37	1	---
Prazeres	56	---	43	---	3
Ribeira da Janela	11	---	---	---	---
Calheta	127	4	8	---	---
Seixal	85	---	55	---	---
Madalena do Mar	119	1	42	---	---
Sao Vicente	36	1	44	---	---
Serra de Agua	153	11	55	25	---
Ribeira Brava	127	3	49	---	---
Cabo Girao	146	8	110	41	---
Câmara de Lobos	95	---	16	---	---
Eira do Serrado	255	3	50	131	10
Sao Jorge	25	---	9	2	---
Cruzinho	120	3	51	---	---
Porto da Cruz	44	---	19	---	---
Funchal	141	---	13	---	---
Joao Frinho	261	10	25	---	1
Gaula	217	10	14	4	---
Ponta Sao Lourenço	71	---	32	1	---
	2289	57	769	205	14
PORTO SANTO					
Ponta da Calheta	14	---	15	---	---
Pico de Ana Ferreira	16	---	5	---	---
Espíritu Santo	83	1	26	---	---
Vila Baleira	89	3	29	---	1(*)
Pé do Pico	38	---	15	---	---
Pedregal de Dentro	12	---	16	---	---
Serra de Fora	166	5	19	---	2(*)
	418	9	125	---	3(*)
DESERTA GRANDE					
Doca	48	---	19	3	---
	48	---	19	3	---

(*) Larvas de 4° estado.

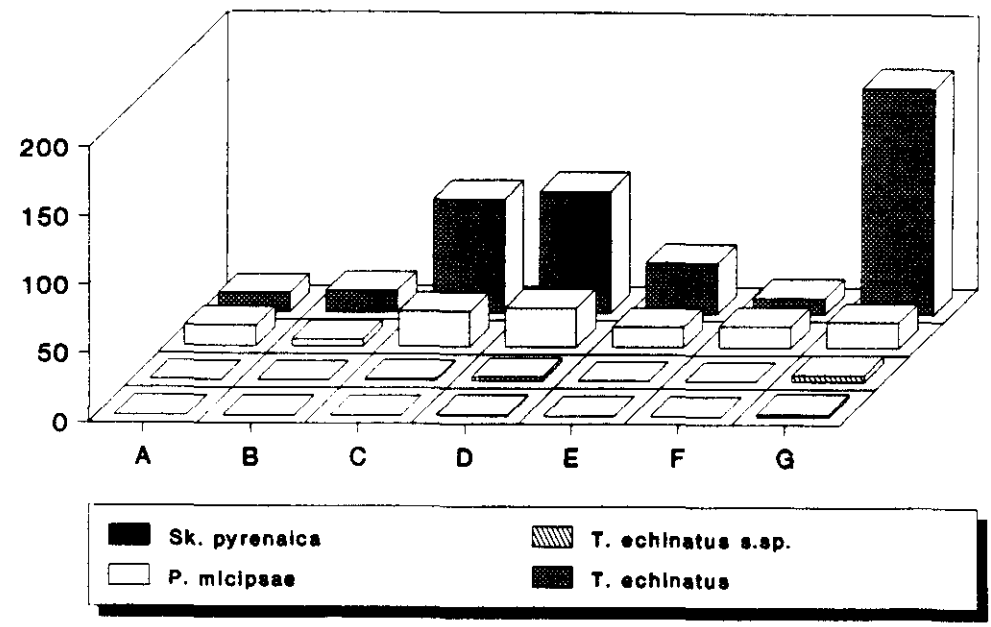
1 - T. echinatus
2 - T. echinatus s.sp. (machos)
3 - P. micipsae
4 - S. dugesii
5 - Sk. pyrenaica

GRAFICA IV A - DISTRIBUCION DE NEMATODOS POR LOCALIDADES EN MADEIRA



A - Porto Moniz
B - Ponta do Pargo
C - Faja da ovelha
D - Prazeres
E - Ribeira da Janela
F - Calheta
G - Seixal
H - Madalena do Mar
I - Sao Vicente
J - Serra de Agua
K - Ribeira Brava
L - Cabo Girao
M - Câmara de Lobos
N - Eira do Serrado
O - Sao Jorge
P - Cruzinho
Q - Porto da Cruz
R - Funchal
S - Joao Frinho
T - Gaula
U - Ponta Sao Lourenço

GRAFICA IV B - DISTRIBUCION DE NEMATODOS POR LOCALIDADES EN PORTO SANTO



A - Ponta da Calheta
B - Pico de Ana Ferreira
C - Espiritu Santo
D - Vila Baleira
E - Pé do Pico
F - Pedregal de Dentro
G - Serra de Fora

de parasitación 2,09.

En Deserta Grande:

6 hospedadores positivos, prevalencia 25,00%, intensidad media de parasitación 1,33.

El número total de nematodos adultos recogidos fue:

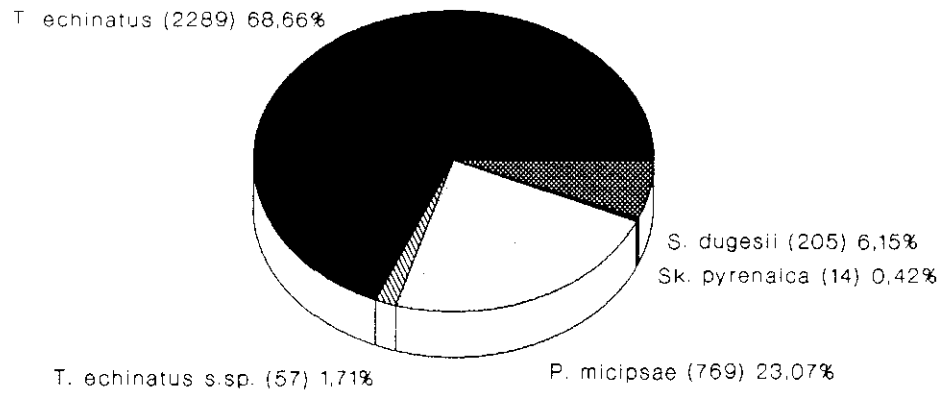
En Madeira, 3328 (632 ♂ y 2696 ♀)

En Porto Santo, 552 (77 ♂ y 475 ♀)

En Deserta Grande, 70 (17 ♂ y 53 ♀).

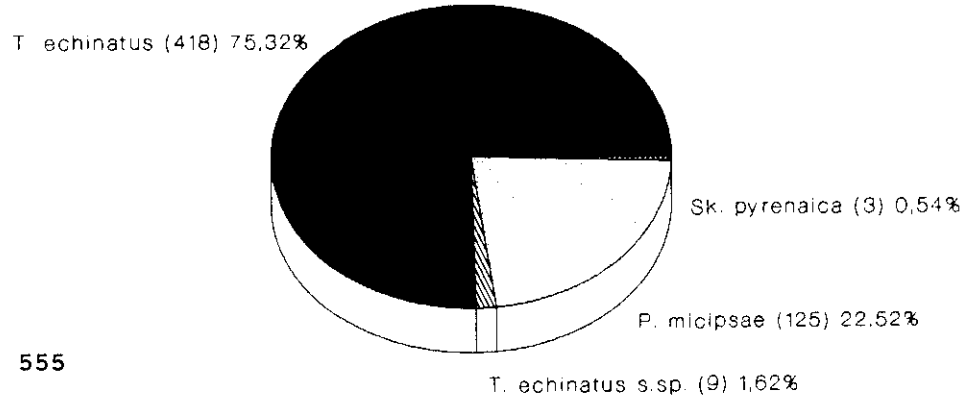
La distribución por especies viene representada en las Gráficas VI A, VI B y VI C.

GRAFICA VI A - DISTRIBUCION POR ESPECIES DE NEMATODOS EN MADEIRA



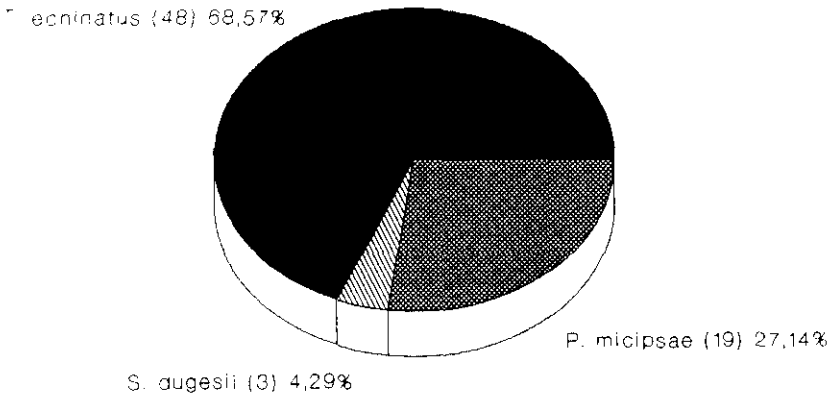
Nematodos totales: 3.752

GRAFICA VI B - DISTRIBUCION POR ESPECIES DE NEMATODOS EN PORTO SANTO



Nematodos totales: 555

GRAFICA VI C - DISTRIBUCION POR ESPECIES DE NEMATODOS EN DESERTA GRANDE



Nematodos
totales: 70

4.3.2 DESCRIPCIONES DE LAS ESPECIES DE NEMATODOS

4.3.2.1 Thelandros echinatus (Rudolphi, 1819) Seurat, 1917

Se recogieron 378 machos y 2.377 hembras en el total de los hospedadores estudiados, distribuidos de la siguiente manera:

En Madeira, 316 machos y 1.973 hembras.
En Porto Santo, 52 machos y 366 hembras.
En Deserta Grande, 10 machos y 38 hembras.

Macho

Oxyurida, Oxyuroidea, Pharyngodonidae. Cuerpo rectilíneo, con cutícula gruesa y transversalmente estriada, formando grandes anillos. Alas caudales ausentes. Alas laterales hialinas que comienzan a nivel del bulbo esofágico, siendo muy estrechas a esta altura, y ensanchándose paulatinamente hasta llegar a la altura del ano, donde adoptan forma auricular. Boca con tres labios, cada uno dividido generalmente en dos lóbulos. 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 cono genital muy desarrollado, situado ventro-posteriormente, con una placa esclerotizada enn forma de V. Espícula quitinizada, con punta roma, que sale por encima del cono genital. 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 membrana bien desarrollada, en forma de flequillo, con el borde inferior flexuoso. Proceso caudal situado en posición subterminal y generalmente rectilíneo.

Las medidas de los ejemplares se reflejan en las TABLAS XVIII, XIX y XX. Los dibujos se corresponden con la LAMINA XVI.

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii dugesii Milne-Edwards, 1829.
Podarcis dugesii mauli Mertens, 1938.

LOCALIDAD: Archipiélago de Madeira.
HABITAT: Intestino grueso.

TABLA XVIII - MEDIDAS BASICAS DE LOS MACHOS DE Thelandros echinatus DE MADEIRA.

	media	d.t.
Longitud total	1,490	± 0,316
Anchura corporal a nivel del bulbo	0,202	± 0,036
Longitud del esófago y bulbo	0,405	± 0,056
Diámetro del bulbo	0,108	± 0,016
Diámetro del esófago	0,036	± 0,004
Distancia extremo cefálico - poro excretor	0,578	± 0,120
Dist. extremo cefálico - alas laterales	0,306	± 0,078
Diámetro del poro excretor	0,054	± 0,017
Longitud de la espícula	0,089	± 0,014
Longitud de la cola	0,098	± 0,013

Nº de ejemplares medidos: 25

Todas las medidas están dadas en milímetros.

TABLA XIX - MEDIDAS BASICAS DE LOS MACHOS DE Thelandros echinatus DE PORTO SANTO.

	media	d.t.
Longitud total	1,546	± 0,216
Anchura corporal a nivel del bulbo	0,152	± 0,020
Longitud del esófago y bulbo	0,357	± 0,023
Diámetro del bulbo	0,082	± 0,012
Diámetro del esófago	0,031	± 0,003
Distancia extremo cefálico-poro excretor	0,608	± 0,108
Distancia extremo cefálico-alas laterales	0,321	± 0,069
Diámetro del poro excretor	0,054	± 0,005
Longitud de la espícula	0,100	± 0,000
Longitud de la cola	0,098	± 0,012

N° de ejemplares medidos: 25

Todas las medidas están dadas en milímetros.

TABLA XX - MEDIDAS DE LOS MACHOS DE Thelandros echinatus EN DESERTA GRANDE

	media	d.t.
Longitud total	1,533	± 0,251
Anchura corporal a nivel del bulbo	0,132	± 0,012
Longitud del esófago y bulbo	0,438	± 0,020
Diámetro del bulbo	0,078	± 0,002
Diámetro del esófago	0,027	± 0,000
Distancia extremo cefálico-poro excretor	0,531	± 0,042
Distancia extremo cefálico-alas laterales	0,332	± 0,018
Diámetro del poro excretor	0,046	± 0,012
Longitud de la espícula	0,074	± 0,012
Longitud de la cola	0,084	± 0,011

N° de ejemplares medidos: 9

Todas las medidas están dadas en milímetros.

LAMINA XVI

Macho de Thelandros echinatus

Fig. 1.- Vista general.

Fig. 2.- Extremo caudal. Vista ventral.

Fig. 3.- Extremo caudal. Vista lateral.

Fig. 4.- Extremo cefálico. Vista apical.

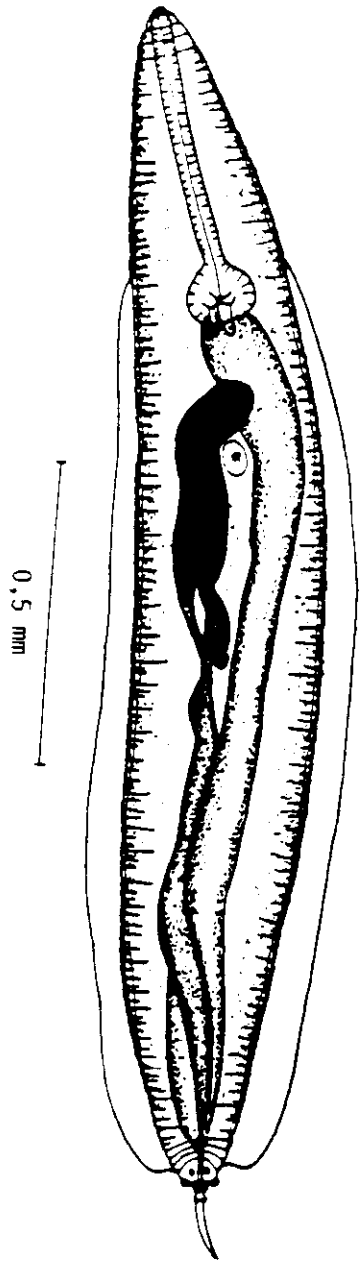


Fig. 1

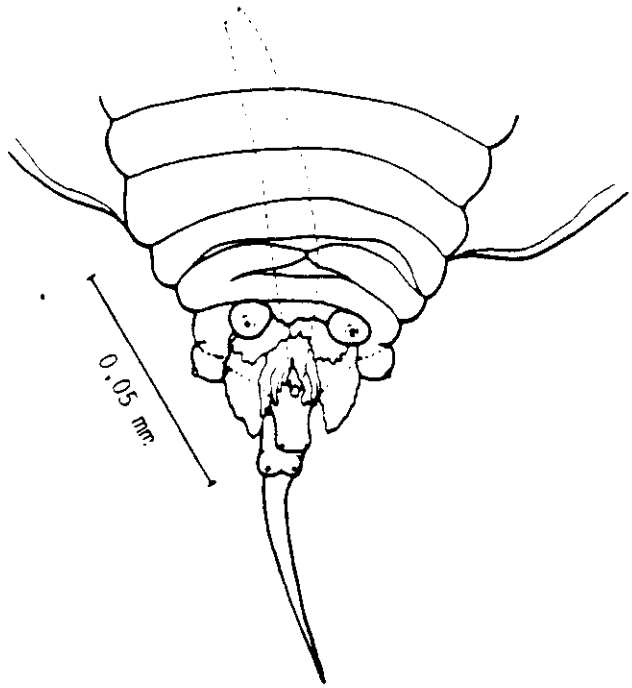


Fig. 2

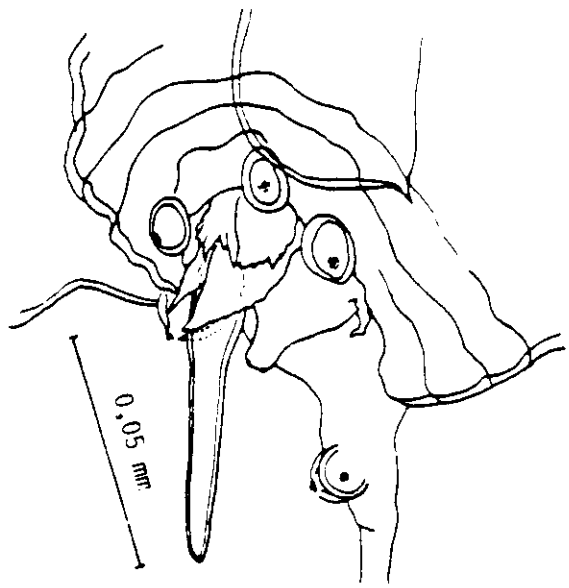
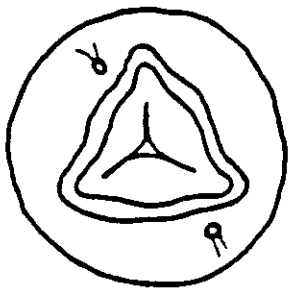


Fig. 3



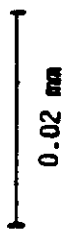


Fig. 4

Hembra

Oxyurida, Oxyuroidea, Pharyngodonidae. Carece de alas laterales. Boca con seis labios lobulados y en el fondo bucal hay un par de placas esclerotizadas. La longitud del esófago y el bulbo es muy larga y llega hasta casi la mitad del cuerpo. El bulbo presenta aparato valvular trirradiado, 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, 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.

Las medidas de los ejemplares se reflejan en las TABLAS XXI, XXII y XXIII. Los dibujos se corresponden con la LAMINA XVII.

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii dugesii Milne-Edwards, 1829.
Podarcis dugesii mauli Mertens, 1938.
LOCALIDAD: Archipiélago de Madeira.
HABITAT: Intestino grueso.

TABLA XXI - MEDIDAS BASICAS DE LAS HEMBRAS DE Thelandros echinatus DE MADEIRA.

	media	d.t.
Longitud total	3,604	± 0,499
Anchura corporal a nivel del bulbo	0,499	± 0,069
Longitud del esófago y bulbo	0,978	± 0,083
Diámetro del bulbo	0,234	± 0,018
Diámetro del esófago	0,060	± 0,007
Distancia extremo cefálico - poro excretor	1,143	± 0,208
Distancia extremo cefálico - vulva	1,796	± 0,297
Diámetro del poro excretor	0,122	± 0,018
Anchura de los huevos	0,047	± 0,004
Longitud de los huevos	0,094	± 0,016
Longitud de la cola	0,212	± 0,014

N° de ejemplares medidos: 25
Todas las medidas están dadas en milímetros.

TABLA XXII - MEDIDAS BASICAS DE LAS HEMBRAS DE Thelandros echinatus DE PORTO SANTO.

	media	d.t.
Longitud total	3,559	± 0,635
Anchura corporal a nivel del bulbo	0,425	± 0,061
Longitud del esófago y bulbo	0,988	± 0,096
Diámetro del bulbo	0,202	± 0,017
Diámetro del esófago	0,053	± 0,003
Distancia extremo cefálico - poro excretor	1,156	± 0,217
Distancia extremo cefálico - vulva	1,766	± 0,331
Diámetro del poro excretor	0,143	± 0,033
Anchura de los huevos	0,046	± 0,003
Longitud de los huevos	0,096	± 0,003
Longitud de la cola	0,177	± 0,016

N^{o} de ejemplares medidos: 25

Todas las medidas están dadas en milímetros.

TABLA XXIII - MEDIDAS DE LAS HEMBRAS DE Thelandros echinatus EN DESERTA GRANDE

	media	d.t.
Longitud total	3,890	± 0,730
Anchura corporal a nivel del bulbo	0,451	± 0,094
Longitud del esófago y bulbo	0,002	± 0,094
Diámetro del bulbo	0,211	± 0,020
Diámetro del esófago	0,055	± 0,004
Distancia extremo cefálico-poro excretor	1,361	± 0,435
Distancia extremo cefálico-vulva	1,976	± 0,376
Diámetro del poro excretor	0,151	± 0,030
Longitud de los huevos	0,092	± 0,007
Anchura de los huevos	0,044	± 0,004
Longitud de la cola	0,202	± 0,013

N^{o} de ejemplares medidos: 23

Todas las medidas están dadas en milímetros.

LAMINA XVII

Hembra de Thelandros echinatus

Fig. 1.- Vista general.

Fig. 2.- Extremo cefálico. Vista lateral.

Fig. 3.- Extremo cefálico. Vista apical.

Fig. 4.- Huevos. Vistas frontal y lateral.

Fig. 5.- Extremo caudal.

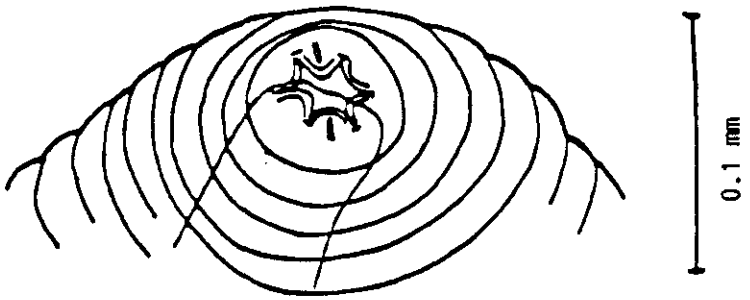


Fig.2

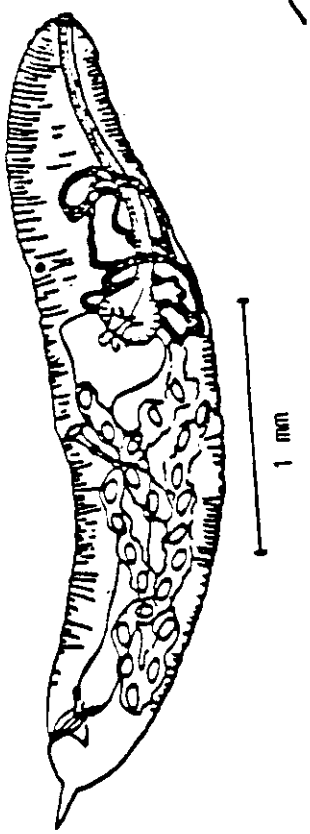


Fig.1

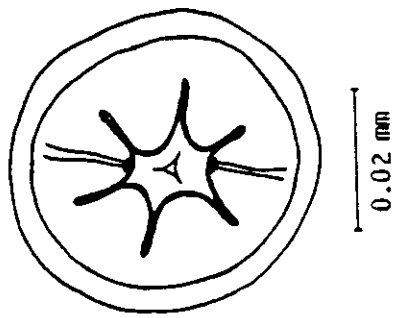


Fig.3

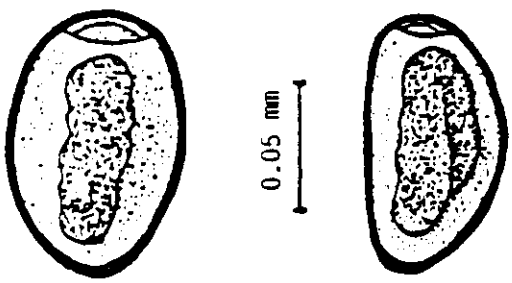


Fig.4

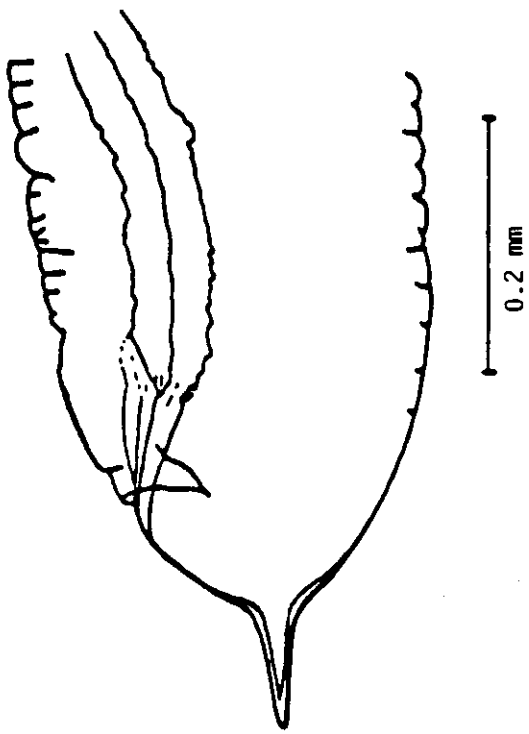


Fig.5

4.3.2.2 Thelandros echinatus s.sp.

Se recogieron 66 machos en el total de los hospedadores estudiados (57 en Madeira y 9 en Porto Santo).

Macho

Oxyurida, Oxyuroidea, Pharyngodonidae. Cuerpo rectilíneo con cutícula gruesa y transversalmente estriada, formando grandes anillos. Alas caudales ausentes. Alas laterales hialinas que comienzan por encima del bulbo esofágico; a este nivel son muy estrechas, ensanchándose paulatinamente hasta llegar a la altura del ano, donde adoptan forma auricular. Boca con tres labios de contorno trigonal. Presenta un esófago recto y cilíndrico unido al bulbo esofágico por una pequeña constricción; bulbo piriforme con aparato valvular trirradiado, penetrando los extremos de las válvulas en la luz intestinal. Intestino rectilíneo en su parte anterior más ensanchada que abraza al bulbo esofágico. Poro excretor postbulbar, redondeado y rodeado de una placa quitinizada ovoidal. Presenta cono genital con ina proyección anal esclerosada y truncada, pero sin formar pieza en V y provisto de dos pequeñas terminaciones nerviosas. Espícula larga y gruesa, bien quitinizada, con punta roma, que sale por encima del cono genital. Presenta dos pares de papilas: un par preanal y un par postanal, ambos mamelonados, grandes y con ápice en forma de roseta. Existe un tercer par de papilas soldadas en el proceso caudal. Labio anal anterior cubierto por una doble membrana bien desarrollada: la primera en forma de flequillo y con los bordes desflecados y una segunda más hialina con los extremos lisos y más larga, que tiende a envolver al ano. Proceso caudal situado en posición subterminal y generalmente rectilíneo.

Las medidas de los ejemplares recogidos se indican en la TABLA XXIV y los dibujos se corresponden con la LAMINA XVIII.

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii dugesii Milne-Edwards, 1829.
Podarcis dugesii mauli Mertens, 1938.

LOCALIDAD: Archipiélago de Madeira.
HABITAT: Intestino grueso.

TABLA XXIV - MEDIDAS DE MACHOS DE Thelandros echinatus s.sp. EN MADEIRA

	media	d.t.
Longitud total	1,490	± 0,316
Anchura corporal a nivel del bulbo	0,202	± 0,036
Longitud del esófago y bulbo	0,405	± 0,056
Diámetro del bulbo	0,108	± 0,016
Diámetro del esófago	0,036	± 0,004
Distancia extremo cefálico-poro excretor	0,578	± 0,120
Distancia extremo cefálico-alas laterales	0,306	± 0,078
Diámetro del poro excretor	0,054	± 0,017
Longitud de la espícula	0,089	± 0,014
Longitud de la cola	0,098	± 0,013

N° de ejemplares medidos: 25

Todas las medidas están dadas en milímetros.

LAMINA XVIII

Macho de Thelandros echinatus s.sp.

Fig. 1.- Vista general.

Fig. 2.- Extremo cefálico. Vista apical.

Fig. 3.- Extremo caudal. Vista ventral.

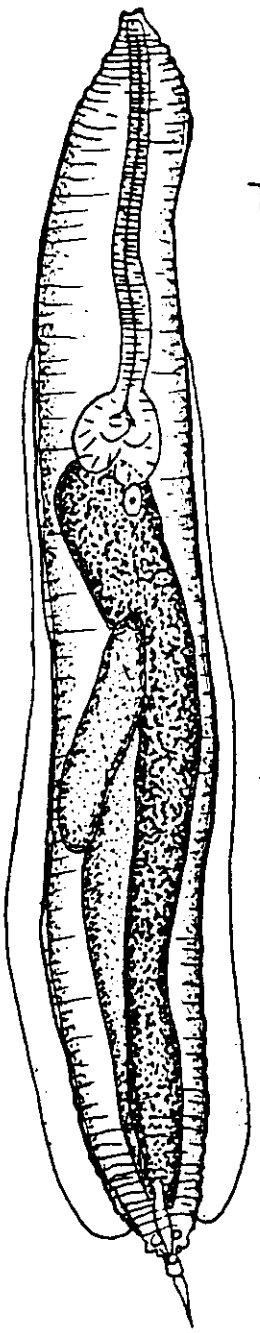


Fig.1

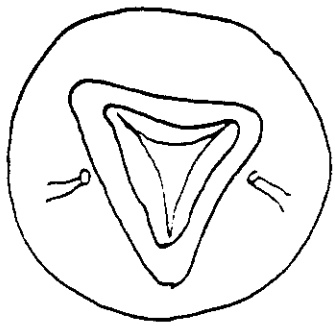


Fig.2

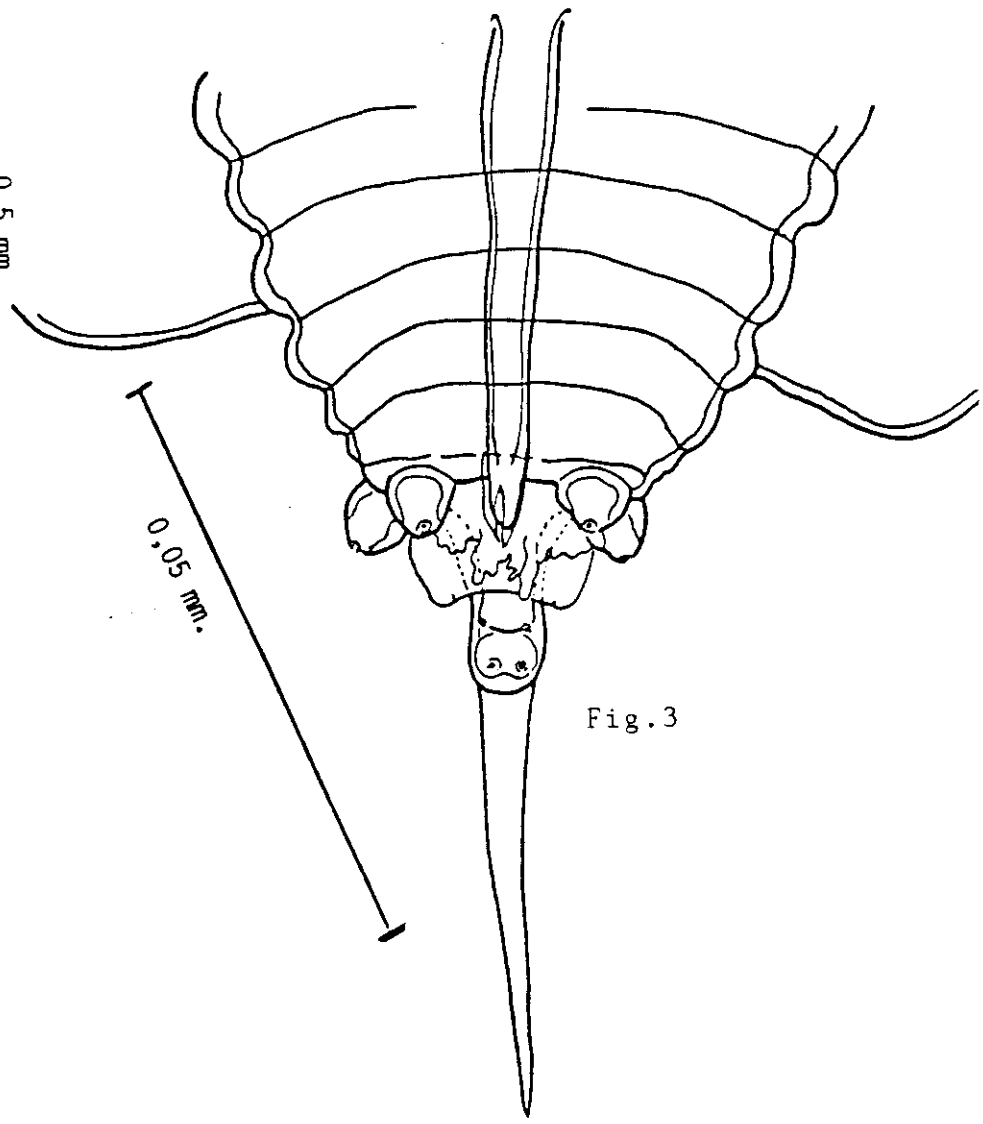


Fig.3

4.3.2.3 Parapharyngodon micipsae (Seurat, 1917) Freitas, 1957

Se recogieron 156 machos y 757 hembras en el total de los hospedadores estudiados. En Madeira, 134 ♂ y 635 ♀; en Porto Santo, 16 ♂ y 109 ♀; y en Deserta Grande, 6 ♂ y 13 ♀.

Macho

Oxyurida, Oxyuroidea, Pharyngodonidae. Cuerpo delgado y de pequeño tamaño, rectilíneo, estriado transversalmente, con el extremo posterior ligeramente curvado. Boca con 3 labios bilobulados que se continúan con un esófago de tipo oxiuriforme. El esófago es cilíndrico y va unido a un bulbo provisto de aparato valvular trirradiado. Por debajo se encuentra el poro excretor rodeado por 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 lóbulos, siendo los lóbulos laterales más grandes que los otros. Extremo caudal con 3 pares de papilas: un par preanal, uno adanal, y un tercer par situado en la base del extremo caudal. Hay también un par de pequeñas papilas pedunculadas, situadas muy juntas, en el extremo de la cola. Espícula larga, quitinizada, más ancha en su mitad distal, proyectándose desde la cloaca. Cola larga y puntiaguda.

Las medidas de los ejemplares se relacionan en las Tablas XXV, XXVI y XXVII, y los dibujos se corresponden con la Lámina XIX.

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii dugesii Milne-Edwards, 1829.
Podarcis dugesii mauli Mertens, 1938.

LOCALIDAD: Archipiélago de Madeira.
HABITAT: Intestino grueso.

TABLA XXV - MEDIDAS DE LOS MACHOS DE Parapharyngodon micipsae EN MADEIRA

	media	d.t.
Longitud total	1,848	± 1,312
Anchura corporal a nivel del bulbo	0,153	± 0,032
Longitud del esófago y bulbo	0,304	± 0,047
Diámetro del bulbo	0,087	± 0,014
Diámetro del esófago	0,031	± 0,003
Distancia extremo cefálico-poro excretor	0,538	± 0,151
Distancia extremo cefálico-alas laterales	0,255	± 0,080
Diámetro del poro excretor	0,054	± 0,011
Longitud de la espícula	0,043	± 0,013
Longitud de la cola	0,044	± 0,008

Nº de ejemplares medidos: 25

Todas las medidas están dadas en milímetros.

TABLA XXVI - MEDIDAS DE LOS MACHOS DE Parapharyngodon micipsae EN PORTO SANTO

	media	d.t.
Longitud total	1,330	± 0,140
Anchura corporal a nivel del bulbo	0,121	± 0,014
Longitud del esófago y bulbo	0,269	± 0,026
Diámetro del bulbo	0,078	± 0,008
Diámetro del esófago	0,029	± 0,002
Distancia extremo cefálico - poro excretor	0,488	± 0,031
Distancia extremo cefálico - alas laterales	0,217	± 0,035
Diámetro del poro excretor	0,049	± 0,006
Longitud de la espícula	0,052	± 0,008
Longitud de la cola	0,057	± 0,005

Nº de ejemplares medidos: 14

Todas las medidas están dadas en milímetros.

TABLA XXVII - MEDIDAS DE LOS MACHOS DE Parapharyngodon micipsae EN DESERTA GRANDE

	media	d.t.
Longitud total	1,492	± 0,194
Anchura corporal a nivel del bulbo	0,119	± 0,028
Longitud del esófago y bulbo	0,284	± 0,022
Diámetro del bulbo	0,075	± 0,008
Diámetro del esófago	0,027	± 0,002
Distancia extremo cefálico-poro excretor	0,591	± 0,005
Distancia extremo cefálico-alas laterales	0,285	± 0,035
Diámetro del poro excretor	0,056	± 0,006
Longitud de la espícula	0,065	± 0,010
Longitud de la cola	0,052	± 0,015

N° de ejemplares medidos: 6

Todas las medidas están dadas en milímetros.

LAMINA XIX

Macho de Parapharyngodon micipsae

Fig. 1 - Vista general.

Fig. 2 - Extremo posterior.

Fig. 3 - Extremo caudal. Vista ventral.

Fig. 4 - Extremo cefálico. Vista apical.

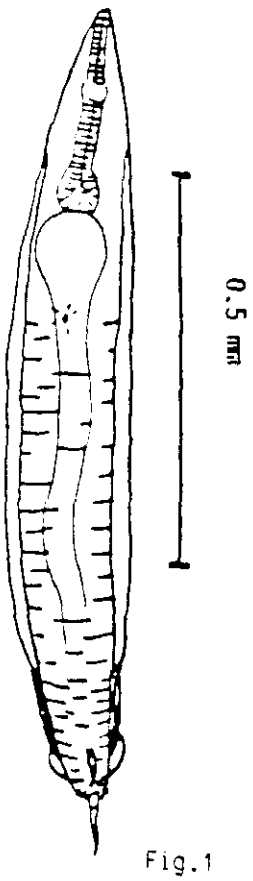


Fig.1

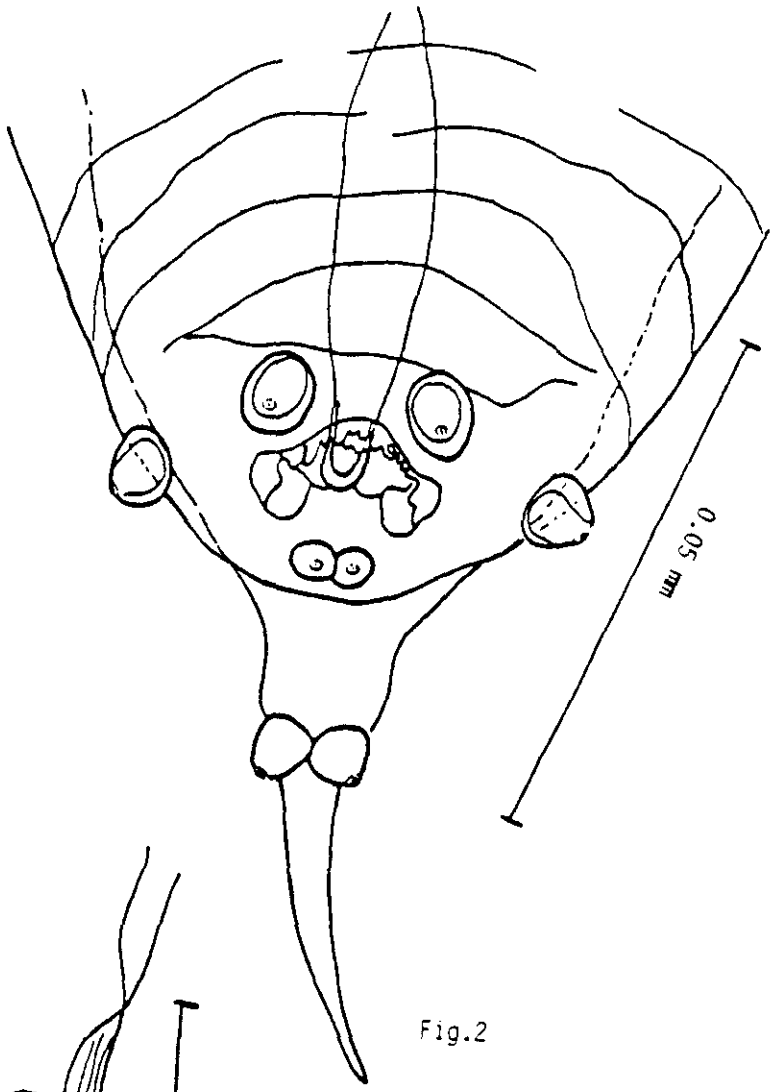


Fig.2

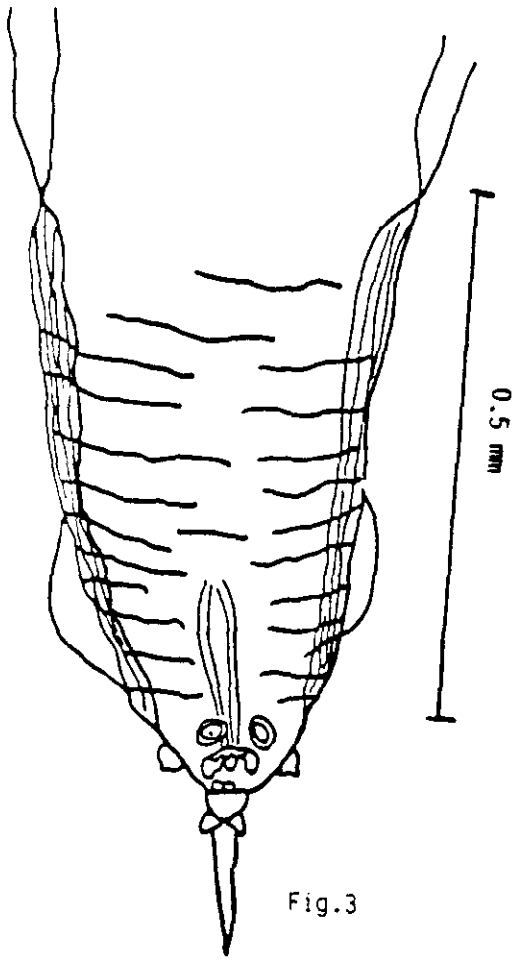


Fig.3

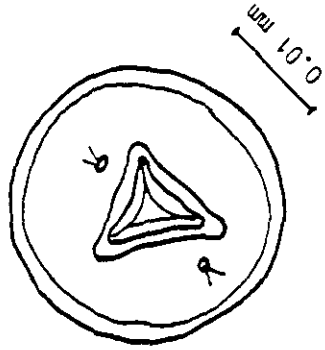


Fig.4

Hembra

Oxyurida, Oxyuroidea, Pharyngodonidae. Cuerpo robusto con cutícula estriada transversalmente. Boca con 6 labios lobulados. Esófago largo que termina en un bulbo esofágico con aparato valvular trirradiado. Poro escretor muy pequeño, situado en la línea media ventral entre el bulbo esofágico y la vulva. Esta se encuentra situada aproximadamente en la región media del cuerpo, está bordeada por labios desarrollados que se continúan con una vagina musculosa y un ovoyector con 6 lóbulos. Utero estrecho, muy largo, el cual contiene numerosos huevos dispuestos en dos o tres filas. Ovarios largos, que se extienden a lo largo del intestino y sus extremos rodean al bulbo esofágico. Los huevos son ovalados, asimétricos, con cubierta radiada y operculados en uno de sus polos, en su interior aparecen de dos a cuatro blastómeros.

Las dimensiones se relacionan en las Tablas XXVIII, XXIX y XXX, y los dibujos se corresponden con la Lámina XX.

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii dugesii Milne-Edwards, 1829.
Podarcis dugesii mauli Mertens, 1938.

LOCALIDAD: Archipiélago de Madeira.
HABITAT: Intestino grueso.

TABLA XXVIII - MEDIDAS BASICAS DE LAS HEMBRAS DE Parapharyngodon micipsae DE MADEIRA.

	media	d.t.
Longitud total	4,422	± 0,535
Anchura corporal a nivel del bulbo	0,592	± 0,067
Longitud del esófago y bulbo	1,095	± 0,066
Diámetro del bulbo	0,250	± 0,016
Diámetro del esófago	0,066	± 0,004
Distancia extremo cefálico-poro excretor	1,355	± 0,218
Distancia extremo cefálico-vulva	2,076	± 0,343
Diámetro del poro excretor	0,143	± 0,041
Anchura de los huevos	0,049	± 0,003
Longitud de los huevos	0,095	± 0,004
Longitud de la cola	0,202	± 0,269

N^{o} de ejemplares medidos: 25

Todas las medidas están dadas en milímetros.

TABLA XXIX - MEDIDAS BASICAS DE LAS HEMBRAS DE Parapharyngodon micipsae DE PORTO SANTO.

	media	d.t.
Longitud total	4,746	± 1,147
Anchura corporal a nivel del bulbo	0,571	± 0,141
Longitud del esófago y bulbo	1,111	± 0,138
Diámetro del bulbo	0,228	± 0,021
Diámetro del esófago	0,058	± 0,005
Distancia extremo cefálico-poro excretor	1,362	± 0,249
Distancia extremo cefálico-vulva	2,197	± 0,600
Diámetro del poro excretor	0,159	± 0,031
Anchura de los huevos	0,048	± 0,002
Longitud de los huevos	0,097	± 0,002
Longitud de la cola	0,178	± 0,016

Nº de ejemplares medidos: 21

Todas las medidas están dadas en milímetros.

TABLA XXX - MEDIDAS BASICAS DE LAS HEMBRAS DE Parapharyngodon micipsae DE DESERTA GRANDE.

	media	d.t.
Longitud total	5,570	± 0,840
Anchura corporal a nivel del bulbo	0,579	± 0,083
Longitud del esófago y bulbo	1,108	± 0,091
Diámetro del bulbo	0,231	± 0,018
Diámetro del esófago	0,063	± 0,002
Distancia extremo cefálico-poro excretor	2,671	± 0,466
Distancia extremo cefálico-vulva	1,606	± 0,253
Diámetro del poro excretor	0,175	± 0,075
Anchura de los huevos	0,044	± 0,003
Longitud de los huevos	0,093	± 0,004
Longitud de la cola	0,195	± 0,027

Nº de ejemplares medidos: 13

Todas las medidas están dadas en milímetros.

LAMINA XX

Hembra de Parapharyngodon micipsae

Fig. 1.- Detalle de la vulva.

Fig. 2.- Vista general.

Fig. 3.- Huevos.

Fig. 4.- Extremo cefálico. Vista apical.

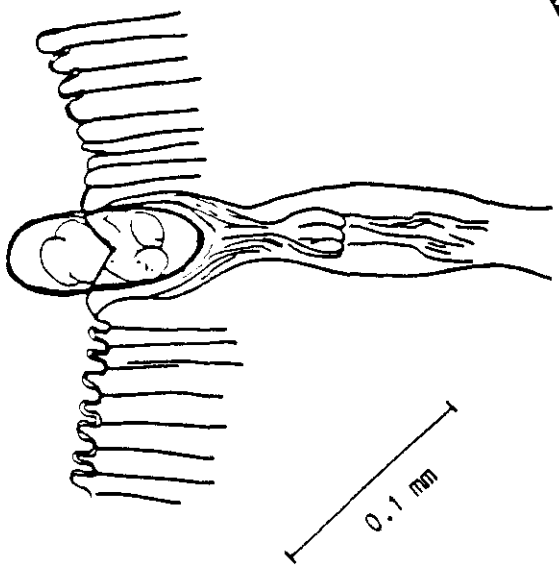


Fig.1

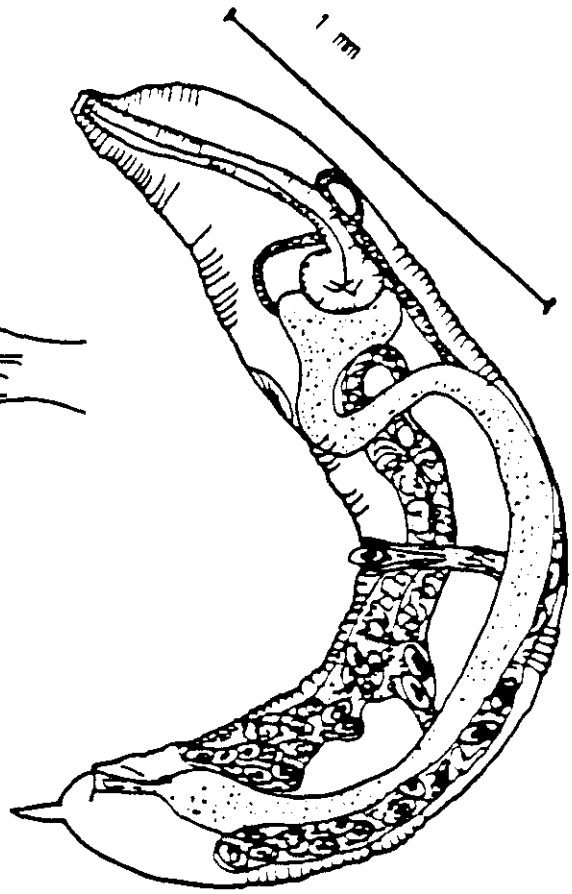


Fig.2

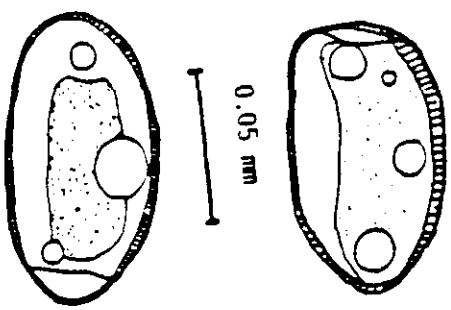


Fig.3

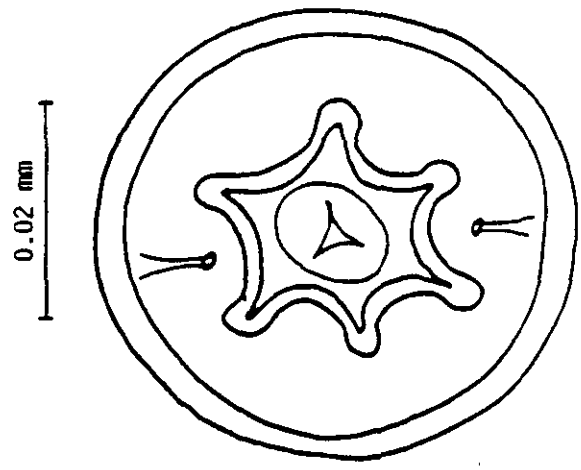


Fig.4

4.3.2.4 Skrjabinelazia pyrenaica Roca & García-Adell, 1988

En el total de hospedadores estudiados, se recogieron 2 machos, 6 hembras maduras y 6 hembras inmaduras en Madeira, y únicamente 3 larvas de 4º estado en Porto Santo. En Deserta Grande no se encontró ningún ejemplar de este género.

