



**Parasitofauna de los peces linterna
(Myctophidae) en Canarias (región
Macaronésica): papel como hospedadores
en los ciclos vitales mesopelágicos.**

**Parasite fauna of lantern fish
(Myctophidae) at the Canary Islands
(Macaronesian region): their role as hosts in
mesopelagic life cycles.**

Trabajo fin de Máster

Máster Universitario en Biología Marina: Biodiversidad
y Conservación

Beatrice Giuliana Saba

Marzo, 2020

Francisco Javier Aznar Avendaño, Profesor Titular del Departamento de Zoología de la Universidad de Valencia y Natacha Aguilar de Soto, Investigadora Docente Ramón y Cajal del Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología de la Universidad de La Laguna,

CERTIFICAN:

Que la memoria presentada por Beatrice Giuliana Saba, titulada “**Parasitofauna de los peces linterna (Myctophidae) en Canarias (región Macaronésica): papel como hospedadores en los ciclos vitales mesopelágicos**”, ha sido realizada bajo su dirección y consideran que reúne todas las condiciones de calidad y rigor científico requeridas para optar a su presentación como Trabajo de Fin de Máster, en el Máster de Biología Marina: Biodiversidad y Conservación de la Universidad de La Laguna, curso 2019-2020.

Y para que así conste y surta los efectos oportunos, firman el presente certificado, a 14 de abril de 2020.

Fdo.



Dra. Natacha Aguilar de Soto



Dr. Francisco Aznar Avendaño

Índice

Introducción	1
Material y métodos.....	2
Recogida de muestras.....	2
Identificación de los parásitos	4
Cuantificación y comparación de niveles de infección	6
Análisis del contenido estomacal	7
Resultados	7
Composición parasitaria	7
<i>Cardiodectes bellottii</i>	7
<i>Lethadena profunda</i>	11
Anisakidae spp.	15
Filo Acanthocephala.....	24
<i>Bolbosoma sp.</i>	25
<i>Neorhadinorhynchus sp.</i>	32
Patrones de infección.....	35
Análisis del contenido estomacal	38
Discusión.....	39
Conclusiones	45
Bibliografía	47
Apéndice 1	59
Apéndice 2	60
Agradecimientos	61

Resumen

380 individuos de mictófididos de 11 especies diferentes pescadas en cinco lances en las aguas del suroeste de Tenerife y de El Hierro. Mediante análisis morfológicos, moleculares y filogenéticos se identificaron ocho especies de parásitos en siete especies de mictófididos. Se encontraron exoparásitos copépodos: *Cardiodectes bellottii* (n= 4); digeneos: *Lethadena profunda* (n=16); cuatro especies de Anisákidos (n=14): *Anisakis brevispiculata* (n=1), *A. simplex* (*sensu stricto*) (n=1), *Anisakis* tipo II (n= 8) y *Pseudoterranova ceticola* (n=4); y dos especies de acantocéfalos: *Bolbosoma* sp. (n=1) y *Neorhadynorhynchus* sp. (n=1). Destaca que el individuo de *Bolbosoma* sp. es una nueva especie para la ciencia, y que este trabajo constituye el primer registro para Canarias de las especies *C. bellottii*, *L. profunda*, *Neorhadynorhynchus* sp. y *A. simplex* (*s.s.*); esta última especie podría haber llegado a Canarias hospedada por rorcuales comunes (*Balaenoptera physalus*). *A. brevispiculata* y *P. ceticola* han puesto en evidencia el doble papel de los mictófididos en sus ciclos vitales que incluyen a la familia Kogiidae. En cuanto a las prevalencias de infección a nivel general han sido bajas, resultado esperable en mictófididos, y en los casos de *L. profunda* y en anisákidos se han visto diferencias significativas en su prevalencia entre distintas especies de mictófididos, que podrían estar vinculadas a la dieta y a la localización de los hospedadores definitivos. No se han detectado diferencias entre las islas de Tenerife y El Hierro en cuanto a los niveles de parasitación en cada especie de mictófidido. Esto podría deberse a los amplios rangos de distribución de las especies hospedadoras definitivas. También se realizaron análisis de contenidos estomacales de los mictófididos para determinar relaciones tróficas y potencial de transmisión parasitaria.

Palabras claves: acantocefalos, anisakidos, copépodo, digeneo, mictófidido, capa de reflexión profunda.

Abstract

380 myctophid individuals of 11 different species gathered off the southwest of the islands of Tenerife and El Hierro. Through morphological, molecular and phylogenetic analysis, eight parasite species were identified in seven myctophid species. One species of copepod exoparasite: *Cardiodectes bellottii* (n = 4); one digenean species: *Lethadena profunda* (n = 16); four species of *Anisakidae* (n = 14): *Anisakis brevispiculata* (n = 1), *A. simplex* (*sensu stricto*), (n = 1), *Anisakis* type II (n = 8) and *Pseudoterranova ceticola* (n= 4); as well as two species of acanthocephalus: *Bolbosoma* sp. (n = 1) and *Neorhadynorhynchus* sp. (n = 1). The study has unveiled a new species for science, *Bolbosoma* sp., and provided the first record at the Canary Islands for *C. bellottii*, *L. profunda*, *Neorhadynorhynchus* sp. and *A. simplex* (*s.s.*); the latter species might have arrived as a parasite of fin whales (*Balaenoptera physalus*). *A. brevispiculata* and *P. ceticola* evidenced their complex life cycle, showing that myctophids have a double role in their life cycles which includes the family Kogiidae. The general infection prevalence has been low, as expected in myctophids. In the case of *L. profunda* and anisakids, there were differences in the prevalence among different species of myctophids, which might be related to the diet and distribution of their definitive hosts. There were no differences in the prevalence of parasites for the same species between the islands of Tenerife and El Hierro and this might be explained by the large distribution of their final hosts. Stomach content analysis has been carried out to determine trophic relationships and parasitic transmission potential.