Macho

Ascaridida, Seuratoidea, Seuratidae, Skrjabinelaziinae. Tamaño mucho menor que las hembras, con estrías transversales poco marcadas en su cutícula. Boca rodeada de 3 labios. Cápsula bucal corta y provista en su parte anterior de una fina corona de pequeñas laminillas. Esófago simple y cilíndrico. Alas laterales muy estrechas, extendiéndose desde la región esofágica hasta la región precloacal. Extremo posterior curvado ventralmente, cola disminuyendo hasta una punta digitiforme. Cloaca situada en una protuberancia sobre la cual se encuentran dos pares de papilas; otros 4 pares están situados hacia atrás de la cloaca. Espículas distintas y gubernáculo fuertemente desarrollado.

Las medidas de los ejemplares encontrados se reflejan en la Tabla XXXI, y los dibujos en la Lámina XXI.

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii dugesii Milne-Edwards, 1829.
LOCALIDAD: Madeira.
HABITAT: Intestino grueso.

TABLA XXXI - MEDIDAS DE LOS MACHOS DE *Skrjabinelazia pyrenaica* EN MADEIRA

	media	d.t.
Longitud total	1.813	± 187
Anchura corporal	88	± 12
Longitud del esófago	291	± 114
Anchura del esófago	28	± 8
Separación entre estrías transversales	2,5	± 0
Distancia cloaca-extremo caudal	175	± 12
Distancia extremo anterior-poro excretor	190	± 0
Longitud del gubernáculo	67	± 3
Anchura del gubernáculo	10	± 0
Longitud de las espículas	54	± 4
	58	± 4

Nº de ejemplares medidos: 2
Todas las medidas están dadas en micrómetros.

LAMINA XXI

Macho de Skrjabinelazia pyrenaica

Fig. 1.- Vista general.

Fig. 2.- Extremo posterior. Vista lateral.

Larva de 4º estado de Skrjabinelazia pyrenaica

Fig. 3.- Extremo posterior.

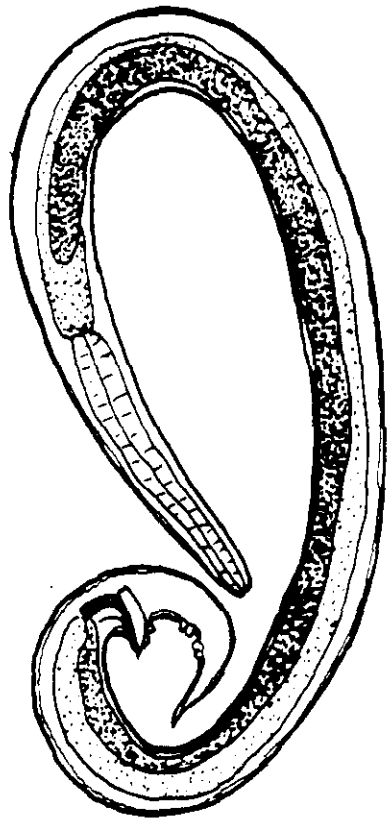


Fig. 1

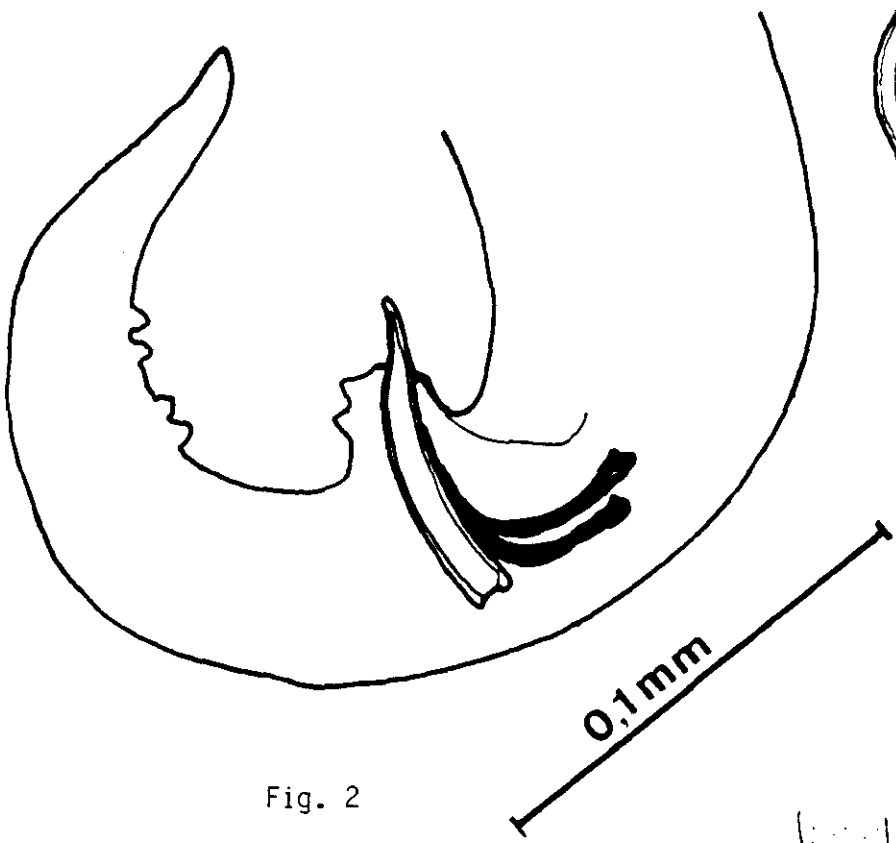


Fig. 2

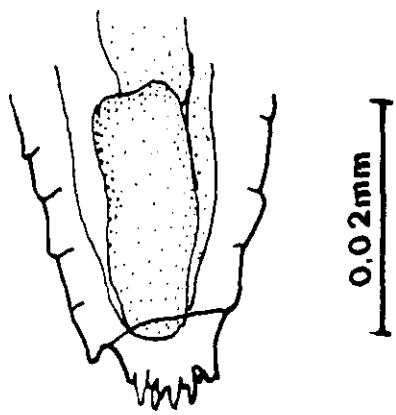


Fig. 3

Hembra

Ascaridida, Seuratoidea, Seuratidae, Skrjabinelaziinae. Presenta un cuerpo alargado, mucho mayor que el del macho, con estriación transversal en su cutícula. La superficie de ésta contiene pequeñas vesículas perladas formando una ornamentación cuticular característica, muy marcada en las regiones anterior y posterior, ausente en el centro del cuerpo y en la región vulvar. Alas laterales estrechas y poco marcadas. Boca rodeada por 3 labios, cada uno con 2 pequeñas papilas; alrededor de este círculo de 6 papilas labiales internas, se encuentra otro círculo externo formado por 4 grandes papilas dobles y los anfidios. Cápsula bucal corta. Esófago simple y cilíndrico. Vulva situada en la región anterior del cuerpo, por delante del poro excretor (hembras opistodelfas), y provista de labios bien marcados. Ovoyector dirigido hacia delante. Huevos elípticos con cáscara delgada cubierta de tubérculos vesiculosos, embrionados.

Las dimensiones correspondientes a las hembras se relacionan en la Tabla XXXII, y los dibujos en la Lámina XXII.

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii dugesii Milne-Edwards, 1829.

LOCALIDAD: Madeira.
HABITAT: Intestino grueso.

TABLA XXXII - MEDIDAS DE LAS HEMBRAS DE Skrjabinelazia pyrenaica EN MADEIRA

	media	d.t.
Longitud total	13.231	±
Anchura corporal	419	± 15
Cápsula bucal	12,5x11,5	± 0
Longitud del esófago	1.166	± 159
Anchura del esófago	66	± 16
Separación entre estrías transversales	2,5	± 0
Distancia extremo apical-vulva	514	± 61
Longitud de los huevos	143	± 37
Anchura de los huevos	115	± 20

N° de ejemplares medidos: 6

Todas las medidas están dadas en micrómetros.

LAMINA XXII

Hembra de Skrjabinelazia pyrenaica

Fig. 1.- Extremo caudal. Vista ventral.

Figs. 2 y 3.- Huevos con larva en su interior.

Fig. 4.- Extremo anterior. Vista lateral.

LAMINA XXII

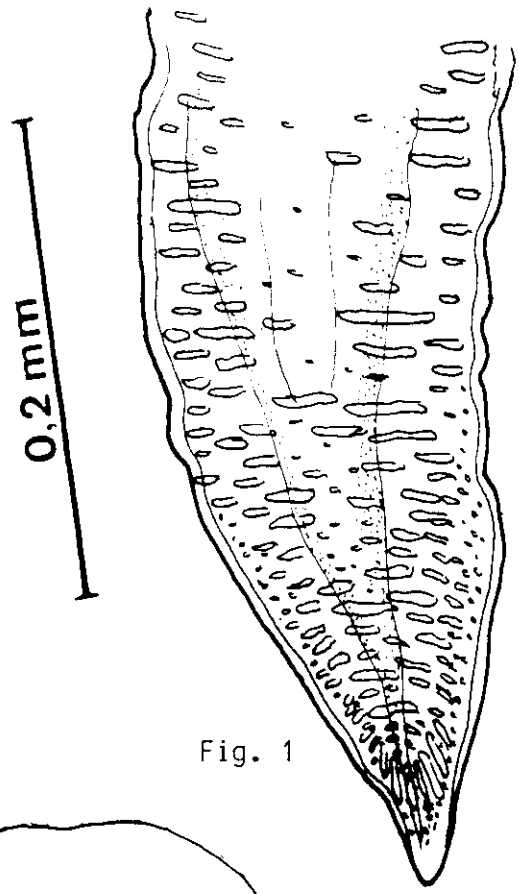


Fig. 1

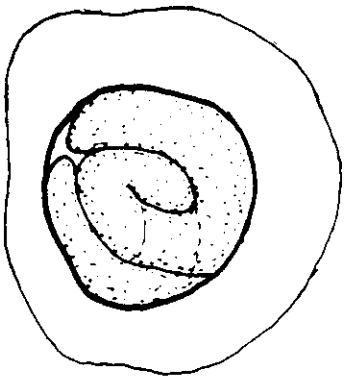


Fig. 2

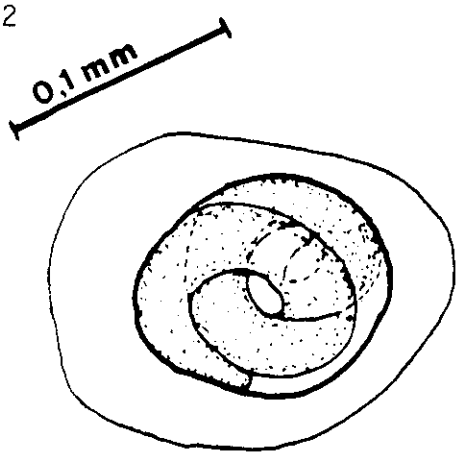


Fig. 3

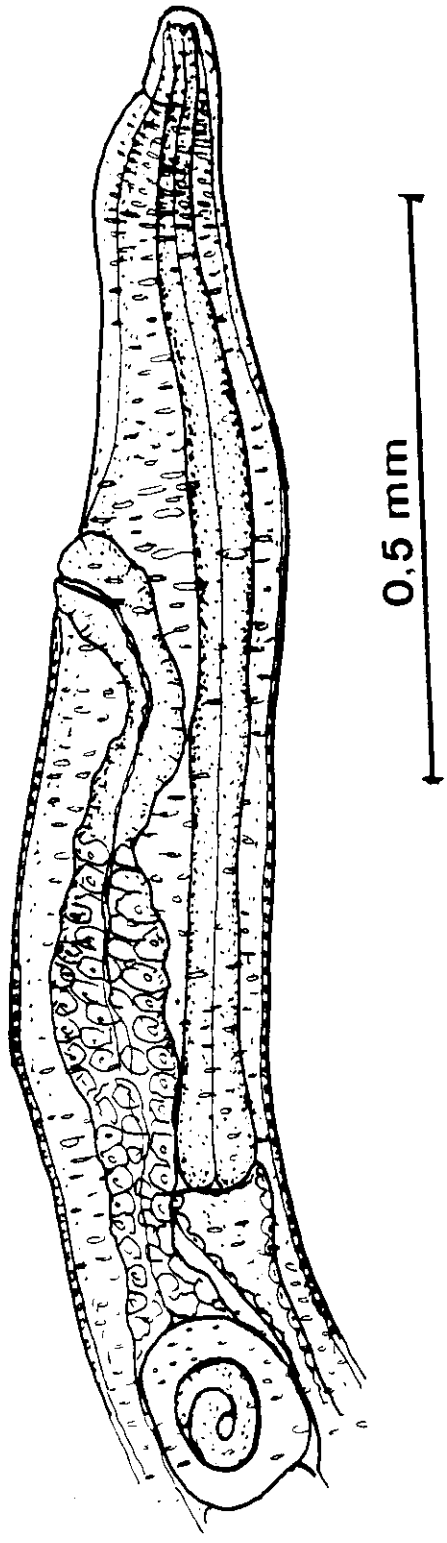


Fig. 4

4.3.2.5 Spinicauda duqesii Sánchez *et al.*, 1991

En el contenido intestinal de los hospedadores estudiados aparecieron machos y hembras adultos, y quistes en las paredes del intestino de algunos de ellos. El número de nematodos recogidos de esta especie fue de 124 ♂ y 84 ♀. En Madeira, 123 ♂ y 82 ♀; en Deserta Grande, 1 ♂ y 2 ♀. En Porto Santo no apareció ningún ejemplar.

DISTRIBUCION POR LOCALIDADES Y EJEMPLARES DE S. duqesii RECOGIDOS

LOCALIDAD	HOS. EST.	HOS. POS.	PRE. %	HOS. c/Q.	MAC.	HEM.	TOT.	I.P. Ad.
Cabo Girao	53	11	20,7	1	26	15	41	3,7
Eira do Serrau	61	52	85,2	24	76	55	131	2,5
Porto da Cruz	34	---	---	---	---	---	---	---
Ponta S. Lourenço	34	3	8,8	3	1	---	1	0,3
Sao Vicente	34	---	---	---	---	---	---	---
Porto Moniz	37	---	---	---	---	---	---	---
Serra de Agua	30	17	47,0	8	16	9	25	1,4
Calheta	28	---	---	---	---	---	---	---
Cámara de Lobos	24	---	---	---	---	---	---	---
Sao Jorge	12	5	41,6	2	2	---	2	0,4
Gaula	31	7	22,5	3	1	3	4	0,5
Cruzinho	35	3	8,5	2	---	---	---	---
Joao Frinho	30	---	---	---	---	---	---	---
Madalena do Mar	74	---	---	1	---	---	---	---
Ponta do Pargo	80	---	---	1	---	---	---	---
Faja da Ovelha	24	1	4,1	---	1	---	1	1
Prazeres	13	---	---	---	---	---	---	---
Seixal	56	---	---	---	---	---	---	---
Ribeira Brava	25	---	---	---	---	---	---	---
Funchal	30	---	---	---	---	---	---	---
Ribeira da Janela	5	---	---	---	---	---	---	---
TOTAL	750	99	13,07	45	123	82	205	2,09

HOS.EST. - Hospedadores estudiados
HOS.POS. - Hospedadores positivos
PRE. % - Prevalencia expresada en %
HOS.c/Q. - Hospedadores con quistes
MAC. - N° de machos recogidos
HEM. - N° de hembras recogidas
TOT. - Total de adultos recogidos
I.P.Ad. - Indice de parasitación para adultos

Macho

Ascaridida, Heterakoidea, Heterakidae, Spinicaudinae. Cuerpo alargado, fusiforme, con ligeras estriaciones transversales en su cutícula. Celomiario. Extremidad cefálica con 3 grandes labios que sobresalen del cuerpo. Los labios subventrales llevan una gran papila doble y una pequeña papila única al lado de un gran anfidio. El labio dorsal tiene dos grandes papilas dobles. Abertura oral triangular. Superficie interna de cada lado con una ancha cutícula que se proyecta fuera de la boca. Esófago dividido en una porción anterior faríngea corta, corpus alargado y bulbo grueso provisto de tres grandes valvas. Intestino ligeramente dilatado en su porción anterior. El poro excretor se abre cerca de la región media del esófago. Presenta alas laterales estrechas que se extienden desde un poco antes del anillo nervioso hasta el nivel de la ventosa precloacal. El extremo caudal está curvado ventralmente, la cola es cónica y con la punta afilada. Presenta ventosa precloacal prominente, con un borde bien quitinizado. No tiene alas caudales. Las papilas anales están dispuestas de la siguiente forma: dos pares de gran tamaño laterales a la ventosa y casi en línea, y una papila grande en la parte inferior del anillo de la ventosa. Las papilas caudales se disponen: un par de papilas adyacentes en el labio anal anterior; un pequeño par cercano al borde lateral; un gran par en posición sublateral, y un cuarto par de pequeñas papilas por debajo y lateralmente al ano. En el extremo final del cuerpo dos pares de pequeñas papilas en posición ventral y de distribución a veces irregular, que en algunos ejemplares pueden estar una o ambas fusionadas en una papila única donde se aprecian los dos conductos, y un par de papilas mayores en posición laterodorsal. Se aprecian también por todo el final del cuerpo numerosas papilas somáticas pequeñas distribuídas irregularmente. Espículas grandes e iguales, de color pardo y aspecto granulado, con los bordes fuertemente reforzados, arqueadas, muy quitinizadas y terminadas en una punta corta y afilada. Gubernáculo débilmente quitinizado, constituído por una pieza hialina de forma semicircular y otra más transparente y débilmente quitinizada en forma de U.

Las medidas se reflejan en la Tabla XXXIII, y los dibujos en las Láminas XXIII y XXIV.

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii dugesii Milne-Edwards, 1829.
Podarcis dugesii mauli Mertens, 1938.

LOCALIDAD: Archipiélago de Madeira.

HABITAT: Intestino grueso.

TABLA XXXIII - MEDIDAS BASICAS DE MACHOS DE Spinicauda dugesii EN Podarcis dugesii DE MADEIRA.

	media	d.t.
Longitud total	8,381	± 0,676
Anchura corporal máxima	0,464	± 0,070
Longitud de la faringe	0,062	± 0,004
Anchura de la faringe	0,045	± 0,003
Longitud del esófago	1,052	± 0,069
Anchura del esófago	0,052	± 0,006
Diámetro del bulbo	0,178	± 0,020
Distancia extremo cefálico - alas laterales	0,292	± 0,056
Longitud de la ventosa	0,103	± 0,011
Anchura de la ventosa	0,065	± 0,007
Distancia ventosa-cloaca	0,138	± 0,015
Longitud de las espículas	0,868	± 0,061
Longitud de la cola	0,097	± 0,014

N° de ejemplares medidos: 25

Todas las medidas están dadas en milímetros.

LAMINA XXIII

Macho de Spinicauda dugesii

Fig. 1.- Extremo cefálico. Vista apical.

Fig. 2.- Vista general.

Fig. 3.- Extremo anterior. Vista lateral.

Fig. 4.- Extremo anterior. Vista del esófago, anillo nervioso y bulbo.

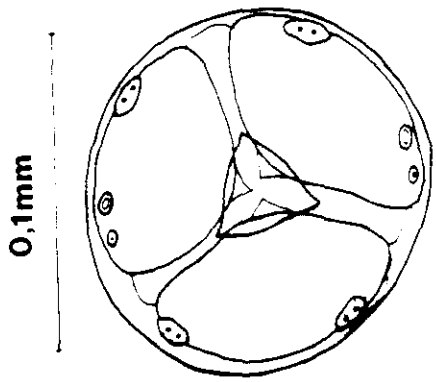


Fig. 1

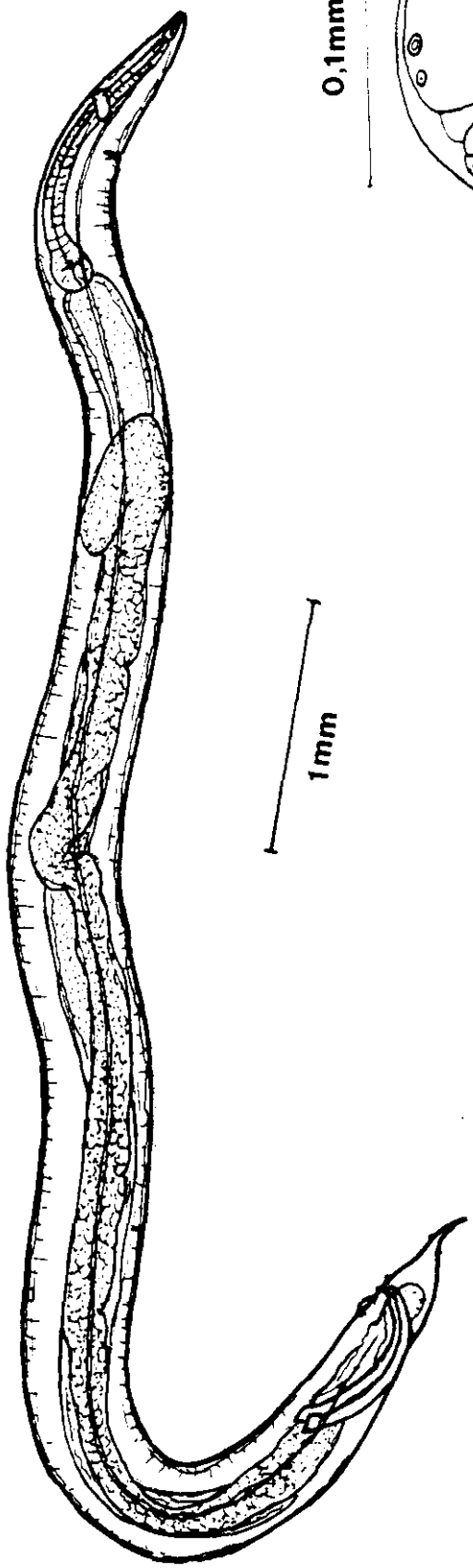


Fig. 2

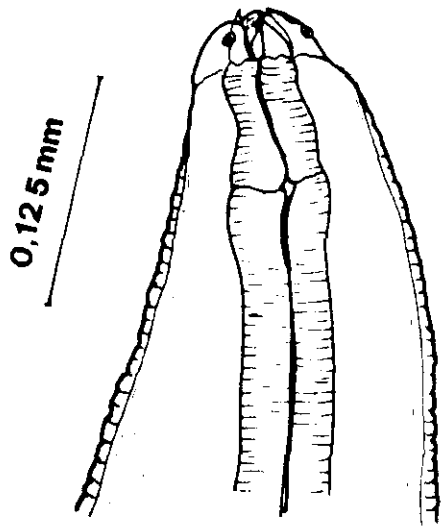


Fig. 3

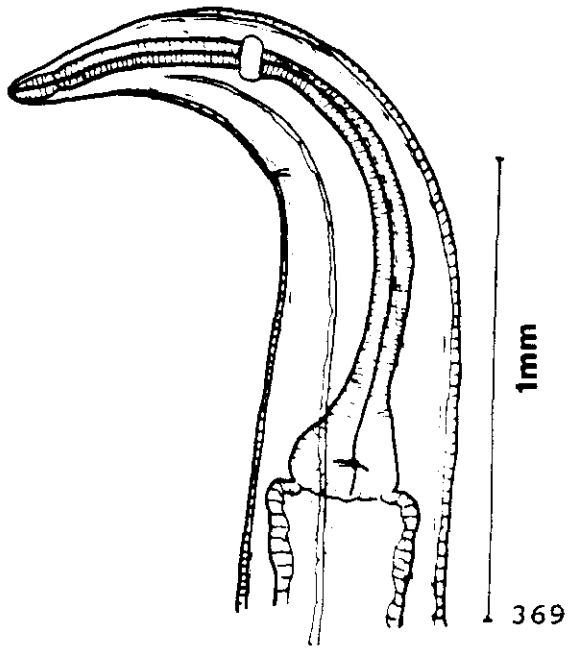


Fig. 4

LAMINA XXIV

Macho de Spinicauda dugesii

Fig. 1.- Extremo posterior. Vista ventral.

Fig. 2.- Extremo posterior. Vista lateral.

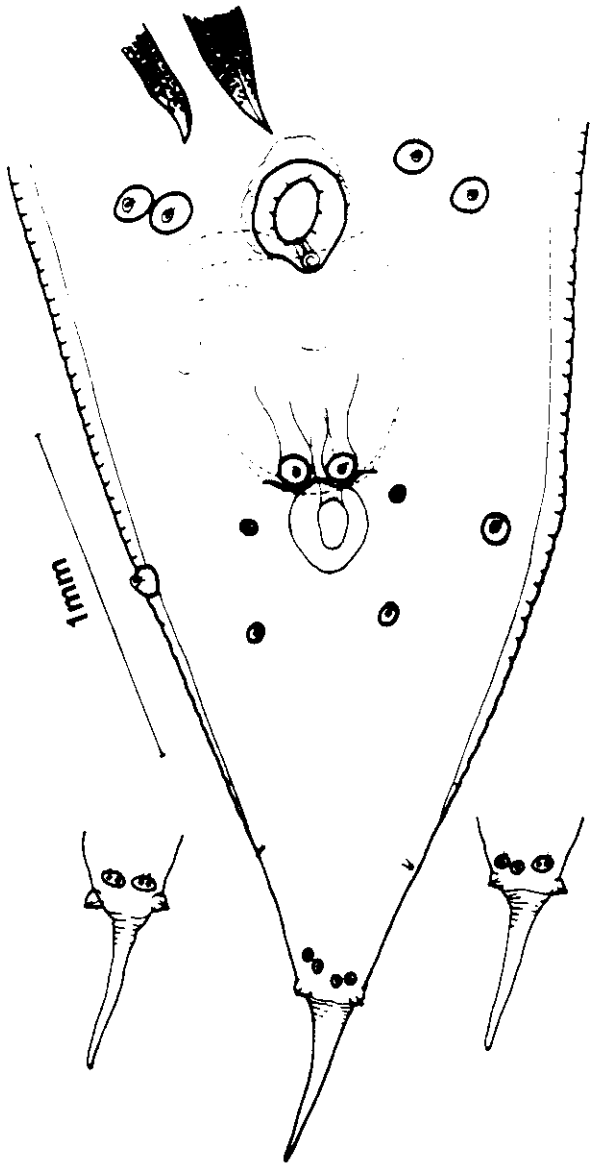


Fig. 1

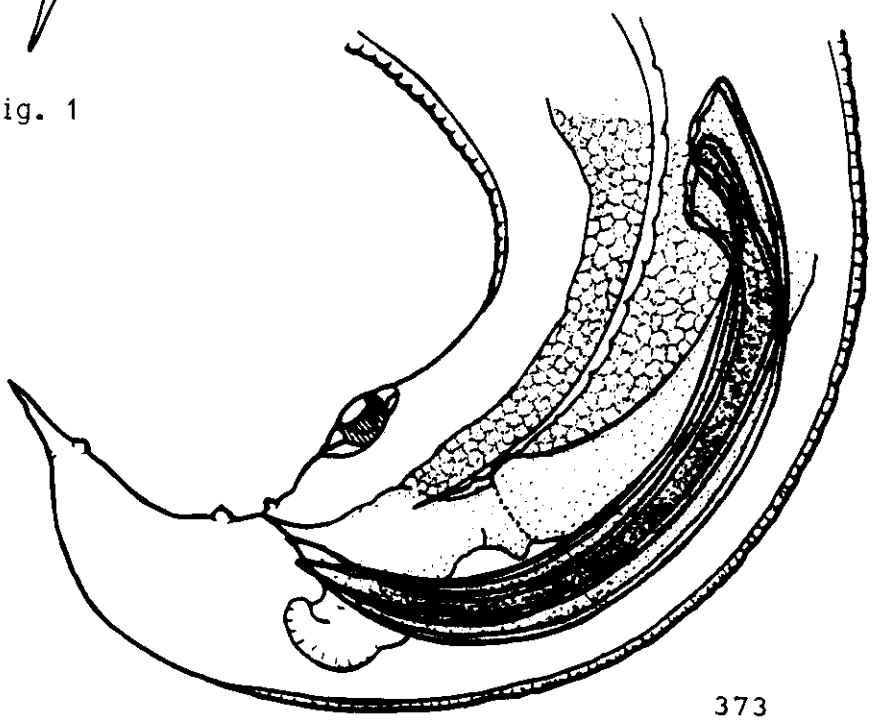


Fig. 2

Hembra

Ascaridida, Heterakoidea, Heterakidae, Spinicaudinae. Presenta un cuerpo alargado fusiforme, con la cutícula ligeramente estriada transversalmente. Celomiaria. La boca está constituída por 3 grandes labios. Esófago formado por una porción anterior faríngea corta, un corpus alargado y bulbo con válvula quitinosa tricúspide. Alas laterales estrechas que comienzan poco después de la región faríngea y terminan a nivel del ano. Poro excretor hacia la mitad del esófago. Vulva prominente situada un poco anterior a la mitad del cuerpo. Didélfica. Cola cónica que va estrechándose paulatinamente. Numerosos huevos embrionados de cáscara gruesa y casi esféricos, con la larva arrollada en su interior. Ovovivíparas.

Las dimensiones correspondientes a la hembra se relacionan en la Tabla XXXIV y los dibujos se corresponden con la Lámina XXIV.

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii dugesii Milne-Edwards, 1829.
Podarcis dugesii mauli Mertens, 1938.

LOCALIDAD: Archipiélago de Madeira.
HABITAT: Intestino grueso.

TABLA XXXIV - MEDIDAS BASICAS DE LAS HEMBRAS DE Spinicauda dugesii EN Podarcis dugesii DE MADEIRA.

	media	d.t.
Longitud total	10,149	± 0,918
Anchura corporal máxima	0,559	± 0,072
Longitud de la faringe	0,063	± 0,004
Anchura de la faringe	0,048	± 0,002
Longitud del esófago	1,040	± 0,075
Anchura del esófago	0,059	± 0,005
Diámetro del bulbo	0,211	± 0,023
Distancia extremo cefálico-alas laterales	0,294	± 0,066
Distancia extremo cefálico-vulva	4,076	± 0,435
Anchura de los huevos	0,061	± 0,003
Longitud de los huevos	0,080	± 0,003
Longitud de la cola	0,182	± 0,092

Nº de ejemplares medidos: 25

Todas las medidas están dadas en milímetros.

LAMINA XXIV

Hembra de Spinicauda dugesii

Fig. 1.- Vista general.

Fig. 2.- Detalle de la vulva.

Fig. 3.- Extremo posterior. Vista lateral.

Fig. 4.- Huevo con larva en su interior.

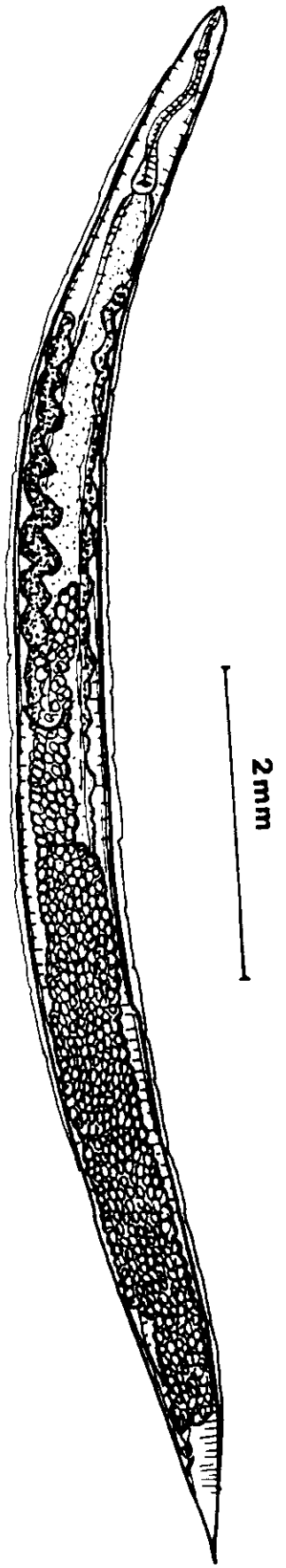


Fig. 1

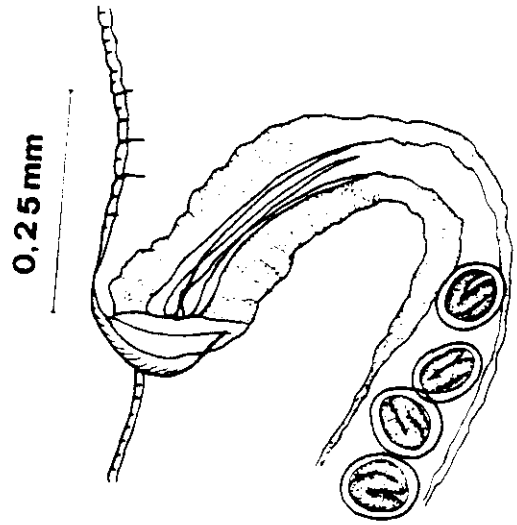


Fig. 2

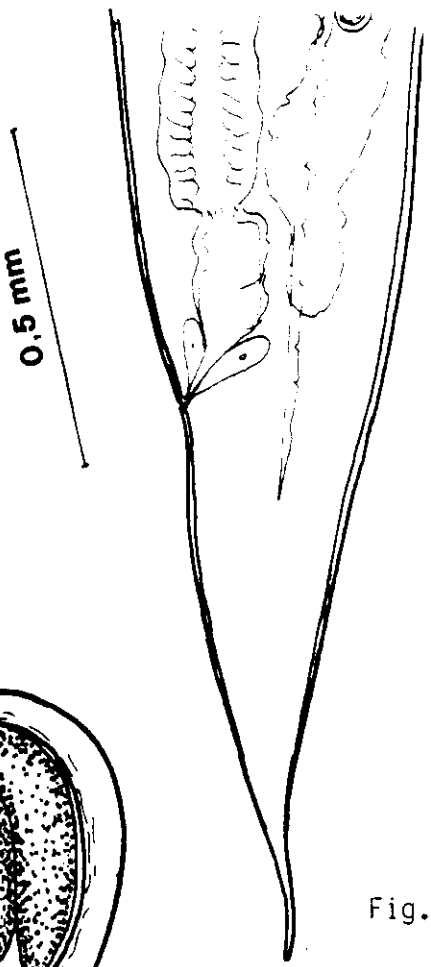


Fig. 3

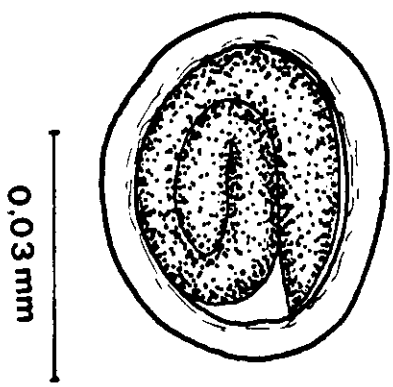


Fig. 4

4.4. RESULTADOS DE ACANTOCEFALOS

4.4.1 *Prosthorhynchus transversus* (Rud. 1819), Kostylew, 1914

En el contenido intestinal de los hospedadores estudiados, únicamente aparecieron 3 larvas de P. transversus en Ponta do Pargo (Madeira) y un quiste en Serra de Fora (Porto Santo).

El quiste midió 1,025 mm de longitud y 0,625 mm de anchura, poseía una cubierta gruesa formada por varias capas y, en su interior, alojaba una trompa de 0,568 mm de longitud por 0,176 mm de máxima anchura.

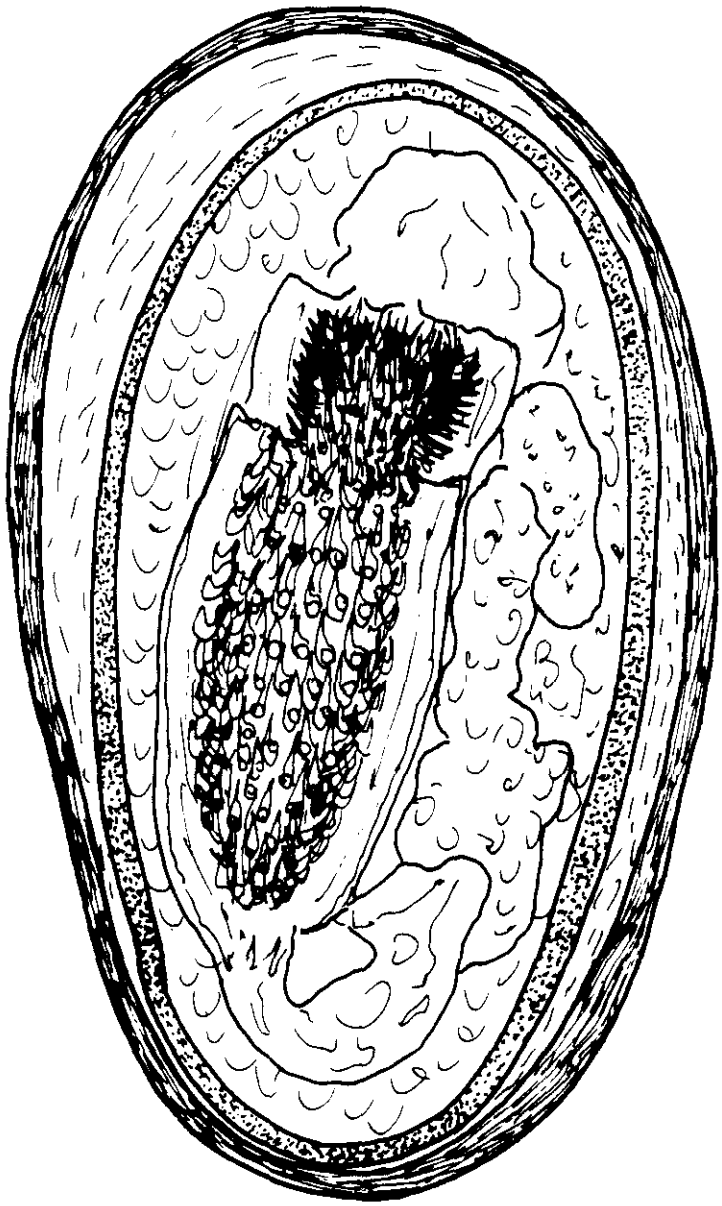
Los parámetros medidos en las larvas son los siguientes:

- Longitud total del cuerpo (con la trompa) 1,42-1,72 mm
- Anchura corporal máxima 0,68-0,74 mm
- Longitud de la trompa 0,28-0,36 mm
- Longitud del cuello (vaina de la trompa) 0,192-0,200 mm
- Número de filas de ganchos 15
- Número de ganchos por fila 10-12
- Longitud de los ganchos 0,056-0,068 mm

LAMINA XXVI

Quiste de Prosthorhynchus transversus

LAMINA XXVI



0,3 mm

4.5 RESULTADOS DE HONGOS

4.5.1 *Basidiobolus ranarum* Eidam, 1886

Es frecuente la presencia de hongos en las heces de P. dugesii, con un porcentaje del 25,45%. En la observación en fresco se apreciaron en la mayoría de los casos unas esporas sueltas, de cubierta gruesa y doble o triple capa (Lámina XXVII, Fig. 1).

En ocasiones hemos podido apreciar el micelio con una gran maraña de hifas ramificadas del tipo septadas que llegan a fragmentarse en artrosporas (= taloconidios), con forma de levadura, que se aprecian sueltas en las heces y contribuyen a la propagación del hongo.

Para llegar a identificar la especie, se realizó el aislamiento en un medio de cultivo Sabouréau sin actidiona y con cloranfenicol (AMC) a 25°C. Las hifas presentaron un diámetro que varía entre 2-10 μm. Las artrosporas que se encuentran frecuentemente sueltas en las heces miden 7 x 4 μm.

HOSPEDADOR: Podarcis dugesii dugesii Milne-Edwards, 1829
Podarcis dugesii mauli Mertens, 1938
LOCALIDAD: Archipiélago de Madeira
HABITAT: Intestino grueso (recto)

LAMINA XXVII

Basidiobolus ranarum

Figs. 1, 2 y 3.- Esporas con doble o triple cubierta muy gruesa

Fig. 4.- Extremo final de una hifa con un esporangio o conidióforo

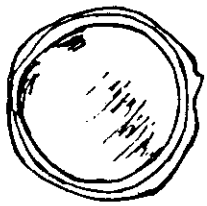


Fig. 1

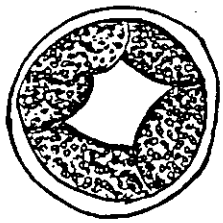


Fig. 2



Fig. 3

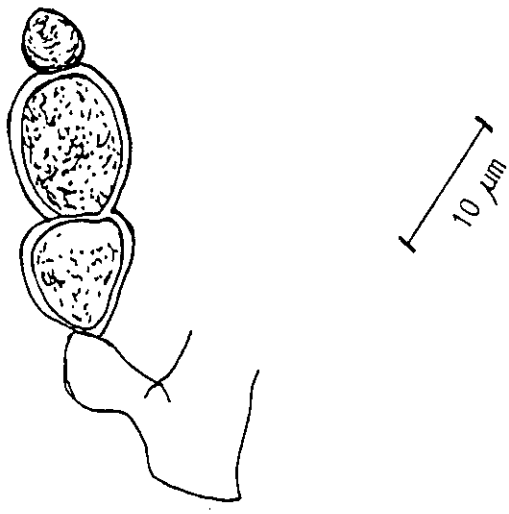


Fig. 4

DISCUSION

5. DISCUSION

5.1 DISCUSION SOBRE PROTOZOOS

5.1.1 Sobre *Proteromonas lacertae-viridis*

La especie encontrada en Podarcis dugesii de Madeira se ha identificado como Proteromonas lacertae-viridis, por asemejarse tanto en sus caracteres morfológicos como en sus medidas.

5.1.1.1 Comentario sobre las especies de Proteromonas en reptiles y anfibios

Como ya mencionamos en la Revisión Bibliográfica, el capítulo dedicado a flagelados intestinales de Kulda & Nohynkova, en el libro "Parasitic Protozoa" Kreier (1978), aparecen las especies P. chameleoni, P. hemidactyli, P. ophisauri y P. uromastixi como sinónimos de Proteromonas lacertae-viridis. Aunque no se exponen los criterios en que se han basado para llegar a tal fin, por lo que debemos reconsiderarlas e intentar analizarlas en la medida de nuestras posibilidades.

Al intentar valorar si una especie es idéntica a la otra, la mejor prueba para ello sería disponer de los hospedadores tipo, para hacer la comparación *in vivo*, lo cual representa un trabajo muy costoso y fuera del alcance de nuestro presupuesto. Por lo que simplemente limitándonos a la descripción original de los distintos autores sobre las especies en cuestión, hemos podido apreciar diversos errores que pasamos a comentar.

Son varias las especies de Proteromonas cuya diferenciación con P. lacertae-viridis está basada en la forma que presenta la mitocondria, tal es el caso de P. chameleoni, donde Krishnamurthy (1963) menciona su forma hemisférica. También en P. hemidactyli cuya forma la refiere a modo de una cinta que se extiende hasta la mitad del cuerpo, describiendo una forma de S u 8, o simplemente irregular. Lo mismo ocurre en P. krisnamurthyi, P. warangalensis y P. grasse cuyas mitocondrias tienen forma redondeada, alargada, de media luna, o triangular.

En nuestras preparaciones sobre P. lacertae-viridis hemos podido apreciar la gran variabilidad que presenta esta estructura, como puede verse en los dibujos de la Lámina I, Fig. 4, por lo que no la consideramos como característica diferencial válida, siendo dentro de la propia especie de P. lacertae-viridis muy variable, sin estar sujeta a ningún criterio especial.

Otras características diferenciales a las que se refieren los diversos autores, se basan en el tamaño relativo de los flagelos: el flagelo más corto

en P. chameleoni, según descripción original, es de 2 a 3 veces la longitud del cuerpo, diferenciándolo con P. lacertae-viridis porque nunca es más de 2 veces la longitud del cuerpo. A P. uromastixi también le diferencian de P. lacertae-viridis en la longitud de los flagelos, siendo de la misma longitud y de 1 a 1,5 veces la longitud del cuerpo.

Las pequeñas diferencias en cuanto a la medida de los flagelos así como de otros parámetros no las consideramos características diferenciales válidas, sobre todo si no van acompañadas por otros rasgos morfológicos o estructurales diferentes. Son varios los autores que al realizar el estudio de una misma especie de protozoo, pero albergada en distintos hospedadores, han acusado diferencias en las dimensiones de algunos parámetros, como por ejemplo los flagelos (Honigberg, 1955). Efectivamente, lo hemos podido comprobar.

Por otra parte, son varias las especies en cuyas descripciones incluyen la característica de poseer dos flagelos del mismo grosor, P. hemidactyli, P. waltairensis, P. ganapatii, aunque no se puede desmentir categóricamente que por ello no sean especies diferentes. Las especies de P. lacertae-viridis presentes en nuestras preparaciones teñidas por Giemsa, acusan un diferente grosor, pero puede suceder ,incluso con una tinción defectuosa, que no se aprecie el diferente grosor de los flagelos de estos protozoos. Esta característica diferencial podría ser considerada válida, siempre que se tenga la seguridad de que no sea la técnica de tinción la responsabble de esta diferencia.

Sobre P. uromastixi, además del igual grosor en los flagelos, su autor describe que la característica diferencial más significativa es la presencia de una proyección caudal muy pronunciada. A este respecto tenemos que indicar que en las preparaciones observadas de P. lacertae-viridis se han apreciado ejemplares con un filamento caudal, como el que se muestra en la Lámina I, Fig. 3, que si bien no es tan largo como los que dibuja Janakidevi (1962) en P. uromastixi no nos parece, por otra parte, un hecho tan significativo. Lo mismo ocurre con P. grassei donde Saratchandra & Narasimhamurti (1980) la consideran diferentes a las demás especies en cuanto a que presenta una espina caudal ligeramente curvada, siendo ésta la única diferencia que consideran, ya que "el carecer de aparato de Golgi y de rizoplasto" son probablemente errores de apreciación por las técnicas de tinción empleadas. Igual pasa con P. ganapatii al que Saratchandra (1981) le diferencia por carecer de una punta afilada en el extremo posterior.

Una estructura denominada, en las descripciones originales, como "estructura subblefaroplástica" que se corresponde actualmente con el rizoplasto, es descrito en P. uromastixi en forma de barra horizontal, lo cual concuerda con la descripción de Moskowitz sobre el rizoplasto, sin embargo éste

describe unos gránulos subblefaroplásticos en forma de cono, que sirve para diferenciarlo a Janakidevi, correspondiendo probablemente a unas microfibrillas en forma de abanico, que forman una cúpula densa que se encuentra debajo del cinetosoma 2, como se ha podido apreciar con los trabajos de ultraestructura de Brugerolle & Joyon (1975).

Con respecto a P. longifilla Grassé, 1926, parásito de anfibios, Kulda & Nohynkova (1978) hacen referencia a la probabilidad de ser idéntico a P. lacertae-viridis.

Así mismo, Krishnamurthy (1970) sugiere que P. longifilla sea considerada como sinónimo de P. lacertae-viridis ante la ausencia de diferencias morfológicas significativas.

Kulda (1961) había señalado previamente que la variación en la longitud de los flagelos entre los proteromonas de lagartijas y anfibios no es suficientemente significativo para separar sistemáticamente una especie. Hecho con el cual, como ya hemos señalado al principio del comentario, estamos completamente de acuerdo, ya que como hemos podido experimentar, las variaciones existentes en las dimensiones de los flagelos dentro de una misma especie son muy amplias.

Grassé (1926), ante las formas peculiares de P. longifilla, y las variaciones en las dimensiones de los flagelos, señaló textualmente: "El rasgo más característico de este flagelado es el extraordinario desarrollo del flagelo anterior, el cual alcanza una longitud de 3,5 a 4 veces la longitud del cuerpo" (máximo 45 μm); llevándole a considerar a P. longifilla diferente de P. lacertae-viridis.

En cuanto a la gran variabilidad de formas, que reseña Grassé (1926) con respecto a P. longifilla, debemos señalar que en nuestras preparaciones de P. lacertae-viridis hemos podido observarlas; pero no son formas que adquiera una determinada especie de Proteromonas en particular, sino que corresponden a fases procedentes del desarrollo de multiplicación, en los denominados "trofoquistes", que podemos apreciar cuando estos organismos se encuentran en un gran número, siendo formas intermedias por las que pasan hasta llegar a la lanceolada típica y más frecuente.

La descripción de P. sanjivei, sin duda alguna, no es correcta, ya que su autor Grewal (1965) parece desconocer que sea precisamente P. lacertae-viridis la que posee los 2 flagelos de distinto grosor, ya que ésta es la característica diferencial que le achaca a su especie, citándola por ello como nueva.

Continuando con el análisis de las especies restantes de Proteromonas descritas por diversos autores, debemos señalar que sobre P. kakatiyae y P. warangalensis nos llama la atención que únicamente poseen un cinetosoma, como se indica en las descripciones realizadas por Bhaskar Rao *et al.* en 1978. Después del trabajo realizado por Brugerolle & Joyon (1975) sobre ultraestructura del género Proteromonas, donde es evidente la existencia de 2 cinetosomas en posición ortogonal, no cabe duda que se trata de un error de apreciación de los autores Bhaskar Rao *et al.* (1978), sobre las preparaciones teñidas, no diferenciándolos claramente, ya que por técnicas de Protargol es relativamente fácil apreciar los gránulos teñidos más intensamente que representan los cinetosomas.

Por otra parte, P. kakatiyae se diferencia de P. lacertae-viridis, en que el primero carece de aparato parabasal (aparato de Golgi), lo que probablemente no pudo apreciarse por las técnicas de tinción utilizadas, ya que ultraestructuralmente ha sido puesta de manifiesto su presencia.

P. warangalensis, según la descripción original, posee un aparato de Golgi con forma de media luna, en lugar de forma de anillo como señalara Moskowitz (1951) en P. lacertae-viridis; probablemente corresponde a la misma estructura pero con distinta intensidad de tinción.

Por lo tanto estas especies precisan una revisión para confirmar su identidad, ya que algunas descripciones poseen fallos en sus apreciaciones, y en otros casos los caracteres diferenciales no son lo suficientemente significativos como para ello.

En la Tabla XXXV se encuentran las diversas especies de Proteromonas citadas en los distintos hospedadores de Reptiles y Anfibios, así como sus medidas en micrómetros.

TABLA XXXV - ESPECIES DE *Proteromonas* EN ANFIBIOS Y REPTILES

ESPECIE	AUTOR(ES)	HOSPEDADOR(ES)	LOCALIDAD	Longitud cuerpo	Anchura cuerpo	Longitud flagelo I	Longitud flagelo II	Tamaño núcleo
P. chameleoni	Krishnamurthy, 1963	*Chamaeleoni zeylanicus* *Calotes versicolor*	India	10,0-15,5 (12,5)	4,0-10,0 (6,7)	26,5-54,5 (42,3)	19,0-36,5 (27,9)	1,0-3,0x1,5-3,5 (1,9x2,4)
P. ganapatii	Saratchandra, 1981	*Hemidactylus giganteus*	India	11,0-23,0	4,0-7,0	14,0-41,0	12,0-32,0	2,5-4,0x1,5-3,0
P. grassei	Saratchandra & Narasimhamurti, 1980	*Hemidactylus prashadi*	India	12,0-22,0	2,2-5,0	13,0-26,0	10,0-26,0	2,0-3,5x1,2-1,8
P. hemidactyli	Krishnamurthy, 1968	*Hemidactylus brooli*	India	12,8-25,1 (17,4)	2,0-5,6 (3,6)	22,6-33,9 (28,2)	16,4-32,3 (25,4)	
P. kakatiyae	Baskar Rao *et al.*, 1978	*Hemidactylus* sp.	India	10,0-14,0 (12,0)	2,7-3,8 (3,2)	15,0-22,7 (18,8)	12,9-19,0 (16,0)	1,3-2,7x1,3-2,7 (2,0x2,0)
P. krisnamurthy	Saratchandra & Babu, 1982	*Calotes versicolor*	India	8,0-18,0	2,5-9,0	15,0-44,0	12,0-25,0	1,7-3,5x1,0-2,5
P. lacertae-viridis	(Grassi, 1879) Grassé, 1926	*Lacerta agilis*, *L. muralis*, *L. viridis* *Acanthodactylus pardalis*, *L. ocellata*, *Tropidosaurus alginus*	Europa, Africa, América	4,0-23,0	2,0-5,0	15,0-22,0	28,0	
	Moskowitz, 1951	*Cnemidophorus sexlineatus* *Phrynosoma douglassi*		11,0-13,0 (12,0)	2,0-5,0 (3,5)	35,0-38,0	28,0-29,5	
P. longifilla	(Lemmerman, 1913) Grassé, 1926	*Salamandra maculosa*		10,5-12,0		44,0-45,0	22,0-31,5	
P. ophisauri	Chikovani, 1970	*Ophisaurus apodus*		8,5-16,7	2,4-6,0			
P. sanjivei	Grewal, 1965	*Mabuya dissimilis*	India	8,0-23,5	2,5-7,0	29,8-49,0	9,5-34,5	
P. uromastixi	Janakidevi, 1962	*Uromastix hardwickki*	India	12,8-30,0 (23,0)	1,5-4,0 (3,1)	(26,5)	(26,5)	(2,0x2,0)
P. waltairensis	Saratchandra & Narasimhamurti, 1980	*Hemidactylus prashadi*	India	6,5-23,0	2,5-4,0			2,0-3,5x1,5-2,5
P. warangalensis	Baskar Rao *et al.*, 1978	*Mabuya carinata*	India	6,8-11,0 (8,5)	3,8-7,7 (5,9)	15,1-23,8 (18,4)	14,1-22,7 (18,3)	1,8-2,4x1,3-2,4 (2,1x1,7)

5.1.2 Sobre *Retortamonas viperae*

Se encuentran citadas en reptiles y anfibios cinco especies de Retortamonas que representamos en la Tabla XXXVI.

Por los trabajos de ultraestructura de Brugerolle & Joyon (1977) sobre las especies R. alexeieffi y R. agilis, se sabe que el flagelo citostomal tiene unas expansiones aletiformes, que es lo que hace probablemente, que al microscopio óptico y teñidos por Giemsa, se aprecie más grueso que el anterior, como ocurre con R. dobelli. Sin embargo, en nuestra especie no se aprecia tal diferencia, como sucede en R. boae y R. viperae.

Sobre R. boae describen dos flagelos de longitud más corta que el cuerpo, con el flagelo anterior más corto que el flagelo citostomal, a diferencia de R. viperae en el cual el flagelo más largo es el dirigido anteriormente. Sin embargo, R. boae tiene un citostoma muy desarrollado, a diferencia con R. viperae que es prácticamente inapreciable.

5.1.2.1 Comentario sobre las especies de Retortamonas en reptiles y anfibios

Kulda & Nohynkova (1978) admiten las especies que listamos en la Tabla XXXVI, considerando a R. saurarum sinónimo de R. dobelli (Kulda, 1959). No hacen mención de la especie R. viperae Krishnamurthy & Madre, 1976.

Kulda (1959) al describir el citostoma de R. boae muestra una membrana en medio cono, con forma de embudo, que se encuentra en la parte superior de la fisura citostomal creyéndola exclusiva de su especie, por no haber sido apreciada por Bishop en R. dobelli.

Al no poder apreciar la segunda fibra citostomal más corta, piensa que no existe, y por lo tanto admite que las observaciones de Nie (1947) y Moskowitz (1951) sobre la presencia de dos fibrillas citostómicas son falsas.

Sin embargo, como posteriormente se demostraría por los estudios ultraestructurales de Brugerolle (1977), la organización y las estructuras de Chilomastix y Retortamonas es similar.

Nos llama la atención el hecho de que Brugerolle (1977) se refiera a la película que rodea la célula de Retortamonas como una estructura rígida, ya que en algunos ejemplares aparecen con formas irregulares, debido a la flexibilidad de la cubierta que se deforma ante la extensión en un frotis. Pensamos, que una característica que puede diferenciar a Chilomastix de Retortamonas es la flexibilidad de este último, siendo más susceptible a la deforma-

ción que las especies de Chilomastix.

Retortamonas viperae es la última especie descrita, data de 1976 y fue hallada en la víbora Vipera russeli de la India. Los caracteres diferenciales que presenta: citostoma prácticamente inmanifiesto en muchos casos, y la inexistencia de fibrillas asociadas al citostoma, son caracteres un tanto dudosos, después de los trabajos ultraestructurales de Brugerolle (1977), donde se admite que la organización celular de Retortamonas es igual a la de Chilomastix. Sin embargo, esto es así, el citostoma es muy difícil de diferenciar en las preparaciones teñidas por Giemsa, mientras que en los Chilomastix se aprecia perfectamente el surco citostomal así como las fibrillas que lo bordean. Sin embargo no se puede afirmar la carencia de fibrillas sin un estudio ultraestructural.

Aunque la consideramos como válida, convenía se hiciera un estudio más a fondo en el hospedador tipo para establecer su verdadera situación, estudio que por otra parte nos ha sido imposible establecer debido al escaso índice de parasitación que presentaron nuestros hospedadores.

TABLA XXXVI : Especies de Retortamonas en Reptiles y Anfibios

ESPECIE	AUTOR(ES)	HOSPEDADOR(ES)	LOCALIDAD
R. boae	Kulda, 1959	Constrictor constrictor	Checoslovaquia
R. cheloni	Janakidevi, 1962	Testudo elegans	India
R. dobelli	Bishop, 1931	Rana temporaria	
	Kulda, 1959	Bufo calamita	(CSR)
		Rana esculenta	
		Anguis fragilis	
		Lacerta viridis	
	Grassé, 1952	Bufo bufo	
		Salamandra salamandra	
R. saurarum*	Moskowitz, 1951	Pituophis melanoleucus	
R. testudae	Ansari, 1954	Testudo argentina	Inglaterra
R. viperae	Krishnamurthy y Madre, 1976	Vipera russeli	India

* Denominado como R. saurarum por Moskowitz, 1951 y considerado por Kulda, 1959, sinónimo de R. dobelli.

5.1.3 Sobre *Chilomastix bursa*

Como hemos apreciado en otros parásitos, la misma especie de protozoo, al cambiar de hospedador y encontrarse en otros condicionamientos, puede acusar variaciones en sus dimensiones.

Comparando las dimensiones de Ch. bursa tipo alargado (Tabla V) con Ch. bursa tipo rechoncho (Tabla VI) dentro de un mismo hospedador, se aprecian sólo ligeras diferencias. Las dimensiones de los del tipo alargado son evidentemente más largos y estrechos, 14,2 x 5,8 μm, frente a 9,5 x 8,5 μm del tipo rechoncho que son prácticamente esféricos. Estos últimos suelen tener el flagelo III algo más corto, 4,9 μm frente a 8 μm del tipo alargado, pudiendo deberse a que se trate de ejemplares más jóvenes cuyo flagelo III se haya aún en fase de crecimiento.

Estas dos conformaciones, tipo alargado y rechoncho, pueden ser incluídas en la especie Ch. bursa, aunque como ya describimos en RESULTADOS, la segunda puede no presentar proyección caudal.

La presencia de proyección caudal, más o menos pronunciada, no debe ser aceptada tajantemente como característica diferencial, ya que hemos podido comprobar que individuos que en fresco presentaban una proyección caudal muy aguda, en las preparaciones teñidas se apreciaban con el extremo posterior redondeado, como los que representamos en la Lámina V, Figs. 1, 2, 3, 5 y 6; en otros, sin embargo, se puede observar una espina caudal afilada (Lámina V, Figs. 7 y 8).

La torsión que presentan los ejemplares alargados de Ch. bursa, no es tan pronunciada como la que presentan los ejemplares de Ch. caullery*i*, que se encuentra fundamentalmente en anfibios.

5.1.3.1 Comentario sobre especies de Chilomastix en reptiles y anfibios

Ch. bursa es la primera especie considerada como válida dentro de los reptiles. Sin embargo Moskowitz (1951) en su descripción original señala la presencia de un sólo cinetosoma.

A partir de ésta se citaron otras especies, diferenciándolas por el número de cinetosomas que poseían: 2 (Ch. kudoi), 3 (Ch. hemidactyli y Ch. gadrii) y 4 (Ch. wneyoni). Estas apreciaciones obviamente son erróneas, como lo demuestra el estudio ultraestructural realizado por Brugerolle (1973) que pone de manifiesto la estructura de Ch. aulastomi, así como otras especies revisadas a título comparativo: Ch. intestinalis y Ch. caullery*i*, donde establece que siempre son 4 los cinetosomas que poseen, dispuestos en dos pares

ortogonales.

Con las tinciones que corrientemente se emplean, es difícil diferenciar los cinetosomas, sobre todo cuando se encuentran muy juntos. Por esta razón Krishnamurthy (1970), cuando descubre una especie de Chilomastix con 3 cinetosomas en Rana tigrina, piensa pueda tratarse de una especie diferente, ya que Ch. bursa sólo tenía 1 y Ch. wenyoni 4, según descripciones originales. Le denomina Ch. qadrii y es muy similar a Ch. bursa, como ya señalaran Kulda & Nohynkova (1978). Las diferencias con Ch. bursa y Ch. wneyoni se basan en la mayor longitud, tanto en el cuerpo como en el citostoma, de estos últimos. Se diferencia notablemente de Ch. caullery1 por su gran talla y por la torsión del cuerpo tan marcada que presenta. Por otra parte, semejante a esta última especie se encuentra Ch. gigantea, sin embargo Nie (1948) la consideró diferente.

Así mismo Janakidevi (1961) cuando descubre un Chilomastix con 4 cinetosomas en Calotes memoricola, piensa pueda tratarse de una especie diferente, ya que Ch. bursa sólo tenía 1, según su autor. Posteriormente Ch. wenyoni pasaría a ser sinónimo de Ch. bursa, que a pesar de haber sido insuficientemente descrita, el nombre dado por Moskowitz tiene preferencia.

Por otra parte desconocemos si actualmente Ch. hemidactyli y Ch. kudoi son aceptadas. Unicamente podemos analizarlas basándonos en las descripciones originales, y así una diferencia que describe Bhaskar Rao *et al.* (1976) de Ch. hemidactyli con respecto a Ch. bursa, es el tamaño del citostoma, siendo menor en el caso del primero. Sin embargo curiosamente tres años más tarde, aparece otro Ch. hemidactyli, como nueva especie, publicado por Madre.Desconocemos a qué se debe esta coincidencia, pero comprobamos una gran semejanza, en muchos puntos, excepto en el tamaño del citostoma, donde lo describe extendiéndose hasta el medio o el tercio posterior del cuerpo, con unas dimensiones de 5,6-13,4 μm (9,1) frente a 2,5-5,4 μm que indicaban Bhaskar Rao *et al.*; también se aprecian diferencias en las medidas de los flagelos, siendo más cortos en la descripción de Bhaskar Rao *et al.*

Por todo ello es recomendable que tales especies fueran revisadas para establecer las posibles diferencias o analogías, y en caso de que fueran diferentes, dar otra denominación a la descrita por Madre (1979).

En la descripción de Saratchandra & Narasimhamurti sobre Ch. kudoi, a pesar de ser relativamente reciente, 1980, las diferencias con las anteriores especies de Chilomastix están basadas también en el número de cinetosomas como lo hicieran los autores precedentes. Los dibujos son semejantes a Ch. hemidactyli y la longitud de la espina caudal es la única diferencia que se

aprecia, así como algunas referidas a las dimensiones. Por lo que resulta un tanto sospechosa su validez.

La relación de todas las especies de Chilomastix citadas en anfibios y reptiles se reflejan en la Tabla XXXVII.

TABLA XXXVII : Especies de Chilomastix en Reptiles y Anfibios

ESPECIE	AUTOR(ES)	HOSPEDADOR(ES)	LOCALIDAD
Ch. bursa	Moskowitz, 1951	Sceloporus sp. Ameiva ameiva fuliginosa	Isla de Providencia
Ch. caulleryi	Alexeieff, 1909	sapos, ajolotes y salamandras	
	Grassé, 1926	Rana temporaria Bufo vulgaris Pelodytes punctatus Molge marmorata Pleurodeles waldtlii	
Ch. hemidactyli	Bhaskar Rao *et al.*, 1976	Hemidactylus sp.	India
Ch. hemidactyli	Madre, 1979	H. giganteus	India
Ch. kudoi	Saraychandra y Narasimhamurti, 1980	H. prashadi	India
Ch. qadrii	Krishnamurthy, 1970	Rana tigrina	India
Ch. qadri	Madre, 1979	Rana cyanophlyctis	India
Ch. wenyoni	Janakidevi, 1961	Calotes memoricola	India

5.1.4 Sobre *Monocercomonoides lacertae*

La longitud máxima del flagelo recurrente en M. lacertae, procedente de otros hospedadores, por ejemplo en Crotalus viridis viridis, llegó a alcanzan los 30 μm (Moskowitz, 1951), mientras que en nuestros ejemplares el límite está en 24,5 μm.

Las características sobre el aspecto del citoplasma ante una determinada tinción no puede considerarse como carácter diferencial, ya que puede estar influído por múltiples factores. Sin embargo, sí es interesante reflejarlo, como ya lo hicimos en su descripción en el capítulo de RESULTADOS.

Rodeando al núcleo aparece un halo blanco festoneado que le da un aspecto peculiar, aunque Moskowitz no menciona nada al respecto, en el trabajo de Brugerolle & Joyon (1973) sobre ultraestructura de Monocercomonoides sp. en Lacerta viridis y L. agilis, señalan que el núcleo está limitado por una membrana citoplásmica festoneada y de aspecto ameboide. En nuestras preparaciones teñidas por Giemsa, esta estructura queda bien patente, probablemente el núcleo al fijarse puede estar algo retraído con lo cual la membrana festoneada se distingue mejor.

5.1.4.1 Comentarios sobre las especies de Monocercomonoides en reptiles y anfibios

Revisando la bibliografía nos encontramos con 7 especies citadas entre los reptiles y anfibios (Tabla XXVIII). Sin embargo, Kulda & Nohynkova (1978) reconocen sólo dos como válidas: M. lacertae y M. rotunda; las especies M. filamentum, M. mehdii y M. singhi las consideran, aunque con interrrogación, como sinónimos de M. lacertae.

Revisando las descripciones originales vamos a intentar analizar los criterios en que se fundan los correspondientes autores para diferenciarlas entre sí.

Antiguamente se pensaba que las especies de Monocercomonoides podían tener o no funículo, por ello Grassé (1952) propone la creación de un nuevo género, Brachymonas, para aquellos que poseían funículo, y dejar el ya nombrado Monocercomonoides para los que no lo poseían. Con los estudios ultraestructurales de Brugerolle & Joyon (1973) comprueban que "las fibras subpeliculares asociadas al flagelo recurrente o funículo, es una estructura permanente en los Monocercomonoides, por lo tanto la creación de otro género no tendría objeto".

Otra característica diferencial en que se han basado algunos autores es la distribución flagelar, proveniente de su origen en el citostoma. Según que se originaran 2 ó 3 flagelos de un mismo cinetosoma, la distribución flagelar sería (2:2) ó (3:1); sin embargo, por ultraestructura se vió que tenían 4 cinetosomas, los cuales originan un flagelo cada uno, por lo que la distribución flagelar no tiene validez como característica diferencial.

Al ser estos caracteres, en los que se basaba fundamentalmente la diferenciación de las distintas especies de Monocercomonoides: M. filamentum, M. mehdii, M. singhi y M. viperae, resulta un tanto dudoso la confirmación de tales especies, por lo que recomendamos una revisión en los hospedadores tipo, que con las técnicas de estudio empleadas hoy día facilitará su reconocimiento. En la Tabla XXXVIII se citan las especies de anfibios y reptiles.

TABLA XXXVIII : Especies de Monocercomonoides en Reptiles y Anfibios

ESPECIE	AUTOR(ES)	HOSPEDADOR(ES)	LOCALIDAD
M. dobelli	Krishnamurthy y Madre, 1979	Bufo melanostictus	India
M. filamentum	Janakidevi, 1962	Testudo elegans	India
M. lacertae	Tanabe, 1933	Erimias argus	Japón
M. lacertae	Moskowitz, 1951	Crotalus viridis viridis	
M. mehdii	Krishnamurthy, 1967	Calotes versicolor	India
M. rotunda	Bishop, 1932	Bufo vulgaris	
M. singhi	Krishnamurthy, 1967	Chameleon zeylanicus	India
M. viperae	Madre y Krishnamurthy, 1976	Vipera russeli	India

5.1.5 Sobre *Monocercomonas* 1 sp.

Entre el gran número de especies de Monocercomonas que se encuentran citadas, dentro de las consideradas como válidas, solametne tres poseen anillo cromático periaxostilar, éstas son: M. moskowitzi, M. eryxi y M. aurangabadensis, con las cuales hemos realizado la comparación de la presente especie.

El axostilo de Monocercomonas 1 sp. es más grueso que el que presenta M. moskowitzi, pero no tanto como el que tiene M. aurangabadensis, se encuentra en un término medio, que podría corresponder al M. eryxi. Monocercomonas 1 sp. no posee el punto de salida del extremo posterior del axostilo dilatado, en una estructura como un bulbo, como describen para M. eryxi, únicamente se encuentra ligeramente más ancho para posteriormente ahusarse en una punta cónica. También le podemos diferenciar de éste último, así como de los anteriores, por el aspecto del citoplasma, siendo muy granuloso y compacto, con un gran número de inclusiones, no pudiéndose apreciar en ocasiones la trayectoria axostilar a través del cuerpo.

Así mismo apreciamos una gran diferencia en cuanto al tamaño de todos los flagelos, siendo en Monocercomonas 1 sp. de 9,8; 12,9 y 14,5 μm los tres anteriores, con un flagelo recurrente notablemente más corto (16,1 μm) que en el resto de las especies comparadas. Las medidas de los flagelos de M. eryxi son 12,5; 16,6 y 17,7 μm, y el recurrente 25,9 μm, y las de M. aurangabadensis son 16,1; 20,5; 20,6 y 32,9 μm, así como 25,9 μm del recurrente. De M. moskowitzi únicamente disponemos de las medidas del flagelo anterior más largo (11,6 μm) y del recurrente (20,4 μm); sin embargo, la estructura del axostilo, de tipo fino, le hace notablemente diferente de Monocercomonas 1 sp.

5.1.6 Sobre *Monocercomonas* 2 sp. tipo "colubrorum"

Teniendo en cuenta la naturaleza del axostilo nos encontramos con que las especies más afines a Monocercomonas 2 sp. son M. garnahami (incluído en el tipo de M. colubrorum dentro de la categoría del axostilo más fino), Monocercomonas rayi y Monocercomonas 3 sp. (s.l.) Castaño, 1985.

Empezando con M. rayi se diferencia porque éste presenta un núcleo en forma de herradura a diferencia de Monocercomonas 2 sp. que lo tiene triangular y ovalado.

Con M. garnahami aunque su axostilo es fino, no lo es tanto como el de Monocercomonas 2 sp., que es prácticamente filamentoso. Se aprecian notables diferencias en cuanto a la longitud de sus flagelos, siendo el más corto I=

16,4 μm, el II= 21,1 μm, III= 21,1 μm y el recurrente 30,5 μm, en contraposición a Monocercomonas 2 sp. cuyas medidas son I= 11,4 μm, II= 15,6 μm, III = 15,7 μm y el recurrente 18,3 μm de longitud mucho menor.

Monocercomonas 3 sp. (s.l.) Castaño 1985, tiene un núcleo pequeño y redondeado, y el aspecto del citoplasma es diferente, no presentando los gránulos característicos a la altura del núcleo que se aprecian en nuestra especie Monocercomonas 2 sp., así como pequeñas variaciones en la longitud de los flagelos y en la proyección axostilar, siendo de 0,9-4,9 μ (media 2,4 μm) en Monocercomonas 3 sp. (s.l.) Castaño, 1985, a diferencia de Monocercomonas 2 sp. que oscila entre 1-5,2 μm (media 4,8 μm).

5.1.7 Sobre Monocercomonas 3 sp. tipo "maculatus"

Atendiendo a la presencia de gránulos o máculas citoplasmáticas y de otros caracteres morfológicos diferenciales, hemos considerado que nuestros ejemplares se asemejan a la especie descrita en Rana perezi e Hyla meridionalis por Carrera-Moro *et al.* (1986) como Monocercomonas maculatus. Esta especie tiene como caracteres más significativos el poseer axostilo fino y los flagelos anteriores de distinta longitud, al contrario que la especie descrita por Dobell (1909), que posee los 4 flagelos prácticamente iguales.

De M. colubrorum (Hammerschmidt, 1884; Moskowitz, 1951) Krishnamurthy, 1968, difiere además de, en el aspecto del citoplasma, en la menor longitud del flagelo recurrente (de 12,4-22,6 μm en contraposición a 22,6-42,2 μm de M. colubrorum).

M. cyanophlycti Krishnamurthy & Madre (1979) encontrado en Rana cyanophlyctis, presenta un axostilo grueso con gránulos periaxostilares, al contrario que M. maculatus, que tiene axostilo fino, sin gránulos periaxostilares.

M. aurangabadensis Krishnamurthy & Madre, 1979, de Bufo melanostictus, posee axostilo grueso con distintos gránulos cromáticos, y con filamento accesorio ausentes en M. maculatus.

De M. melanosticti Krishnamurthy & Madre, 1979, también hallado en Bufo melasnotictus, cuyo citoplasma se tiñe uniformemente, al igual que en los dos últimos, se diferencia por presentar las dos zonas de máculas características de la especie.

De M. maharashtrae Krishnamurthy & Shete (1981) de Rana cyanophlyctis, se diferencia porque presenta gránulos endoaxostilares en el tercio medio y posterior del axostilo, y por último de M. sultanae encontrada en Rana tigri-

na, porque ésta posee filamento accesorio y gránulos periaxostilares cromáticos, ausentes en M. maculatus.

5.1.8 Comentario sobre algunas especies de *Monocercomonas* en reptiles y anfibios

En el informe que Honigberg (1963) realizó sobre la sistemática y relaciones evolutivas de los trichomonádidos, a pesar de los inconvenientes, ya señalados en REVISION BIBLIOGRAFICA, acepta como especie tipo a M. colubrorum. También acepta como válida la especie M. moskowitzi, inicialmente denominada por Moskowitz como M. mabuiae, por considerarla idéntica a M. mabuiae de Dobell (1910), pero denominada así M. moskowitzi por Honigberg, al parecerle que posee caracteres diferenciales suficientes para determinarla como especie nueva.

Existe una gran confusión con la especie denominada por Dobell M. mabuiae, encontrada en dos lagartijas de Ceilán, en cuya descripción comenta: "es idéntica a M. batrachorum Dobell, 1909", y en la descripción de este último, dice a su vez que es igual a Trichomastix serpentis (el cual pasó posteriormente a ser sinónimo de M. colubrorum).

Por lo tanto, Honigberg (1963) propone que M. mabuiae Dobell, 1910, sea incluída como sinónimo de M. colubrorum, por no establecerse claramente su identidad cuando Dobell hizo su descripción, y únicamente considera dos especies como válidas: M. colubrorum y M. moskowitzi.

Sin embargo, Honigberg no hace referencia a las especies que Bovee & Telford describieran en 1962, M. neosepsorum y M. tantillorum, parásitos de Neoseps reynoldsi y Tantilla coronata respectivamente.

En 1968, como consecuencia del estudio realizado por Krishnamurthy sobre los protozoos parásitos de reptiles en zonas de la India, describe 8 especies nuevas y propone la subdivisión del género Monocercomonas en 3 subgéneros: Alimonas, Monocercomonas y Quadrimonas, atendiendo a la presencia o ausencia de filamento accesorio, y a su relativa longitud; por esto incluye a M. colubrorum en el subgénero Monocercomonas y a M. moskowitzi en Quadrimonas.

En la diagnosis del género Monocercomonas, según Honigberg (1963), señala: "flagelo recurrente libre durante su total longitud, o con la parte proximal adheriéndose por alguna distancia a la superficie dorsal del cuerpo, a lo largo del filamento accesorio".

Sin embargo, en el estudio de Brugerolle (1976) sobre la ultraestructura de varias especies de Monocercomonas: M. caviae y M. pistillum del cobaya, M. lacertae de Lacerta vivipara, y Monocercomonas sp. del pez marino Boops salpae, semejante a Trichomastix motellae Alexeieff, 1910, describe la presencia de un canal osmiófilo submembranoso que corresponde a la lámina marginal o filamento accesorio, denominado así por otros autores, que ocupa aproximadamente 1/4 de la longitud de la célula. Es por esto que la diagnosis del género Monocercomonas según Brugerolle se refiere: "tres flagelos anteriores libres, y un flagelo recurrente libre, no adheriéndose salvo en su parte proximal donde existe una lámina marginal submembranosa vista de frente". No contempla ya la posibilidad de que el flagelo recurrente pueda encontrarse totalmente libre.

En el trabajo de Mattern, Honigberg & Wendell de 1972 sobre ultraestructura de Monocercomonas sp. cuando describen la lámina marginal comentan: "el flagelo recurrente está íntimamente aplicado a la membrana, cubriendo la lámina marginal, aunque no existe conexión obvia entre membranas flagelar y celular". Las observaciones al microscopio óptico de varias especies de Monocercomonas, indican que en el flagelo recurrente la parte posterior al área del filamento accesorio (=lámina marginal) no está fijado a la membrana celular".

Efectivamente en varios trabajos sobre Monocercomonas se describe un filamento accesorio aparentemente en desconexión con el flagelo recurrente, tenemos que señalar qwue en nuestro caso esta situación no se ha presentado.

Siempre se ha apreciado, en la zona proximal del flagelo recurrente, como un engrosamiento, superior al diámetro del flagelo, que corresponde a la lámina marginal o filamento accesorio. Se nos ocurre pensar que en aquellos casos en los que los dibujan separados, se haya producido una desconexión por los efectos mecánicos del frotis.

Pero volviendo al asunto que estábamos discutiendo, sobre la subdivisón del género Monocercomonas en subgéneros realizada por Krishnamurthy, donde incluía como característica del subgénero Alimonas la "ausencia de filamento accesorio"; según nos demuestran los estudios ultraestructurales sobre Monocercomonas, la lámina marginal o filamento accesorio es una estructura permanente, por lo tanto "su ausencia" se trata probablemente de su no advertencia al microscopio óptico, siendo este carácter en el que Krishnamurthy (1968) se basó para la subdivisión. Por otra parte la división del género Monocercomonas en los tres subgéneros: Alimonas, Monocercomonas y Quadrimonas no ha sido contemplada por autores posteriores, ni siquiera Honigberg (1969), o Kirby o Brugerolle (1975), quienes han tratado ampliamente este tema. También hay que señalar que Honigberg (1981) cuando habla de los rasgos de significa-

ción diagnóstica, no hace ninguna referencia al filamento accesorio o lámina marginal, por lo que se deduce que no presenta ninguna característica diferencial.

Otra cuestión polémica es el asunto sobre "presencia o ausencia de pelta". Por las técnicas de tinción que empleamos hoy día, la pelta ha sido observada en todas las especies de Monocercomonas estudiadas, incluso al microscopio óptico. Sin embargo en las descripciones originales de gran número de autores incluían entre sus características diferenciales la "presencia o ausencia" de esta estructura, e incluso en trabajos con fechas recientes como el de Narasimhamurti & Saratchandra 91981). Esto nos confundió en alguna ocasión y nos hizo dudar en su posible "ausencia" en determinadas especies de Monocercomonas donde sus autores afirmaban que carecía de ella.

Haciendo historia sobre esta característica nos encontramos en 1953 con que Grassé comenta: "la pelta está presente probablemente en algunas especies de Monocercomonas", pero no desmentía su ausencia en otras especies. Honigberg, en 1963, también incluye como caracteres de diagnosis del género Monocercomonas: "Presencia de pelta en muchas especies", pero posteriormente con los estudios ultraestructurales realizados por Brugerolle (1976) sobre trichomonádidos, la pelta se ha visto que forma parte del complejo pelta-axostilo en todos los trichomonádidos, constituyendo la armadura axial que proporciona el soporte de la célula. Por último, esta característica es reconocida por Honigberg *et al.* en 1981, donde afirma: "ha sido encontrada en todos los trichomonádidos estudiados, hasta la fecha, al microscopio electrónico" (exceptuando al género Dientamoeba que carece de pelta y de axostilo y por ello presenta un aspecto ameboideo).

Todo esto nos hace pensar en que es muy probable que aquellas especies en las que se les incluía como "carentes de pelta" se refieran a una pelta de tamaño pequeño, no apreciable por las técnicas de coloración corrientemente empleadas, pero que si se hiciera el estudio ultraestructural, sería hallada, a continuación del axostilo, como así se ha visto en todos los trichomonádidos estudiados por ultraestructura.

Efectivamente, la pelta es de tamaño variable, y su naturaleza puede constituir característica de importancia diagnóstica entre las diferentes especies. Al microscopio óptico se puede apreciar tiñéndose más o menos intensamente, dependiendo de la especie que se trate, como hemos podido observar en las especies estudiadas.

Otra característica de diagnóstico en la que se han basado antiguos autores es la "presencia o ausencia" del capítulo. Efectivamente, hemos podido comprobar que en la parte anterior del axostilo, a la altura del núcleo,

se ensancha en mayor o menor grado formando una espátula o cuchara, donde se aloja el núcleo; en algunas especies se encuentra muy desarrollado, pero en otras no se aprecia o apenas dilatado. En las que tienen un axostilo más grueso, es muy notable, porque el capítulo es más ancho que el núcleo en cuyo interior está alojado. Pero en las especies con axostilo fino, apenas sí se puede apreciar la trayectorioa a través del cuerpo, cuanto más en la porción anterior donde se encuentra un núcleo intensamente teñido, y si éste es de gran tamaño se superpone y dificulta la apreciación al microscopio óptico. Es por esto que creemos que no se puede afirmar categóricamente que no exista capítulo, como algunos autores han manifestado, pero sí que esté menos desarrollado, ya que el axostilo en la parte anterior se abre y abraza ligeramente al núcleo, donde se aloja.

La morfología del núcleo, su aspecto y la disposición de los gránulos de cromatina, descrito por gran número de autores, parece poseer escaso valor taxonómico por lo que su consideración carece de importancia diagnóstica.

Otras especies basan su diferenciación en la ausencia de proyección axostilar. Algunas especies de Monocercomonas cuando poseen una proyección axostilar corta y la naturaleza de su axostilo es flexible, se puede encontrar redoblada, pegada al cuerpo, y pueden dar la impresión de que carecen de ella. Por el contrario otras especies se encuentran en estado preseudoquístico, con lo cual el axostilo aparece prácticamente englobado en el citoplasma, y no sobresale la punta axostilar. Por lo tanto este rasgo carece de criterio taxonómico, aunque no la mayor o menor longitud que puede llegar a alcanzar la proyección axostilar.

Por supuesto, carecen de citostoma, sin embargo todavía aparecen trabajos (fechados en 1984) donde incluyen esta característica. Parece probable que antiguamente confundieran las extensiones ventrolaterales del capítulo axostilar con el área citostómica que describen algunos autores (Honigberg, 1963).

No podemos considerar como válida la división en subgéneros realizada por Krishnamurthy ya que contiene fallos, como el de incluir en un subgénero a aquellos que "carecen de filamento accesorio" como consecuencia de contar únicamente con el criterio de la observación al microscopio óptico.

Los esquemas evolutivos realizados, basados en el estudio al microscopio óptico (Honigberg, 1963) han coincidido en gran medida con las conclusiones obtenidas después de un estudio ultraestructural (Brugerolle, 1970). Consideramos el estudio al microscopio óptico imprescindible y complementario para la base del estudio celular.

Como señala Honigberg en 1963, aparte de los argumentos muy convincentes que puedan existir en defensa de la tesis de que ante la consideración de las especies deben ser tomadas en cuenta relaciones fisiológicas, relaciones parásito-hospedador, etc., no existe ninguna evidencia de que los caracteres morfológicos sean insuficientes para la diferenciación de los géneros entre los protozoos flagelados.

El criterio taxonómico que Honigberg siguiera en 1963 estaba basado únicamente en información concerniente a morfología y morfogénesis de trichomonádidos.

Al intentar analizar el gran número de especies de Monocercomonas que se encuentran citadas en la literatura científicia, basándonos en las descripciones originales de los respectivos autores, hemos podido comprobar que muchas de ellas carecen de valores lo suficientemente significativos como para diferenciarlas, y en otras simplemente se refieren como nuevas al ser distinto el hospedador que las alberga, lo que ha creado una gran confusión.

De todas las estructuras que presenta la célula de Monocercomonas, al microscopio óptico, consideramos que la naturaleza del axostilo es una característica importante que, junto con otros caracteres, hace que se puedan diferenciar las especies entre sí. Siendo al mismo tiempo una estructura fácil de apreciar en las preparaciones teñidas por los métodos habituales. Es por lo tanto este carácter uno de los utilizados para analizar y evaluar los diferentes Monocercomonas.

En las Tablas XXXIX y XL, reflejamos las diferentes especies de Monocercomonas en anfibios y reptiles.

La especie más antigua es M. colubrorum, aceptada como especie tipo, a pesar de la insuficiente descripción que sobre ella dieron los autores, siendo la más completa la que realizara Moskowitz en 1951, en la que indica sólamente el tamaño del cuerpo, por lo tanto carece de datos relativos al tamaño de los flagelos, proyección axostilar y tantos otros parámetros que puedan ser importantes a la hora de establecer el estudio comparativo.

Al no disponer de una especie tipo claramente definida, aparecieron sucesivamente especies muy afines a ella que fueron consideradas como especies nuevas por los respectivos autores. Por ello hemos incluído en el grupo al que denominamos tipo "colubrorum" aquellas especies que al ser revisadas creemos puedan corresponderse con este tipo de Monocercomonas, por lo que convendría realizar una revisión de los hospedadores tipo para analizar si se trata de entidades específicas diferentes.

Todas las especies que hemos incluído en el tipo "colubrorum" poseen el axostilo semejante a una punta de aguja, ahusándose gradualmente, y de extremo simétrico. Apreciando los dibujos originales, vemos que algunas de ellas varían ligeramente en el grado de desarrollo del tronco axostilar. Esto es un poco relativo, ya que no está cuantificada esta característica.

Las especies incluidas por nosotros en el tipo "colubrorum" son las siguientes:

M. colubrorum Krishnamurthy, 1968
M. gopali Krishnamurthy, 1967
M. elapheae Krishnamurthy, 1968
M. najae Krishnamurthy, 1968
M. najae (Krishnamurthy, 1968) Madre, 1979
M. garnahmi (Krishnamurthy, 1968) Madre & Krishnamurthy, 1976
M. kakatiyae Dayakar *et al.*, 1978
M. marathawadensis Madre, 1978.

Todas las especies que de un modo provisional incluímos en el tipo "colubrorum" precisarían de una nueva revisión en el hospedador tipo, ya que basándonos en las características diferenciales dadas en las descripciones originales, creemos que no son hoy día válidas. Para ello deberían realizarse pruebas de mayor definición para averiguar si efectivamente pueden ser consideradas especies diferentes, ya que por los caracteres morfológicos que pueden apreciarse al microscopio óptico, probablemente no se apreciarían, aunque existieran.

Los anfibios, pensamos que al ser hospedadores relacionados con los reptiles, pueden y de hecho albergan especies de Monocercomonas comunes. La primera especie de Monocercomonas que apareció en anfibios fue citada en 1909 por Dobell, sin embargo existe una gran confusión con ella, porque como ya mencionamos la describe con dos tipos: uno de axostilo grueso, y otro con axostilo más fino y gránulos teñidos intensamente en el punto de salida de la proyección axostilar; lo que fue interpretado como presencia de anillos periaxostilares. Por lo tanto, según piensan otros autores, Dobell estaba tratando con dos especies. Un tipo podría corresponder a la especie M. colubrorum (Honigberg, 1963) pero la otra posible especie no se llegó a identificar.

El problema estriba en que no disponemos de ninguna descripción válida de M. batrachorum, por lo que no hemos podido considerarla como tal en esta revisión, y puesto que Dobell afirma que M. batrachorum era idéntica a M. colubrorum, sería conveniente que su denominación pasara a incluirse en el tipo "colubrorum", para así intentar aclarar y establecer los límites de las distintas especies de Monocercomonas existentes.

TABLA XXXIX : Especies de Monocercomonas en Reptiles y Anfibios

ESPECIE	AUTOR(ES)	HOSPEDADOR(ES)	LOCALIDAD
M. aurangabadensis	Krishnamurthy y Madre, 1979	Bufo melanostictus	India
M. breviflagellata	Madre, 1978	Naja naja	India
M. calotesi (a)	Madre, 1978	Calotes versicolor	India
M. calotesi (b)	Saratchandra, 1979	Calotes versicolor	India
M. colubrorum (a)	Moskowitz, 1951	Natrix sipedon Elaphe guttata Thamnophis sirtalis	
M. colubrorum (b)	Krishnamurthy, 1968	Zamesis mucosus Natrix sipedon	India
M. cyanophlycti	Krishnamurthy y Madre, 1979	Rana cyanophyctis	India
M. chameleoni	Madre, 1979	Chameleon zeylanicus	India
M. deshmukhi	Krishnamurthy y Deshmukh, 1971	Eublepharus spp.	India
M. elapheae	Krishnamurthy, 1968	Elaphe helena	India
M. eryxi	Krishnamurthy, 1968	Eryx johni	India
M. garnhami (a)	Krishnamurthy, 1968	Lycodon aulicus	India
M. garnhami (b)	Madre y Krishnamurthy, 1968	Vipera russeli	India
M. gopali	Krishnamurthy, 1968	Dryophis mycterizans	India
M. hemidactyli	Madre, 1979	Hemidactylus giganteus	India
M. honigbergi	Madre, 1979	Calotes versicolor	India
M. kakatiyae	Dayakar *et al.* 1978	Varanus indica	India
M. krishnamurtyi	Madre, 1979	Hemidactylus giganteus	India
M. longiflagellata	Krishnamurthy, 1968	Calotes versicolor	India

TABLA XL : Especies de Monocercomonas en Reptiles y Anfibios

ESPECIE	AUTOR(ES)	HOSPEDADOR(ES)	LOCALIDAD
M. maculatus	Carrera *et al.*, 1986	Rana perezi Hyla meridionalis	Canarias
M. maharashtrae	Krishnamurthy y Shete, 1981	Rana cyanophlictis	India
M. marathawadensis	Madre, 1978	Hemidactylus giganteus	India
M. melanosticti	Krishnamurthy y Madre, 1979	Bufo melanostictus	India
M. moskowitzi (a)	Moskowitz, 1951	Crotalus viridis viridis	EEUU
M. moskowitzi (b)	Honigberg, 1963	Gekko vittatus Gehyra sp.	Is. Palau
M. najae (a)	Krishnamurthy, 1968	Naja naja	India
M. najae (b)	Madre, 1979	Naja naja	India
M. neoseosorum	Bovee y Telford, 1962	Neoseps reynoldsi	Florida
M. prashadi	Saratchandra, 1981	Hemidactylus prashadi	India
M. ravi	Saratchandra y Narasimhamurti, 1982	Hemidactylus prashadi	India
M. sharani	Grewal, 1966	Mabuya dissimilis	India
M. shortti (a)	Krishnamurthy, 1968	Hemidactylus brooki	India
M. shortti (b)	Madre, 1979	Hemidactylus brooki	India
M. srikakulamensis	Saratchandra y Narasimhamurti, 1979	Calotes versicolor	India
M. sultanae	Krishnamurthy y Shete, 1981	Rana tigrina	India
M. tantillorum	Bovee y Telford, 1962	Tantilla coronata	Florida
M. varani	Krishnamurthy, 1968	Varanus sp.	India
M. waltairensis	Narasimhamurti y Saratchandra, 1980	Hemidactylus prashadi	India

Clave de especies de *Monocercomonas*

Con objeto de poder simplificar la comparación de un determinado Monocercomonas con el resto de las especies incluídas en el mismo género, hemos compuesto la siguiente clave de especies consideradas como válidas, según el estudio realizado sobre Monocercomonas. Así en la discusión únicamente resaltamos las diferencias con aquellas que se encuentran más próximas entre sí.

1 - Con anillos periaxostilares 2
  - Sin anillos periaxostilares 4

2 - Con axostilo fino .....M.moskowitzi
  - Con axostilo grueso .....M.aurangabadensis
  - Con axostilo intermedio 3

3 - Citoplasma hialino .....M.eryxi
  - Citoplasma con gránulos e inclusiones que se tiñen intensamente .....Monocercomonas 1 sp.

4 - Con flagelo recurrente extremadamente largo, de 45 a 60 μm.....5
  - Con flagelo recurrente de menor tamaño, de 20 a 40 μm.....7

5 - Con axostilo grueso y ancho 6
  - Con axostilo fino .....M.sharani

6 - Proyección axostilar muy larga, hasta 11,3 μm.....M.longiflagellata
  - Proyección axostilar no tan larga, hasta 4,1 μm.....M.chameleoni

7 - Axostilo bien desarrollado, con la parte posterior ligeramente más ancha cuando sale del cuerpo, para ahusarse a una punta fina 8
  - Axostilo bien desarrollado, con el tronco de diámetro más o menos uniforme, con el extremo posterior que se ahusa bruscamente 9
  - Axostilo con el tercio medio de menor diámetro, mientras que el tercio posterior está un poco más ancho ahusándose bruscamente a un filamento fino.....M.honigbergi
  - Axostilo ahusándose gradualmente hacia un punto 10

8 - Con gránulos endoaxostilares, presentes en los tercios medio y posterior.....M.maharashtrae
  - Sin gránulos.....M.desmukhi

9 - Axostilo ahusándose bruscamente, con punta simétrica.....11
  - Axostilo ahusándose bruscamente, con punta asimétrica.....12

10- Con proyección axistilar muy corta.....13
- Con proyección axostilar apreciable.....14

11- Con gránulos endoaxostilares.....M.calotesi
- Sin gránulos.....M.breviflagellata
- Con inclusiones citoplasmáticas.....M.maculatus

12- Punta axostilar asimétrica terminada en un filamento fino.....Monocercomonas 3 sp.
- Punta axostilar asimétrica sin terminar en un filamento fino.....M.melanosticti

13- Axostilo fino y curvado por la parte posterior del cuerpo.....M.srikakulamensis
- Axostilo moderadamente desarrollado, no ahusándose en un filamento fino .....M.krishnamurthy

14- Con el núcleo en forma de herradura.....M.rayi
- Con el núcleo de otra forma, generalmente redondeado .....Monocercomonas 2 sp. tipo colubrorum

5.1.9 Sobre Tritrichomonas augusta

La especie encontrada en Podarcis dugesii de Madeira, la identificamos como T. augusta, por asemejarse tanto en los caracteres morfológicos como en las dimensiones.

La prevalencia en la isla de Madeira fué del 72,73% y en Deserta Grande del 90% , contrastando con los bajos porcentajes encontrados por Carrera **et al.** 1987, en la isla de Tenerife sobre Tarentola delalandii y Chalcides viridanus (2,01% y 5,55% respectivamente).

5.1.9.1 Comentario sobre Tritrichomonas de anfibios y reptiles

Honigberg (1963) al considerar que todos los flagelados del tipo Tritrichomonas augusta de anfibios y reptiles escamosos pertenecen a la especie de Alexeieff, incluye a T. lacertae Prowazek, 1904, y T. hoplodactyli Percival, 1941, como sinónimos de T. augusta Alexeieff, 1911. Sin embargo deja entrever la posibilidad de que pudieran existir otras especies diferentes del mismo tipo, si bien aconseja que hasta que tales comprobaciones no fueran hechas debieran referirse a una única especie: T. augusta.

En los estudios realizados durante cuatro años sobre diversas especies de reptiles y anfibios, hemos podido comprobar que tales hospedadores albergaban organismos indiferenciables con T. augusta, las únicas diferencias que podían acusar eran ligeras variaciones en las dimensiones de algunos parámetros.

En 1963 Honigberg da como válida la especie que Moskowitz describiera, procedente de Annolis carolinensis, el cual identifica como T. haplodactyli Percival, 1941. Pero como ya comentamos, Honigberg la redenomina T. nonconforma por poseer caracteres diferenciables suficientes para separarla, entre los que se encuentra el poseer 4 flagelos anteriores.

Después de todas las vicisitudes por las que atravesaron los ejemplares trichomonádidos, cuya denominación genérica no fue claramente establecida hasta prácticamente 1963, nos encontramos en la literatura con gran número de especies que como ya señalara Honigberg (1963) la mayoría eran sinónimos o estaban mal clasificados genéricamente.

Por ejemplo, inicialmente el género Tritrichomonas incluía también las especies con 3 flagelos anteriores pero con axostilo fino y sin anillos cromáticos periaxostilares, considerados posteriormente como integrantes del género Trichomitus a donde Honigberg transfiere muchas de ellas.

También las especies denominadas genéricamente Trichomonas que se ha visto que pertenecen al género Hypotrichomonas, como T. acosta Moskowitz, 1951. Sin embargo, en la revisión de trichomonádidos sobre anfibios y reptiles, que hiciera Honigberg (1963) no hemos encontrado ninguna referencia a T. dispar, especie del Chamaeleo jacksoni que en su día fuera descrita por Moskowitz (1951).

La especie Tritrichomonas simhi de Rana pipiens, publicada en 1978 por Bhaskar Rao *et al.*, aunque en su descripción no hace referencia a la estructura de la membrana ondulante, por los dibujos apreciamos que no parece del tipo de T. augusta, porque el flagelo que forma la membrana ondulante lo dibuja sencillo, sin ningún filamento doble. Por otra parte, en dos ejemplares que dibuja, se aprecia que la membrana ondulante no llega hasta el final del cuerpo. Sin embargo ante la duda de que pueda tratarse de un dibujo incompleto debería realizarse una revisión del mencionado organismo y analizar la naturaleza de la membrana ondulante debido a la importancia que supondría, ya que si así fuera, podría tratarse de un ejemplar de un posible género nuevo que Castaño (1985) crea en su Tesis Doctoral, para adecuar a los ejemplares que albergaba la lagartija Podarcis lilfordi kuliqae.

5.1.10 Sobre *Trichomitus batrachorum*

T.batrachorum (Perty, 1852) Honigberg, 1963, (Trichomonadidae, Trichomonadinae), es un parásito común del aparato digestivo posterior de numerosas especies de ranas y sapos.

Morfológicamente presenta las estructúras típicas de un Trichomonadinae (membrana ondulante variable, costa, y axostilo). No forma quistes.

Los ejemplares de Trichomitus aparecidos en P. duqesii del archipiélago de Madeira, presentan los mismos caracteres morfológicos que la especie T. batrachorum; la única diferencia se encuentra en los caracteres biométricos, que son algo inferiores a los recogidos en la bibliografía.

Aunque es un parásito habitual de anfibios (Rana temporaria, R. esculenta, R. dalmantina, R. ridibunda, R. piprens, Hyla arborea, Bufo marinus, etc.), tambien se ha citado en reptiles, como se demuestra en los hallazgos realizados por nosotros.

5.1.11 Sobre *Blastocystis enterocola*

Los últimos ensayos dirigidos a desvelar la naturaleza de Blastocystis se inclinan mayoritariamente a considerarla como protozoo (véase REVISION BIBLIOGRAFICA), para lo que Zierdt propone la creación de una clase nueva,

Blastocystea, un orden Blastocystida, incluído en el subfilum Sporozoa, para el encuadre taxonómico.

Las diferencias existentes entre las diversas especies de Blastocystis citadas, no están claramente definidas, únicamente basándose en el hospedador, se crearon distintas especies de dudosa aceptabilidad.

No existen relaciones con la variación del tamaño ya que las diferencias dentro incluso de un mismo hospedador son en sí muy variables.

En el estado actual de nuestros conocimientos, no poseemos criterios morfológicos suficientes para distinguir las diversas especies de Blastocystis, ya que, ni la forma de los núcleos, ni el aspecto de los cuerpos internos, ni la distribución de las inclusiones citoplásmicas, permiten establecer claras diferenciaciones específicas, pero debido a que la especie denominada para el grupo de anfibios y reptiles fue considerada B. enterocola, como tal la designamos.

Las únicas formas observadas en las heces fueron la denominada "forma vacuolar" y una forma "hialina" de citoplasma homogéneo con 1 ó 2 núcleos, no apreciándose la "forma amebiana" ni la fase de reproducción denominada "esquizogonia", donde tiene lugar la producción de múltiples "formas granulares", según el ciclo biológico establecido para Blastocystis hominis por Zierdt (1973).

5.1.12 Protozoos citados en anfibios y reptiles de la Macaronesia

En el trabajo de Licenciatura de Carrera (1984) sobre parasitofauna de anfibios de las Islas Canarias, aparecieron las siguientes especies de protozoos en heces:

En Rana perezi de Tenerife, Trichomitus batrachorum, Tritrichomonas augusta, Retortamonas dobelli, Chilomastix caulleryi, Octomitus neglectus, Hexamita intestinalis, Trichodina ranae, Balantidium entozoon, Spironucleus elegans, Monocercomonas n.sp., Giardia agilis, Cepedea dimidiata, Opalina obtrigona, O. ranarum, Balantidium duodeni, Nyctotheroides cordiformis, Hypotrichomonas acosta y Tetratrichomonas prowazeki.

En Hyla meridionalis de Tenerife, aparecieron todas las especies anteriormente citadas, excepto Trichodina ranae y Balantidium.

En Rana perezi de La Palma: Opalina obtrigona, Balantidium entozoon, Trichodina ranae, Octomitus neglectus, Trichomitus batrachorum, Monocercomonas n. sp., Retortamonas dobelli, Balantidium duodeni, Tetratrichomonas pro-

wazeki, Spironucleus elegans, Giardia agilis y Cepedea diminuta.

En Hyla meridionalis de la Gomera: Tritrichomonas augusta, Hexamita intestinalis, Hypotrichomonas acosta, Opalina ranarum, Trichomitus batrachorum, Retortamonas dobelli, Giardia agilis y Chilomastix caulleryi.

En Hyla meridionalis de Hierro: Opalina ranarum, Tritrichomonas augusta, Hexamita intestinalis e Hypotrichomonas acosta.

Tres años mas tarde, la misma autora, estudia la parasitofauna de reptiles en Tenerife en su Tesis Doctoral, encontrando las siguientes especies de protozoos fecales:

En Tarentola delalandii de Tenerife, dentro de los flagelados: Proteromonas lacertae-viridis, Chilomastix bursa, Monocercomonoides lacertae, Monocercomonas 1 sp., Monocercomonas 2 sp. tipo colubrorum, Monocercomonas 3 sp., Hexamastix kirbyi y Tritrichomonas augusta. Del grupo de las amebas, se encontraron de vida libre ("limax") y Entamoeba sp..De ciliados Nyctotherus haranti, y dos especies de coccidios: Isospora hemidactyli y Eimeria sp.. En un grupo aparte se incluiría Blastocystis enterocola.

En Chalcides viridanus de Tenerife aparecieron las mismas especies de protozoos en heces, excepto Monocercomonas 3 sp.; sin embargo, se identificaron ejemplares de Retortamonas viperae que no se vieron en T. delalandii.

5.2 DISCUSION SOBRE TREMATODOS

Los Digénidos encontrados en Podarcis dugesii del archipiélago de Madeira, pertenecen a las familias Leucochloridiidae Dollfus, 1934 y Brachycoeliidae Johnston, 1912.

Para el encuadre taxonómico hemos seguido el criterio de Schmidt y Roberts (1984), basado en la clasificación de La Rue (1957) y con modificaciones posteriores de diversos autores.

5.2.1 Sobre Leucochloridium

Para clasificar nuestra especie de trematodo, hemos seguido las claves dicotómicas de trematodos digénidos, encontrándonos con el inconveniente de que si seguiamos por los caracteres morfológicos, no coincidía con el tipo de hospedador y viceversa. Debido a ello, nos hemos basado en la morfología, independientemente del hospedador, llegando hasta el género Leucochloridium, pero con ciertos caracteres que no coinciden exactamente con él.

Según las revisiones dadas por diversos autores sobre la superfamilia Brachylaemoidea, encuadramos el género Leucochloridium en la familia Leucochloridiidae Dollfus, 1934, y en la subfamilia Leucochloridiinae Poche, 1907. Actualmente, algunos autores siguen considerando este género dentro de la familia Brachylaemidae, pero nosotros aceptamos como válida la familia Leucochloridiidae.

Hasta el momento, los adultos de esta familia, sólo se han citado parasitando aves. La única referencia en reptiles de la superfamilia Brachylaemoidea, la encontramos en la familia Brachylaemidae. Así Dollfus en 1950, describe un Brachylaemus, en el intestino de Lacerta lepida Daudin, 1802 (= L. ocellata Daudin, 1802) capturado en los Pirineos Orientales por Chabaud. Esta descripción la realiza sobre 5 individuos inmaduros, y únicamente se basa para la identificación específica, en que la ventosa oral es mayor que la ventosa ventral. Asimismo indica, que al menos 4 especies de Brachylaemus con estas características, pueden encontrarse en el sur de Francia, y que solo con ejemplares inmaduros no puede identificarse la especie de que se trata. Además, las cercarias y metacercarias parasitan solamente gasterópodos terrestres, por lo que admite que el reptil ingirió un gasterópodo portando metacercarias, las cuales han evolucionado dentro del lacértido, a pesar de que el medio no es favorable para alcanzar la madurez sexual.

En nuestro caso, esto no es así, ya que los digénidos encontrados en el reptil Podarcis dugesii, son ejemplares totalmente maduros, siendo éste el

primer hallazgo del género Leucochloridium en lacértidos.

El criterio actualmente seguido por la mayoría de autores para la determinación de las especies de este género, está basado principalmente en la coloración de los esporocistos, localizados en los tentáculos de caracoles terrestres.

Debido al escaso número de ejemplares adultos encontrados (5) en P. dugesii de Madeira, y a la falta de datos sobre los esporocistos correspondientes o su ciclo de vida, creemos aventurado proponer un nuevo género para nuestros ejemplares, y por ello, hasta ampliar los conocimientos (hallar al hospedador intermediario y mayor número de trematodos adultos), lo incluímos provisionalmente, en el género Leucochloridium por ser el que más se asemeja.

Las características morfológicas diferenciales que hemos encontrado son: forma y situación de los testículos, muy lobulados y en el extremo posterior, a la misma altura y alineados; ovario también lobulado; distancia entre las ventosas y localización de las mismas, estando la ventosa ventral en posición más anterior. También hay otros caracteres diferenciales de tipo biológico, que creemos son más importantes, como que: el hospedador definitivo que sea un reptil, y la ausencia de representantes de la familia Succineidae (hospedador intermediario típico del género Leucochloridium) en el archipiélago de Madeira.

No obstante hemos comparado las medidas de nuestra especie con las mas parecidas encontradas en aves. Mostrando los resultados en el siguiente cuadro:

Parámetros biométricos de Leucochloridium en distintos hospedadores.

	Leucochloridium en P. dugesii (Madeira)	L. perturbatum en Turdus pilaris (Rusia)	L. vogtianum (=L. phragmitophila) en Acrocephalus
Longitud	2,30-3,55	2,24-2,37	1,50-2,02
Anchura	1,22-1,83	1,32-1,38	0,60-1,00
Ventosa oral	0,343-0,470x0,333-0,460	0,58-0,59x0,62-0,64	0,388-0,587x0,412-0,600
Faringe	0,09-0,15x0,125-0,150	0,17x0,23	0,175-0,138x0,162-0,275
Acetábulo	0,202-0,372x0,232-0,392	0,58-0,64x0,64-0,66	0,400-0,500x0,400-0,538
Testículo I	0,091-0,245x0,151-0,274	0,17-0,19x0,24-0,36	0,150-0,210x0,168-0,228
Testículo II	0,101-0,232x0,151-0,323	0,15-0,16x0,23	0,150-0,240x0,132-0,240
Ovario	0,181-0,282x0,313-0,350	0,15x0,20	0,132-0,216x0,150-0,228
Bolsa del cirro	0,15-0,18x0,07-0,08	0,27-0,32x0,13-0,21	0,108-0,210x0,066-0,138
Huevos	0,029-0,032x0,0175-0,022	0,024-0,027x0,013-0,014	0,024-0,030x0,012-0,018
Longitud de los ciegos	2,1-2,86 1,87-3,06		

En cuanto a la distribución geográfica de este género, es muy amplia, encontrándose en las regionees Neoártica, Paleártica, Oriental y Australiana, por lo que, como dijo Bakke (1980), no existen barreras geográficas o ecológicas para él.

5.2.2 Sobre Mesocoelium

Encuadramos el género Mesocoelium en la superfamilia Plagiorchioidea Dollfus, 1930; familia Brachycoeliidae Johnston, 1912; subfamilia Mesocoeliinae Dollfus, 1929, por presentar los siguientes caracteres morfológicos: cutícula recubierta de espinas, ventosa oral mayor que la ventral, ciegos intestinales cortos, testículos más o menos simétricos y oblícuos junto al acetábulo, ovario liso postesticular, poro genital por delante del acetábulo próximo a la bifurcación intestinal, parásitos intestinales de anfibios y reptiles.

Al comparar nuestros ejemplares con las numerosas especies citadas, y siguiendo la clave dada por Freitas (1963), llegamos a Mesocoelium monas, por los siguientes caracteres: huevos de 0,030 a 0,044 mm. de longitud, asas uterinas que invaden la porción posterior del cuerpo, relacción acetábulo/-ventosa oral menor de 1:2 y ausencia de prolongaciones cuticulares digitiformes anteriores.

En la Tabla XLI comparamos las medidas de M. monas encontrados en Podarcis dugesii, con las citadas en otros hospedadores por Freitas en 1963, observando que no existen diferencias significativas entre ellas.

Hay que destacar la ausencia de esta especie en el continente europeo, distribuyéndose sin embargo, en el resto de los continentes : América, Africa, Asia y Oceanía. Esto no concuerda, como ya veremos mas adelante en la discusión de nematodos, con el origen y distribución euro-asiática del género Skrjabinelazia encontrado en el mismo hospedador.

TABLA XLI - MEDIDAS BASICAS DE *Mesocoelium monas* (en mm)

Carácter	*M. monas* en *P.dugesii* de Madeira	*M. monas* Freitas, 1958 en *Amphisbaena* sp. en Río de Janeiro	*M. monas* (Rudolphi, 1819) en *Mabuya maculata* en Fernando de Noronha (Brasil)
Longitud	1,62-2,45	1,26-2,41	0,92-1,71
Anchura máxima	0,27-0,52	0,69-1,07	0,33-0,64
Ventosa oral (longitud x anchura)	0,15-0,31 x 0,13-0,28	0,23-0,33 x 0,23-0,36	0,17-0,23 x 0,17-0,23
Acetábulo (longitud x anchura)	0,09-0,20 x 0,09-0,21	0,17-0,28 x 0,18-0,30	0,10-0,17 x 0,10-0,18
Faringe (longitud x anchura)	0,05-0,062 x 0,05-0,075	0,06-0,13 x 0,10-0,166	0,043-0,096 x 0,061-0,113
Bolsa del cirro (longitud x anchura)	0,075-0,200 x 0,06	0,174-0,304 x 0,061-0,078	0,104-0,191 x 0,030-0,052
Testículos (longitud x anchura)	0,11-0,15 x 0,12-0,17	0,12-0,23 x 0,10-0,20	0,07-0,18 x 0,06-0,14
Ovario (longitud x anchura)	0,070-0,075	0,13-0,25 x 0,30-0,25	0,06-0,16 x 0,05-0,12
Huevos (longitud x anchura)	0,035-0,050 x 0,025-0,030	0,034-0,044 x 0,021-0,025	0,34-0,044 x 0,021-0,027
Longitud de las glándulas vitelógenas	0,31-0,50 x 0,34-0,55		

5.3 DISCUSION SOBRE NEMATODOS

Los ejemplares de nematodos recogidos sobre P. dugesii del archipiélago de Madeira pertenecen a los órdenes Oxyurida Railliet, 1916, y Ascaridida Skrjabin & Schulz, 1940.

5.3.1 Discusión sobre los oxyuroideos

Los oxyuroideos encontrados se caracterizan por poseer un esófago cilíndrico, sin protuberancia anterior, y bulbo esofágico con aparato valvular. Los machos presentan un número reducido de papilas caudales, generalmente con una sola espícula. Las hembras tienen huevos de gran tamaño y embrionados. Son parásitos de colon y recto.

El orden Oxyurida presenta una única superfamilia, Oxyuroidea Railliet 1916, que se divide a su vez en tres familias. Nuestras especies se incluyen en la familia Pharyngodonidae Travassos, 1919, por ser parásitos de animales poiquilotermos; los machos tienen un cono genital sostenido por una estructura esclerotizada en forma de V.

Dentro de esta familia se distinguen dos líneas, atendiendo a la posición de las papilas genitales y de la vulva (Petter & Quentin, 1976). La primera línea presenta la vulva en posición anterior, cerca del poro excretor, y la cola es generalmente larga y fusiforme en ambos sexos; la segunda línea tiene la vulva en la región media o posterior del cuerpo (excluyendo la cola). La existencia de estas dos líneas se ha confirmado con la observación de otras características diferenciales, tales como: las diferencias anatómicas y posicionales de la vulva y el útero (Castaño, 1985), y la forma y localización del poro excretor (Astasio, 1984). Basándonos en estas diferencias morfológicas, los nematodos encontrados por nosotros pertenecen a la segunda línea.

5.3.1.1 Discusión sobre el género Thelandros

De acuerdo con Adamson (1981), el género Thelandros se caracteriza por tener una cavidad bucal corta y simple. Bulbo con aparato valvular esclerotizado típico. Cono genital del macho prominente. Proyección postanal sostenida por una pieza accesoria esclerotizada en forma de V. Cola truncada, con apéndice caudal pequeño e insertado dorsalmente en el cuerpo, en posición subterminal, con o sin alas caudales. Cuatro papilas genitales mameliformes o pedunculadas, alguna de las cuales puede estar fusionada. Un par posterior sobre el apéndice caudal. Hembra didélfica, prodélfica. Vulva en la parte media del cuerpo. Cola variable. Huevos con cubierta gruesa, larvados en la oviposición. Cuando están operculados, el opérculo se sitúa en posición po-

lar.

Discusión sobre Thelandros echinatus

Sobre el hospedador estudiado, P. dugesii, hemos encontrado unos ejemplares que se corresponden morfológicamente con la especie T. echinatus, citada por Seurat, 1917, sobre Tarentola mauritanica del Norte de Africa.

Esta especie ha sufrido muchos cambios en su situación taxonómica, ligada en la mayoría de los casos a los diferentes diagnósticos que del género se han ido dando.

En las Tablas XLII y XLIII se muestran las medidas de los ejemplares, tanto machos como hembras, recogidos en los hospedadores estudiados, y de los ejemplares tipo. A la vista de dichas tablas no nos es posible extraer conclusiones sobre la semejanza o no de las dimensiones de nuestros ejemplares respecto a los descritos por Rudolphi, 1819, y Seurat, 1917, debido a los escasos datos biométricos que dichos autores exponen en sus trabajos.

En general, podemos decir que tanto los machos como las hembras de la especie tipo, son de mayor tamaño que los nuestros.

T. echinatus, ha sido citado en lagartos, lisas y tarentolas de Canarias, así como en otras áreas geográficas: islas Baleares, Península Ibérica y Norte de Africa, lo que demuestra que es una especie de amplia distribución, con fácil adaptación a hospedadores y zonas geográficas diversas.

Denunciamos a T. echinatus como nueva cita de área geográfica y de hospedador.

TABLA XLII - COMPARACION DE LAS MEDIDAS DE LOS MACHOS DE Thelandros echinatus ENCONTRADOS EN Podarcis dugesii DE MADEIRA, Y LOS EJEMPLARES TIPO.

	P. dugesii de Madeira media	d.t.	Paratipo media
Longitud total	1,63	± 0,40	0,33
Anchura corporal	0,19	± 0,03	----
Longitud esófago y bulbo	0,42	± 0,05	----
Diámetro del bulbo	0,10	± 0,02	----
Diámetro del esófago	0,03	± 0,01	----
Extremo cefálico-poro excretor	0,52	± 0,11	----
Extremo cefálico-alas laterales	0,32	± 0,11	----
Longitud de la cola	0,09	± 0,01	----
Longitud del poro	0,05	± 0,01	----
Longitud de la espícula	0,11	± 0,01	0,07-0,11

Todas las medidas en milímetros.

TABLA XLIII - COMPARACION DE LAS MEDIDAS DE LAS HEMBRAS DE Thelandros echinatus ENCONTRADOS EN P. dugesii DE MADEIRA, Y LOS EJEMPLARES TIPO.

	P. dugesii de Madeira media	d.t.	Paratipo media
Longitud total	3,60	± 0,50	2,31-8,20
Anchura corporal	0,50	± 0,07	0,72
Longitud esófago y bulbo	0,98	± 0,08	1,26
Diámetro del bulbo	0,23	± 0,02	----
Diámetro del esófago	0,06	± 0,01	----
Extremo cefálico-poro excretor	1,14	± 0,21	1,17
Extremo cefálico-vulva	1,80	± 0,30	----
Longitud de la cola	0,21	± 0,01	0,49
Longitud del poro	0,12	± 0,02	----
Longitud de los huevos	0,09	± 0,02	0,09
Anchura de los huevos	0,05	± 0,00	0,05

Todas las medidas en milímetros.

Discusión sobre Thelandros echinatus ssp.

Sobre P. dugesii del archipiélago de Madeira hemos recogido unos ejemplares cuyas características morfológicas se corresponden con una especie de Thelandros encontrada por González Santiago, 1988, sobre lacértidos de las islas de Tenerife, Hierro y Gomera, y a la que denominó Thelandros sp. Biométricamente, no se observan diferencias entre las medidas de nuestros ejemplares y las de los paratipos dados por dicho autor; estos datos están reflejados en la Tabla XLIV.

González Santiago la consideró posiblemente como nueva especie, pues presentaba algunos caracteres diferenciales con T. echinatus, como eran: la existencia de un par de papilas caudales de base común que le da el aspecto de una papila única, y la forma de la cortinilla anal, doble y desflecadas las dos en T. echinatus; mientras que en T. echinatus ssp. una es desflecada y otra lisa. Posteriormente, Solera (1989) en el estudio sobre Tarentola gomerensis de Gomera y Tarentola delalandii de La palma, vió que estos caracteres diferenciales no eran suficientes para alcanzar el rango de especie, y propuso la creación de una subespecie.

Nosotros estamos de acuerdo con el criterio seguido por Solera de crear la subespecie T. echinatus ssp.

González Santiago y Solera encontraron hembras de esta subespecie para las que dieron un diagnóstico. Sin embargo, en nuestros ejemplares, no hemos podido identificar estas hembras ya que no hemos observado diferencias significativas con el resto de las hembras de faringodónidos. Las medidas de los machos encontrados en las diferentes islas del archipiélago de Madeira son semejantes, por lo que reflejamos dichos datos en una sola tabla.

TABLA XLIV- COMPARACION DE LAS MEDIDAS DE LOS MACHOS DE Thelandros ssp. ENCON TRADOS EN Podarcis dugesii DE MADEIRA, Y LOS EJEMPLARES TIPO.

	P. dugesii de Madeira		Paratipo	
	media	d.t.	media	d.t.
Longitud total	1,49	± 0,32	1,99	± 0,14
Anchura corporal	0,20	± 0,04	0,25	± 0,01
Longitud esófago y bulbo	0,41	± 0,06	0,66	± 0,03
Diámetro del bulbo	0,11	± 0,02	0,13	± 0,01
Diámetro del esófago	0,04	± 0,00	0,04	± 0,01
Extremo cefál.-poro excretor	0,58	± 0,12	0,84	± 0,07
Extremo cefál.-alas laterales	0,31	± 0,08	0,59	± 0,02
Longitud de la cola	0,10	± 0,01	0,09	± 0,00
Longitud del poro	0,05	± 0,02	0,01	± 0,01
Longitud de la espícula	0,09	± 0,01	0,09	± 0,01

Todas las medidas en milímetros.

5.3.1.2 Discusión sobre el género Parapharyngodon

El género Parapharyngodon se caracteriza por poseer machos con un cono genital reducido o ausente, extremo caudal truncado inmediatamente después del ano, con apéndice terminal pequeño. Alas caudales ausentes, papilas genitales mameliformes, en número de tres a cinco pares, algunas de las cuales están fusionadas; par posterior de papilas en el apéndice caudal (Adamson, 1981).

Discusión sobre Parapharyngodon micipsae

Hemos encontrado unos ejemplares de Parapharyngodon cuyos caracteres morfológicos se corresponden con los de la especie P. micipsae descrita por Seurat en 1917 y posteriormente por Freitas en 1957, en Tarentola mauritanica y Scincus officinalis.

En todos los parámetros medidos (Tablas XLV y XLVI), los ejemplares recogidos son mucho más pequeños que los descritos por Seurat y Freitas. A pesar de ello, basándonos en su morfología, consideramos que se trata de la misma especie. Las diferencias biométricas deben explicarse atendiendo a la influencia que el hospedador ejerce sobre el parásito.

Denunciamos a P. micipsae como nueva cita en el hospedador Podarcis

dugesii, habiéndose citado anteriormente en los lacértidos y geckónidos de Tenerife, Hierro y Gomera de las islas Canarias, así como en numerosos reptiles de la Península Ibérica.

TABLA XLV- COMPARACION DE LAS MEDIDAS DE LOS MACHOS DE Parapharyngodon micipsae ENCONTRADOS EN Podarcis dugesii DE MADEIRA, Y LOS EJEMPLARES TIPO.

	P. dugesii de Madeira media	d.t.	Paratipo media
Longitud total	1,85	± 1,31	2,35-3
Anchura corporal	0,15	± 0,03	0,19
Longitud esófago y bulbo	0,30	± 0,05	0,46
Diámetro del bulbo	0,09	± 0,01	----
Diámetro del esófago	0,03	± 0,00	----
Extremo cefálico-poro excretor	0,54	± 0,15	----
Extremo cefálico-alas laterales	0,25	± 0,08	----
Longitud de la cola	0,04	± 0,00	0,07
Longitud del poro	0,05	± 0,01	----
Longitud de la espícula	0,04	± 0,01	0,08

Todas las medidas en milímetros.

TABLA XLVI- COMPARACION DE LAS MEDIDAS DE LAS HEMBRAS DE Parapharyngodon micipsae ENCONTRADAS EN Podarcis dugesii DE MADEIRA, Y LOS EJEMPALRES TIPO.

	P. dugesii de Madeira media	d.t.	Paratipo media
Longitud total	4,42	± 0,53	8,84
Anchura corporal	0,59	± 0,07	0,92
Longitud esófago y bulbo	1,09	± 0,07	----
Diámetro del bulbo	0,25	± 0,02	----
Diámetro del esófago	0,07	± 0,00	----
Extremo cefálico-poro excretor	1,36	± 0,22	2,44
Extremo cefálico-vulva	2,08	± 0,34	4,45
Longitud de la cola	0,20	± 0,27	0,12
Longitud del poro	0,14	± 0,04	----
Longitud de los huevos	0,09	± 0,00	0,09
Anchura de los huevos	0,05	± 0,00	0,05

Todas las medidas en milímetros.

5.3.1.3 Discusión sobre los faringodónidos encontrados en Podarcis dugesii del Archipiélago de Madeira

Los géneros de la familia Pharyngodonidae se dividen en dos líneas claramente definidas que vienen siendo señaladas por diversos autores (Petter & Quentin, 1976; Castaño, 1985, y Astasio, 1986). Posteriormente, se realizó un análisis cluster con las especies de nematodos, parásitos de reptiles del archipiélago canario (Solera, 1989).

Del dendrograma obtenido se extraen conclusiones evolutivas. Así, la primera línea (géneros Pharyngodon, Spauligodon y Parathelandros) presenta caracteres más primitivos que la segunda línea (Parapharyngodon, Thelandros y Alaeuris). Además, dentro de esta línea observan dos grupos bien definidos, en el primero se encuentran los géneros Thelandros y Parapharyngodon, y en el segundo el género Alaeuris. Esta separación fue también puesta de manifiesto por Petter en 1966.

Según nuestros resultados, sólamente han aparecido representantes de la segunda línea del primer grupo, estando ausentes los géneros Parathelandros, Spauligodon y Pharyngodon (más primitivos evolutivamente) y Alaeuris. Lámina XXVIII.

Las especies Thelandros echinatus y Parapharyngodon micipsae se han citado en numerosos reptiles continentales: Península Ibérica y Norte de Africa, e insulares: islas Canarias y Baleares (T. echinatus). Esto indica que no presentan especifidad hacia el hospedador ni hacia el área geográfica.

T. echinatus ssp. sólo se ha citado, hasta el momento, en las islas Canarias (sobre Tarentola gomerensis y Gallotia galloti gomerae de La Palma), por lo que es una subespecie más específica.

5.3.2 Discusión sobre los ascarididos

El otro grupo de nematodos encontrado pertenece al orden Ascaridida por poseer la extremidad anterior con 3 labios. Presentan una papila labial externo-lateral. Con 2 ó 3 pares de papilas caudales en posición dorso-lateral. El esófago es de forma variable pero no dividido en una porción muscular corta y otra glandular larga. Macho con ventosa preanal presente o ausente y sin bolsa caudal. La hembra posee un ovoyector con esfínter bien desarrollado. Normalmente, se encuentran en el intestino del hospedador definitivo, excepto en Subuluroidea, no hay fases de vida libre.

Hemos hallado nematodos pertenecientes a la superfamilia Seuratoidea ya que cumplen las siguientes características: esófago corto, simple y cilíndri-

co, o corto y dividido en dos partes teniendo o no diámetro parecido. Parte faríngea del esófago presente o ausente. Sin labios, o muy reducidos y variables. Abertura oral algunas veces extendiéndose dorsoventralmente.

Dentro de esta superfamilia nuestros ejemplares pertenecen a la familia Seuratidae, ya que presentan cavidad bucal ausente o, si esta presente, derivada del queilostoma, huevos embrionados, cola corta o muy corta, ausencia de ventosa preanal, gubernáculo ancho, espículas simples (a veces tan largas como el gubernáculo), y son parásitos de vertebrados.

A su vez, por poseer la abertura de la vulva hacia la mitad del esófago y ser parásitos de reptiles, los encuadramos en la subfamilia Skrjabinelaziinae, y dentro de ella en el género Skrjabinelazia.

También hemos encontrado otros ascáridos que encuadramos en la superfamilia Heterakoidea ya que poseen 3 labios de gran tamaño, bien definidos y separados por interlabios y los huevos son de cáscara gruesa. Con arreglo a nuestras observaciones, en la clave de superfamilias de la CAB habría que modificar el punto 5-(2) en el sentido de: "Con tres labios bien definidos, generalmente de gran tamaño, algunas veces separados por interlabios. Celomiarios. Huevos de cáscara gruesa y no embrionados o embrionados cuando se depositan. Primeras mudas dentro del huevo. Generalmente, gusanos grandes de más de 1 cm de largo".

De las 3 familias que constituyen la superfamilia, nuestros ejemplares pertenecen a Heterakidae Railliet & Henry, 1912, por tener labios redondeados, no conectados con el lóbulo lateral, esófago relativamente corto y fuerte, y ser cosmopolitas.

A su vez, por sobresalir los labios del cuerpo y ser parásitos de reptiles, están incluídos en la subfamilia Spinicaudinae.

5.3.2.1 Discusión sobre el género Skrjabinelazia

Las características morfológicas y anatómicas de este nematodo permiten encuadrarlo en el género Skrjabinelazia (Sypliaxov, 1930) (Seuratidae, Skrjabinelaziinae), de acuerdo con la clave dicotómica de géneros de Spiruroidea propuesta por Chabaud, 1978, y la nueva definición dada por Roca ***et al.*** en 1988.

Dentro de este género se han descrito 8 especies, de las cuales S. pyrenaica, descrita por Roca & García-Adell en 1988, es la que reune mayor similitud con nuestros ejemplares.

TABLA XLVII- MEDIDAS DE LOS MACHOS DE Skrjabinelazia pyrenaica Roca y García Adell, 1988, EN DISTINTOS HOSPEDADORES.

	P. dugesii de Madeira	P. hispanica, P. muralis	S. taurica Sypliaxov, 1930
Longitud total	1625-2000 (x=1813)	1240-2968 (x=2156)	
Anchura corporal	75-100 (x=88)	80-130 (x=331)	
Separación entre estrías transversales	2,5	4.0	
Longitud del esófago	177-405 (x=291)	176-536 (x=780)	
Anchura del esófago	20-35 (x=28)	26-40 (55)	
Cloaca - extremo caudal	162 x 187 (x=175)	120 x 232 (x=153)	
Poro excretor - extremo anterior	190	139-168 (x=151)	
Longitud del gubernáculo	62,5-70,0 (x=67)	56-91 (x=74)	86
Anchura del gubernáculo	10	7-12	25
Longitud de las espículas	57,5-50 (x=54)	30-86 (x=53)	86
	54-61 (x=58)	41-92 (x=68)	122

MEDIDAS DE LAS HEMBRAS DE Skrjabinelazia pyrenaica Roca y García Adell, 1988, EN DISTINTOS HOSPEDADORES.

	P. dugesii de Madeira	P. hispanica, P. muralis	S. taurica Sypliaxov, 1930
Longitud total	1850-13750 (x=13231)	9288-21180 (x=15666)	
Anchura corporal	404-434 (x=419)	296-416 (x=331)	
Separación entre estrías transversales	2,5	5.0	
Cápsula bucal	12,5 x 11,5	6-15 (11) x 8-13 (10)	
Longitud del esófago	1050-1325 (x=1166)	528-1024 (x=780)	
Anchura del esófago	50-85 (x=66)	40-72 (55)	
Distancia vulva-extremo apical	440-575 (x=514)	376-696 (x=491)	
Huevos (longitud x anchura)	135-170(143)x105-140(115)	84-114(82)x60-104(129)	130x120

Todas las medidas están en milímetros.

Posteriormente, Chabaud *et al.* (1988) revisan las especies descritas hasta el momento pertenecientes a este género, incluyendo:

Skrjabinelazia taurica Sypliaxov, 1930, especie tipo, en Crimea (Rusia)
S. hoffmanni Li, 1934, en China
S. intermedia (Freitas, 1940) en Brasil, Chabaud,1973
S. ornata Chabaud, Caballero & Brygoo, 1965, en Madagascar
S. galliardi Chabaud, 1973, en Brasil
S. hemidactyli Shamim & Deshmukh, 1982, en la India (no citada por Chabaud, pero sí por Baker, 1987)
S. machidai Hasegawa, 1984, en Japón
S. pyrenaica Roca & García-Adell, 1988, en España.

Por otra parte, se han citado formas indeterminadas (Skrjabinelazia sp.) primeramente por Rizzo, 1902 (identificada como S. hoffmanni por Hasegawa, 1984), una segunda vez por Angel & Mawson, en 1968, en Australia y una tercera por Mawson en 1971. No se ha encontrado ningún macho de S. ornata ni de Skrjabinelazia s.pp. Sin embargo, el macho de S. galliardi ha sido descubierto, así como las larvas de 3º y 4º estado, por Chabaud, Bain & Poinar (1988). Aunque las especies descritas hasta el momento se encontraron en lagartos exclusivamente insectívoros, el hospedador de Madeira P. dugesii, es actualmente, por posible adaptación insular, omnívoro, ya que también se alimenta de moluscos y vegetales.

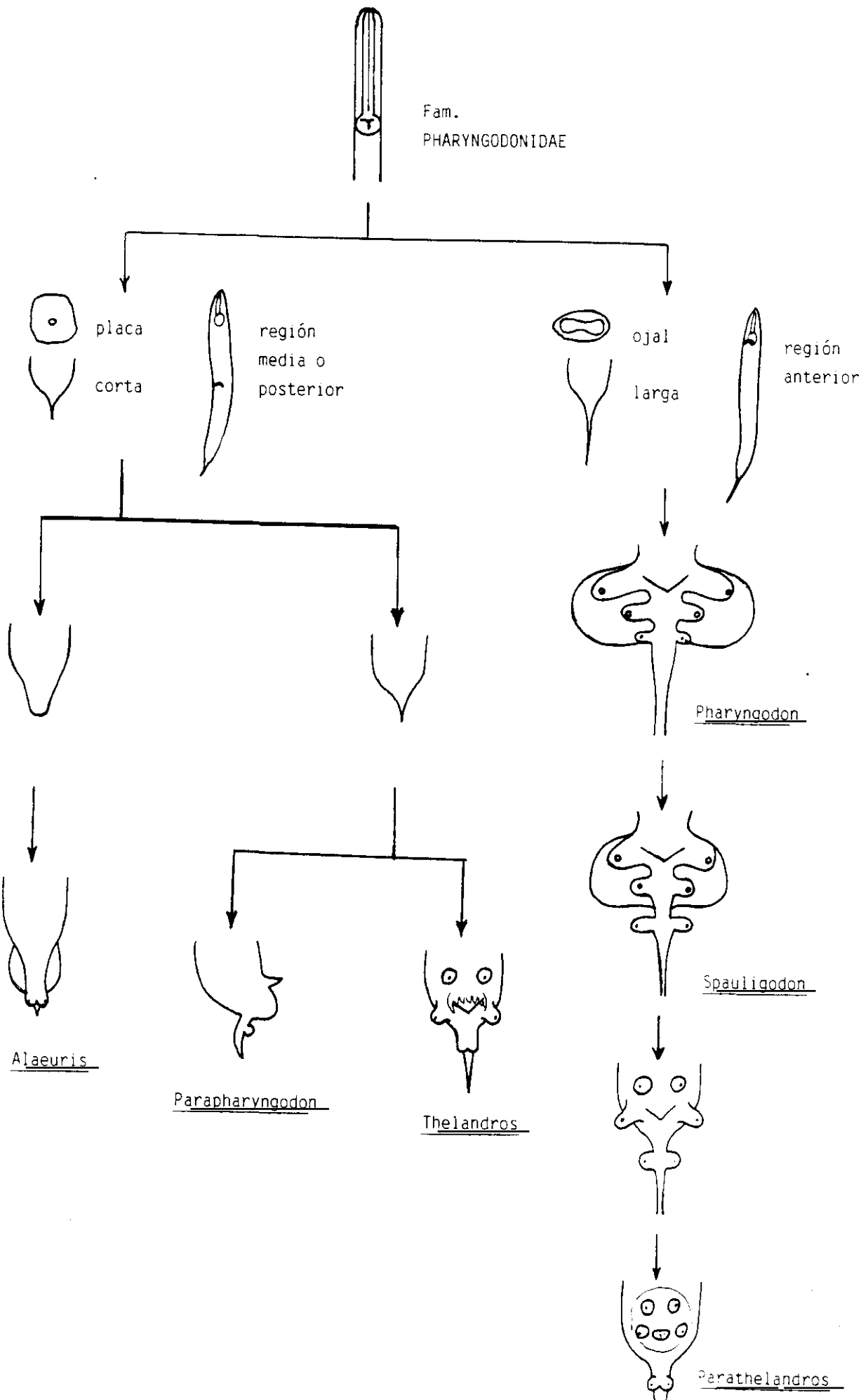
Aunque la biología no ha sido todavía estudiada, se han realizado infestaciones experimentales y se conoce el ciclo evolutivo de S. galliardi.

S. taurica y S. hoffmanni, parasitan los hospedadores más próximos, Eremias y Lacerta, y junto con S. machidai se encuentran en la región paleártica. Roca *et al.* (1989), indican que los estudios parasitológicos sobre los saurios de la Península Ibérica muestran que S. pyrenaica está más próxima a las faunas parasitarias euro-asiáticas que a las norteafricanas. Esta especie ha sido citada hasta el momento, en Podarcis hispanica y P. bocagei, en las estribaciones del sistema central, así como en P. muralis y P. hispanica en los Pirineos centrales (España).

La presencia de Skrjabinelazia pyrenaica en Madeira, corrobora la hipótesis del origen eurasiático de la fauna insular de Madeira, a pesar de su proximidad a Africa.

Se trata, por tanto, de una nueva cita de área geográfica y de hospedador para S. pyrenaica.

LAMINA XXVIII



5.3.2.2 Discusión sobre el género Spinicauda

El género Spinicauda se caracteriza por tener el borde cuticular anterior dirigido ligeramente más allá de la principal masa de labios. La cola del macho es puntiaguda, con una ventosa dirigida ventralmente. Ausencia de alas caudales (o no soportadas por papilas). Presenta algunas (menos de 20) papilas sésiles en la cola. Parásito de reptiles tropicales y subtropicales. (Chabaud, 1978).

Sobre Spinicauda dugesii

La especie Spinicauda dugesii presenta los caracteres diferenciales del género anteriormente citados, y difiere de otras especies tales como S. spinicauda (Olfers, 1819) Travassos, 1920, en que tiene menor tamaño, gubernáculo semicónico, espículas casi iguales, número y disposición de las papilas diferente, y los huevos son ovalados.

S. amarali (Pereira, 1935) y S. campanulata (Linstow, 1889) son sinónimos de la especie tipo, según Inglis (1957), encontrados en reptiles de América del Sur.

S. sonsinoi (Linstow, 1894) es sinónimo de S. grimmae Belle, 1957, también según Inglis. Los hospedadores en los que se han citado estas especies son: Chamaeleo chamaeleon Linneo, Scincus scincus Linneo, y Chalcides ocellatus Forsk, encontrándose en el intestino grueso y recto, en Egipto. Una de las diferencias más notables es la ausencia de alas laterales en los machos y hembras de S. grimmae, así como la desigualdad (0,26 y 0,28 mm) de sus espículas. Los huevos son poco numerosos y están sin desarrollar.

A *diferencia de nuestra especie, en* S. icosiensis (Seurat, 1917) Travassos, 1920, las papilas cuticulares se extienden en espiral por todo el cuerpo, y los huevos tienen uno o dos blastómeros en el momento de la puesta.

S. australiensis Baylis, 1930; S. bufonis Yamaguti, 1935; S. inglisi Chabaud & Brygoo, 1960; S. eryxi Agrawal, 1966; S. komodoensis Pinnell & Schmidt, 1977; S. moretonis Jones, 1979; S. hardwickii Deshmukh & Choudhari, 1979; S. regiensis Platt & Bush, 1979, y S. murhari Naidu, 1981, al igual que las especies anteriormente mencionadas, tienen un tamaño menor que S. dugesii y también difieren en el gubernáculo, espículas, extremo caudal del macho, así como número y distribución de las papilas y tipo de huevos.

S. mathevossianae Skarbilovitch, 1950, encontrada en Rana sp. y Bufo sp. en la URSS, no la incluímos, ya que estamos de acuerdo con Inglis (1957) en que pertenece al género Meteterakis, con cuya distribución geográfica está

más acorde.

La especie más afín morfológicamente con la nuestra es S. voltaensis Baker & Bain, 1981, parásita de Bufo sp. del Alto Volta, pero difiere en que la cutícula es lisa, carece de gubernáculo, el macho mide de 3,1 a 3,9 mm de longitud y la hembra de 3,6 a 4,0 mm. Las papilas, aunque parecida, tienen otra distribución, y las espículas son más pequeñas y menos quitinizadas. Los resultados de la comparación de las medidas de S. voltaensis con S. dugesii se reflejan en las Tablas XLVIII y XIL.

TABLA XLVIII - COMPARACION DE LAS MEDIDAS DE LOS MACHOS DE Spinicauda dugesii ENCONTRADOS EN Podarcis dugesii DE MADEIRA, Y Spinicauda voltaensis ENCONTRADOS EN Bufo sp. DEL ALTO VOLTA

	P. dugesii Madeira	Bufo sp. A. Volta
Longitud total	8,38 ± 0,68	3,50 ± 0,40
Anchura corporal máxima	0,46 ± 0,07	-----
Longitud de la faringe	0,06 ± 0,01	0,07 ± 0,01
Anchura de la faringe	0,04 ± 0,00	-----
Longitud del esófago	1,05 ± 0,07	0,73 ± 0,03
Anchura del esófago	0,05 ± 0,01	-----
Diámetro del bulbo	0,18 ± 0,02	0,14 ± 0,01
Dist. extremo cefál.-alas lat.	0,29 ± 0,06	-----
Longitud de la ventosa	0,10 ± 0,01	-----
Anchura de la ventosa	0,06 ± 0,01	-----
Distancia ventosa-cloaca	0,14 ± 0,01	-----
Longitud de las espículas	0,87 ± 0,06	0,75 ± 0,17
Longitud de la cola	0,10 ± 0,01	0,16 ± 0,01

Todas las medidas están dadas en milímetros.

TABLA XIL - COMPARACION DE LAS MEDIDAS DE LAS HEMBRAS DE Spinicauda dugesii ENCONTRADAS EN Podarcis dugesii DE MADEIRA, Y Spinicauda voltaensis ENCONTRADOS EN Bufo sp. DEL ALTO VOLTA

	P. dugesii Madeira	Bufo sp. A. Volta
Longitud total	10,15 ± 0,92	3,80 ± 0,25
Anchura corporal máxima	0,56 ± 0,07	-----
Longitud de la faringe	0,06 ± 0,00	0,07 ± 0,01
Anchura de la faringe	0,05 ± 0,00	-----
Longitud del esófago	1,04 ± 0,08	0,84 ± 0,03
Anchura del esófago	0,06 ± 0,01	-----
Diámetro del bulbo	0,21 ± 0,02	0,16 ± 0,02
Dist. extremo cefál.-alas lat.	0,29 ± 0,07	-----
Dist. extremo cefál.-vulva	4,08 ± 0,43	1,80 ± 0,20
Longitud de los huevos	0,08 ± 0,00	-----
Anchura de los huevos	0,06 ± 0,00	-----
Longitud de la cola	0,18 ± 0,09	0,25 ± 0,03

Todas las medidas están dadas en milímetros.

Al hacer el estudio comparativo con las especies del género Spinicauda, hemos observado diferencias significativas en nuestra especies, tales como: el mayor tamaño en machos y hembras, que es ovovivípara, y la formación de quistes en la pared externa del intestino.

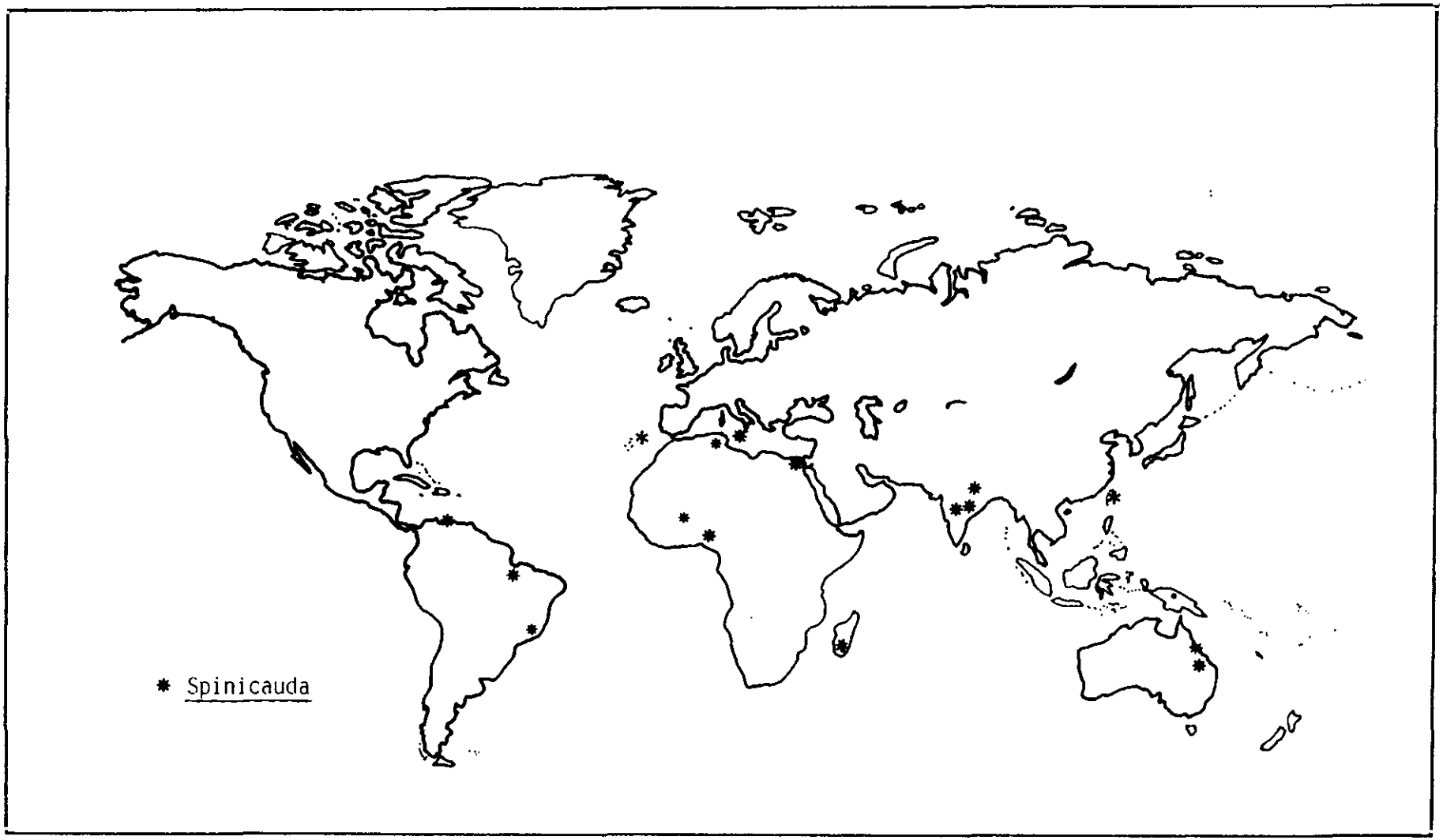
El género Spinicauda está representado por diferentes especies que parasitan a anfibios y reptiles de regiones tropicales y subtropicales: Sudamérica (Brasil), Africa (Madagascar, Egipto, Argelia, Alto Volta), Australia, Nueva Guinea, Taiwan, India e Indonesia.

Las especies más cercanas geográficamente son S. regiensis y S. voltaensis en el Alto Volta, S. icosiensis en Argelia y Egipto, y S. grimmae y S. sonsinoi en Egipto y Sicilia (Mapa VI).

En los reptiles de las islas Canarias, que también están próximas a Madeira y a esas regiones africanas, no ha aparecido ninguna especie del género Spinicauda, lo que puede deberse: a una especial adaptación de este género a P. dugesii de Madeira, a que los reptiles de Canarias han estado aislados geográficamente de los de Madeira, o a que el género Podarcis y el género Gallotia procedan de líneas primitivas distintas y hasta de diferente localización geográfica.

localización geográfica.

Sería interesante estudiar ejemplares de P. dugesii de Azores e Islas Salvajes, y reptiles de la zona macaronésica incluída en el continente africano, para comprobar en ellas la presencia o ausencia de Spinicauda dugesii, lo que podría indicar el posible origen y vía migratoria de introducción de P. dugesii en esas islas.



MAPA VI

DISTRIBUCION GEOGRAFICA DEL GENERO Spinicauda Travassos, 1920 (Spinicaudinae), EN LA ACTUALIDAD

5.4 DISCUSION SOBRE ACANTOCEFALOS

El tronco Acanthocephala se divide en Eoacanthocephala, Palaeacanthocephala y Archiacanthocephala. Aunque gran número de autores con la elevación a nivel de clase de estos tres grupos, que siguen citando como órdenes, en este trabajo seguiremos la clasificación dada por Golvan, puesto que las diferencias existentes entre los 3 grupos parecen indicar que constituyen unidades evolutivas perfectamente independientes entre sí, y nos inclinan a mantener la elevación de estos 3 grupos a la categoría de clases.

5.4.1 Sobre *Prosthorhynchus transversus* (Rudolphi, 1819) Kostylew, 1914

P. transversus es un acantocéfalo que parasita a las aves fundamentalmente; únicamente Sharpilo lo cita en lacértidos (Lacerta strigata y L. taurica) de la URSS.

Ante la ausencia de adultos, nos hemos basado para su clasificación en la morfología de los estados larvarios, encontrando grandes similitudes con la especie descrita por Kostylew en 1914, denominada P. transversus.

5.5 DISCUSION SOBRE HONGOS

5.5.1 Sobre *Basidiobolus ranarum*

Austwick & Keymer (1981) dieron una extrensa relación de micosis en reptiles, con gran variedad de especies aisladas en diversos órganos: pulmón, hígado, vesícula biliar, estómago, tracto digestivo y cloaca, así como de los aislados en lesiones cutáneas, que son muy abundantes.

Basidiobolus ranarum (considerado semejante a B. meristosporum) ha sido frecuentemente aislado de las heces de reptiles por diversos autores. Pertenece a los Zigomicetes, son hongos inferiores, que delimitan mediante tabiques transversales sus órganos de fructificación. Las partes hifales viejas se localizan en el intestino, fundamentalmente en la ampolla rectal y forman micelios levuriformes, que se fragmentan en células levuriformes llamadas artrosporas.

Las esporas e hifas encontradas en el contenido intestinal de los reptiles que hemos estudiado se han comparado con las distintas especies de hongos citadas en la bibliografía, comprobando que se trata de la especie B. ranarum. Al igual que afirman otros autores, no hemos visto ningún tipo de lesión en los tejidos de los hospedadores.

Algunos autores sugieren que la adquisición del hongo en los reptiles tiene lugar al comer el insecto infectado o porque se forman conidios sobre los insectos muertos. Pero estos vínculos no están claramente consolidados.

A pesar de que se han aislado gran diversidad de hongos, no se ha podido demostrar la posible acción patógena de muchos de ellos al carecer de datos sobre las lesiones iniciales y únicamente se puede especular ante los cambios que conducen a las lesiones crónicas.

CONCLUSIONES

6. CONCLUSIONES

1 - Las 10 especies de protozoos identificadas, en el contenido rectal de Podarcis dugesii del archipiélago de Madeira, se establecen como nuevas citas de hospedador y área geográfica. Como en observaciones precedentes, no muestran una gran especifidad de hospedador, ya que Trichomitus batrachorum, Tritrichomonas augusta y Monocercomonas tipo "maculatus", son comunes a reptiles y anfibios del área macaronésica, y el resto, han aparecido en diversas especies de reptiles de la misma zona, así como de la Península Ibérica y Baleares.

2 - Confirmamos las observaciones de Grassé (1926) sobre la existencia de "trofoquistes" o "pseudoquistes de multiplicación" en Proteromonas lacertae-viridis, que observamos en varias ocasiones, y constituyen una forma de división particular de este protozoo.

3 - Los trematodos digénidos aparecidos en P. dugesii del archipiélago de Madeira pertenecen a los géneros Mesocoelium (Brachycoeliidae), y provisionalmente Leucochloridium (Leucochloridiidae), siendo ésta la primera vez que se citan en este área geográfica y hospedador.

4 - La especie Mesocoelium monas, no se ha citado nunca en el continente europeo, lo que se puede explicar por sus características relictas o por la influencia africana o americana en su origen.

5 - Las características morfológicas y de hospedador de los ejemplares, provisionalmente asigandos al género Leucochloridium, una vez completados los estudios de la biología de los mismos, obligarán a la creación de un nuevo taxón, al menos, a nivel subgenérico.

6 - La presencia de Thelandros echinatus y Parapharyngodon micipsae en Podarcis dugesii del archipiélago de Madeira, corrobora la amplia distribución de estas especies, así como su fácil adaptación a hospedadores y zonas geográficas diversas.

7 - Como en el caso estudiado por Solera (1989), para Tarentola delalandii y T. gomerensis (La Palma y Gomera), en Thelandros echinatus, a través de la observación de los machos, se aprecia la presencia de una subpo-

blación diferenciada, coincidente con la subespecie innominada por la autora citada.

8 - Destacamos la ausencia de géneros del grupo más primitivo de la familia Pharyngodonidae, como son: Pharyngodon, Spauligodon y Parathelandros, los cuales se han citado en reptiles de las Islas Canarias, Península Ibérica e Islas Baleares, lo que indica la inexistencia de relación entre Podarcis dugesii y las especies de reptiles actuales de estas localidades.

9 - La presencia de Skrjabinelazia pyrenaica en Madeira, corrobora la hipótesis del origen euro-asiático de la fauna insular de Madeira, a pesar de su proximidad a Africa.

10 - La presencia de Spinicauda dugesii individualiza y distingue el carácter diferenciado de las áreas próximas de la fauna reptiliana de Madeira.

11 - Denunciamos a todas las especies de nematodos parásitos estudiadas como nuevas citas de área geográfica y de hospedador.

12 - La parasitofauna de Podarcis dugesii, con sus variadas y posibles influencias (africana en algunos trematodos, euroasiática o africana de algunos nematodos y la ausencia de especies de nematodos típicas de la Macaronesia), no permite establecer el origen unívoco de P. dugesii, por lo que creemos interesante el estudio de ejemplares de este lacértido de Azores e Islas Salvajes, así como de reptiles de la zona Macaronésica incluída en el continente africano, con el fin de comprobar el posible origen y vía migratoria de introducción de P. dugesii en estas islas.

13 - Ante la ausencia de adultos y basándonos en la morfología de los estados larvarios, clasificamos el acantocéfalo encontrado como Prosthorynchus transversus, especie que sólo se ha citado una vez en lacértidos (Sharpilo, 1976), al ser un parásito fundamentalmente de aves.

14 - Se confirma, por la ausencia de lesiones concomitantes, el carácter

saprozoico de Basidiobolus ranarum, zigomiceto encontrado en el contenido intestinal de los lacértidos estudiados.

BIBLIOGRAFIA

7. BIBLIOGRAFIA

ADAMSON, M.L. (1981): Parapharyngodon osteopili n. sp. (Pharyngodonidae; Oxyuroidea) and a revision of Parapharyngodon and Thelandros. Systematic Parasitology, 3:105-117.

--- (1984): Descriptions of Pharyngodon asterostoma n. sp. and P. tiliquae Baylis, 1930 (Nematoda; Oxyuroidea) from Egernia cunninghami (Scincidae) in Australia. Systematic Parasitology, 6:39-46.

--- (1988): A possible instance of autoinfection in a Pharyngodonid (Oxyurida) parasite of Amphisbaena alba from Venezuela. Journal of Parasitology, 74 (3):506-508.

ADAMSON, M.L. & NASHER, A.K. (1984): Pharyngodonidae (Oxyuroidea; Nematoda) of Agama yemenensis in Saudi Arabia; hypothesis on the origin of pharyngodonids of herbivorous reptiles. Systematic Parasitology, 6 (4):299-318.

--- (1984): Pharyngodonids (Oxyuroidea; Nematoda) of Agama adramitana in Saudi Arabia with notes on Pharyngodon. Canadian Journal of Zoology, 62 (12):2600-2609.

AGRAWAL, V. (1966): Three new reptilian nematodes from Lucknow. Trans. Amer. Microsc. Soc., 85 (1):107-114.

ALEXEIEFF, A. (1909): Les flagellés parasites de l'intestin des batraciens indigènes. C. R. Soc. Biol. Paris, 67:199-201.

--- (1911): Notes sur les Flagellés. Arch. Zool. Exper. et Gen., 6:491-457.

ALHO, C.J.R. & RODRIGUES, H. de O. (1963): Nova especie do genero Parapharyngodon Chatterji, 1933 (Nematoda; Oxyuroidea). Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro, 7:10-12.

--- (1963): Sobre novo hospedeiro de Parapharyngodon sceleratus (Travassos, 1923) Freitas, 1957, como redescriao da especie (Nematoda; Oxyuroidea). Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro, 7: 4-6.

ALLISON, L.N. (1943): Leucochloridiomorpha constantinae (Mueller)(Brachylaemidae), its life cycle and taxonomic relationships among digenetic trematodes. Trans. Amer. Micr. Soc. 62:127-168.

AMADON, D. & SHORT, L.L. (1976): Treatment of subespecies approaching species status. Syst. Zool., 25:161-167.

ANDRADA, J. (1980): Guía de campo de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica. Edic. Omega, S.A. Barcelona.

ANDRASSY, I. (1976): Evolution as a basis for the sistematizacion of Nematodes. Pitman Publishing Ltd. and Akadmici Kiadt. Budapest.

ANDRE, E. (1915): Mesocoelium carli n. sp. Trematode parasite d'une tortue africaine. Rev. Suisse Zool., 23 (2):91-93

ANGEL, L.M. & MAWSON, P.M. (1968): Helminths from some lizards mostly from South Australia. Transactions of the Royal Society of South Australia, 92:5972.

--- (1978): The helmintic fauna of reptiles in Turkmenistan. Biologieskie Nauki, 3:49-53.

ANDRUSHKO, A.M. & MARKOV, G.S. (1959): Helminth fauna of reptiles in the Kzyl-Kum desert. Rabot. Gel'mintol, Let Skrjabin, 80:37-39.

ANSARI, M.A.R. (1954): The genus Retortamonas Grassi (Mastigophora: Retortamonadida). Biologia, Lahore, 1:40.

ARNOLD, E.N. (1973): Relationships of the Paleartic lizards assigned to the genera Lacerta, Algyroidea and Psammodromus (Reptilia: Lacertidae). Bull. Mus. Nat. Hist., 25 (8):289-366.

ARNOLD, E.N. & BURTON, J.A. (1978): Guía de campo de los reptiles y anfibios de España y Europa. Edic. Omega, S.A. Barcelona, pag. 275.

ASTASIO ARBIZA, P. (1981): Helmintofauna de los lacértidos ibéricos. Tesina de Licenciatura. Facultad de Farmacia. Madrid.

--- (1986): Helmintofauna de Gallotia galloti galloti de la isla de Tenerife. Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Madrid.

ASTASIO, P., ZAPATERO, L.M., OJEDA, C. & SOLERA, M.A. (1987): Descripción de Spauligodon atlanticus (Nematoda: Pharyngodonidae) sobre Gallotia atlantica atlantica Peters y Doria, 1882 (Sauria: Lacertidae) de Lanzarote, Islas Canarias. Rev. Iber. Parasitol., 47 (4):359-364.

ASTASIO, P., ZAPATERO, L.M. & SOLERA, M.A. (1987): Descripción de Pharyngodon hispanicus n. sp. (Nematoda: Pharyngodonidae) sobre Gallotia galloti galloti

(Oudart, 1839) Arnold, 1973 (Sauria: Lacertidae) de Tenerife, Islas Canarias. Rev. Iber. Parasitol., 47 (4):353-358.

ASTASIO, P., GONZALEZ, P.M., CASTAÑO, C. & ZAPATERO, L.M. (1989): Descripción de Thelandros filiformis n. sp. (Nematoda, Pharyngodonidae) sobre Gallotia galloti galloti (Oudart, 1839) Arnold, 1973 (Sauria, Lacertidae) de Tenerife, Islas Canarias. Rev. Iber. Parasitol., 49 (1):45-50.

ASTASIO, P., ZAPATERO, L.M., SOLERA, M.A. & GONZALEZ, P.M.: Descripción de Thelandros galloti n. sp. (Nematoda, Pharyngodonidae) sobre Gallotia galloti galloti (Oudart, 1839) Arnold, 1973 (Sauria, Lacertidae) de Tenerife, Islas Canarias. Rev. Iber. Parasitol., 48 (3):283-288.

BABERO, B.B. & OKPALA, J. (1962): Parasites of the lizard Agama colonarum in Nigeria with a description of a new species. Transactions of the American Microscopical Society, 81:228-237.

BAER, J.G. (1959): Helminthes parasites. Exploration des Parcs Nationaux du Congo Belge. Mission J.G. Baer - W. Gerber, 1:1-163.

BAEZ, M. (1983): Consideraciones sobre las características zoogeográficas de la fauna de Canarias. Instituto de Estudios Canarios. 50 Aniversario. 1:21-70.

--- (1984): I. Anfibios y Reptiles. En Baez y cols. Fauna Marina y terrestre del Archipiélago Canario. Ed. Lázaro Santana. Avda. Escaleritas, 39, 1° A. Las Palmas de Gran Canaria (Islas Canarias); pp. 259-273.

--- (1990): Observaciones sobre colorido y diseño de Podarcis dugesii en la Isla de Madeira (Sauria, Lacertidae). Vieraea, 18:197-203.

BAIRD, W. (1853): Cataloge of the Species of Entozoa or Intestinal Worms. Collection British Museum. London. 132 pp.

BAKER, M.R. (1982): The nematode parasites of amphibians and reptiles. Proceeding of the 5th International Congress of Parasitology. Toronto, Canadá. Elsevien Biomedical Press. Amsterdam:222-224.

--- (1984): Nematode Parasitism in amphibians and reptiles. Canadian Journal of Zoology, 62:747-757.

--- (1984): The systematics and zoogeography of Spinicaudinae and Meteterakinae (Heterakoidea: Nematoda) parasitic in reptiles and amphibians. Systematic Parasitology. 6:275-287.

--- (1987): Synopsis of the Nematoda parasitic in Amphibians and Reptiles. Memorial University of Newfoundland Occasional Papers in Biology. Canadá. 325 pp.

BAKER, M.R. & BAIN, O. (1981): Spinicauda voltaensis n. sp. (Nematoda: Heterakoidea) from a toad of Upper Volta, Africa. Systematic Parasitology, 2:139-143.

BAKKE, T.A. (1975): Leucochloridium in Norway. Fauna, 28:71-80 (en noruego, resumen en inglés).

--- (1976a): Shape, size and surface topography of genital organs of Leucochloridium sp. (Digenea), revealed by light and scanning electron microscopy. Zeitschrift für Parasitenkunde, 51:99-113.

--- (1976b): Functional morphology and surface topography of Leucochloridium sp. (Digenea), revealed by scanning electron microscopy. Zeitschrift für Parasitenkunde, 51:115-128.

--- (1978a): Reproductive system of the type specimens of Urogonimus macrostomus (Rudolphi, 1803) Monticelli, 1888 (Digenea). Zoologica Scripta, 7:19-23.

--- (1978b): Taxonomy of Leucochloridium sp. (Digenea) infecting Succinea pfeifferi Rossmässler, 1835. Zeitschrift für Parasitenkunde, 55 (2):153-164.

--- (1978c): Intraspecific variation of adult Leucoclhloridium sp. (Digenea) from natural and experimental infections. Canadian Journal of Zoology, 56 (1):94-102.

--- (1980): A revision of the family Leucochloridiidae Poche (Digenea) and studies on the morphology of Leucochloridium paradoxum Carus, 1835. Systematic Parasitology, 1 (3/4):189-202.

--- (1982): The morphology and taxonomy of Leucochloridium (L.) variae McIntosh (Digenea, Leucochloridiidae) from the Nearctic as revealed by light and scanning electron microscopy. Zoologica Scripta, 11 (2):87-100.

BARUS, V. (1973): Some remarks on the neotropical species of the genera Parapharyngodon and Batracholandros (Oxyuridae). Folia Parasit., 20 (2):131139.

BARUS, V. & COY OTERO, A. (1969): Nematodos del género Parapharyngodon Chatterji, 1933 (Oxyuridae), en Cuba. Torroia (La Habana), 7:1-10.

BARUS, V. & TENORA, F. (1979): Supplements to the fauna of Acanthocephala in birds and mammals in Afghanistan. Folia Parasitologica, 26 (1):26.

BASIR, M.A. (1949): An easy method for the preparation of enface view of small nematodes. Trans. Am. Micr. Soc., 68:123-126.

BAUDON, A. (1881): Troisième supplément à la monographie des succinées françaises. Journal de Conchyliologie, Paris, 29: 139-154.

BAYLIS, H.A. (1920): On the Classification of the Ascaridae. I. The systematic value of certain characters of the alimentary canal. Parasitology, 12:253-264.

--- (1930): Mission Saharienne Augieras - Draper, 1927-1928. Parasitic nematodes. Bull. Mus. Hist. Nat. París, 2 (2):117-190.

--- (1930): Some Heterakidae and Oxyuridae from Queensland. Annals and Magazine of Natural History, ser. 10, 4:354-366.

--- (1936): Nematoda. I. Ascarioidea and Strongyloidea. The fauna of British India. London. (Taylor A. Francis), 408 pp.

--- (1939): Records of some parasitic worms from the Belgian Congo. Ann. Mag. Nat. Hist., (11), 3 (18):625-629.

BEJERANO, S. (1986): Estudio parasitológico de Gallotia galloti palmae Boettger y Müller, 1891 (La Palma). Tesina de Licenciatura. Facultad de Farmacia. Madrid.

BELLAIRS, D.A. & ATTRIDGE, J. (1978): Los Reptiles. Gráficas España, S.L. Madrid.

BELLE, E.A. (1957): Helminth parasites of reptiles, birds and mammals in Egypt. IV Four new species of oxyurid parasites from reptiles. Canad. Journal of Zool., 35 (2):163-169.

BELOPOL'SKAYA, M.M. (1983): Acanthocephalans of Charadriiformes in the European USSR. Vestink Leningradskogo Universiteta, Biologiya, 3 (Biol. 1):17-27 (en ruso, resumen en inglés).

BERLAND, B. (1984): Basic techniques involved in helminth preservation. Systematic parasitology, 6:242-245.

BERNARD, J. (1969): Quelques nematodes parasites nouveaux on non encore signalés en Tunisie. Archs. Inst. Pasteur Tunis, 46 (3):397-411.

BERTIN, L. (1946): Le peuplement des iles atlantides en vertébres heterothermes. Societé de Biogeographie Memories, 8:87-107.

BHALERAO, G.D. (1926): The intestinal parasites of the bat (Nyctinomus plicatus) with a list of the trematodes hitherto recorded from Burma. J. Burma. Res. Soc., 15 (3):181-195.

--- (1927): A new species of trematode from Mabuia dissimilis. Ann. Mag. Nat. Hist., (9) 20 (120):611-615.

BINGS, W. (1980): Herpetologische studien anf Teneriffa (Kanarische Inseln). Salamandra, 16 (4):203-214.

BISCHOFF, W., NETTMANN, H.K. & RYKENA, S. (1979): Ergebnisseeiner herpetologischen exkursion nach Hierro, Kanarische Inseln. Salamandra, 15 (3):158-175.

BISCHOFF, W. (1971): Lacerta galloti galloti Duméril y Bibron, 1839, die Eidechse von Teneriffa. Aquarien uns Terrarien, 18:308-311.

--- (1985): Die innerartliche Gliederung von Gallotia galloti (Duméril und Bibron, 1839) (Reptilia: Sauria, Lacertidae) anf Teneriffa, Kanarische Inseln. Bann. Zool. Beitr., 33 (2-4): 363-381.

--- (1985): Vorlaufige Beschreibung der Eidechse der Kanareninsel Fuerteventura als Gallotia atlantica mahoratae ssp. n. Salamandra, 21 (1):46-54.

BISHOP, A. (1932): A note upon Retortamonas rotunda n. sp. and intestinal flagellate in Bufo vulgaris. Parasitology, 24:233-237.

--- (1935): Observations upon Chilomastix from Bufo vulgaris with note on Chilomastix aulastomi. Parasitology, 27:501-518.

BISWAS, P.K. & CHAKRAVARTY, G.K. (1963): The systematic studies of the zooparasitic oxyuroid nematodes. Z. Parasitenkunde, 23 (5):411-428.

BOETTGER, C.R. & MÜLLER, L. (1914): Notas preliminares sobre las razas locales de algunos lagartos canarios. Ann. and Magaz. of Nat. Hist., 14:67-78.

BÖHME, W. & BINGS, W. (1975): Zur trage des überlebens von Lacerta s. simonyi Steindachner, 1891 (Sauria, Lacertidae). Salamandra, 11:39-46.

BÖHME, W. & BISCHOFF, W. (1976): Das Parungsuerhalten der Kanarischen Eidechsen (Sauria, Lacertidae) als systematisches merkmal. Salamandra, 12 (3):109-119.

BORGARENKO, L.F. & KHOKHLOVA, I.G. (1982): Acanthocephala from passeriform birds in Tajik SSR. Izvestiya Akademii Nauk Tadzhikskoi SSR, Biologicheskie Nauki, 3:25-31 (en ruso).

BORGARENKO, L.F. & SAID ALIEV, S.A. (1975): A study of the nematodes of reptiles in Tadzhikistan. Zoologichestii Sbornik, Chast I Dushanbe, USSR "Donish":260-270.

BORY DE ST. VICENT, G.M. (1803): Essais sur les Iles Fortunées et de l'antique Atlantide, on Precis de l'histoire de L'Archipel del Canaries. Bandouin, Paris.

BOULENGER, G.A. (1920): Monograph of the Lacertidae. I. Trustees of the Brit. Mus. London.

BOVEE, E.C. & TELFORD, S.R. (1962a): Protozoan inquilines from reptiles. I. Monocercomonas neosepsorum n. sp. from the sand skink, Neoseps reynoldsi Stejneger. Quart. Jour. Fla. Acad. Sci., 25:96-103.

--- (1962b): Protozoan inquilines from reptiles. II. Monocercomonas tantillorum n. sp. from the Florida crowned snake, Tantilla coronata Baird and Girard. Quart. Jour. Fla. Acad. Sci., 25:104-108.

BRAVO, T. (1954): Geografía general de las Islas Canarias I. Edit. Goya. Santa Cruz de Tenerife.

BRAY, R.S. (1984): Some parasitic Protozoa from the Gambia. Jour. Protozool., 31 (4):577-578.

BRUGEROLLE, G. (1973a): Etude ultrastructurale du trophozoite et du kyste chez le genre Chilomastix Alexeieff, 1910 (Zoomastigophora, Retortamonadida Grassé, 1952). Jour. Protozool., 20:574-585.

--- (1973b): Sur l'existence de vrais kystes chez les Trichomonadines intestinales. Ultraestructura des kystes de Trichomitus batrachorum (Perty, 1852), Trichomitus sanguisugae (Alexeieff, 1911) et Monocercomonas tipulae (Mackinnon, 1910). C. R. Acad. Sci. Paris, 277:2153-2196.

--- (1975-76): Cytologie ultrastructurale, systematique et evolution des Triichomonadida. Annales de la station biologique de Besse-enchandesse. Université de Clermont.

BRUGEROLLE, G. & JOYON, L. (1973): Etude cytologique ultrastructurale des genres Proteromonas et Karotomorpha (Zoomastigophorea, Proteromonadida Grassé, 1952). Protistologica, 11:531-546.

BULLARD, E., EVERETT, J.E. & SMITH, A.G. (1965): The fit of the Continents around the Atlantic in: A Symp. on Continental Drift. Phyl. Trans. Roy. Soc., London, 258:41-51.

BURDEN, D.J.; ANGER, H.S. & HAMMET, N.C. (1978/79): Blastocystis sp. infections in pigs. Veterinary Microbiology, 3:227-234.

BURKE, K. & WILSON, J.T. (1972): Is the African plate stationary?. Nature, 239:387-390.

BUTTREY, B.W. (1954): Morphological variations in Tritrichomonas augusta (Alexeieff) from amphibia. Jour. Morphol., 94:125-164.

BYKHOVSKAYA-PAVLOVSKAYA, I.E. (1951): Modification of the morphological characteristics and their importance in the classification of trematodes of the genus Leucocochloridium Carus, 1835. Parazitologicheskii Sbornik, 13:45-74 (en ruso).

CABALLERO, R.G. (1968): Contribution à la connaissance des nèmatodes de Sauriens malgaches. Annales de Parasitologie Humaine et comparée, 43:149-200.

CABALLERO, E. & BRENES, M.R.R. (1959): Helmintos de la República de Costa Rica. VII. Trematodos de algunos vertebrados salvajes, con descripción de una nueva especie de Acanthostomum Looss, 1899. An. Inst. Biol. México, 29 (1/2):165-179.

CABALLERO, E., FLORES-BARROETA, L. & GROCOTT, R.G. (1956): Helmintos de la República de Panamá. V. Redescripciones de algunos trematodos ya conocidos pero nuevos en la fauna helmintológica de este país. Rev. Biol. Trop., 4 (2):161-177.

CARNERO, A. & PEREZ PADRON, F. (1975): Los lagartos de las Islas Canarias. Vida silv., 24:248-263.

CARRERA, M.P. (1984): Parasitofauna de anfibios de las Islas Canarias. Tesina de Licenciatura. Facultad de Farmacia. Madrid.

--- (1987): Parasitofauna de Tarentola delalandii y Chalcides viridanus de la Isla de Tenerife. Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Madrid.

CARRERA, M.P.; ZAPATERO, L.M. & GONZALEZ, P.M. (1987): Monocercomonas maculatus n. sp. (Protozoa: Trichomonadida) de anfibios anuros de las Islas Canarias. Rev. Iber. Parasitol., 47 (1):1-6.

CARVAJAL, M.M. (1988): Estudio sobre nematodos parásitos de la tarentola de "El Hierro". Tesina de Licenciatura. Facultad de Farmacia. Madrid.

CASTAÑO, C. (1982): Helmintofauna de Lacértidos de las Islas Baleares. Tesina de Licenciatura. Facultad de Farmacia. Madrid.

--- (1985): Parasitofauna de lacértidos de las Islas Baleares. Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Madrid.

CASTAÑO, C., ZAPATERO, L.M., SOLERA, M.A. & GONZALEZ, P.M. (1987a): Descripción de Parapharyngodon lilfordi n. sp. (Oxyuroidea, Pharyngodonidae) en Podarcis lilfordi (Reptilia, Lacertidae) en las Islas Baleares. Rev. Iber. Parasitol., 47 (3):275-281.

CASTAÑO, C., ZAPATERO, L.M. & SOLERA, M.A. (1987b): Revisión de los géneros Parapharyngodon Chatterji, 1933 y Thelandros Wedl, 1862 (Oxyuroidea, Pharyngodonidae). Rev. Iber. Parasitol., 47 (3):271-274.

--- (1988): Descripción de Spauligodon cabrerae n. sp. (Oxyuroidea, Pharyngodonidae) en Podarcis lilfordi (Reptilia, Lacertidae) de la Isla de Cabrera (Islas Baleares). Rev. Iber. Parasitol., 48 (2):175-182.

CHABAUD, A.G. (1955): Essai d'interpretation phyletique des cicles èvolutifs chez les nematodes parasites de vertébres. Conclusions taxonomiques. Annales de Parasitologie, 30 (1/2): 83-126.

--- (1965): Ordre des Ascaridida. Traité de Zoology. Systematique des Nématodes. Tomo IV, Fasc. III. Editors: Grassé. Paris Masson et cie. Pp. 932-1180.

--- (1973): Skrjabinelazia Sypliaxov, 1930 (=Salobrella Freitas, 1940), genre de transition entre Cosmocercidés et Spirurides. Ann. Parasitol. Hum. Comp., 48:329-334.

--- (1974): Keys to Subclasses, Orders and Superfamilies. In: C.I.H. Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates. N° 1. Anderson, R.C.; Chabaud, A.G. & Willmott, S. (Eds.). Farnham Royal, Slough, U.K.: Commonwealth Agricultural Bureaux. pp. 1-15.

--- (1978): Keys to genera of the superfamilies Cosmocercoidea, Seuratoidea, Heterakoidea and Subuluroidea. In: C.I.H. Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates. N° 6. Anderson, R.C., Chabaud, A.G., Willmott, S. (Eds.). Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Bucks England. pp. 1-71.

--- (1982): Evolution et taxonomic des nematodes. Revue. Proceeding 1 of the 5th. International Congress of Parasitologie, Toronto. Canadá. Elsevier Biomedical Press. Amsterdam: 216-221.

CHABAUD, A.G., BAIN, O. & POINAR, G.O. Jr. (1988): Skrjabinelazia galliardi (Nematoda, Seuratoidea): Compléments morphologiques et cycle biologique. Ann. Parasitol. Hum. Comp., 63 (4):278-284.

CHABAUD, A.G. & BRYGOO, E.R. (1960): Nématodes parasites de cameleons malgaches. (1). Memoires de l'institut scientifique de Madagascar. Serie A, 14:139-144.

--- (1962): Nématodes parasites de cameleons malgaches. Deuxième note. Ann. Parasitol. Hum. Comp., 37:569-602.

CHABAUD, A.G., CABALLERO, R.G. & BRYGOO, E.R. (1965): Affinités entre les genres Skrjabinelazia (Ascaridida, Seuratoidea) et Maxvachonia (Ascaridida, Cosmocercoidea). Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim., 36:844-848.

CHABAUD, A.G., CAMPANA-ROUGET, Y. & BRYGOO, E.R. (1960): Les Nématodes Seuratoidea. Ann. Parasitol. Hum. Comp., 35:316-346.

CHABAUD, A.G. & 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.

--- (1940): Helminth parasites of the snakes of Burma. I. Trematoda. Philipp. J. Sci., 71 (4):381-401.

CHENG, T.C. (1960): Studies on the trematode family Brachycoeliidae. IV. A revision of the genus Mesocoelium Odher, 1911, and the status of Pintnaria Poche, 1907. Amer. Midl. Nat., 63 (2):439-469.

CHENG, T.C. & PROVENZA, D.V. (1960): Studies on the trematode Brachycoeliidae. III. The subfamilies subordinate to the Brachycoeliidae and the status of the genus Cymatocarpus Looss, 1899. Amer. Midl. Nat., 63 (1):162-168.

CHIKOVANI, M.M. (1970): A new species Proteromonas ophisauri n. sp. from the hind gut of the snake Ophisaurus apodus (Reptilia). Soobshch. Akad. Nank Gruz SSR, 59:717-719.

CHITWOOD, B.G. (1933): A revised classification of the Nematoda. Jour. Parasitol., 20:131 p.

COHN, L. (1903): Zur Kenntnis einiger Trematoden. Z. Bakt. Orig., 34 (1):35-42.

COOK, L.M. (1983): Density of lizards in Madeira. Bocagiana, 66:1-3.

COOPER, J.E. & JACKSON, O.F. (1981): Diseases of the Reptilia. Vols. I,II. Academic Press London.

CORDERO DEL CAMPILLO, M. (1980): Indice catálogo de Zooparásitos Ibéricos. Ediciones de Sanidad y Seguridad Social. Madrid. 579 pp.

COY OTERO, A. & BARUS, V. (1973): New hosts for Parapharyngodon cubensis (Oxyuridae) of the families Gekkonidae and Iguanidae. Folia Parasitologica (Praha), 20:379-380.

CRISP, M., COOK, L.M., HEREWARD, F.V. (1979): Color and heat balance in the lizard Lacerta dugesii. Copeia, 2:250-258.

CROLL, N.A. (1976): The organization of Nematodes. Academic Press Inn. London. 439 pp.

CROLL, N.A. & MATTHEWS, B.E. (1977): Biology of Nematodes. Thomsopn Litleo Ltd., East Kilbride Scotland. 549 pp.

CROUCH, H.B. (1933): Four new species of Trichomonas from the woodchuck (Marmota monax Linn.). J. Parasitol., 19:293-301.

CRUSZ, H. & DAUNDASEKERA, M.A.K. (1988): Parasites of the relict fauna of Ceylon. IX. IX. Helminths from burrowing scincine lizards. Ann. Parasitol. Hum. Comp., 63 (6):439-447.

CRUSZ, H. & SANTIAPILLAI, A. (1982): Parasites of the relict fauna of Ceylon. VIII. Helminths from Icthiyophis spp. (Amphibia: Gymnophiona). Ann. Parasitol. Hum. Comp., 57 (4):317-327.

CYREN, O. (1933): Biologisk frau Madeira oche Kanarioarna. Fauna oche Flora, 1:11-16.

DAWES, B. (1968): The trematoda. With special reference to British and other European forms. Cambridge University Press. 644 pp.

DAYAKAR, P.; RAO, T.S.P.; DEVI, A.; REDDY, M.D. & RAO, T.B. (1978): A new flagellate Monocercomonas kakatiyae n. sp. from the rectum of the lizard Varanus indica. Rivista di Parassitologia, 39 (1):35-38.

DELVINQUIER, B.L.J. & FREELAND, W.J. (1988): Protozoan parasites of the cane toad, Bufo marinus in Australia. Austral. Jour. Zool., 36 (3):301-316.

DELVINQUIER, B.L.J. & JONES, M.K. (1988): A preliminary note on the intestinal flagellates of the Australian anura. Memoirs of the Queensland Museum, 25 (2):333-334.

DESHMUKH, P.G. & CHOUDHARI, A.C. (1979): Spinicauda hardwickii n. sp. from Eublepharis hardwickii. Indian Journal of Helminthology., 31 (1):20-23.

DIAZ COSIN, D.J. (1970): Los Acantocéfalos. Servicio de Publicaciones de Ciencias, Universidad de Madrid. 83 pp.

DIESING, K.M. (1860): Systema Helminthum. II. Berlín. 588 pp.

--- (1861): Revision der Nematoden. Sitz. Ber. d. k. Akad. Wissen. Wien. Math. Naturw., 42 (55):595-736.

DOBELL, C.C. (1907): On some parasitic Protozoa from Ceylon. Spolia Zeylan, Colombo, 7:65-87.

DOGIEL, V.A. (1965): General Protozoology. At the Clarendon Press, Oxford.

DOLLFUS, R.P. (1929): Helmintha. I. Trematoda et Acanthocephala. Faune Colonies Françaises, 3 (2):73-114.

--- (1933): Rèpertoire des espèces et des genres nouveaux. Trématodes. Ann. Parasitl., 11 (4):323-324.

--- (1935): Les distomes des Stylommatophores terrestres (excl. Succineidae). Catalogue par hôtes et résumé des descriptions. Ann. Parasit. , 13 (2):177-188; (3):259-278; (4): 369-385; (5):445-485.

--- (1950a): Trématodes récoltés au Congo Belge par le Professeur Paul Brien (mainaoût 1937). Ann. Mus. Congo Belge, C, Zool., (5) 1 (1):1-135.

--- (1950b): Brachylaemus (Trematoda Digenea) chez un Lacerta, hote accidentel. Vie et Milieu, 1 (3):284-286.

--- (1951): Miscellanea helminthologica maroccana. I. Quelques trématodes, cestodes et acanthocéphales. Arch. Inst. Pasteur Maroc, 4 (3):104-229.

--- (1954): Miscellanea helminthologica maroccana. XVII. Distribution des distomes du genre Mesocoelium avec description d'espèces récoltées au Maroc. Arch. Inst. Pasteur Maroc, 4 (9):636-656.

DUJARDIN, F. (1845): Histoire naturelle des Helminthes on vers intestinaux. París, XVI. 654 pp.

DURETTE-DESSET, M.C. (1984): Techniques de récolte, de fixation et de conservation des Nématodes parasites de Vertébrés. Systematic Parasitology, 6 (4):248.

DWIVEDI, M.P. (1977): Leucochloridium fabricii n. sp. (Leucochloridiidae: Trematoda) from bursa fabricii of a water bird Myophonus caeruleus temminckii. Rivista di Parassitologia, 38 (2/3):307-311.

EDMONDS, S.J. (1982): Australian Acanthocephala No. 15: four species. Trans. R. Soc. South Australia, 106 (1/2):71-76.

ENIGK, R. (1932): Leucochloridium paradoxum in Succinea oblonga. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin, pp. 442-443.

ESSER, R. (1986): A water agar en face technique. Prc. Helminthol. Soc. Wash., 53 (2):254-255.

FAGERHOLM, H.P. (1979): Nematode Length and Preservatives, with a method for determining the length of live specimens. Jour. Parasitol., 65 (2):334-335.

FAGERHOLM, H.P. & LOVDAHL, M. (1984): Induced morphometric variation in the preparation of nematode parasites for the L.M. and S.E.M. Systematic Parasitology, 6 (4):245-247.

FARIA, M.J. de (1978): The prevalence of trematode parasites in anuran amphibia in Rio de Janeiro State. Atas de Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro, 19 (1):55-57.

FERNANDEZ, L. (1919): Algunas consideraciones sobre la constitución geológica del Archipiélago Canario. Bol. Real Soc. Esp. Hist. Nat., 19:298-305.

FERNANDEZ-GALIANO, D. (1980): Comentarios sobre una reciente clasificación de los protozoos. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.), 78:245-262.

FERNANDO, W. (1933): Contributions to Ceylon helminthology. 3. Mesocoelium burti, sp. nov., Mesocoelium marrsi, sp. nov., and Haplorchis pearsoni, sp. nov. Ceylon J. Sci., Sec. B., Zool. & Geol., Spolia Zeyl., 18 (1): 9-18.

FLORESCU, B.I. & IENISTEA, M.A. (1984): Aperçu sur les acanthocephales de Roumanie (Acanthocephala). Travaux du Muséum d'Histoire Naturelle Grigore Antipa, 25:7-45.

FOTEDAR, D.N. (1968): On two oxyurid nematodes of the genus Thelandros Wedl, 1862 from some lizards of Jammu and Kashmir and notes on the genera Thelandros and Parapharyngodon Chatterji, 1933. Kashmir Science, 5 (1/2):208-221.

--- (1968): On the infection of the nematode genus Parapharyngodon Chatterji, 1933 in some lizards of Jammu and Kashmir, India, and notes on the genera Parapharyngodon and Thelandros Wedl, 1862. Third International Congress of Parasitology, Munich. Proceedings Vol. 3. Viena. Austria.

FRANK, W. (1981): Endoparasites. Diseases of the Reptilia. Vol. 1 Edited by: Cooper, J.E.; Jackson, O.E. Academic Press. London. New York. pp. 291-358.

FREITAS, J.F.T. (1956): Novo parásito de reptil da ilha Fernando de Noronha: Moaciria alvarengai g. n.; sp. n. (Nematoda, Subuluroidea). Rev. Brasil. Biol., 16:335-339.

--- (1957a): Sôbre un nova nematodeo parásito de reptil da Bolivia Parapharyngodon senisfaciecaudus sp. n. (Nematoda, Oxyuroidea). Rev Brasil. Biol., 17 (4):451-454.

--- (1957b): Sôbre os géneros Thelandros Wedl, 1862 e Parapharyngodon Chatterji, 1933 com descriçao de Parapharyngodon alvarengai sp. n. (Nematoda, Oxyuroidea). Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 55 (1):21-45.

--- (1958): Breve nota sôbre o Distoma monas Rudolphi, 1819 (Trematoda). Rev. Brasil. Biol., 18 (2):171-174.

--- (1962): Redescriçao de Thelandros oswaldocruzi Travassos, 1925 (Nematoda, Oxyuroidea). Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro, 6:48-52.

--- (1963): Revisao da Familia Mesocoeliidae Dollfus, 1933 (Trematoda). Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 61 (2):177-312.

FREITAS, J.F.T. & DOBBIN, J.E. Jr. (1959): Nova especie do género Parapharyngodon Chatterji, 1933 (Nematoda, Oxyuroidea). Annais do Sociedade de Biologia de Pernambuco, 16:23-33.

FREITAS, J.F.T. & IBAÑEZ, N. (1962): Fauna helmintológica do Perú. Nota previa sobre novo nematodeo parasito de batraquio. Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro, 6:64-65.

GALLEGO, L. & LOPEZ, S. (1983). Vertebrados Ibéricos, 3. Reptiles. Imprenta Sevillana S.A. 142 pp.

GARCIA, I. (1948): Revisión del género Pharyngodon y descripción de nuevas especies. Rev. Iber. Parasitol., 8 (4):367-410.

GARNHAM, D. (1953): Certain parasitic protozoa from the Gambia. Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg., 47:7-8.

GEIMAN, Q.M. (1932): The intestinal protozoa from Galapagos tortoises (with descriptions of three new species). Jour. Parasitol., 23:331-347.

GIBSON, D.I. (1984): Technology as applied to museum collections: the collection, fixation and conservation of helminths. Systematic Parasitology, 6 (4):241-255.

GOLVAN, Y.J. (1956): Acanthocéphales d'Oiseaux (Troisième note). Revision des espèces européennes de la sous-famille des Plagiorhynchinae A. Meyer, 1931 (Polymorphidae). Ann. Parasit., 31 (4):350-384.

--- (1960): Le phyllum des Acanthocephala (Troisième note). La classe des Palaeacanthocephala (Meyer, 1931). Annls. Parasit. Hum. Comp., 35:138-165, 350-386, 575-593, 713-723.

--- (1961): Le phyllum des Acanthocephala (Troisième note). La classe des Palaeacanthocephala (Meyer, 1931). Annals. Parasit. Hum. Comp., 36:76-91, 612-647, 717-736.

GONZALEZ, P.M. (1986): Estudio parasitológico de geckónidos de la Isla de Tenerife. Tesina de licenciatura. Facultad de Farmacia. Madrid.

--- (1987): Nematodos parásitos de lacértidos de la Provincia de Santa Cruz de Tenerife. Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Madrid.

GOTO, S. & OZAKI, Y. (1929): Brief notes on new trematodes III. Jap. Jour. Zool., 2 (2):213-217.

--- (1930): Brief notes on new trematodes III. Jap. Jour. Zool., 3 (1):73-82.

GRASSE, P.P. (1926): Contribution a l'étude des flagellés parasites. Archives de Zoologie Expérimentale et Générale, 65:345-602.

--- (1952): Traité de Zoologie. Anatomie; Systematique; Biologie 1 (1-2) - 14 (2-3). Masson & Cie, París.

--- (1961): Traité de Zoologie. Anatomie, Systematique, Biologie. Tome IV. Premier fascicule. Ed. Masson et Cie. París. 943 pp.

--- (1965): Traité de Zoologie. Némathelminthes. Rotiferes. Tomo IV. Fas. II et III. Ed. Masson et Cie. París.

GRELL, K.G. (1956): Protozoologie. Julius Springer, Berlín.

GREWALL, M.S. (1966): Two new flagellates from the intestine of a lizard, Mabuya dissimilis. I. Eutrichomastix sharani g. nov. II. Proteromonas sanjivei. Res. Bull. Panjab. Univ. Sci. N. S., 17:237-241.

GUIMARES, J.F. (1975): Contribution to the study of the helminth fauna of the state of Bahia. Bolletin do Instituto Biologico de Bahia, 14 (1):44-52.

GUPTA, S.P. (1959): Nematode parasites of vertebrates of East Pakistan. I. Oxyuridae from lizards (Gekko and Hemidactylus) Can. J. Zool., 37:469-475.

HALL, M.C. (1916): Nematode Parasites of Mammals of the Orders Rodentia, Lagomorpha and Hyracoidea. Proc. U.S. Nat. Mus., 50:1-258.

HARWOOD, P.D. (1932): The helminths parasitic in the Amphbia and Reptilia of Houston, Texas and Vicinity. Proc. U.S. Nat. Mus., 81 (17):1-17.

HASEGAWA, H. (1984): Skrjabinelazia machidai sp. n. (Nematode: Seuraidae) from Gekko japonicus on Okinawa Island, Japan. Zool. Sci., 1:483-486.

HECKERT, G.A. (1889): Leucochloridium paradoxum. Monographische darstellung der entwicklungs und Lebensgeschichte des Distomum macrostomum. Bibliotheca Zoologica, 4:1-66.

HOFFMAN, W.A. (1935): Mesocoelium danforthi, n. sp. (Dicrocoeliidae), from a lizard, Celestuspleii, in Puerto Rico. Proc. Helm. Soc. Wash., 2 (1):64.

HONIGBERG, B.M. (1957): Evolutionary and systematic relationships in the order Trichomonadida. Jour. Protozool., 4, supp.:5-6.

--- (1963): Evolutionary and systematic relationships in the flagellate order Trichomonadida Kirby. Jour. Protozool., 10 (1):20-63.

--- (1964): A revised classification of the Phylum Protozoa (the Commitee of Taxonomy and Taxonomic problems of the Society of Protozoologist). Jour. Protozool., 11:7-20.

HONIGBERG, B.M. & KULDOVA, J. (1969): Structure of a non-pathogenic Histomonad from caecum of galliform birds and revision of the Trichomonadidae (Kirby). Jour. Protozool., 16 (3):526-535.

HONIGBERG, B.M.; VICKERMAN, K.; KULDA, J. & BRUGEROLLE, G. (1981): Cytology and taxonomy of parasitic flagellates. Review of advances in Parasitology. Polish scientific Publisher. pp. 205-227.

HUGHES, R.C.; HIGGINBOTHAM, J.W. & CLARY, J.W. (1941): The trematodes of reptiles, Part II, Host catalogue. Proc. Okl. Acad. Sci., 21:35-43.

--- (1941): The trematodes of reptiles, Part III, Conclusion. Proc. Okl. Acad. Sci., 22:90-114.

--- (1942): The trematodes of reptiles, Part I, Systematic section. Amer. Midl. Nat., 27 (1):109-134.

HUTTERER, R. (1985): Neue Funde von Rieseneidechsen (Lacertidae) auf der Insel Gomera. Bonn. Zool. Beitr., 36 (3/4): 365-394.

INGLIS, W.G. (1957): A review of the nematode superfamily Heterakoidea. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser 12. 10:905-912.

--- (1967a): The evolution, host relationships and classification of the nematode superfamily Heterakoidea. Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) ser. Zool. 15 (1):1-28.

--- (1967b): The relationship of the nematode Superfamily Seuratoidea. Jour. Helminth., 41:115-136.

--- (1968): Nematodes parasitic in Western Australian frogs. Bull Br. Mus. (Nat. Hist.) ser Zool., 10 (4):163-183.

--- (1983): An outline classification of the phylum Nematoda. Aust. J. Zool., 31:243-255.

ISKOVA, N.I. (1979): Trematodes of the family Leucochloridiidae from passerine birds of the Ukraine. Vestnik Zoologii, 5:46-55 (en ruso).

JANAKIDEVI, K. (1961): A new species of Chilomastix Alexeieff, 1912 (Protozoa, Retortamonadida) from the Indian lizard. Z. Parasitenkunde, 20:563-567.

--- (1962a): On Retortamonas cheloni sp. nov., a parasitic protozoan from the starred tortoise. Parasitology, 52:165-168.

--- (1962b): A new species of Proteromonas from the spiny-tailed lizard. Archiv. Protistenkunde, 105:450-454.

--- (1962c): The morphology of Monocercomonoides filamentum n. sp., a parasite of the Indian starred-tortoise. Archiv. Protistenkunde, 106:37-40.

JEWER, D.D. & THRELFALL, W. (1978): Parasites of the fox sparrow (Passerella iliaca) and northen waterthrush (Seirus noveboracensis) in Newfoundland, Canada. Proc. of the Helminthological Society of Washington, 45 (2):270-272.

JOGER, U. (1984): Die Radiation der Gattung Tarentola in Makaronesien (Reptilia, Sauria, Gekkonidae). Cour. Forsch. Inst. Senckenberg., 71:91-111.

--- (1985): Biochemical and immunological data on the systematic position of the endemic gecko of the Selvages Islands. Bonn. Zool. Beitr., 36 (3/4):307314.

JOHNSON, S. (1967): A new oxyurid nematode of the genus Thelandros from Calotes versicolor (Daudin) from India with a key to the Indian species of the genus from Calotes. Indian Journal of Helminthology, 18:123-127.

--- (1969): A new nematode Thelandros basiri sp. n. (Nematoda, Oxyuroidea) from the garden lizard Calotes versicolor (Daudin). Bulletin of Systematic Zoology, Calcuta, 1:77-79.

JOHNSTON, S.J. (1912): On some trematode parasites of Australian frogs. Proc. Linn. Soc. N.S.W., 37 (142):285-362.

JOHNSTON, T.H. & MAWSON, P.M. (1942): The gallard collection of parasitic nematodes in the Australian Museum. Rec. Austral. Mus., 21:110.

--- (1947): Some nematodes from Australian lizards. Transactions of the Royal Society of South Australian, 71:22-27.

JONES, H.I. (1979): Gastrointestinal nematodes including three new species, from Australian and Papua, New Guinean Pythons. Proc. Helminthol. Soc. Wash., 46 (1):1-14.

KAGAN, I.G. (1950): Revision of the subfamily Leucochloridiinae (Trematoda: Brachilaemidae). Jour. Parasitol., 36:19.

--- (1951): Aspects in the life history of Neoleucochloridium problematicum (Magath, 1920) new comb. and Leucochloridium cyanocittae McIntosh, 1932 (Trematoda: Brachylaemidae). Trans. Amer. Microscop. Soc., 70:281-318.

--- (1952a): Further contributions to the life history of Neolecochloridium problematicum (Magath, 1920) new. comb. (Trematoda: Brachylaemidae). Trans. Amer. Microscop. Soc., 71:20-44.

--- (1952b): Revision of the subfamily Leucochloridiinae Poche, 1907 (Brachylaimidae). Amer. Midl. Natur., 48 (2):257-301.

KALYANKAR, S.D. & PALLADWAR, V.D. (1977): On a nematode parasite of garden lizard, Calotes versicolor, a new species of the genus Parapharyngodon (Oxyuridae) Chatterji, 1933, India. All. India. Symposium on Helminthology Srinagar., 8-11 August.

KÄMMER, F. (1979): The influence of man on the vegetation of Macaronesia. Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereiningung für Vegetationskunde Herausgegeben von Reinhold Tüxen, J. Cramer, FL-9490 VADUZ (en alemán). pp. 601-616.

--- (1982): Contributions to a critical interpretation of the recent and fossil vascular plant flora and vertebrate fauna of the Azores, Madeira Archipielago, Ilhas Savagens, Canary Islands and Cape Verde Islands, with and outlook on problems of the extinction of species in Macaronesia. Freiburg in Breisgan, Germany. 179 pp.

KENNEDY, M.J.; KILLICK, L.M. & BEVERLEY-BURTON, M. (1987a): The prevalence of Paradistomum geckonum, Mesocoelim sociale and Postorchigenes ovatus (Digenea) in lizards (Sauria) from Indonesia. Can. Jour. Zool., 65 (5):1292-1294.

--- (1987b): Life cycle studies on two Digenea, Paradistomum geckonum (Dicrocoeliidae) and Mesocoelium sociale (Mesocoeliidae), in geckonid lizards from Indonesia. Can. Jour. Zool., 65 (10):2491-2497.

KEYMER, I.F. (1981): Protozoa. Diseases of the Reptilia. Vol. 1. Edited by Cooper, J.E.; Jackson, O.F. Press, London. New York. pp. 233-290.

KHAROO, V.K. & DHAR, R.L. (1981): On a new species of trematode, Leucochloridium gallinuli n. sp. from the Indian moorhen Gallinula chloropus from Kashmir. Indian Jour. Helminth., 33 (1):15-19.

KHERAS, S. (1961): On a nematode Thelandros aspiculus n. sp. from the rectum of garden lizard, Calotes versicolor major, from Gorakpur. Indian Journal of Helminthology, 13:146-152.

KILLICK, L.M. & BEVERLEY-BURTON, M. (1982): Observations on digeneans from lizards (Sauria) in Indonesia (Paradistomum geckonum, Mesocoelium sociale, and

Postorchigenes ovatus) with a revision of Paradistomum Kossack, 1910 (Dicrocoeliidae). Can. Jour. Zool., 60:2093-2106.

KIRBY, H. (1947): Flagellate and host relationships of trichomonad flagellates. Jour. Parasitol., 33:214-228.

KLEMER, K. (1976): The amphibia and Reptilia of the Canary Islands. In: Kunkel Biogeography and Ecology in the Canary Islands. Publishers. The Hague. pp. 433-454.

KRISHNAMURTHY, R. (1967a): Two new species of the genus Monocercomonoides Travis, 1932 (Protozoa: Mastigophora) from reptiles. Proc. Indian Acad. Sci., 66:184-191.

--- (1967b): A new flagellate of the genus Monocercomonas Grassi, 1879 from the green snake in India. Rivista di Parassitologia, 28 (3):161-164.

--- (1968a): A new flagellate of the genus Proteromonas Künstler, 1883, from an Indian lizard. Parasitology, 58:531-534.

--- (1968b): Studies on the morphology of the monocercomonad flagellates from reptiles in India (I). Parasites of snakes. Rivista di Parasitologia, 29 (1):1-16.

--- (1968c): Studies on the morphology of the monocercomonad flagellates from reptiles in India (II). Parasites of lizards. Rivista di Parasitologia, 29 (2):81-90.

--- (1968d): Studies on the morphology of the monocercomonad flagellates from reptiles in India (III). A review with a key to the species. Rivista di Parasitologia, 29 (4):233-240.

--- (1970a): A brief review of the genus Proteromonas Künstler, 1883 (Protozoa: Mastigophora) with a key to the species. Marathwada Univ. J. Sci., 9:117-120.

--- (1970b): Description of a new flagellate (Protozoa: Mastigophora) Chilomastix qadrii n. sp. from frog in India. Ann. Parasitol. Hum. Comp., 45 (3):261-265.

KRISHNAMURTHY, R. & DESHMUKY, P.B. (1970): The description of a new protozoan of the genus Monocercomonas from a lizard. Marathwada Univ. J. Sci., 10:109-112.

KRISHNAMURTHY, R. & MADRE, V.E. (1976): Retortamonas viperae n. sp., a new flagellate from the rectum of a viper. Marathwada Univ. J. Sci., 15:129-131.

--- (1979a): Studies on the morphology of three new species of Monocercomonad flagellates from Amphibians in India. Arch. Parasitenkunde, 121:64-72.

--- (1979b): Studies on two flagellates of the genus Monocercomonoides Travis, 1932 (Mastigophora: Polymastigina) from amphibians and reptiles in India. Acta Protozoologica, 18 (2):251-257.

KRISHNAMURTHY, R. & SHETE, S.G. (1981): Observations on the rectal flagellates of Indian Amphibians. II. Genus Monocercomonas Grassi, 1879. Arch. Parasitenkunde, 124:398-404.

KULDA, J. (1959): Retortamonas boae n. sp. of Boa constrictor. Acta Universitas Carolinae-Biologica, 1:37-49.

KREIER, J.P. (1978): Parasitic protozoa. Vol. II. Academic Press, New York.

LA RUE, G.R. (1957): The classification of digenetic Trematoda: a review and a new system. Exp. Parasitol., 6:306-349.

LE VAN HOA & PHAM-NGOC-KHUE (1967): Relation entre les Seuratoidea et les Cucullanidae par l'intermédiaire d'un nouveau nématode Campanarougetia campanarougetae n.g., n. sp., parasite des anguilles du Sud-Viet-Nam. Bull. Soc. Path. Exot., 60:393-398.

LEE, D.L. & ATKINSON, H.J. (1976): Physiology of nematodes. 2a ed. The MacMillan Press Ltd., London. 215 pp.

LEHRS, P. (1914): Description of a new lizard from the Canary Islands. Proc. Zool. Soc. London:681-684.

LENT, H.; FREITAS, J.F.T. & PROENÇA, M.C. (1946): Alguns hemintos de batráquios colecionados no Paraguai. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 44 (1):195-214.

--- (1971): Relation taxonomique entre Gendria Baylis, 1930 et Cucullanus Müeller, 1777 (Remarques sur la superfamille Seuratoidea Chabaud, Campana-Rouget et Brygoo, 1959). Annals Parasit. Hum. Comp., 46:595-604.

LEVINE, N.D. (1984): Nomenclatural corrections and new taxa in the apicomplexan protozoan. Trans. Amer. Microscop. Soc., 103 (2):195-204.

LEVINE, N.D.; CORLISS, I.O.; COX, F.E.G.; DEROUX, G. *et al.* (1980): A newly revised classification of the Protozoa. Jour. Protozool., 27 (1):37-58.

LEWIS, P.D., Jr. (1974): Helminths of terrestrial molluscs in Nebraska. II. Life cycle of Leucochloridium variae McIntosh, 1932 (Digenea, Leucochloridiidae). Jour. Parasitol., 60 (2): 251-255.

LEWIS, P.D. Jr. & FRIED, B. (1978): Site selection in the chick by 5 species of Leucochloridiidae (Digenea). Parasitology, 77 (3):42-43.

LI, H.C. (1934): Report on a collection of parasitic nematodes, mainly from North China. Part II. Spiruroidea. Trans. Am. Microscop. Soc., 53 (2):174-195.

LICHTENFEELS, J.R. (1984): Methods for conserving, storing and studying helminths in the U.S. National Parasite Collection. Systematic Parasitology, 6 (4):250-251.

LLUCH, J.; NAVARRO, P. & IZQUIERDO, S. (1990): Sobre la helmintofauna de Rana temporaria Linnaeus, 1758 en el Pirineo español. Rev. Esp. Herpetol., 4:67-79.

LLUCH, J.; ROCA, V.; NAVARRO, P. & MAS-COMA, S. (1987): Helmintofauna de los herpetos ibéricos: estado actual de conocimientos, consideraciones ecológicas y estimaciones corológicas. In: Mamíferos y Helmintos. Sans-Coma, V; Mas-Coma, S. & Gosálbez, J. (Eds.). Ketres Editora, S.A., Barcelona. pp. 143-161.

LO, C.T. & CHEN, C.P. (1973): Studies on Leucochloridium passeri Wu from Taiwan (Digenea: Leucochloridiidae). Bull. Inst. Zool. Acad. Sinica, 12:71-77.

LOPEZ-JURADO, L.F. (1985): Los reptiles fósiles de la Isla de Gran Canaria (Islas Canarias). Bonn. Zool. Beitr., 36: 355- 364.

LOPEZ-NEYRA, C.R. (1936): Naturaleza y significación patognomónica de los Blastoctystis. El monitor de la Farmacia:1-4.

--- (1947): Helmintos de vertebrados ibéricos. Instituto Nacional de Parasitología. Granada. 1112 pp.

LOPEZ, R. H. (1981): Estudio sobre algunos Oxyuridae (Nematoda) de Gallotia galloti stehlini (Reptilia, Lacertidae). Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Madrid.

LUCKER, J.T. (1951): Some Thelandros (Nematoda, Oxyuridae) from the island night lizard, Xantusia riversiana reticulata Smith from San Clemente Island, California. J. Parasitol., 37 (supplement):14-15.

--- (1952): Thelandros alatus Wedl, 1862 (Nematoda, Oxyuridae) and its synonyms. J. Parasitol., 38:69-75.

LUEHE, M. (1901): Zwei neue Distomen aus indischen Anuren. Z. Bakt. Orig., 30 (4):166-177.

LUTZ, A. (1921): Ueber zwei Urogonimus-arten und ein neues Leucochloridium aus einem neuenwirte. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz, 13:136-139.

MACAU, F. (1958): Contribución al estudio del Mioceno Canario. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat., 56:477-486.

MACHADO, A. (1985): New data concerning The Hierro Giant Lizard and the Lizard of Salmor (Canary Island). Bonn. Zool. Beitr., 36:429-470.

--- (1985): Hypothesis on the reasons for the decline of the large lizards in The Canary Islands. Bonn. Zool. Beitr., 36:563-575.

MACHALSKA, J. (1980): Helminth fauna of birds of the genus Turdus L., examined during their spring and autumn migration. I. Digenea. Acta Parasitologica Polonica, 27 (15/28):153-172.

MACKINNON, D.L. & HAWES, R.S.J. (1961): An introduction to the study of Protozoa. Clarenden Press, Oxford.

MADRE, V.E. (1978): The description of some species of the genus Monocercomonas Grassi (1879) from reptiles in India. I. Subgenus Monocercomonas Krishnamurthy, 1968. Rivista di Parasitologia, 39 (1):43-53.

--- (1979a): Two species of flagellates of the genus Chilomastix Alexeieff, 1912 (Mastigophora: Retortamonadida) from amphibians and reptiles in India. Acta Protozoologica, 18 (2):243-249.

--- (1979b): The description of some species of the genus Monocercomonas Grassi, 1879 from reptiles in India. II. Subgenus Quadrimonas Krishnamurthy, 1968. Rivista di Parasitologia, 40 (1/2):23-41.

--- (1979c): The description of some species of the genus Monocercomonas Grassi, 1879 from reptiles in India. III. Subgenus Alimonas Krishnamurthy, 1968. Rivista di Parasitologia, 40 (1/2):91-96.

MADRE, V.E. & KRISHNAMURTHY, R. (1979): Studies on two flagellates from the rectum of the viper, Viper russeli in Aurangabad. Marathwada Univ. J. Sci., 15:143-147.

MAGGENTI, A.R. (1976): Taxonomic position of nematoda among the pseudocelomate bilateria. The Organization of Nematodes. Edited by: Croll, N.A. Academic Press. Inc. London. pp.:1-10.

MARGOLIS, L.; ESCH, G.W.; HOLMES, J.C.; KURIS, A.M. & SCHAD, G.A. (1982): The use of ecological terms in Parasitology (Report of an Ad Hoc Committee of the American Society of Parasitologists). J. Parasitol., 68:131-133.

MARKOV, G.S. & BOGDANOV, O.P. (1963): A new species of the genus Thelandros from Agama himalayana. Izvest. Akad. Nank. Turkmen SSR. Ser. Biol. Nank., 2: 90-92.

--- (1965): Nematodes of genus Parapharyngodon from Agama himalayana. Dokl. Akad. Nauk. USSR, 6:57-60.

MARTINEZ, J.P. (1974): Contribución al estudio de la biología de los geckónidos ibéricos (Reptilia, Sauria). Publicaciones del Centro Pirenaico de Biología Experimental, Jaca, 5:294.

MAS-COMA, S.; ESTEBAN, J.G.; BARGUES, M.D. & VALERO, M.A. (1987): La evolución de una fauna parasitaria en islas "continentales": el caso de los helmintos de micromamíferos en las Gimnésicas y Pitiusas (Archipiélago Balear). En: Mamíferos y Helmintos. Vol. homenaje al Profesor Dr. D. Herman Kahmann en su 81 aniversario. Edit. Ketres, Barcelona. pp. 203-216.

MAS-COMA, S.; GALAN-PUCHADES, M.T.; FUENTES, M.A.; VALERO, M.M. & JIMENEZ, A.M. (1987): Sobre la composición cuantitativa de las parasitofaunas insulares: posible efecto regulador de las especies parásitas sobre las poblaciones de sus hospedadores. En: Mamíferos y helmintos. Vol. homenaje al Profesor Dr. D. Herman Kahmann en su 81 aniversario. Edit. Ketres, Barcelona. pp. 217-251.

MAS-COMA, S. & GALLEGO, J. (1975): Algunas consideraciones sistemáticas sobre las familias Brachylaemidae Joyeux y Foley, 1930 y Leucochloridiomorphidae Travassos y Kohn, 1966 (Trematoda: Brachylaemoidea). Rev. Ib. Parasitol., 35:339-354.

MATTERN, C.F.T.; HONIGBERG, B.M. & DANIEL, W.A. (1972): Structure of Monocercomonas sp. as revealed by electron microscopy. Jour. Protozool., 19:265-274.

--- (1973): Fine structural changes associated with pseudocyst formation in Trichomitus batrachorum. Jour. Protozool., 20 (2):222-229.

MATUSCHKA, F.R. & BANNERT, B. (1989): Recognition of cyclic transmission of Sarcocystis stehlinii n. sp. in the Gran Canarian Giant Lizard. Jour. Parasitol., 75 (3):383-387.

MAWSON, P.M. (1968): Inglisonema typos gen. nov. sp. nov. (Nematoda: Seuratoidea: Inglisonematinae, subfam. nov.) from an Australian bird. Parasitology, 58:71-73.

McINTOSH, A. (1932): Some new species of trematode worms of the genus Leucochloridium Carus, parasitic in birds from Northern Michigan, with a key and notes on other species of the genus. Jour. Parasitol., 19:32-53.

MEGGITT, F.S. (1927): List of cestodes collected in Rangoon during the years 1923-26. Jour. Burma Res. Soc., 16 (3):200-210.

MEHLHORN, H. & MARKUS, M.B. (1990): Cyst-Forming Coccidia (Symposium). Zoological Society of Japan, Zoological Science, 7 (suppl.):132-142.

MILLARES, A. (1977): Historia General de las Islas Canarias. Litg. Romero. Santa Cruz de Tenerife.

MÖNNING, H.O. (1922): Über Leucochloridium macrostomum (Leucochloridium paradoxum Carus) ein Beitrag Zur Histologie der Trematoden. Jena: Gustav Fischer.

MORAVEC, F.; BARUS, V. & RYSAYY, B. (1987): On parasitic nematodes of the families Heterakidae and Pharyngodonidae from reptiles in Egypt. Folia Parasitologica, 34:269-280.

MOSKOWITZ, N. (1951): Observations on some intestinal flagellates from reptilian host (Squamata). Jour. Morphol., 89:257-321.

MOZGOVOI, A.A. (1953): Ascaridata of Animals and Man an the Diseases Caused by them. Part I. Essentials of Nematodology. Edited by K.I. Shrjabin. Vol. II. 390 pp. (traducido del ruso).

NAIDU, T.S.V. (1981): Nematodes parasites of reptiles from Nagpur district, India. Rivista di Parassitologia, 42 (1):109-120.

NANDAS, S. & MALHOTRA, S.K. (1989): An oxyuridoid round-worm Thelandros (Pharapharyngodon) fotedari sp. nov. from Hemidactylus faviviridis and its toxometric assessment. Indian Journal of Helminth., 41 (suppl.):141-147.

NARASIMHAMURTI, C.C. & SARATCHANDRA, B. (1980): Monocercomonas (Monocercomonas) waltairensis n. sp. from the rectum of Hemidactylus prashadi Smith. Indian Jour. Parasitol., 4 (2):217-219.

NICOLL, W. (1914): The trematode parasites of North Queensland. I. Parasitology, 6 (4):333-350.

NIE, D. (1948): The structure and division of Chilomastix intestinalis Kuczynski, with notes on similar forms in man and other vertebrates. Jour. Morphol., 82:287-330.

--- (1950): Morphology and taxonomy of the intestinal protozoa of the guinea pig, Cavia porcella. Jour. Morphol., 86:381-494.

ODENING, K. (1959): Das Exkretionssystem von Omphalometra und Brachycoelium (Trematoda, Digenea) und die Taxonomie der Unterordnung Plaguiorchiata. Zeits. Parasitenk., 19:442-457.

ODHNER, T. (1911): Nordostafrikanische Trematoden groesstenteils vom Weissen Nil. I. Fascioliden. Results of the Swedish Zoological Expedition to Egypt and the White Nile, 23A, 170 pp.

OJEDA, C. (1986): Helmintofauna de Gallotia atlantica atlantica de la Isla de Lanzarote. Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Madrid.

OZAKI, Y. (1936): Two new trematodes from tortoise Geoemyda splengeri (Gmelin). J. Sc. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. I, Zool., 4 (6):81-90.

PADILHA, T.N. & FARIA, M.J. (1979): The ocurrence of Parapharyngodon alvarengai in Ameiva ameiva in the state of Rio de Janeiro (Nematoda, Oxyuroidea). Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro, 20:21-22.

PAREDES, A. (1936): Proteromonas lacertae-viridis, Karyolisus bicapsulatus y cuerpos de TOOD en Lacerta muralis. Med. Pais. Cal., 9 (4).

PARK, J.T. (1939): A new amphibian trematode, Mesocoelium minutum sp. n. (Dicrocoeliidae), from Japan. Keijo J. Med., 10 (2):46-51.

PARKER, H.W. & BELLAIRS, A. (1975): Los anfibios y reptiles. Ediciones Destino. Barcelona. 425 pp.

PEREIRA, C. & CUOCOLO, R. (1940): Trematóides brasileiros do gênero Mesocoelium Odhner. Arq. Inst. Biol., S. Paulo, 11 (43):399-412.

PETTER, A.J. (1961): Redescription et analyse critique de quelques espèces d'Oxyures de la Tortue grecque (Testudo graeca). Diversit des structures cèphaliques. Ann. Parasitol. Hum. Comp., 36 (4):648-671.

--- (1966): Equilibre des espèces dans les populations de nématodes parasites du colon des tortues terrestres. Mémoires du Musum National d'Historie Naturelle, Paris, 39:1-252.

PETTER, A.J. & DOUGLAS, J.F. (1976): Etude des populations d'oxyures du còlon des Gopherus (Testudinidae). Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris, 389:731-768.

PETTER, A.J. & QUENTIN, J.C. (1976): Keys to the genera of the Oxyuroidea. C.I.H. Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates. No 4. Editors: Anderson, R.C., Chabaud, A.G. and Willmott, S. Farnham Royal. Slough, UK: Commonwealth Agricultural Bureaux, 30 pp.

PHAN THE VIET; NGUYEN THI KY & NGUYEN THI LE (1977): Helminths of the animals of Vietman. 626 pp. (en vietnamita).

PINNELL, J.L. & SCHMIDT, G.D. (1977): Helminths of reptiles from Komodo and Flores Islands, Indonesia, with descriptions of two new nematode especies. J. Parasitol., 63 (2):337-340.

PLATT, T.R. & BUSH, A.O. (1979): Spinicauda regiensis n. sp. (Nematoda: Heterakoidea), a parasite of the ball python (Phyton regius). Journal of Helmintholoqy, 53 (3):257-260.

POJMANSKA, T. (1966): Variability of Leucochloridium paradoxum Carus (=L. heckerti Kagan, 1952)(Trematoda: Brachylaimiidae) in natural and experimental conditions. Acta Parasitol. Polon., 14:381-398.

--- (1969a): European species of Leucochloridium Carus. Acta Parasitol. Polon., 16:193-205.

--- (1969b): Specific criteria in the genus Leucochloridium Carus, 1835, emend. Kagan 1952. Acta Parasitol. Polon., 16:185-192.

--- (1969c): Leucochloridium perturbatum sp. n. (Trematoda: Brachylaimiidae): morphology, individual variability and life cycle. Acta Parasitol. Polon., 16:153-175.

--- (1969d): Life cycle and morphology of the adult Leucochloridium subtilis sp. n. (Trematoda: Brachylaimiidae). Acta Parasitol. Polon., 16:177-184.

--- (1973): Michajlovia migrata gen. n., sp. n. (Trematoda, Brachylaimata): the morphology of the adult. Acta Parasitol. Polon., 21:9-20.

--- (1978): Life cycle of Leucochloridium vogtianum Baudon, 1881 (=L. phragmitophila Bykhovskaya-Pavlovskaja et Dubinina, 1951 in parte)(Trematoda, Leucochloridiidae). Acta Parasitol. Polon., 25:129-134.

PROWAZEK, S. (1904): Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. Kais. Gesundheitsamte, 21:1-39.

PRUDHOE, S. (1957): Trematoda. Exploration de Parc National de l'Upemba, Mission G.F. de Witte (1946-49(, Brussels, (48):3-28.

RADCHENKO, N.M. & SHARPILO, V.P. (1975): Two new species of oxyurids (Nematode; Oxyuridae) parasites of Agama in Central Asia and The Caucasus. Parazity. Parazitozy Zhibotnykh, Cheloveka. Kiev, USSR. pp.:200-206.

RAO, T.B. (1978): A new species of the genus Tritrichomonas (Kofoid, 1920) from Rana pipensi. Rivista di Parasitologia, 39 (1):39-42.

RAO, T.S.B.; DEVI, A.; DAYAKAR, P.; REDDY, M.D. & RAO, T.B. (1978): New flagellates Proteromonas kakatiyae sp. n. of Hemydactylus and Proteromonas warangalensis sp. n. of Mabuya carinata from Warangal, Andhra, Pradesh, India. Acta Protozoologica, 17 (1):1-7.

RAO, T.B.; RAO T.S.B.; DEVI, A. (1976): Chilomastix hemidactyli n. sp. from a lizard Hemidactylus of Warangal, A.P. India. Acta Protozoologica, 25 (3):289-292.

READ, C.P. & AMREIN, Y.U. (1952): Some new oxyurid nematodes from Southern California. J. Parasitol., 38 (5):379-384.

--- (1952): North American nematodes of the genus Pharyngodon Diesing, 1861 (Oxyuridae). J. Parasitol., 39 (4):365-370.

READ, C.P.; AMREIN, Y.U. & WALTON, A.C. (1952): Oxyuroid Nematodes from California reptiles. J. Parasitol., 38 (4) Suppl.:21.

REICHENBACH-KLINKE, H. & ELKAN, E. (1965): The principal Diseases of Lower Vertebrates. Book III. Diseases of Reptiles. T.F.H. Publications, New Jersey. 600.pp.

RICHTER, K. (1986): Podarcis dugesii (Milne-Edwards, 1829) Madeira - Mauereidechse. Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Echsen III. Edit. W. Böhme, Aula Verlag. Stuttgart. pp 388-398 (en alemán).

RIETSCHEL, G. (1972 : Untersuchungen uber Farbmuster-Typen bei Leucochloridium-Sporocysten (Trematoda, Brachylaemiidae) und deren Zugehorigheit zu bestimmten Arten. Zeits. Parasitenk., 40:61-68.

ROBINSON, E.J., Jr. (1947): Notes on the life history of Leucochloridium fuscostriatum n. sp. provis (Trematoda: Brachylaemiidae). Jour. Parasitol., 33:467-475.

ROCA, V.; FERRAGUT, M.V. & HORNERO, M.J. (1990): Estimaciones ecológicas acerca de la Helmintofauna de Lacerta schreiberi Bedriaga, 1878 (Sauria: Lacertidae) en el Sistema Central (España). Rev. Esp. Herpetol., 4:93-100.

ROCA, V. & GARCIA-ADELL, G. (1988): Description de Skrjabinelazia pyrenaica n. sp. (Nematoda: Seuratoidae) et proposition d'une nouvelle diagnose pour le genre Skrjabinelazia. Ann. Parasitol. Hum. Comp., 63 (6):414-419.

ROCA, V. & LLUCH, J. (1988): L'helmintofaune des Lacertidae (Reptilia) de la zone thermomediterraneenne de l'est de l'Espagne. Aspects ecologiques. Vie Milieu, 38 (2):201-205.

ROCA, V.; LOPEZ-BALAGUER, E. & HORNERO, M.J. (1989): Helmintofauna de Podarcis hispanica (Steindachner, 1870) y Podarcis bocagei (Seoane, 1884)(Reptilia: Lacertidae) en el Cuadrante Noroccidental de la Península Ibérica. Rev. Ib. Parasitol., 49 (2):127-135.

RODRIGUES, H.O. (1970): Estudo da helmintológica de Hemidactylus mabouia (H. de J.) do Estado de Guanabara. Atas da Sociedades de Biologia do Rio, (Suppl.) 12:15-23.

RODRIGUES, H.O.; CRISTOFARO, R. & RODRIGUES, S.S. (1984): Occurrence of Leucochloridium parcum in Passer domesticus in Rio de Janeiro. Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro, 24 (1):16.

RODRIGUES, H.O. & FEIJO, L.M. (1976): Redescription of Spinicauda spinicauda (Olfers, 1919) Travassos, 1920 (Nematoda: Oxyuroidea). Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro, 18 (1):59-63.

RODRIGUES, H.O.; RODRIGUES, S.S. & CRISTOFARO, R. (1978): Contributions to the study of trematode parasites of amphibians of Barra do Pirai, State of Rio de Janeiro. Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro, 19 (1):25-29.

RUDOLPHI, C.A. (1808): Entozoorum sive vermium intestinalium intestinalium historia naturalis. Books I, II, vol. 1. Amsterdam. 527 pp.

--- (1819): Entozoorum synopsis cui accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi, X + 811 pp., Berolini.

RUIZ, J.M. & LEAO, A.T. (1943): Notas helmintológicas. 5. Mesocoelium sibynomorphi n. sp. (Trematoda: Dicrocoeliidae). Rev. Brasil. Biol., 3 (2):145-148.

SADEK, R.A. (1981): The diet of the Madeiran lizard Lacerta dugesii. Zoological Journal of the Linnean Society, 73:313-341.

SAKLA, A.A. (1984): Three digenetic trematodes from the aquatic birds in Assuit governorate, Upper Egypt. Jour. Egypt. Soc. Parasitol., 14 (2):501-506.

SALVADOR, A. (1972): Nota sobre el lagarto gigante de Canarias, Lacerta simonyi. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. Biol., 69:317-320.

--- (1974): Guía de campo de los anfibios y reptiles españoles. Madrid (ICONA). 244 pp.

--- (1975): Los eslizones de la Isla de La Gomera. Bol. Estac. Centr. Ecol., 4 (8):83-85.

--- (1985): Guía de campo de los Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias. Unigraf, S.A. Fuenlabrada (Madrid).

SAMUELS, R. (1959): Studies of Tritrichomonas batrachorum. 3. Abnormal mitosis and morphogenesis. Trans. Am. Microscop. Soc., 78:49-65.

SANCHEZ, N. (1989): Estudio sobre Nematodos parásitos de Podarcis dugesii de Madeira. Tesina de Licenciatura. Facultad de Farmacia, Madrid.

SANCHEZ, N.; ZAPATERO, L.M.; CASTAÑO, C. & GONZALEZ, P.M. (1991): Description of Spinicauda dugesii sp. n. (Nematoda: Heterakidae) of Podarcis dugesii (Reptilia: Lacertidae) from Madeira Island. Folia Parasitologica, 38:63-69.

SARATCHANDRA, B. (1979): Monocercomonas calotesi n. sp. is described from the rectum of 4 of 140 Calotes versicolor. Indian Jour. Parasitol., 3 (1):73-74.

--- (1981a): Monocercomonas (Alimonas) prashadi n. sp. from the wall lizard, Hemidactylus prashadi Smith. Indian Jour. Parasitol., 5 (1):65-66.

--- (1981b): Proteromonas ganapatii n. sp. from the wall lizard, Hemidactylus giganteus. Proc. Indian Acad. Parasitol., 2 (1):10-12.

SARATCHANDRA, B. & BABU, P.R. (1982): A new flagellate Proteromonas krishnamurthyii n. sp., from the rectum of Calotes versicolor (Daudin). Indian Jour. Parasitol., 6 (1):163-165.

SARATCHANDRA, B. & NARASIMHANURTI, C. (1979): Monocercomonas (Quadrimonas) srikakulamensis n. sp. from the rectum of Calotes versicolor. Indian Jour. Parasitol., 3 (2):167-168.

--- (1980a): Chilomastix kudoi n. sp. from the wall lizard, Hemidactylus prashadi Smith. Indian Jour. Parasitol., 4 (1):65-66.

--- (1980b): Proteromonas waltairensis n. sp. from the wall lizard, Hemidactylus prashadi Smith. Indian Jour. Parasitol., 4 (1):73-75.

--- (1980c): A new species of Proteromonas, P. grassei n. sp. from the gut of Hemidactylus prashadi Smith. Proc. Indian Acad. Sci., 89 (3):293-295.

--- (1982a): Monocercomonas (Alimonas) ganapatii n. sp. from Hemidactylus prashadi. Indian Jour. Parasitol., 6 (2):289-290.

--- (1982b): Monocercomonas (Monocercomonas) rayi n. sp. from the wall lizard Hemidactylus prashadi Smith. Science and Culture, 48 (3):106-108.

SARATCHANDRA, B.; VIJAYANAND, P. & VENKATESWARLU, P. (1984): Proteromonas mabuiae, n. sp. from the rectum of the skink Mabuya beddomii (Jerdon). Indian Jour. Parasitol., 8 (1):125-127.

SAXENA, A. & NAMA, H.S. (1978): Some reptilian nematodes from Rajasthan. Geobios, 5 (1):25-26.

SCHAD, G.A. (1960): The genus Thelandros (Nematoda: Oxyuroidea) in North American salamanders, including a description of Thelandros salamandrae n.sp. Cand. J. Zool., 38:115-120.

--- (1963): Thelandros magnavulvaris (Nematoda: Oxyuroidea) from the green Salamander, Aneides aeneus. Cand. J. Zool., 53:52-54.

SCHELL, S.C. (1970): The Trematodes. Ed. Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque, Iowa. 355 pp.

SCHMIDT, R. (1965): Zur Kenntnis der Trematoden larven aus Landmollusken. I. Der Entwicklungszyklus von Urogonimus macrostomus (Rudolphi 1803)(Trematoda: Digenea: Leucochloridiidae). Zeits. Parasitenk., 26:1-17.

SCHMIDT, G.D. & ROBERTS, L.S. (1984): Fundamentos de Parasitología. Compañía Editorial Continental, S.A., De C.V., Mexico. 655 pp.

SEURAT, L.G. (1917): Sur les oxyures des sauriens du Nord-Africain. Archives de Zoologie expérimentale et générale, 56:401-444.

--- (1918): Contribution á l'etude de la faune parasitaire de la Tunisie. Arch. Inst. Pasteur. Tunis, 10:243-275.

SEWELL, R.B.S. (1920): On Mesocoelium sociale (Luehe). Rec. Ind. Mus., 19 (3):81-95.

SHAMIM, S. & DESHMUKH, P.G.D. (1982): Skrjabinelazia hemidactyli n. sp. from a reptilian host Hemidactylus brooki. Riv. Parassit., 43:469-472.

SHARPILO, V.P. (1974a): Taxonomic characteristic of the helminths of the reptilian fauna of the USSR. Trudy Gel'mintologicheskoi Laboratorii (Problemy obshei Gel'mintologii), 26:148-154.

--- (1974b): Parasitic worms of the Reptilian fauna of the USSR: Sistematics, Chorology, Biology. Naukova Dumka, Kiev, pp: 287.

--- (1976): Parasitic worms of the Reptilian fauna of the USSR: Sistematics, Chorology, Biology. Naukova Dumka, Kiev. 287 pp.

SHARPILO, V.P. & SHUR, L.E. (1976): Parasites. Prytkaya Yashcheritsa Monograficheskoe opisanse vida. Moscow USSR "Nauka":284-291.

SIDDIKOV, B.KH. (1983): The life cycle of the acanthocepahalan Prosthorhynchus transversus (Rudolphi, 1819). Uzbekskii Biologicheskii Zhurnal, 5:65 (en ruso).

SINGH, O.V. & MALHOTRA, S.K. (1986): Taxometric evaluation of Thelandros (Parapharyngodon) striatus n. sp. from a high altitude poikilothermic host. Geobios new Reports, 5 (2):108-110.

SINNIAH, B. (1980): Leucochloridium dasylophi Tubangui 1928 in Malaysian water fowl (Leucochloriidae). Southeast Asian Jour. Trop. Med. Public Health, 11 (1):145.

SKRAJABIN, K.I. (1916): Parasitic trematodes and nematodes collected by the expeditions of Prof. V. Dogiel and I. Sokolow in British East Africa. 157 pp.

--- (1951): A reconstruction of the classification of the suborder Oxyurata Skrjabin, 1923. Trudy Gelan, 20:5-8 (en ruso).

SKRJABIN, K.I. & IVASCHKIN, U.M. (1968): On the elimination of the superfamily Seuratoidea Chabaud, Campana-Rouget et Brygoo, 1959, from the nematode classification. Izv. Akad. Nauk. SSSR, Ser. Biol., 6:789-792 (en ruso).

SKRJABIN, K.I. & KAROKHIN, V.I. (1945): The Structure of the Taxonomy of Nematodes of Order Ascaridata Skrjabin, 1915. Doklady An SSSR, 48 (4):318-320 (en ruso).

SKRJABIN, K.I. & SCHULZ, R. (1940): The Fundamentals of General Helminthology. For Veterinary Phisicians, Physicians, and Biologists. Moskva, Sel'khozgiz. 470 pp. (en ruso).

SKRJABIN, K.I. & SHIKHOBALOVA, N.P. (1949): Parasitic nematodes and the diseases caused by them. Oxyurata. Osnovy Nematodologii, 1. Publ. House of the USSR. Acad. Sci., 611 pp. Moscow (en ruso).

SKRJABIN, K.I.; SHIKHOBALOVA, N.P. & MOZGOVOI, A.A. (1951): Key to Parasitic Nematodes. Vol. 2. Oxyurata and Ascaridata. Moksva, Izd. An SSSR. 631 pp. (en ruso).

SKRJABIN, K.I., SHIKHOBALOVA, N.P. & LAGODOVSKAYA, E.A. (1960): Oxyuroidea of animals and man (Part one). Essentials of Nematodology, Ed. by Skrjabin, Vol.III. Keter Press, Jerusalem. 526 pp.

--- (1961): Oxyurata of animals and man (Part two). Essentials of Nematodology, Ed. by Skrjabin, Vol. X. Jerusalem. 460 pp.

SKRJABIN, K.I.; SOBOLEV, A.A. & IVASHKIN, V.M. (1971): Spirurata of Animals and Man and the Diseases Caused by Them. Part 4. Thelazioidea. Essentials of Nematodology. Edited by Skrjabin, K.I., vol. XVI, 610 pp. (traducido del ruso), Jerusalem.

SOBOLEVA, T.N. & OSIPOVSKAYA, L.L. (1979): Trematodes from the genus Leucochloridium Carus, 1835, in Kazakhstan. Izv. Akad. Nauk. Kaz. SSR, Ser. Biol., 17 (1):26-34.

SOKAL, R.R. & RHOLF, F.S. (1979): Biometria: Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. Ed. Blume. Madrid. 832 pp.

SOLERA, M.A. (1985): Helmintofauna de escíncidos de la Isla de Tenerife. Tesina de Licenciatura. Facultad de Farmacia. Madrid.

--- (1988): Nematodos parásitos de Escíncidos y Geckónidos de la Provincia de Santa Cruz de Tenerife. Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Madrid.

SOLERA, M.A.; ASTASIO, P.; ZAPATERO, L.M. & CASTAÑO, C. (1988): Descripción de Thelandros tinerfensis n. sp. (Nematoda, Pharyngodonidae) sobre Chalcides viridanus Boulenger, 1887 y Gallotia galloti galloti Duméril y Bibron, 1839, de la isla de Tenerife (Islas Canarias). Rev. Ib. Parasitol., 48 (1):33-39.

SOLERA, M.A.; GONZALEZ, P.M.; CARVAJAL, M.M. & ZAPATERO, L.M.(19):Descripción de Pharyngodon hierrensis n. sp. (Oxyuroidea, Pharyngodonidae) en Chalcides viridanus viridanus Steindachner, 1891 (Reptilia, Scincidae) de la Isla de El Hierro (Islas Canarias). Rev. Ib. Parasitol..

SOLERA, M.A.; ZAPATERO, L.M.; CASTAÑO, C. & CARRERA, M.P. (1987): Parathelandros canariensis n. sp. (Nematoda, Pharyngodonidae) parásito de Chalcides viridanus Boulenger, 1887 (Reptilia: Scincidae). Rev. Ib. Parasitol., 47 (1):57-63.

SPAUL, E.A. (1926): On a new species of the nematodes genus Pharyngodon. Ann. Mag., Nat. Hist., 17:587.

SPECIAN, R.D. & WHITTAKER, F.H. (1974): A survey of the Helmint Fauna of Chemidophorus murinus from the Island of Curaçao. Proc. Helminthol. Soc. Wash., 47 (2):275-276.

STEINDACHNER, F. (1891): Ueber die Reptilien und Batrachier der westlichen und östlichen Gruppe der Canarischen Inselm. Annales deu K.K., naturhistorischen Hofmuseums., 4:Heft. 3.

STILES, C.W. (1902): The type species of certain genera of parasitic flagellate s, particularly Grassi's genera of 1879 and 1881. Zool. Anz., 25:689-695.

STOIMENOV, K.; K'OSAV, B. & BONEV, B. (1976): The helminth fauna of the jay (Garrulus glandarius) in the north-east of Bulgaria. Khelmintologiya Sofia, 2:104-109 (en búlgaro).

STOSSICH, M. (1896): Il genere Ascaris Linne. Lavoro Monografico. Boll. Soc. Adriat. Sc. Nat., 17:9-20.

SULAHIAN, A. & SCHACHER, J.F. (1968): Thelandros (Parapharyngodon) tyche sp. n. (Nematoda, Oxyuroidea) and Abbreviata adonisi sp.n. (Nematoda, Physalopte-

roidea) from the lizard Agama stellio in Lebanon. Jour. Helminthology, 42 (3/4):373-382.

SULTANA, T. (1976): Monocercomonoides krishnamurthii n. sp. a new flagellate (Protozoa: Mastigophora) from the gut of a blattid in India. J. Science (Natural Sciences), 15 (Sci. num. 8):149-152.

SYPLIAXOV, O.M. (1930): Sur un nouveau nématode des Reptiles: Skrjabinelazia taurica, n.g., n.sp. Ann. Parasitol. Hum. Comp., 8 (6):615-618.

SZIDAT, L. (1932): Parasiten aus Liberia und Franzoesisch-Guinea. II. Teil: Trematoden. Zeits. Parasitenknd., 4 (3):506-521.

--- (1936): Studien zur Systematik und Entwicklungsgenchichte der Gattung Leucochloridium Carus. I. Bemerkungen zur Arbeit von G. Wiitenberg (1925): Versuch einer Monographie der 'trematoden unterfamilie Harmostominae, Braun. Zeitschrift für Parasitologie, 8:645-653.

TANABE, M. (1933): The morphology and division of Monocercomonas lacertae n. sp. from lizards. Keijo Journal Medicine, 4:367-377.

TCHEPRAKOFF, R. (1966): Description of Thelandros rousseti n. sp. d'Agame an Sahara. Bulletin du Mseum National d'Histoire Naturelle, París, 37:861-864.

TELFORD, S.R. (1965): Some Thelandros (Nematoda, Oxyuridae) from Southern California lizards. Japanese Journal of Experimental Medicine, 35:463-472.

THAPAR, G.S. (1925): Studies on two Oxyurid Parasites of Reptiles. Jour. Helminthol., 3 (3-4):83-150.

TRAVASSOS, L. (1919): Contribuiçao para a sistemática dos Dicrocoelinae Looss, 1899. Arch. Esc. Sup. Agr. Med. Vet., 3 (1/2):7-24.

--- (1919-20): Contribuiçao para a Sistematica dos Ascaroidea. (Soc. Brasileira de Sciencias, 1919). Arch. Esc. Sup. Agr. Med. Vet., 4:15.

--- (1920): Contribuiçoes para o conhecimento da fauna helmintolojica brazileira. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 12 (1):44-50.

--- (1921): Trematódeos novos III. Brasil Med., 35 (1):221-222.

--- (1924): Contribuiçoes para o conhecimento dos helmintos dos batráquios do Brasil. I. Trematódeos intestinais. Sci. Med. Rio de Janeiro, 2 (11):618-628.

--- (1944): Revisao da familia Dicrocoeliidae Odhner, 1910. Monogr. Inst. Oswaldo Cruz, 2: VII + 357 pp.

TRAVASSOS, L. & KOHN, A. (1966): Lista dos generos incluidos na superfamilia Brachylaemoidea. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 64:11-25.

TRAVIS, B.V. (1932): A discussion of synonymy in the nomenclature of certain insect flagellates, with the description of a new flagellate from the larvae of Ligyrodes relictus Say (Coleoptera: Scarabeidae). Iowa St. Coll. J. Sci., 6:317-323.

TUBANGUI, M. (1931): Trematode parasites of Philippine vertebrates, III: Flukes from fish and reptiles. Philipp. J. Sc., 44 (4):417-422.

UCHIDA, A.; UCHIDA, K. & ITAGAKI, H. (1977): Studies on the reptile endoparasites in Japan. 1. Digenetic trematodes from snakes Rhabdophis tegrinus and Trimersurus okinavensis. Snake, 9:5-7 (en japonés).

UCHIDA, A.; UCHIDA, K. & KAMEI, A. (1986): Studies on the amphibian helminth in Japan. IX. A new diagnostic trematode, Cephalouterina leoni n.sp., from salamanders Onycodactylus japonicus and the new host record of the digenetic trematode, Mesocoelium breviacaecum. Bull. Azabu Univers., Vet. Medicine, 7 (2):97-101.

UCROS, H. (1959): Contribución al estudio de la fauna helmintológica colombiana. An. Soc. Biol. Bogotá, 8 (1):1-12.

VICENTE, J.J. (1981): Helminths of Tropidurus (Lacertilia, Iguanidae) from the helminthological collection of the Instituto Oswaldo Cruz. II. Nematoda. Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro, 22 (1):7-18.

VICENTE, J.J. & DOS SANTOS, E. (1976): Helminthological Fauna of Leptodactylus ocellatus from Volta Redonda, Rio de Janeiro, State. Atas da Sociedades de Biologia do Rio de Janeiro, 18 (1):27-42.

VIGUERAS, I.P. (1942): Notas helmintológicas. Rev. Univ. Habana, (40/42)Ñ193-223.

--- (55): Contribución al conocimiento de la fauna helmintológica cubana (continuación). Mem. Soc. Cub. Hist. Nat., 22 (2):195-233.

VOGEL, P. & BUNDY, D.A.P. (1987): Helminth parasites of Jamaican anoles (Reptilia: Iguanidae): variation in prevalence and intensity with host age and sex in a population of Anolis lineatopus. Parasitology, 94 (2):399-404.

VOJTKOVA, L. (1974): Erster fund der Nematoda Thelandros tba (Dinnik, 1930) Volgar, 1959 in der Tachechoslowakei. Scripta Fac. Sci. Nat. Ujep. Brunensis, Biologica, 4:91-96.

WALDEN, H.W. (1983): Systematic and biogeographical studies of the terrestrial Gastropoda of Madeira. With an annotated check-list. Ann. Zool. Fennici, 20:255-275.

WALKER, K.A. & MATTHIAS, D.V. (1979): Helminths of some northern Arizona lizards. Proc. Helminthol. Soc. Wash., 40:168-169.

WALTON, A.C. (1927): A revision of the Nematodes of the Leidy collection. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., 79:49-63.

--- (1938a): The trematodes as parasites of Amphibia. List of parasites. Contr. Biol. Lab. Knox Coll., 61:1-64.

--- (1938b): The trematodes as parasites of Amphibia. List of hosts. Contr. Biol. Lab. Knox Coll., 62:1-24.

--- (1938c): The trematodes as parasites of Amphibia. Bibliography. Contr. Biol. Lab. Knox Coll., 63:1-31.

--- (1941): Distribution of the genus Thelandros (Nematoda, Oxyuroidea). Proc. Helminthol. Soc. Wash., 8:15-21.

--- (1942): Some oxyurids from a Galapagos tortoise. Proc. Helminth. Soc. Wash., 9 (1):1-17.

--- (1942a): The parasites of the Cryptobranchoidea (Amphibia: Caudata). Contr. Biol. Lab. Konx Coll, 83:1-2.

--- (1942b): The parasites of the Salamandridae (Amphibia: Caudata). I, III. Anat. Rec., 84 (4):540-542.

--- (1942c): The parasites of the Salamandridae (Amphibia: Caudata). I. Contr. Biol. Lab. Knox Coll., 85:3-4.

--- (1942d): The parasites of the Salamandridae (Amphibia: Caudata). III. Contr. Biol. Lab. Knox Coll., 87:6-8.

--- (1946a): Trematoda as parasites of the Bufonidae (Amphibia). I-II. Anat. Rec., 94 (3):432-433.

--- (1946b): Parasites of the Hylidae (Amphibia-Hylinae). IV-V. Anat. Rec., 96 (4):592-593.

--- (1946c): Trematoda as parasites of the Bufnoninae (Amphibia). I. Contr. Biol. Lab. Knox Coll., 105:14-15.

--- (1946d): Trematoda as parasites of the Bufnoninae (Amphibia). II. Contr. Biol. Lab. Knox Coll., 106:15-16.

--- (1946e): Parasites of the Hylidae (Amphibia-Hylinae). IV. Contr. Biol. Lab. Knox Coll., 113:23.

--- (1946f): Parasites of the Hylidae (Amphibia-Hylinae). V. Contr. Biol. Lab. Knox Coll., 114:24.

--- (1947a): Parasites of the Hylidae (Amphibia-Hylinae). VI. Trans. Ill. Acad. Sc., 40:205-214.

--- (1947b): Parasites of the Ranidae (Amphibia). IV. Anat. Rec., 99 (4):684.

--- (1948): Parasites of the Ranidae (Amphibia). XII-XIII. Jour. Parasitol., 34 (6), Sect. 2, suppl.:28-29.

--- (1949): Parasites of the Ranidae (Amphibia). XVI. Anat. Rec., 105 (3):629.

--- (1950a): Parasites of the Ranidae (Amphibia). XXI. Anat. Rec., 108 (3):625.

--- (1950b): Parasites of the Polypedatidae (Amphibia). Anat. Rec., 108 (3):626.

--- (1951): Parasites of the Amphibia. Trematoda. I-II. Jour. Parasitol., 37 (5): Sect. 2, suppl.:23.

--- (1953): Trematoda parasites of Amphibia. I-II. Anat. REc., 117 (3):648-649.

WANG, P.Q. (1980): Report on some trematodes from amphibians and reptiles in Fujian, South China. Fujian Shida Xuebao, 2:81-92 (en chino).

WARTON, Aa. & HONIGBERG, B.M. (1979): Structure of trichomonads as revealed by scaning electron microscopy. J. Protozool., 26 (1):52-56.

WEBSTER, J. (1980): Introduction to Fungi. Second edition. Cambridge University Press, 669 pp.

WENYON, C.M. (1920): Observations on the intestinal protozoa of three egyptian lizards, with a note on a cell-invading fungus. Parasitology, 12:350-365.

--- (1926): Protozoology. Tomo I. Vol. II. Baillière, Tindall & Cox. London.

WENRICH, D.H. (1946): Culture experiments on intestinal flagellates. I. Trichomonadand other flagellates obtained from man and certain rodents. J. Parasitol., 32:40-53.

--- (1947): Culture experiments on intestinal flagellates. III. Species from amphibians and reptiles. J. Parasitol., 33:62-70.

WHITW, R.L. & KNAPP, S.E. (1979): Helminth parasites of Sceloporinae (Iguanidae) lizards from central Oregon. Proceedings of the Helminthological Society of Washington, 46 (2):270-272.

WILLMOTT, S. (1974): General Introduction. Glossary of terms. Keys to Subclasses, Orders and Superfamilies. C.I.H. Keys to the Nematode Parasites of vertebrates. No 1. Editors: Anderson, R.C.; Chabaud, A.G.; Willmott, S. Farnham Royal, Slough, UK: Commonwealth Agricultural Bureaux. 17 pp.

WOLSKA, J. & SIUCIAK, J. (1964): parasitic protozoa of alimentary tract of Rana temporaria during its life cycle. Acta Parasitologica Polonica, 12 (27):303-307.

WONG, M.S. & BUNDY, D.A.P. (1985): Population distribution of Ochoterenella digiticauda (Nematoda: Onchocercidae) and Mesocoelium monas (Digenea: Brachycoelidae) in naturally infected Bufo marinus (Amphibia: Bufonidae) from Jamaica. Parasitology, 90 (3):457-461.

WOOD, S.F. (1935): Some observations on the intestinal protozoa of California lizards. J. Parasitol., 21:165-174.

YAMAGUTI, S. (1958): Systema Helminthum. 1. The digenetic trematodes of vertebrates. Part I: XI +979 pp. Part II: 980-1232; 1445-1575. Interscience Publishers, Inc. ed., New York.

--- (1961): Sistema helminthum. Vol. III. The Nematodes Parasites of Vertebrates. Parts I & II. Interscience Publishers Inc. New York. London. 1.261 pp.

--- (1971): Sinopsis of digenetic trematodes of vertebrates. Vol. I, 1074 pp.; Vol. II, 700 pp. Keigaku Publishing Co. Ed., Tokyo, Japan.

--- (1975): A synoptical review of life histories of digenetic trematodes of vertebrates. Keigaku Publishing Co. Ed., Tokyo, Japan. 219 pp.

YANEZ, D.M. & CANARIS, A.G. (1988): Metazoan parasite community composition and structure of migrating Wilson's phalarope, Steganopus tricolor Viellot, 1819 (Aves), from El Paso County, Texas. Jour. Parasitol., 74 (5):754-762.

YORKE, W. & MAPLESTONE, P.A. (1926): The Nematode parasites of vertebrates. J.A. Churchill. London.

ZAFAR, M.M. & FAROOQUI, H.U. (1981): Redescription of Plagiorhynchus nicobarensis (Soota and Kansal, 1972) n.comb., with comments on Centrorhynchus spilornae Schmidt and Kuntz, 1969. Indian Jour. Parasitol., 5 (2):179-182.

ZERECERO, M.C. (1950): Sobre la presencia de un tremátodo del género Mesocoelium Odhner, 1911, en reptiles de Cuicatlán, Oax. An. Inst. Biol., México, 21 (1):119-126.

--- (1952): Mesocoelium travassosi Pereira y Cuocolo, 1940 (Trematoda: Dicrocoeliidae) en una largartija del género Eumeces. An. Inst. Biol., México, 22 (2):505-512.

ZWART, P.; TEUNIS, S.F.M. & CORNELISSEN, J.M.M. (1984): Monocercomoniasis in reptiles. Journal of Zoo Animal Medicine, 15 (3):129-134.

FOTOGRAFIAS

PROTOZOOS

Proteromonas lacertae-viridis

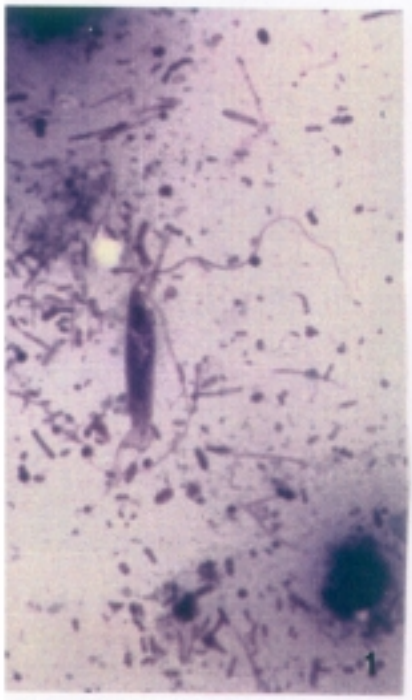
FOTO 1.- Proteromonas lacertae-viridis. 2600 X.

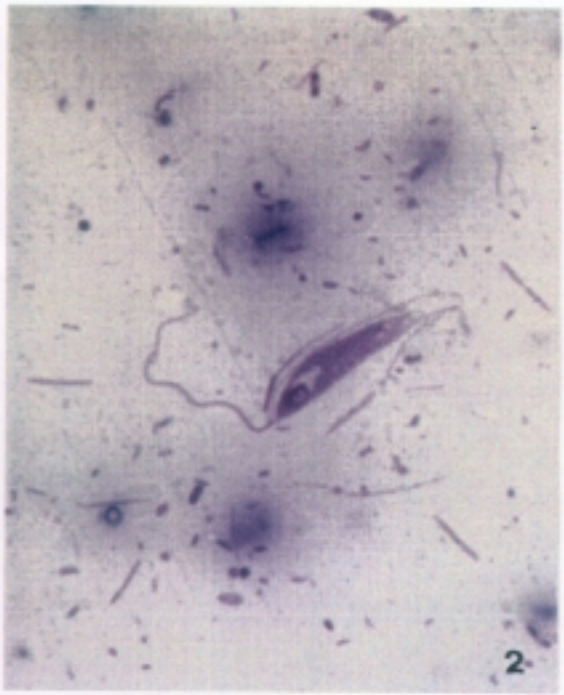
FOTO 2.- Proteromonas lacertae-viridis. 2600 X.

FOTO 3.- Proteromonas lacertae-viridis. 2600 X.

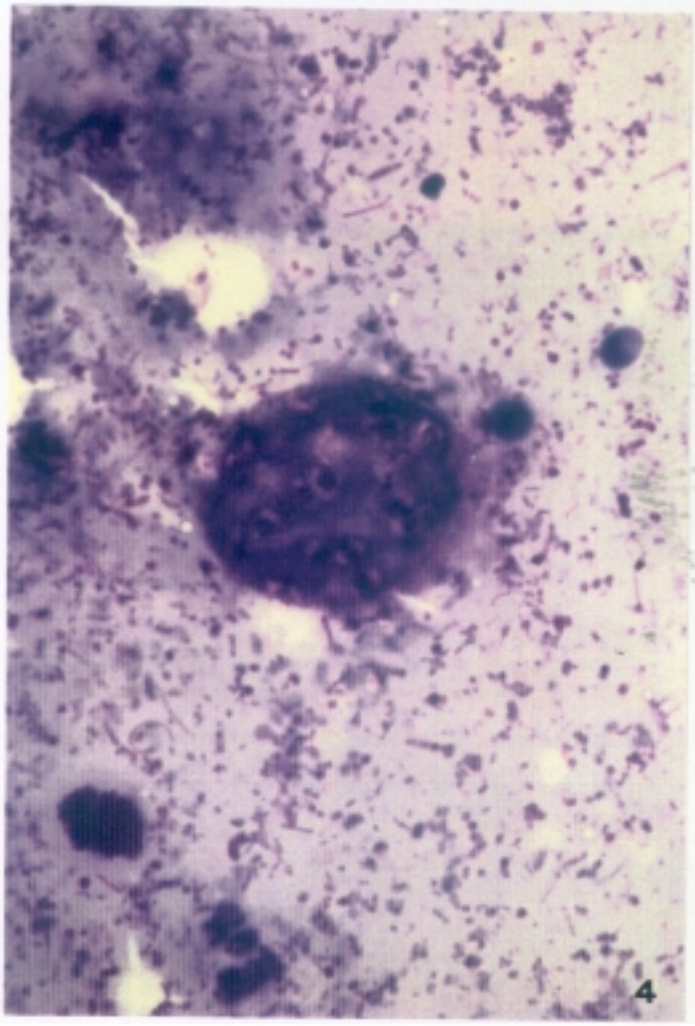
FOTO 4.- Proteromonas lacertae-viridis (pseudoquistes de multiplicación). 2600 X.

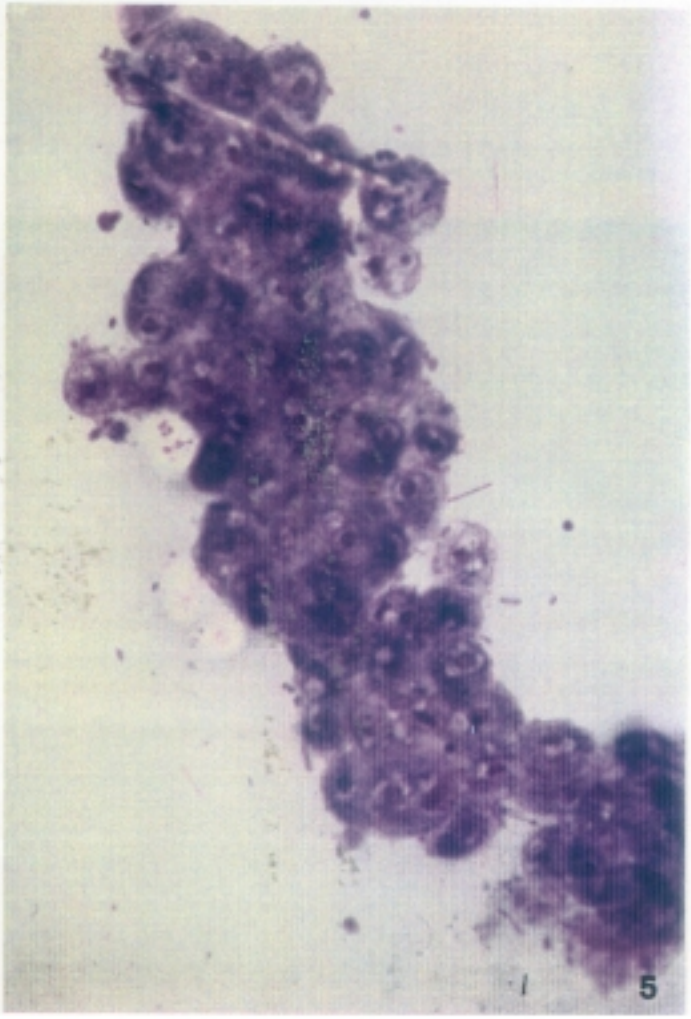
FOTO 5.- Proteromonas lacertae-viridis (pseudoquistes de multiplicación). 2600 X.


1


2


3


4


5

Retortamonas viperae
y
Chilomastix bursa

FOTO 6.- Retortamonas viperae. 2600 X.

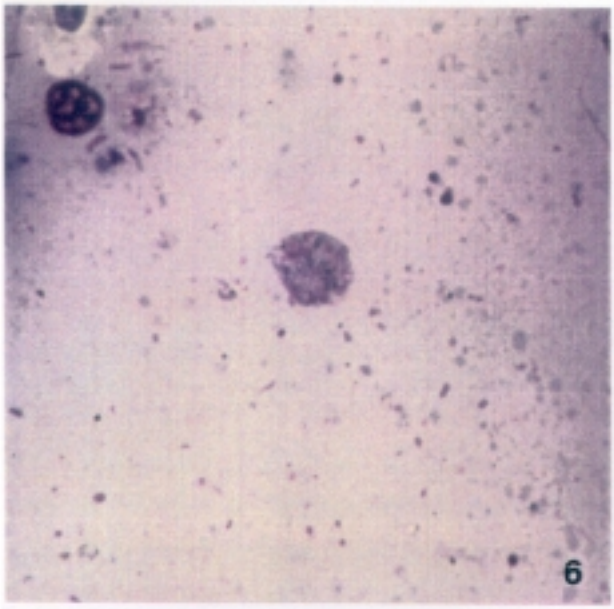
FOTO 7.- Retortamonas viperae. 2600 X.

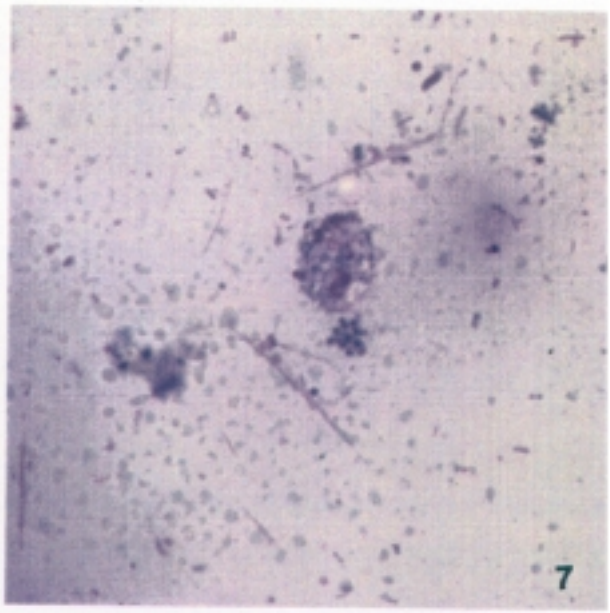
FOTO 8.- Retortamonas viperae y Chilomastix bursa. 2600 X.

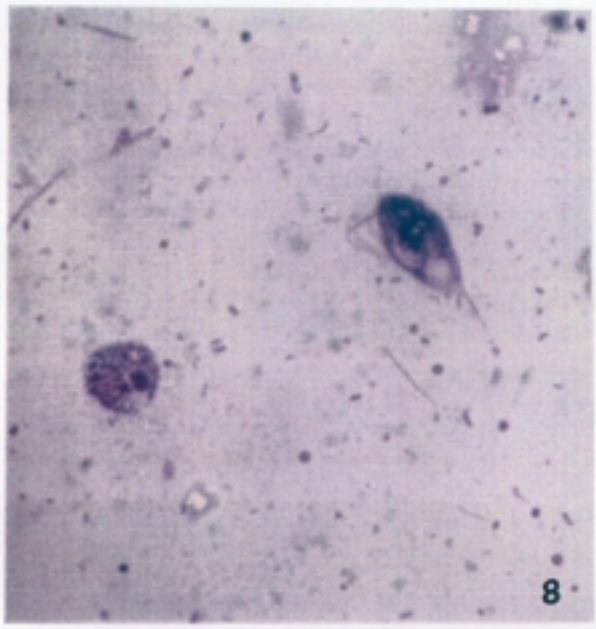
FOTO 9.- Chilomastix bursa. 2600 X.

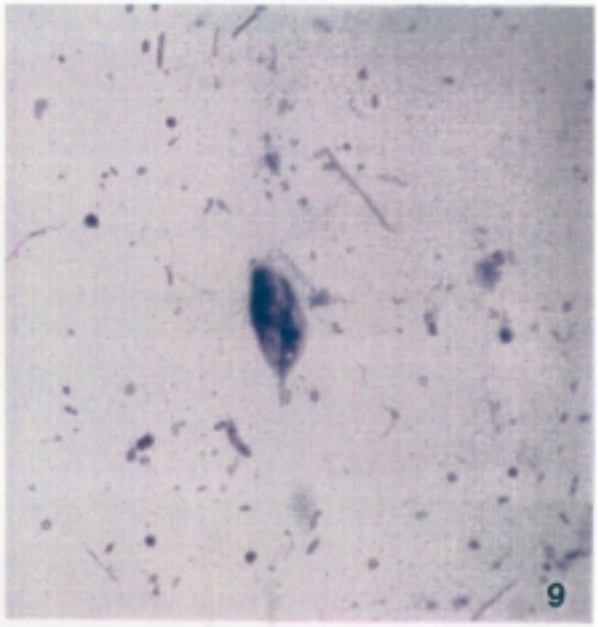
FOTO 10.- Chilomastix bursa hinchado. 2600 X.

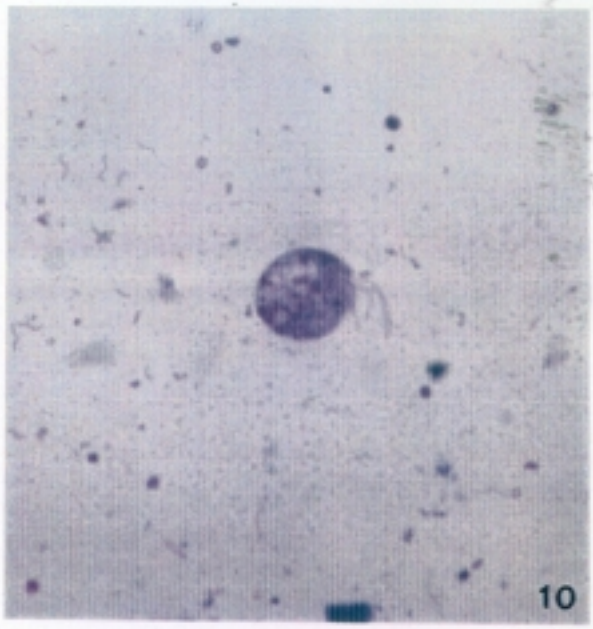
FOTO 11.- Chilomastix bursa (quiste). 2600 X.

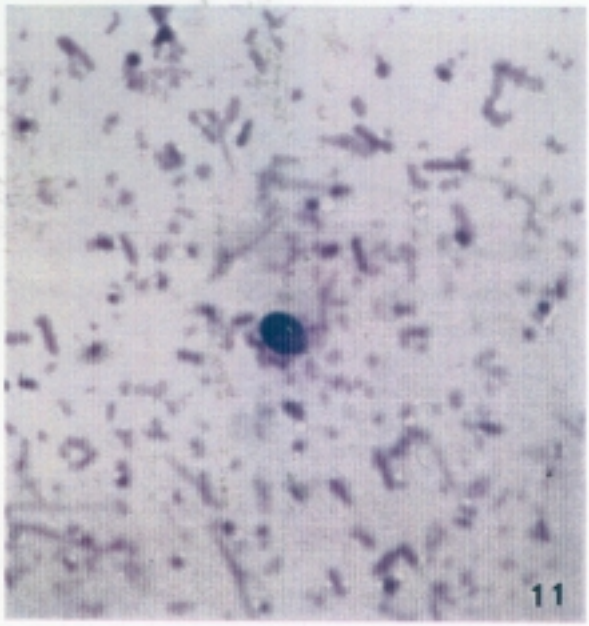

6


7


8


9


10


11

Monocercomonoides lacertae
Monocercomonas 1 sp.
Monocercomonas 2 sp. tipo colubrorum
y
Monocercomonas 3 sp. tipo maculatus

FOTO 12.- Monocercomonoides lacertae. 2600 X.

FOTO 13.- Monocercomonoides lacertae. 2600 X.

FOTO 14.- Monocercomonas 1 sp. 2600 X.

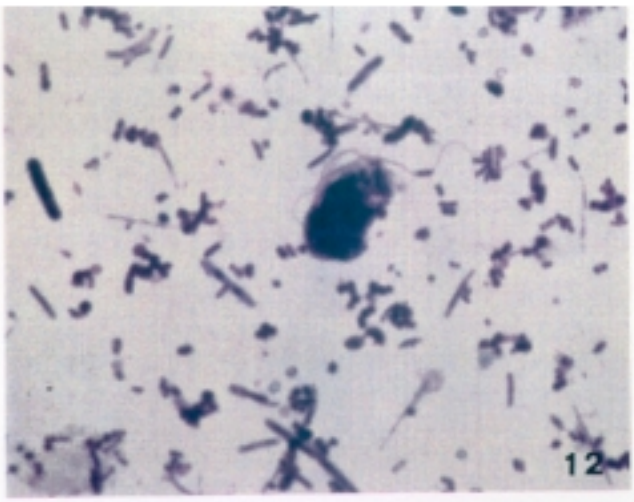
FOTO 15.- Monocercomonas 1 sp. 2600 X.

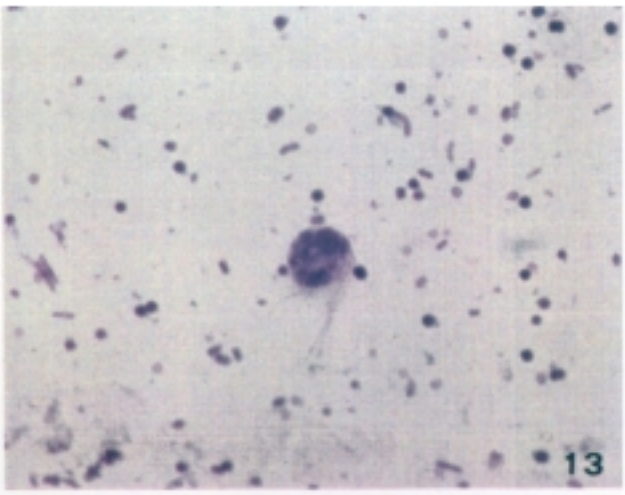
FOTO 16.- Monocercomonas 2 sp. "tipo colubrorum". 2600 X.

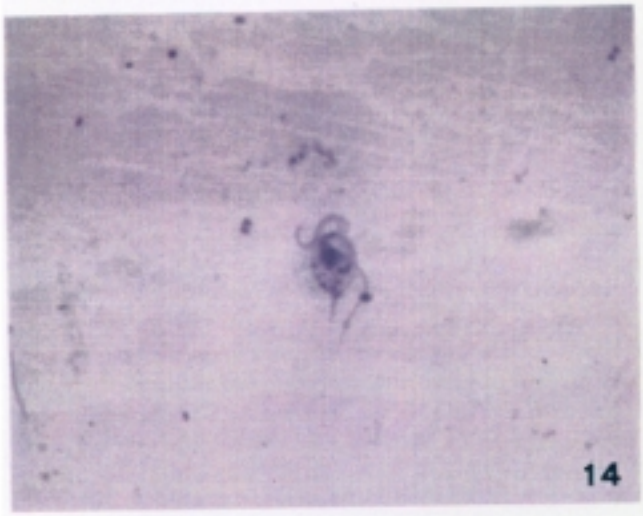
FOTO 17.- Monocercomonas 2 sp. "tipo colubrorum". 2600 X.

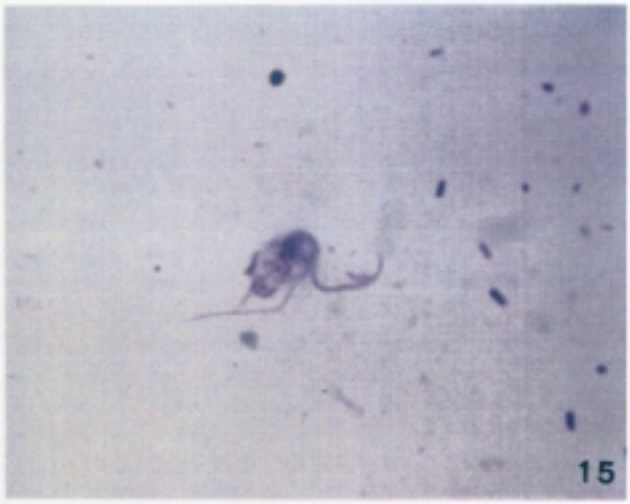
FOTO 18.- Monocercomonas 3 sp. "tipo maculatus". 2600 X.

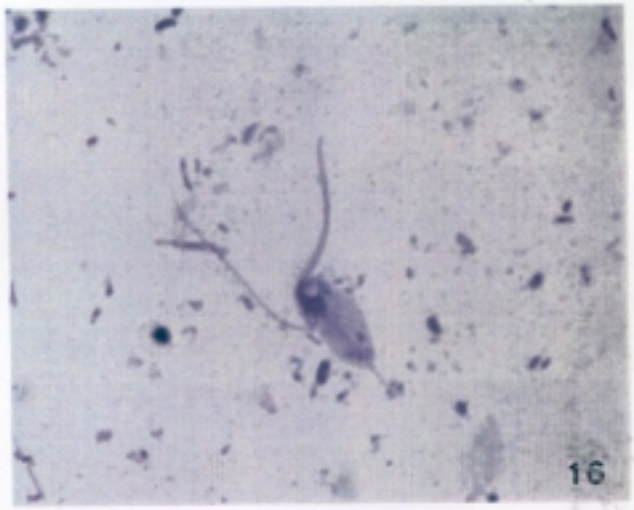
FOTO 19.- Monocercomonas 3 sp. "tipo maculatus". 2600 X.

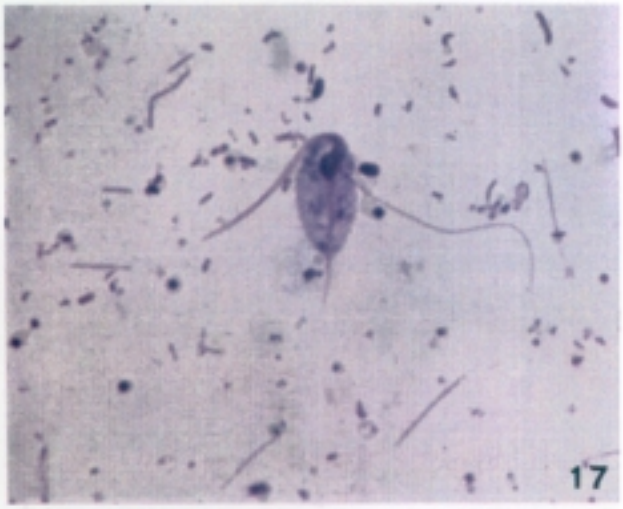

12

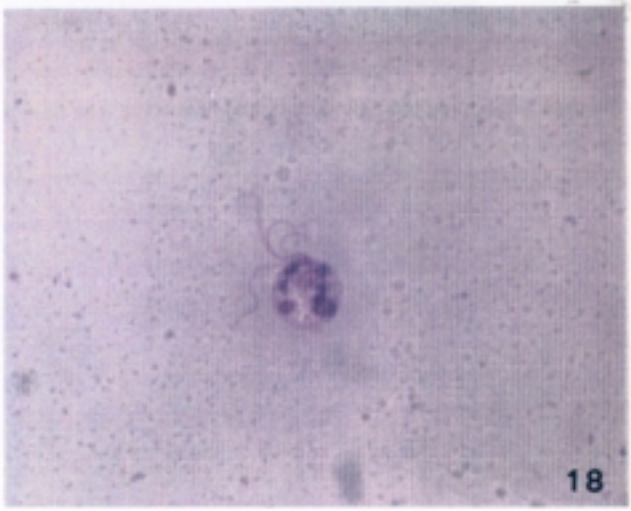

13

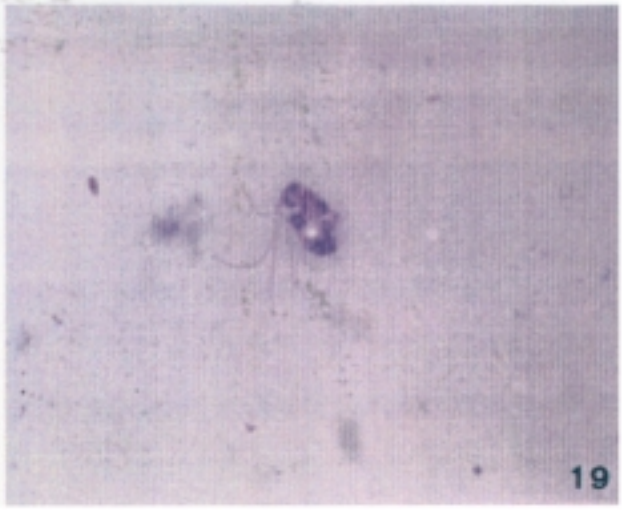

14


15


16


17


18


19

Tritrichomonas augusta
y
Trichomitus batrachorum

FOTO 20.- Tritrichomonas augusta. 2600 X.

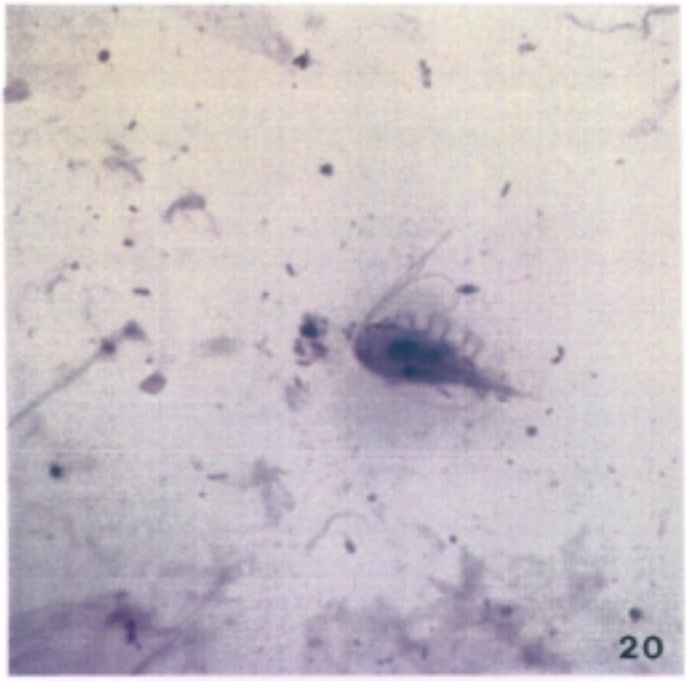
FOTO 21.- Tritrichomonas augusta. 2600 X.

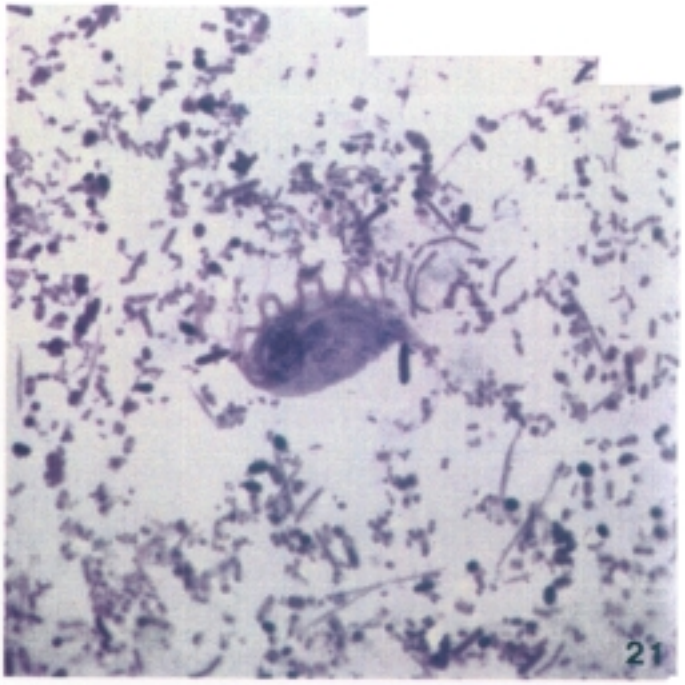
FOTO 22.- Tritrichomonas augusta. 2600 X.

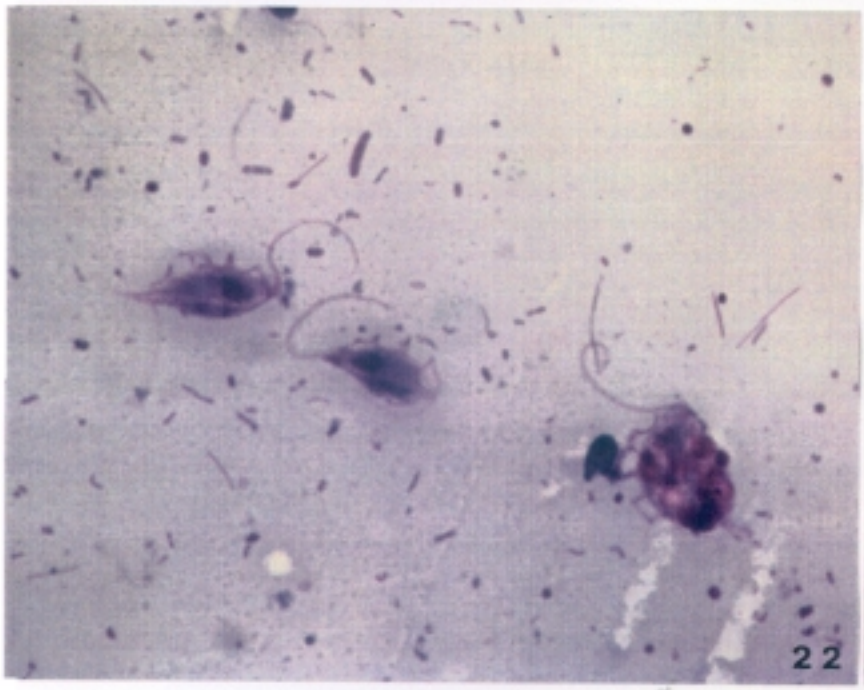
FOTO 23.- Trichomitus batrachorum. 2600 X.

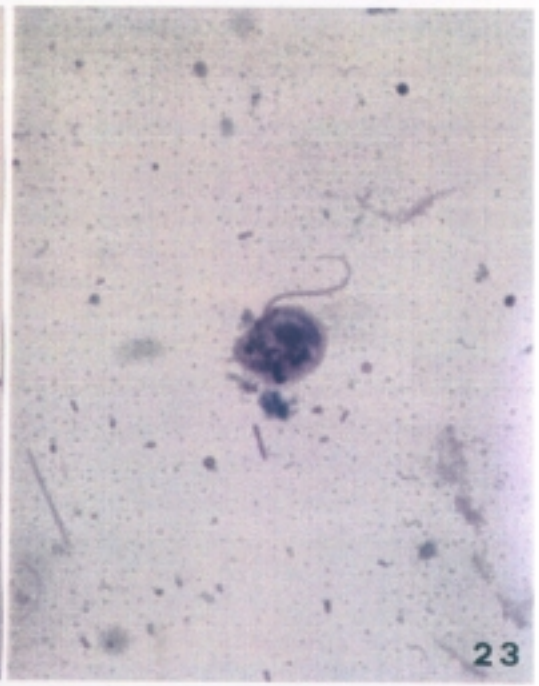
FOTO 24.- Trichomitus batrachorum. 2600 X.

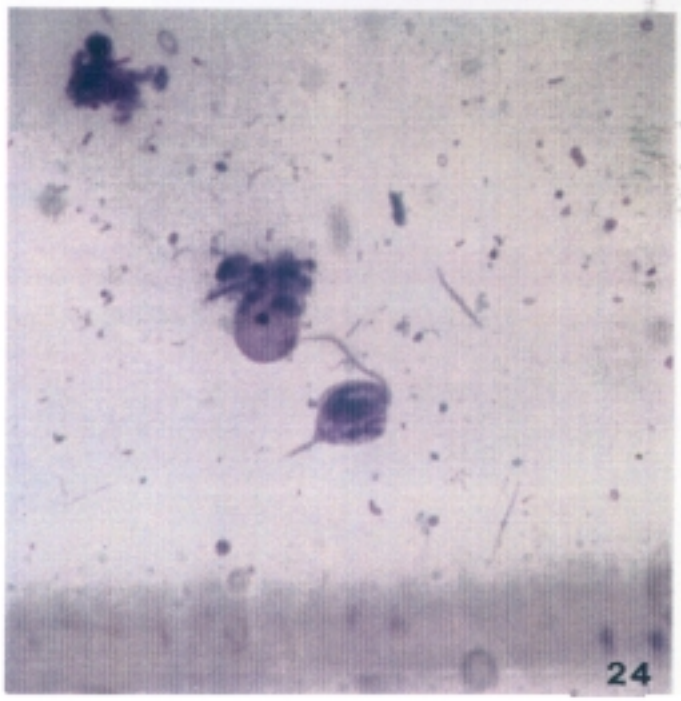
FOTO 25.- Trichomitus batrachorum. 2600 X.

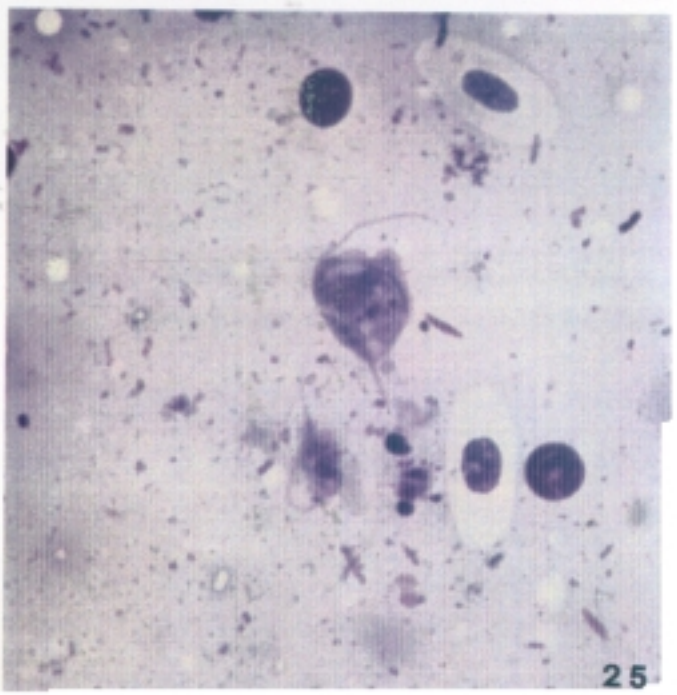

20


21


22


23


24


25

PROTOZOOS

Blastocystis enterocola

HONGOS

Basidiobolus ranarum

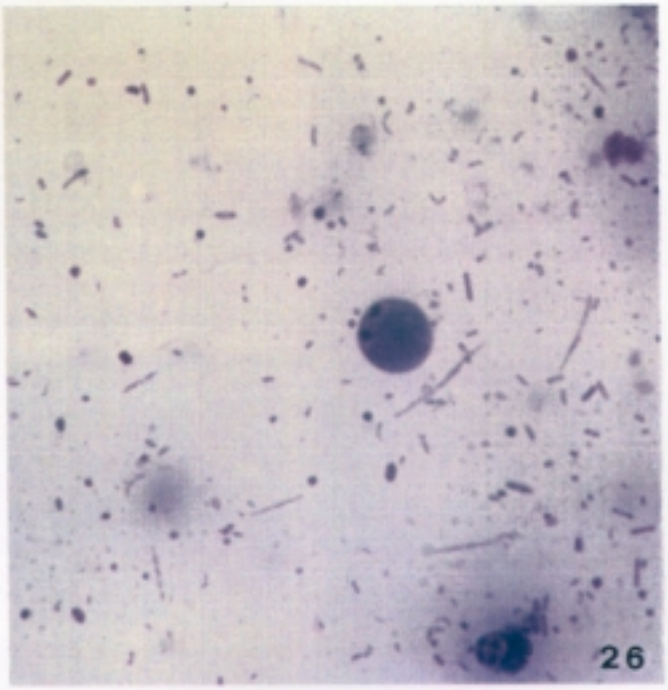
FOTO 26.- Blastocystis enterocola. 2600 X.

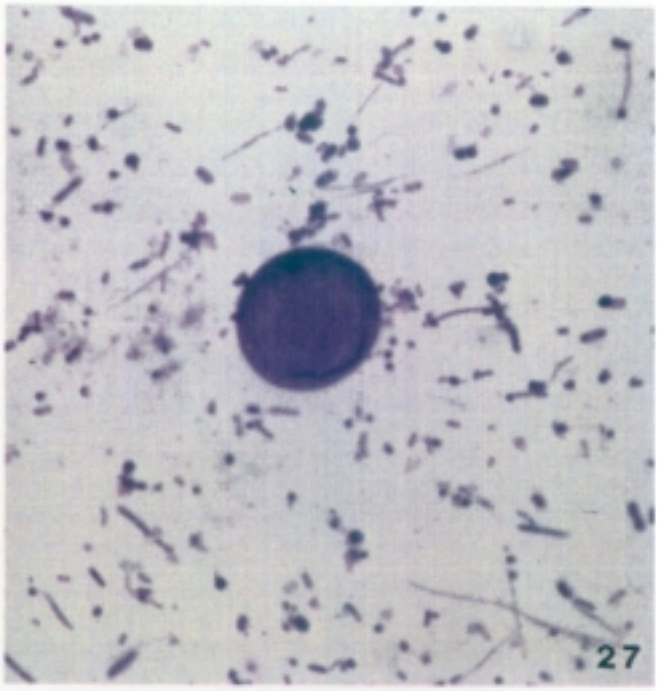
FOTO 27.- Blastocystis enterocola. 2600 X.

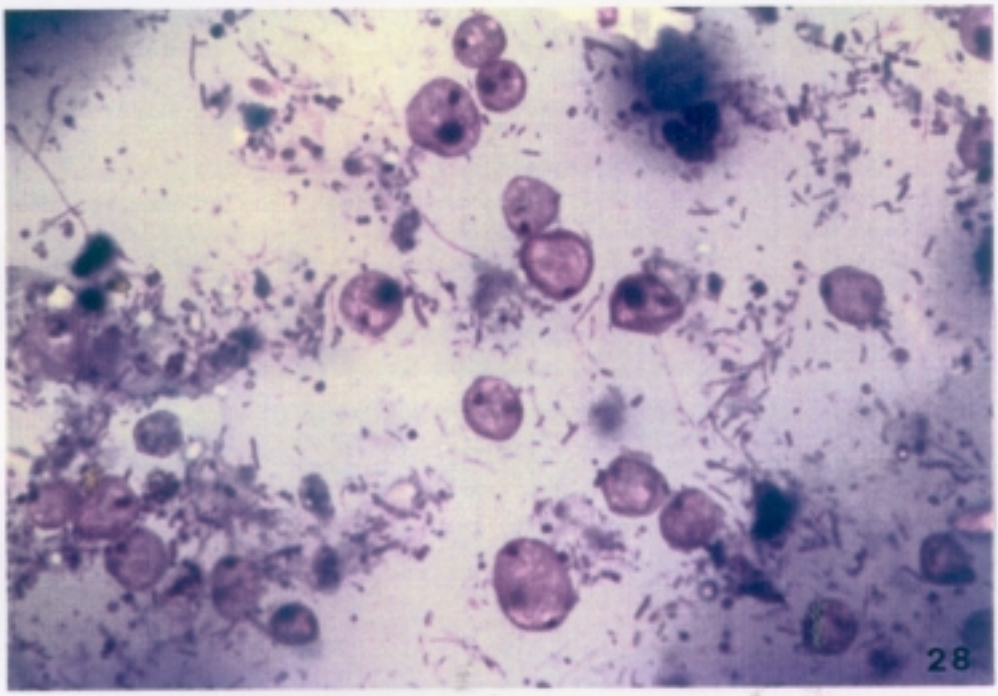
FOTO 28.- Blastocystis enterocola. 2600 X.

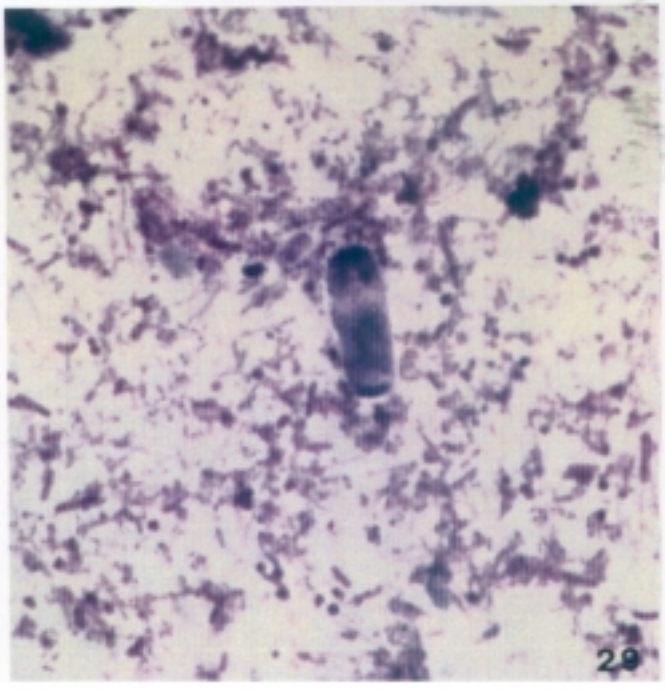
FOTO 29.- Hifa de Basidiobolus ranarum. 2600 X.

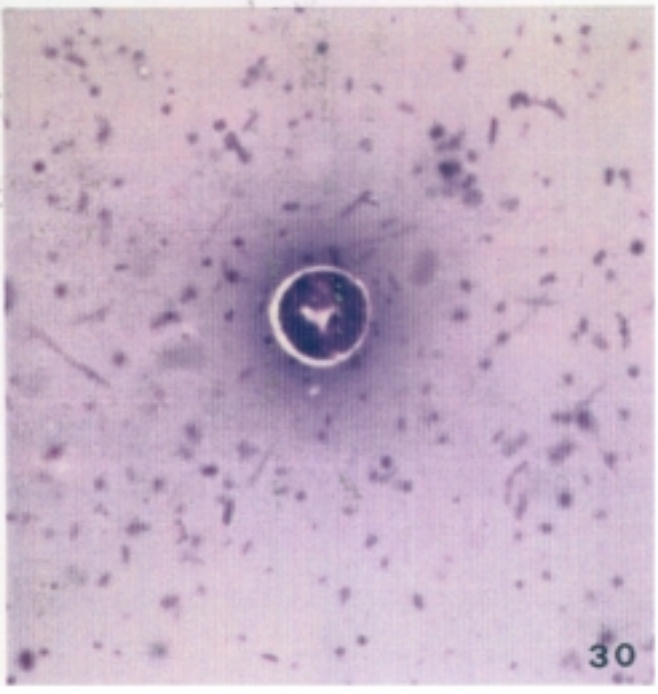
FOTO 30.- Espora de Basidiobolus ranarum. 2600 X.


26


27


28


29


30

TREMATODOS

Leucochloridium sp.

FOTO 31.- Leucochloridium sp. Extremo anterior. 400 X.

FOTO 32.- Leucochloridium sp. Vista general. 80 X.

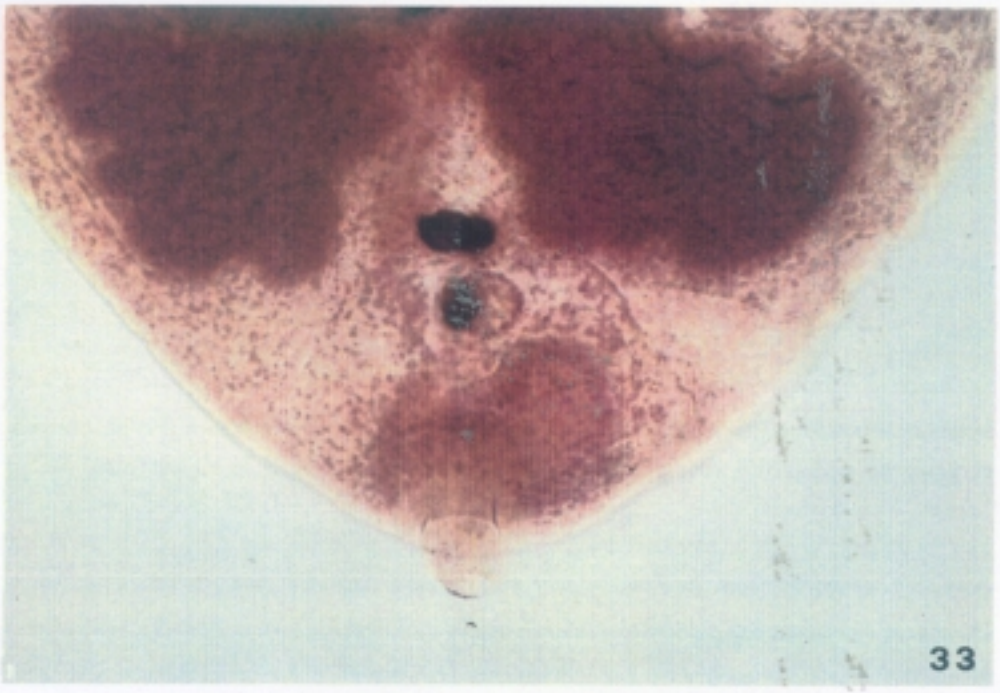
FOTO 33.- Leucochloridium sp. Extremo posterior. Cirro evaginado. 400 X.



31



32



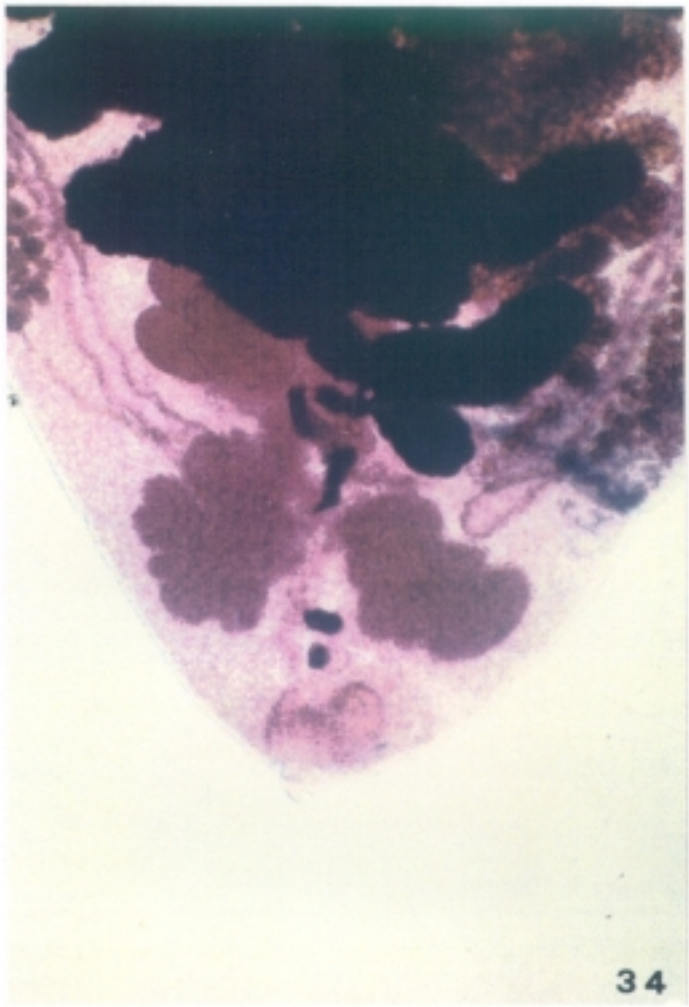
33

Leucochloridium sp.

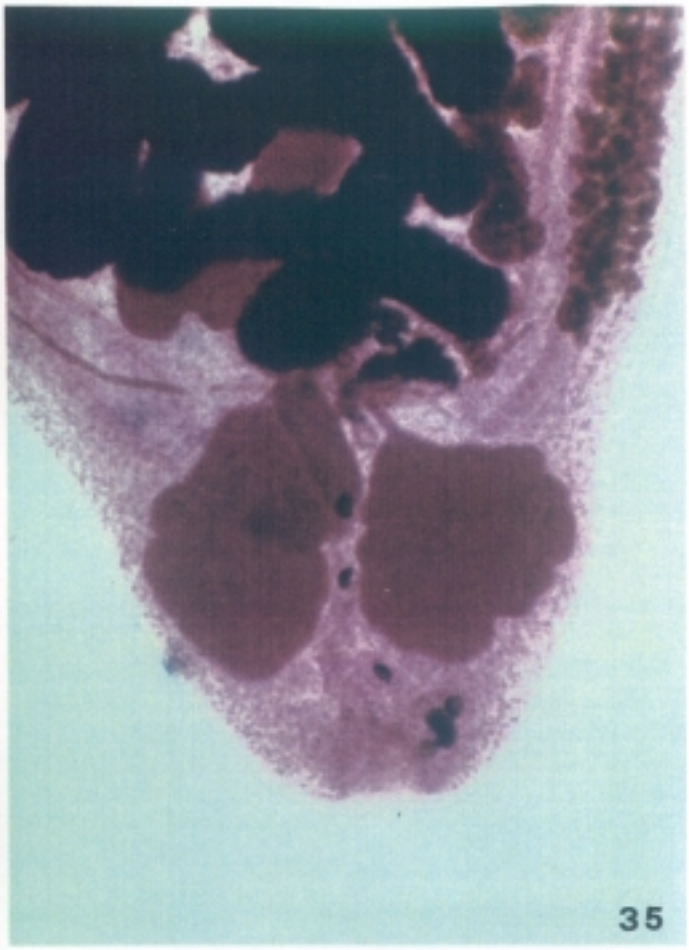
FOTO 34.- Leucochloridium sp. Detalle del extremo posterior con el cirro evaginado. 200 X.

FOTO 35.- Leucochloridium sp. Detalle del extremo posterior con el cirro invaginado. 200 X.

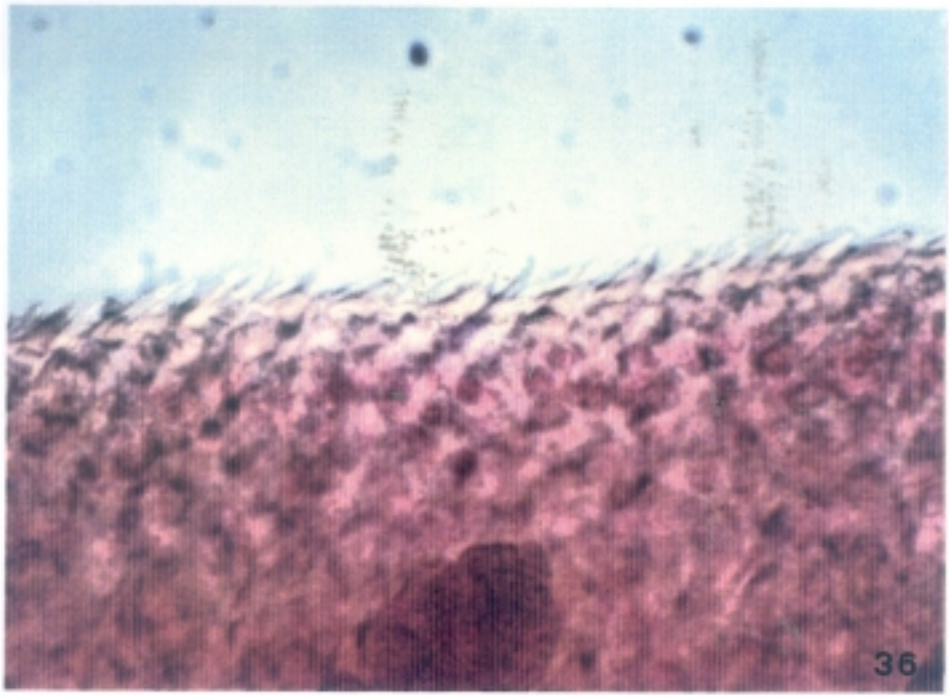
FOTO 36.- Leucochloridium sp. Cutícula espinosa. 1100 X.



34



35



36

Mesocoelium monas

FOTO 37.- Mesocoelium monas. Ventosa oral. 520 X.

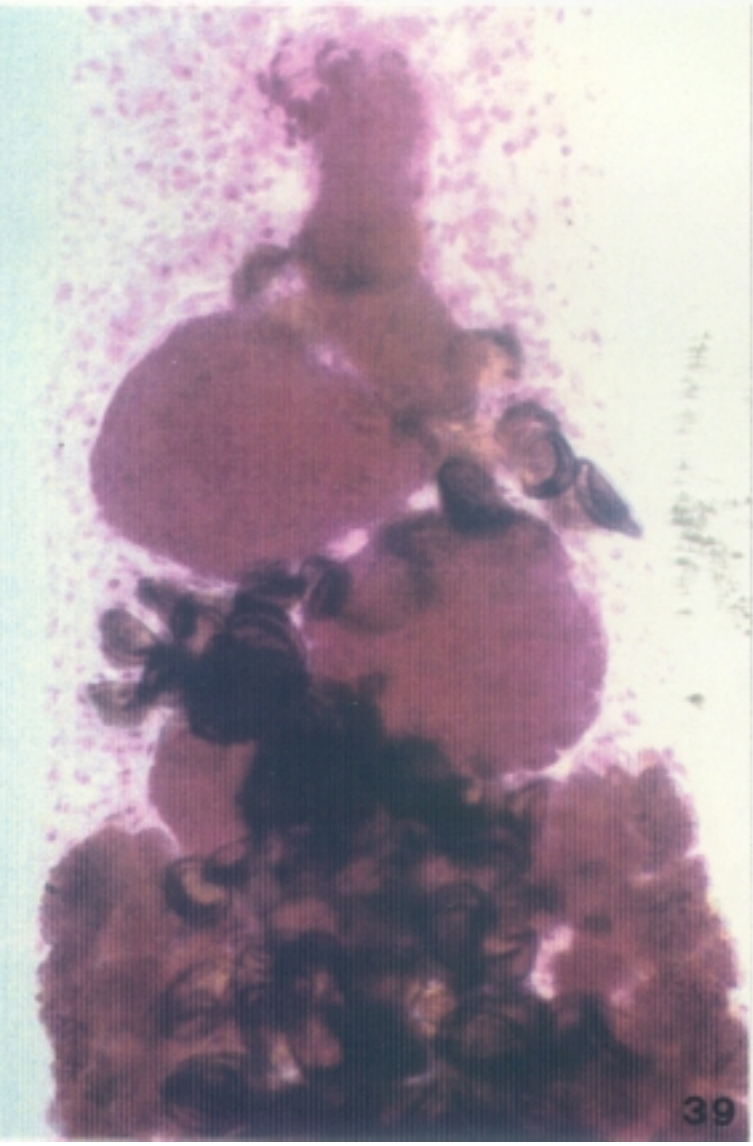
FOTO 38.- Mesocoelium monas. Vista general. 100 X.

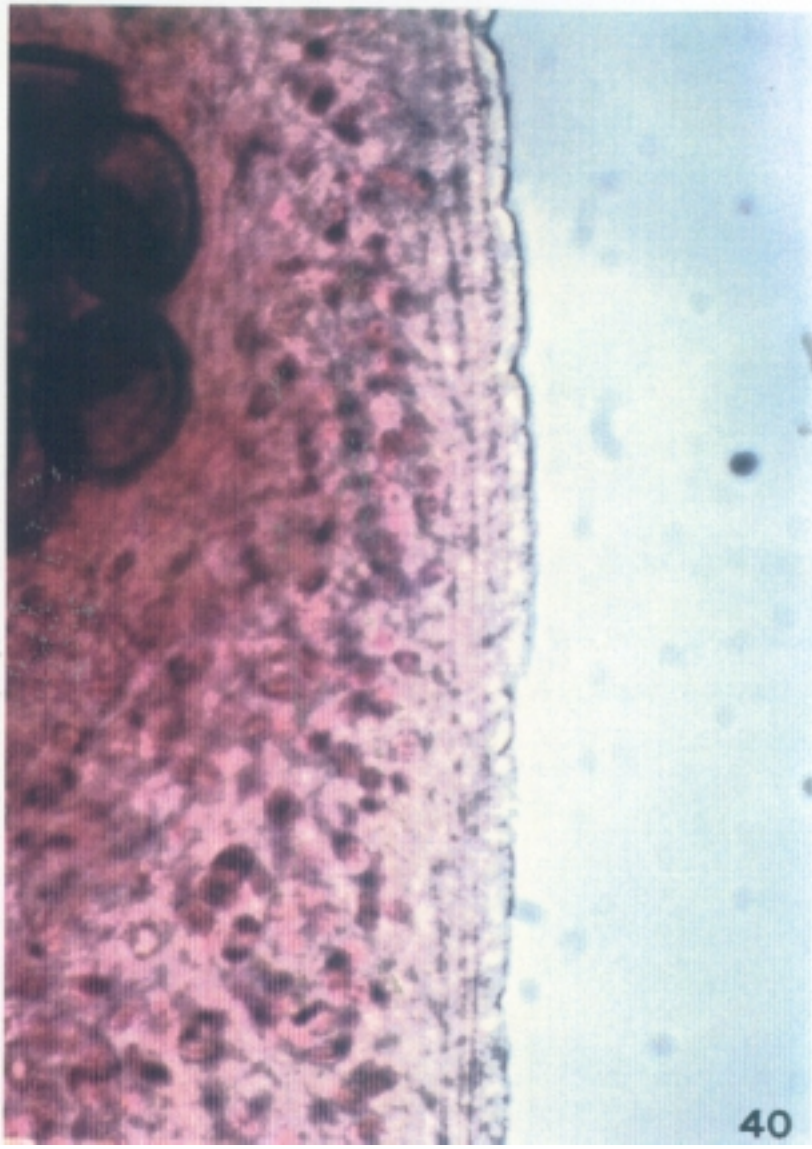
FOTO 39.- Mesocoelium monas. Testículos y ovario. 520 X.

FOTO 40.- Mesocoelium monas. Cutícula sin espinas. 1040 X.


37


38


39


40

NEMATODOS

Skrjabinelazia pyrenaica

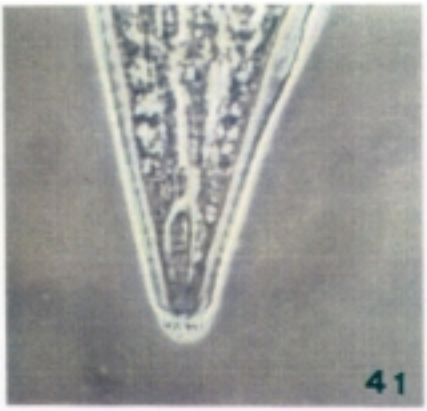
FOTO 41.- Detalle de una larva de IV estado de Skrjabinelazia pyrenaica. 1060 X.

FOTO 42.- Macho de Skrjabinelazia pyrenaica. Extremo anterior. 1060 X.

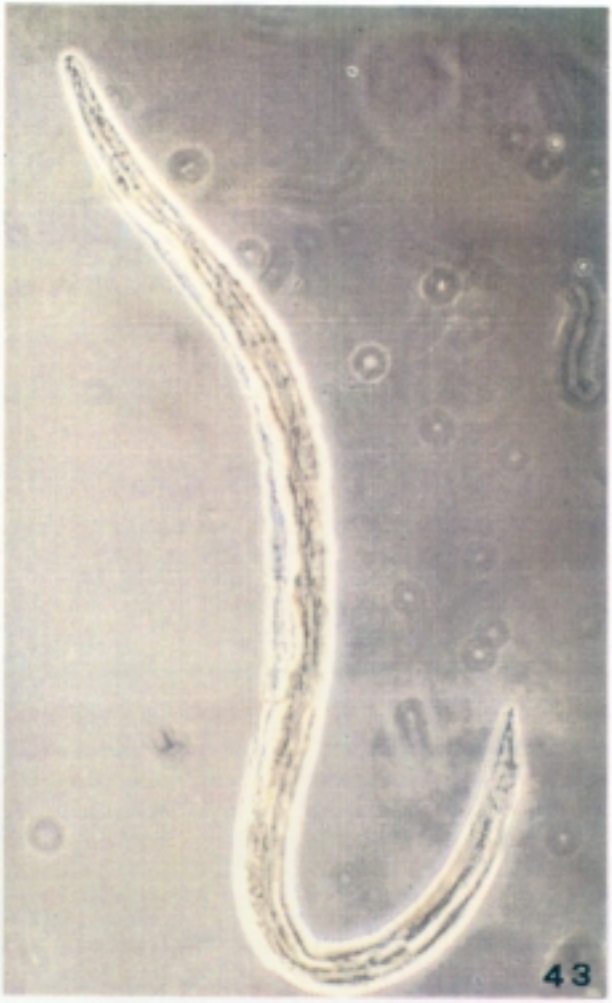
FOTO 43.- Vista general de una larva IV de S. pyrenaica. 200 X.

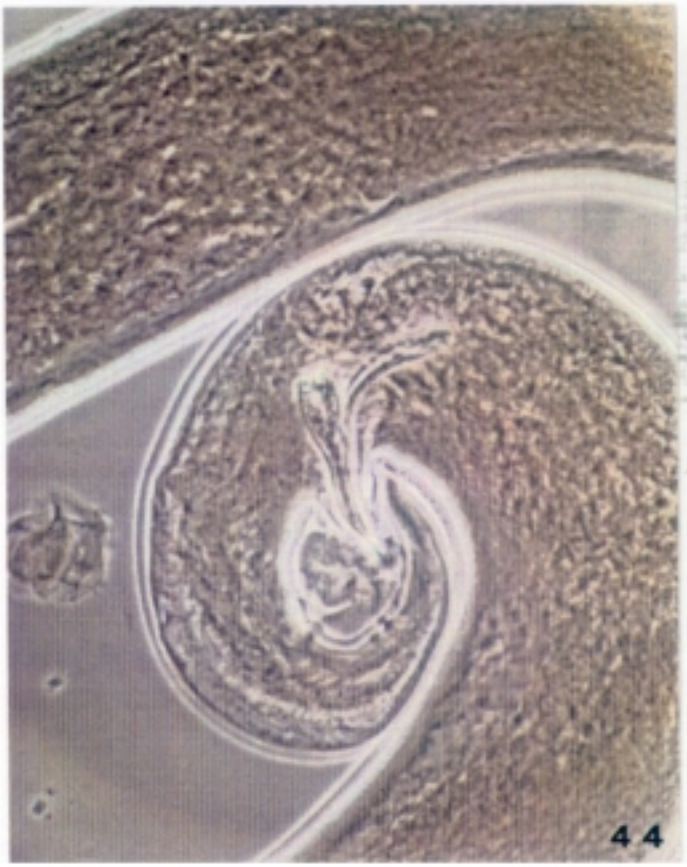
FOTO 44.- Espículas y gubernáculo de S. pyrenaica. 800 X.

Foto 45.- Macho de S. pyrenaica. Vista general. 200 X.


41


42


43


44


45

Skrjabinelazia pyrenaica

FOTO 46.- Hembra de Skrjabinelazia pyrenaica. Esòfago y bulbo. 200 X.

FOTO 47.- Vista general de una hembra de S. pyrenaica. 24 X.

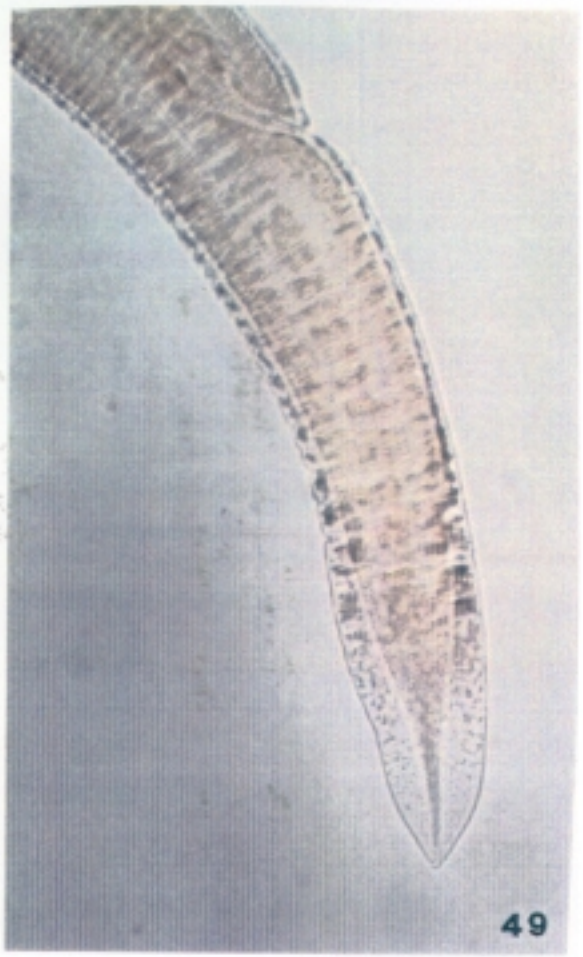
FOTO 48.- Huevos de S. pyrenaica. 530 X.

FOTO 49.- Extremo posterior de la hembra de S. pyrenaica. 200 X.


46


47


48


49

Spinicauda dugesii

FOTO 50.- Macho de Spinicauda dugesii. Vista general. 40 X.

FOTO 51.- S. dugesii. Extremo posterior. Vista lateral. 200 X.

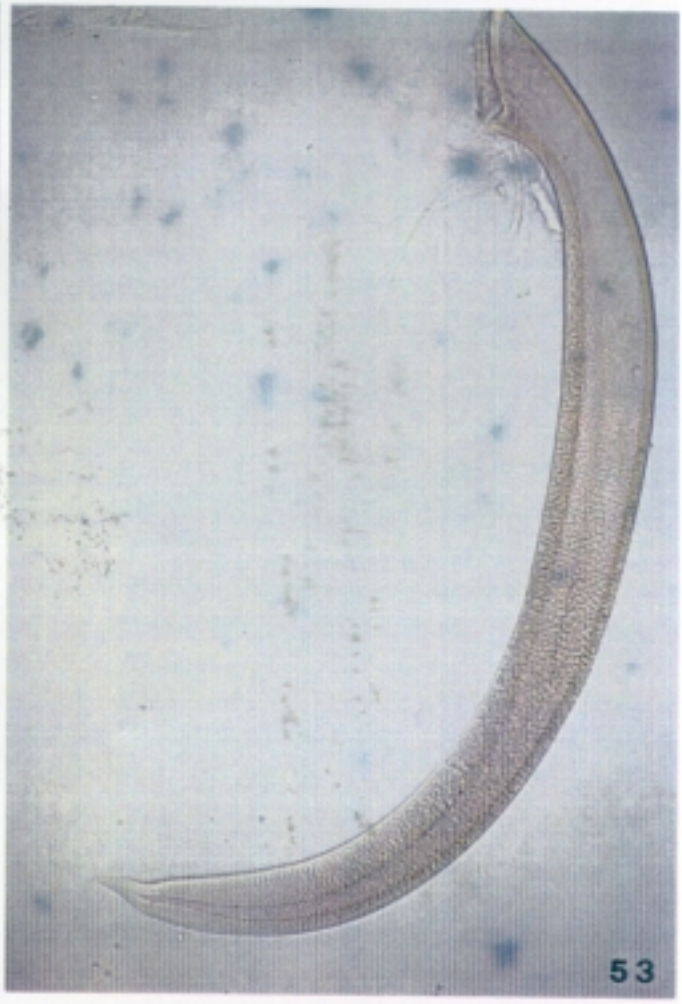
FOTO 52.- S. dugesii. Detalle de gubernáculo y ventosa. 1060 X.

FOTO 53.- Espícula de S. dugesii. 800 X.


50


51


52


53

Spinicauda dugesii

FOTO 54.- Hembra de Spinicauda dugesii. Vista general. 24 X.

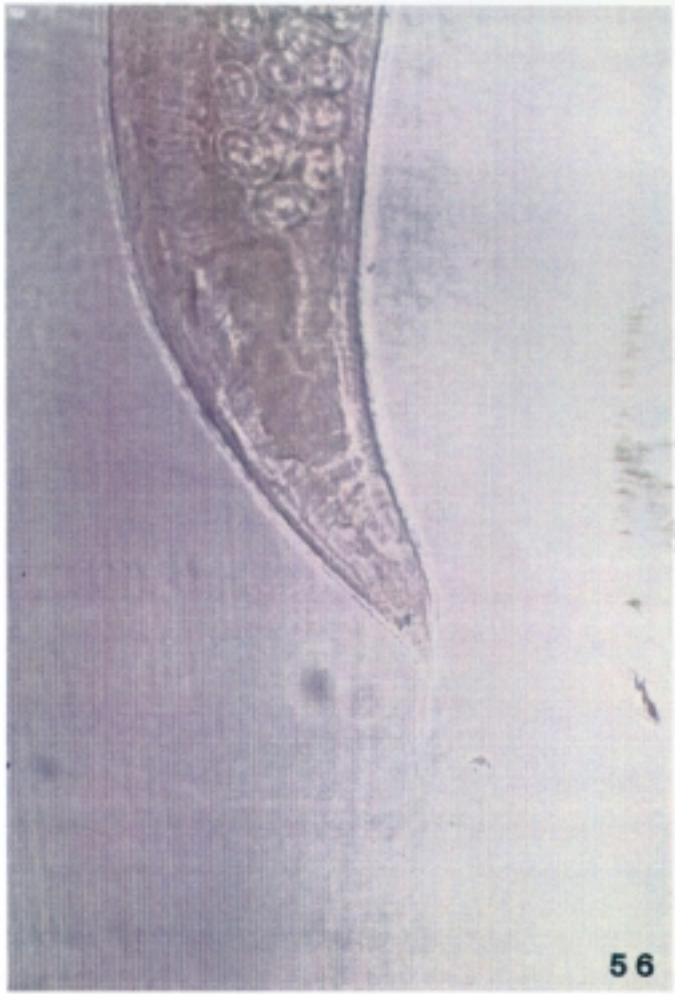
FOTO 55.- Detalle de la vulva de S. dugesii. 400 X.

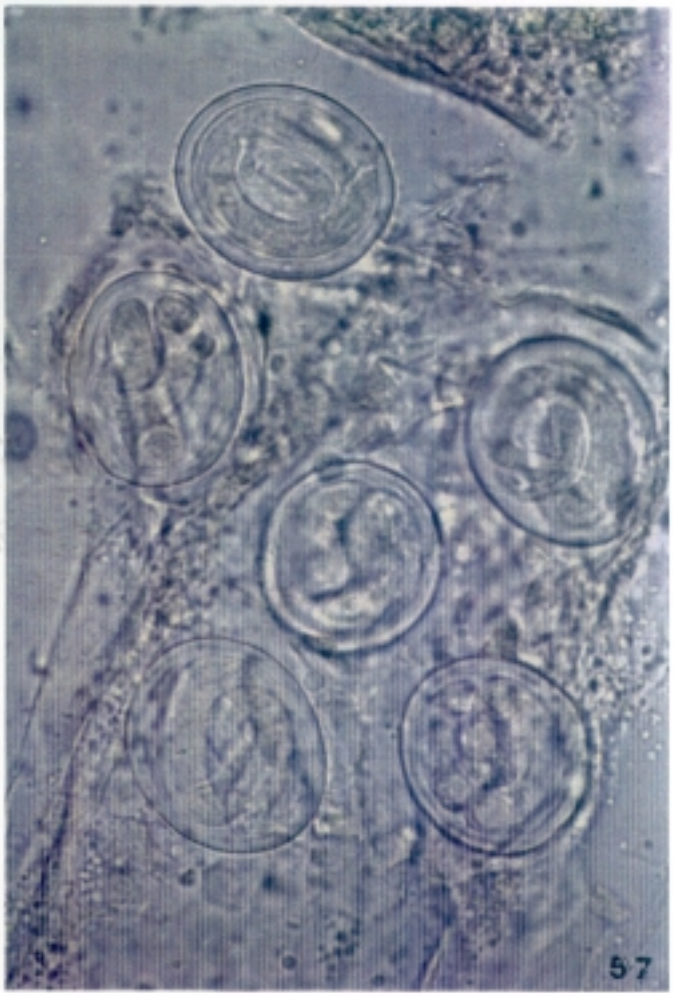
FOTO 56.- Extremo caudal de la hembra de S. dugesii. 200 X.

FOTO 57.- Huevos de S. dugesii. 830 X.


54


55


56

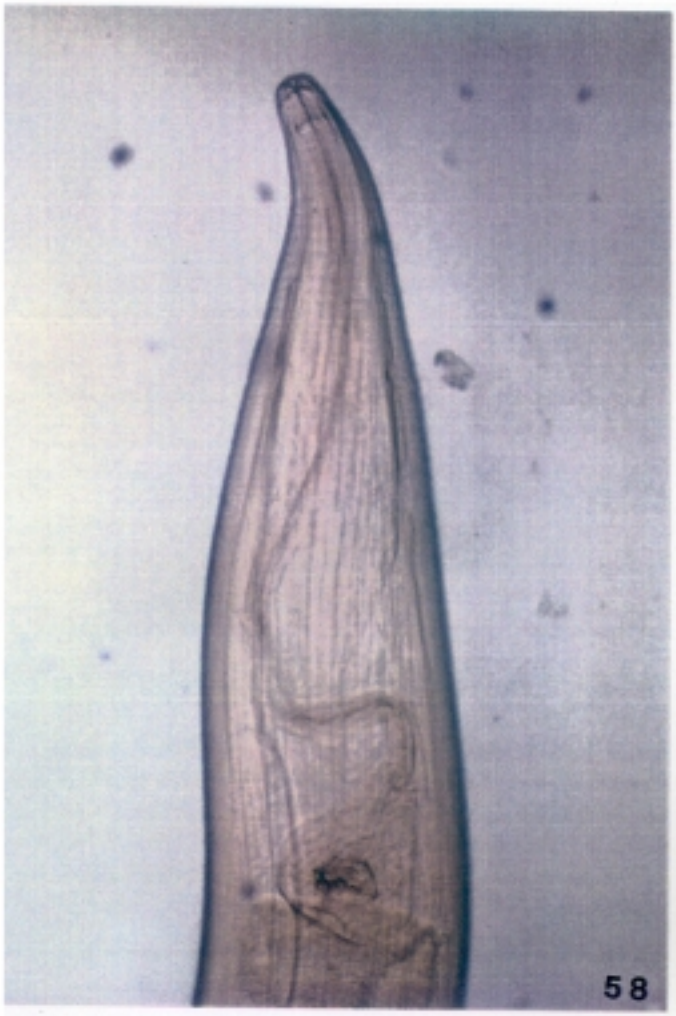

57

Spinicauda dugesii

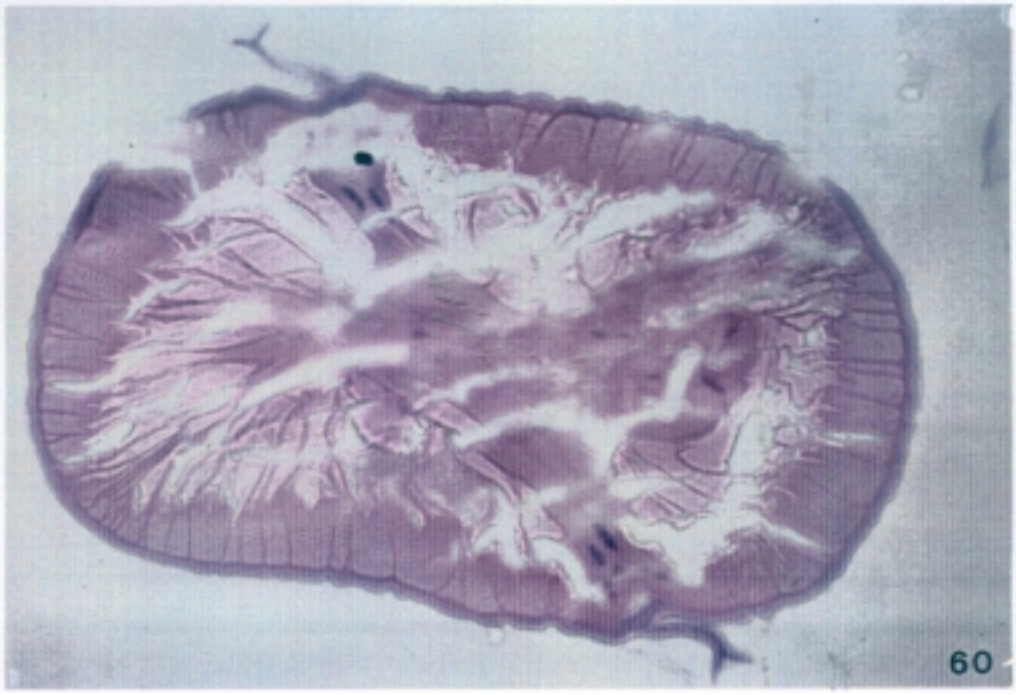
FOTO 58.- Esófago y bulbo de Spinicauda dugesii. 165 X.

FOTO 59.- Boca y faringe de S. dugesii. 800 X.

FOTO 60.- Corte transversal. Estructúra polimiaria de la musculatura de S. dugesii. 800 X.


58


59


60

Spinicauda dugesii

FOTO 61.- Quiste intestinal de Spinicauda dugesii. 80 X.

FOTO 62.- Larva extraída de un quiste de S. dugesii. 25 X.

FOTO 63.- Quiste de Spinicauda dugesii con larva en su interior. 110 X.



61



62



63

ACANTOCEFALOS

Prosthorhynchus transversus

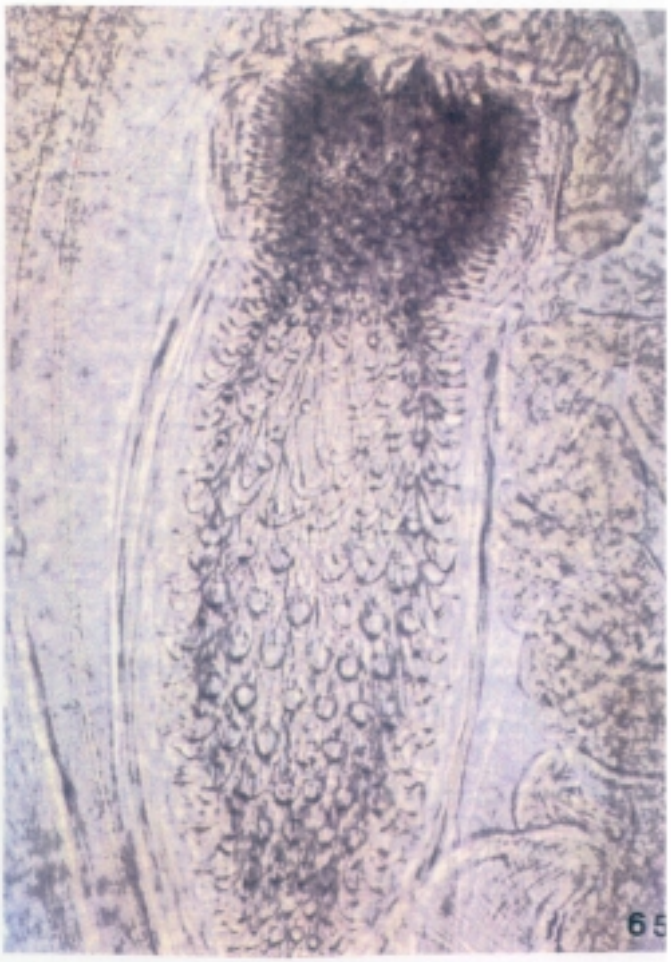
FOTO 64.- Quiste de Prosthorynchus transversus. 200 X.

FOTO 65.- Detalle de una larva de P. transversus. 400 X.

FOTO 66.- Detalle de la trompa de P. transversus. 530 X.

FOTO 67.- Larva de P. transversus. 110 X.


64


65


66


67

APENDICE

FOLIA PARASITOLOGICA 38: [illegible] 1991

DESCRIPTION OF SPINICAUDA DUGESII SP. N. (NEMATODA: HETERAKIDAE) OF PODARCIS DUGESII (REPTILIA: LACERTIDAE) FROM MADEIRA ISLAND

N. SANCHEZ GUMIEL, L. M. ZAPATERO RAMOS, C. CASTAÑO FERNANDEZ and P. M. GONZALEZ SANTIAGO

Parasitology Department, Facultad de Farmacia, Universidad Complutense, Madrid, Spain

Abstract. *Spinicauda dugesii* sp. n. (Heterakoidea, Heterakidae), parasite of the gut of the lizard *Podarcis dugesii* Milne-Edwards, 1829 (Reptilia, Lacertidae) from Madeira Island is described. Males of the new species are characterized by their narrow lateral alae, and curved and very chitinized spicules of the same length: females by their thick-shelled, almost round and embryonated eggs. At the external wall of the host's gut, parasitic cysts of this nematode with immature stages inside were also observed.

During the course of helminth fauna investigations of *P. dugesii*, the only reptilean from Madeira Island, some nematodes have been found of which the morphological characteristics indicate that they belong to the genus *Spinicauda*. This is the first record of the genus in Macaronesia.

Travassos described the genus *Spinicauda* and placed it in Spinicaudinae in 1920, although it was not accepted by López Neyra until 1947.

Skrjabin and Shikhobalova (1949, 1951), and Chabaud (1957), placed *Spinicauda* in the subfamily Heterakinae Railliet et Henry, 1912. However, other authors such as Freitas (1956), Inglis (1957, 1967), Yamaguti (1961) and Chabaud (1978) once more included it in the subfamily Spinicaudinae Travassos 1920. This classification is the accepted one at this moment.

The species geographically closest to *S. dugesii* have been found in Upper Volta, Algeria and Egypt. No species of the genus *Spinicauda* occur in reptiles from the Canary Islands, near Madeira Island.

MATERIALS AND METHODS

We collected 412 specimens of *Podarcis dugesii* in thirteen different places from Madeira. After the necropsies, the nematodes found were fixed in 70 % ethanol 65 °C with flutter.

Later, worms were cleared and set in Amman lactophenol and morphological and biometric studies were made.

The cephalic ends were set, using Esser's (1986) method. All measurements are given in millimetres.

RESULTS

We found *Spinicauda dugesii* sp. n. in 17 % of the specimens examined. The number of males and females found and the geographic distribution of this parasite are in Table 1. We collected 89 ♂♂, 39 ♀♀, many inmature stages and cysts from the external wall of the intestine.

The mean intensity of adult parasites was 1.8.

Spinicauda dugesii sp. n. Plts. I, II

Description: Elongated and fusiform body. Cuticle with fine transverse striations. Coelomyarian. Three large lips set off from body in cephalic end. Subventral lips bearing two large, double papillae and small, single papillae near large amphids. Dorsal lip bearing two large double papillae. Oral opening triangular. Internal surface of each lip bearing a wide cuticle set off from mouth opening. Oesophagus divided into short anterior pharyngeal part, elongated corpus and thick bulb with three large valves. Excretory pore opening near mid-region of oesophagus. Narrow, prominent alae beginning in front of nerve ring level, terminating near precloacal sucker in male. **Male** (89 specimens): Caudal end ventrally curved, with conical tail and tapering end. Precloacal sucker chitinized, protruding from body. Caudal wings absent. Caudal papillae located as follows: two pairs of large, straight-spaced papillae laterally from

sucker and one large papilla in under part of sucker ring: one pair near anterior anal lip, one large sublateral pair, and two pairs of small papillae under and laterally to cloaca. The end of the worm has two pairs of small ventral papillae, with sometimes irregular distribution. In some of the specimens, one or both of them can be fused forming one only papilla with two ducts and one pair of large dorso-caudal papillae. Many small somatic papillae spaced evenly for the end of the worm. Brown, large and equal spicules with curved, strongly chitinized edges and ending in a short sharp end. Gubernaculum slightly chitinized and divided into two pieces, one of which being a semi-circular hyaline, and the other slightly chitinized and more transparent with U-shaped configuration. The intestine is slightly dilated in its anterior part. Excretory pore opening near mid-region of oesophagus.

Female (39 specimens): Vulva slightly salient, opening anterior to mid-body. Didelphic. Conical tail gradually narrowed. Eggs almost round, thick shelled and most of them containing larvae. Ovoviviparous.

HOLOTYPE (Male): Total length 8.25. Maximum body width 0.43. Pharynx width 0.04 and length 0.06. Oesophagus 1.16 long and 0.06 wide. Oesophageal bulb 0.18 in diameter. Cephalic end 0.36 from the beginning of lateral alae. Length of the sucker 0.11 and width 0.06. Sucker 0.14 from cloaca. Spicules length 0.87 and length of caudal appendage 0.09.

ALLOTYPE (Female): Total length 10. Maximum body width 0.58. Pharynx 0.06. long and 0.05 wide. Oesophagus 0.98 long and 0.06 wide, oesophageal bulb 0.19 in diameter. Cephalic end 0.25 from beginning of lateral alae. Length of tail 0.15. Eggs 0.08 long and 0.06 wide.

PARATYPES

♂♂: Total length 8.38 ± 0.676. Maximum body width 0.46 ± 0.070. Pharynx length 0.06 ± 0.004. Pharynx width 0.04 ± 0.003. Oesophagus 1.05 ± 0.069 long and 0.05 ± 0.006 wide. Oesophagus bulb 0.18 ± 0.020 diameter. Cephalic end 0.29 ± ± 0.056 from the beginning of lateral alae. Sucker length 0.10 ± 0.011. Sucker width 0.06 ± 0.007. Sucker 0.14 ± 0.015 from cloaca. Spicules length 0.87 ± 0.061. Length of caudal appendage 0.10 ± 0.014.

♀♀: Total length 10.15 ± 0.918. Maximum body width 0.56 ± 0.072. Pharynx length 0.06 ± 0.004. Pharynx width 0.05 ± 0.002. Oesophagus 1.04 ± 0.075 long, and 0.06 ± 0.005 wide. Oesophagus bulb 0.21 ± 0.023 diameter. Cephalic end 0.29 ± 0.066 from the beginning of lateral alae. Cephalic end 4.08 ± 0.435 from vulva. Length of the tail 0.18 ± 0.092. Eggs 0.08 ± 0.003 long, and 0.06 ± 0.003 wide.

Type host: *Podarcis dugesii* Milne-Edwards, 1829.
Localization: Intestine.
Type locality: Eira do Serrau, 1,100 m elevation, Madeira Island (10 August 1987).
Other localities: See Table 1.
Deposition of types: Institute of Parasitology, Czechoslovak Academy of Sciences, České Budějovice, Czechoslovakia (holotype, allotype and paratypes — Cat N° N — 531).
Etymology: The specific name of this species derived from the specific name of its type host.

DISCUSSION

Spinicauda dugesii sp. n. shows the characteristics of the genus: "Male tail pointed and sucker directed ventrally. Caudal alae absent. Anterior cuticular flange projecting slightly beyond the main mass of the lips. Few (less than 20) sessile papillae present on tail. Parasites of tropical and subtropical reptiles" (Chabaud 1978).

S. dugesii sp. n. differs from the type species. *S. spinicauda* (Olfers, 1819) which has a smaller size, half conical gubernaculum, almost equal spicules and differs in the number and arrangement of papillae, and the eggs are oval.

S. sonsinoi (Linstow, 1894) is identical with *S. grimmae* Belle, 1957, according to Inglis (1957). The hosts are *Chamaeleo chamaeleon* L., *Scincus scincus* L., *Chalcides ocellatus* Forsk. and *Lacerta ocellata*. The location is in the large intestine and rectum. These reptiles were from Egypt, Tunesia, Algeria and Sicily.

S. sonsinoi can be differentiated in male and female, by the different size (0.26 and 0.28 mm.) of their spicules and by the presence of a few unembryonated eggs.

S. icosiensis (Seurat, 1917) Travassos, 1920, can be distinguished from our species by the spiral arrangement of the cuticle papillae in all the body and by the presence of one or two blastomeres in eggs when deposited. This species is mostly referred to as a member of the genus *Moaciria* (see e.g. Baker 1987).

S. australiensis Baylis, 1930; *S. inglisi* Chabaud and Brygoo, 1960; *S. eryxi* Agrawall, 1966; *S. komodoensis* Pinnell et Schmidt, 1977; *S. moretonis* Jones, 1979; *S. hardwickii* Deshmukh et Choudhari, 1979; *S. regiensis* Platt et Bush, 1979; and *S. murhari* Naidu, 1981. These species and the former are smaller than *S. dugesi* sp. n. and the latter differs from all the other species in the gubernaculum, the spicules, the caudal end of the male, the number and distribution of papillae and the character of eggs.

Not included is *S. mathevossianae* Skarbeilovitch, 1950 from *Rana* sp. and *Bufo* sp. in the USSR, because we agree with Inglis (1957) who included in it the genus *Meteterakis*.

Morphologically the most closely related species is *S. voltaensis* Baker et Bain, 1981, from *Bufo* sp. from Upper Volta, but it differs in the smooth cuticle, in the absence of qubernaculum, in the male length (3.1—3.9 mm.) and in the female length (3.6—4 mm.). Papillae look alike, but the arrangement is different, they are smaller and less sclerotized.

In the comparative study with other *Spinicauda* species, we have found that *S. dugesii* has the cysts in the external wall of the intestine. The size of the male and female is larger and they are ovoviviparous. It is reasonable to assume that it is a new species.

The species of the genus *Spinicauda* are parasites of reptiles and amphibians from tropical and subtropical regions: South America (Brazil), Africa (Madagascar, Egypt, Algeria and Upper Volta), Australia, New Guinea, Taiwan, India and Indonesia.

The most closely geographic species are *S. regiensis* and *S. voltaensis* from Upper Volta, *S. icosiensis* from Algeria and Egypt, and *S. sonsinoi* from Egypt and Sicily. In the reptiles of the Canary Islands, which are near Madeira and the African regions listed above, no species of the genus *Spinicauda* has been reported.

Acknowledgements. We would like to thank Dr. D. Manuel Biscoito (Director del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Funchal) for advising and collaborating during our visit to Madeira Island. The authors are also grateful to Prof. Dr. D. Marcos Báez (Universidad de La Laguna, Tenerife) for providing the biological materials without which this manuscript could not have been realized.

REFERENCES

BAKER M. R., BAIN O. 1981: *Spinicauda voltaensis* n. sp. (Nematoda: Heterakoidea) from a toad of Upper Volta, Africa. Syst. Parasitol. 2: 139–143.

BELLE E. A. 1957: Helminth parasites of reptiles, birds and mammals in Egypt. IV. Four new species of oxyurid parasites from reptiles. Canad. J. Zool. 35: 163–169.

CHABAUD A. G. 1957: Sur la systématique des nématodes du sous ordre des Ascaridina parasites des vertébrés. Bull. Soc. Zool. Fr. 82: 243–253.

CHABAUD A. G. 1974: Keys to Subclasses, Orders and Superfamilies. CIH Keys to the nematode parasites of vertebrates. Part 1. R. C. Anderson, A. G. Chabaud, and S. Willmott (Eds.) S. Farnham Royal, Bucks, England. Commonwealth Agricultural Bureaux. 17 pp.

CHABAUD A. G. 1978: Keys to genera of the superfamilies Cosmocercoidea, Seuratoidea, Heterakoidea and Subuluroidea. CIH Keys to the nematode parasites of vertebrates. Part 6. R. C. Anderson A. G. Chabaud and S. Willmott, (Eds.), Farnham Royal, Bucks, England, Commonwealth Agricultural Bureaux. 71 pp.

ESSER R. P. 1986: A water agar en face technique. Proc. Helm. Soc. Wash. 53: 254–256.

FREITAS J. F. T. 1956: Novo parásito de reptil da ilha Fernando de Noronha: *Moaciria alvarengai* g. n., sp. n. (Nematoda, Subuluroidea). Rev. Brasil. Biol. 16: 335–339.

INGLIS W. G. 1957: A review of the nematode superfamily Heterakoidea. Ann. Mag. Hist. Ser. 12. 10: 905–912.

INGLIS W. G. 1967: The evolution, host relationships and classification of the nematode superfamily Heterakoidea. Bull. British Mus. (Nat. Hist.) Ser. Tool. 15: 1–28.

PLATT T. R., BUSH A. O., 1979: *Spinicauda regiensis* n. sp. (Nematoda: Heterakoidea) a parasite of the ball python (*Phyton regius*). J. Helminthol. 53: 257–260.

SKRJABIN K. I., SHIKHOBALOVA N. P. 1949: Parasitic Nematodes and the Diseases Caused by them. Oxyurata. Osnovy nematodologii 1. Publ. House of the USSR Acad. Sci., Moscow, 611 pp. (In Russian.)

SKRJABIH K. I. 1951: A reconstruction of the classification of the suborder Oxyurata Skrjabin, 1923. Trudy GELAN 20: 5–8 (In Russian.)

TRAVASSOS L. 1920: Contribuiçoes para o conhecimento da fauna helmintologica brazileira. Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 12: 44–50.

YAMAGUTI S. 1961: Systema Helminthicum. Vol. III. The Nematodes Parasites of Vertebrates. Parts I and II. Interscience Publishers Inc. New York, London. 1261 pp.

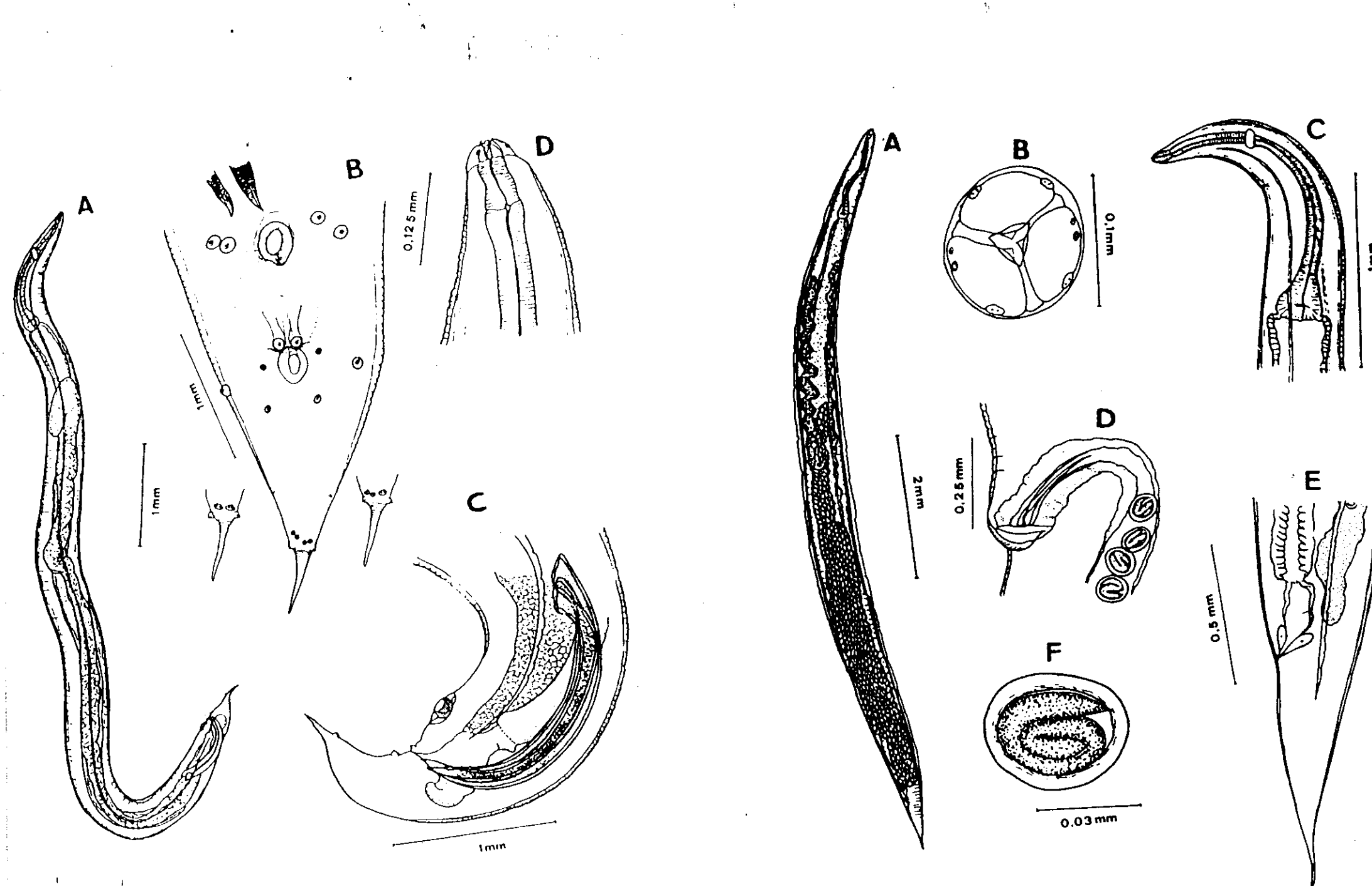
Received 2 January 1990
Accepted 23 July 1990

Table 1. Locality distribution and specimens of *S. dugesii* findings

Locality	N H. STUD.	N H. POS.	PRE. %	HOS. w/C.	TOT. Ad.	P. I. Ad.
Cabo Girao	53	11	20.7	1	73	6.6
Eira do Serrau	30	25	83.3	4	55	2.2
Porto da Cruz	34	..	..	..	..	..
Ponta Sao Lourenço	34	3	8.8	3	1	0.3
Sao Vicente	34	..	..	..	..	..
Porto Moniz	37	..	..	..	..	..
Serra de Agua	30	17	47.0	8	16	1.4
Calheta	28	..	..	..	..	..
Câmara de Lobos	24	..	..	..	..	..
Sao Jorge	12	5	41.5	2	2	0.4
Gaula	31	7	22.5	3	4	0.5
Cruzinho	35	3	8.5	2	..	..
Joao Frinho	30	..	..	..	..	..
Total	412	71	17.2	23	128	1.8

N° H. STUD. — N° of hosts studied, N° H. POS. — N° of positive hosts, PRE. % — Prevalence in %, HOS. w/C. — Hosts with cysts, TOT. Ad. — Total of collected adults, P. I. Ad. Parasitic index for adults.

N. Sanchez Gumiel et al., Description of Spinicauda dugesii . . . . . Plate I
Fig. 1. *Spinicauda dugesii* sp. n. from *Podarcis dugesii*. A — male, general view; B, C — posterior end, ventral and lateral views; D — anterior end, lateral view.
N. Sanchez Gumiel et al., Description of Spinicauda dugesii . . . . . Plate II
Fig. 1. *Spinicauda dugesii* sp. n. A — female, general view; B — cephalic end, apical view; C — anterior end, oesophagus and nerve ring; D — vulva; E — posterior end, lateral view; F — embryonated eggs.


A
B
C
D
1mm
1mm
0.125mm
1mm
A
B
C
D
E
F
2mm
0.1mm
0.25mm
0.5 mm
0.03mm