Key words: anisakids, acanthocephalans, digenea, copepods, myctophids, deep scattering layer.

Introducción

Los mictófidos (Myctophidae Gill, 1893), conocidos como peces linterna son una familia de teleósteos mesopelágicos de alrededor de 33 géneros y 250 especies (Hulley y Paxton, 2013). Presentan una amplia distribución en todos los océanos excepto el Ártico (Catul *et al.*, 2011), pudiendo habitar profundidades de entre <200 a 2500 metros (Klimpel *et al.*, 2008). Constituyen uno de los componentes principales de la capa de reflexión profunda (abreviada como DSL por su nombre inglés Deep Scattering Layer) y son componentes clave de las redes tróficas por sus movimientos migratorios dentro de la DSL, a lo largo de la columna de agua. Por ello tienen un papel fundamental en los flujos de materia, en especial en el ciclo del carbono (Catul *et al.*, 2011) entre las profundidades oceánicas y la superficie, principalmente aguas oligotróficas. La dieta de los mictófidos es muy variada; en abundancia numérica predominan los copépodos y respecto a la biomasa destacan los eufausiáceos (Marcogliese, 1995) y pequeños peces (Bernal, 2014). En cuanto a su papel como presa, los mictófidos aportan gran cantidad de energía a sus depredadores porque tienen un alto contenido lipídico respecto a otras especies (Benson y Lee, 1972; Saito y Murata, 1998), lo que es fundamental para el sustento de los depredadores en las redes tróficas oceánicas (Klimpel *et al.*, 2008; Catul *et al.*, 2011). Debido a su papel alimentario clave para múltiples depredadores, los mictófidos constituyen una importante vía de transmisión de parásitos en el medio oceánico (Klimpel *et al.*, 2010).

A pesar de su papel clave en la dinámica oceánica, no se han realizado muchos estudios sobre la parasitofauna asociada a esta familia, entre otras cosas porque los ecosistemas oceánicos son muy complejos y de difícil acceso para la investigación (Klimpel *et al.*, 2008). La mayor parte de los ciclos vitales de los parásitos de los mictófidos son ampliamente desconocidos ya que la mayoría tienen ciclos de vida heteroxenos y han sido poco estudiados (Aznar *et al.*, 2010). Los mictófidos actuarían como enlace entre las aguas profundas y más superficiales para la transmisión de estos parásitos, siendo hospedadores paraténicos en muchos casos. Los hospedadores paraténicos son aquellos que no son estrictamente necesarios en el desarrollo del parásito pero que aumentan sus posibilidades de supervivencia hasta el encuentro con el hospedador definitivo. En algunos ciclos vitales, la presencia de mictófidos puede crear nuevas vías indirectas de transmisión del parásito hasta sus hospedadores definitivos: este es por ejemplo el caso de *Anisakis brevispiculata*, cuyos hospedadores definitivos son cetáceos teutófagos (Cabrera *et al.*, 2008). En su ciclo, los cefalópodos pueden ser infectados por la ingestión de mictófidos con carga parasitaria, actuando como hospedadores paraténicos, aunque también existe la posibilidad de que los cetáceos teutófagos ingieran directamente los

mictófididos. Estas relaciones han sido poco estudiadas en todo el mundo y en especial en las aguas canarias no se ha llevado a cabo un estudio cuantitativo sobre la cantidad de mictófididos parasitados para crear una evaluación de sus roles en los ciclos vitales (Costa *et al.*, 2018).

Por tanto, este trabajo tiene como objetivos los siguientes:

1. Describir y cuantificar por primera vez la fauna parasitaria de especies de mictófididos en aguas de Canarias, muestreados en las aguas de Tenerife y de El Hierro;
2. Evaluar el papel de los mictófididos como hospedadores intermediarios o paraténicos de parásitos oceánicos, relacionando patrones de infección con datos de dieta obtenidos a través del examen del contenido estomacal de los mictófididos;
3. Investigar la variación espacial en niveles de infección para explorar diferencias potenciales locales en la distribución y/o densidad poblacional de los hospedadores implicados en los ciclos vitales de los parásitos.

Material y métodos

Recogida de muestras

Los mictófididos analizados fueron recogidos durante una campaña de muestreo del proyecto del Plan Nacional CETOBAPH (Cetáceos, Oceanografía y Biodiversidad de Aguas Profundas de La Palma, El Hierro y Tenerife) de la Universidad de La Laguna, realizada en primavera de 2012 a bordo del RV Cornide de Saavedra en las Islas Canarias (Ariza *et al.*, 2016). Se analizan en este trabajo muestras tomadas en el suroeste de El Hierro y de Tenerife (Fig. 1).

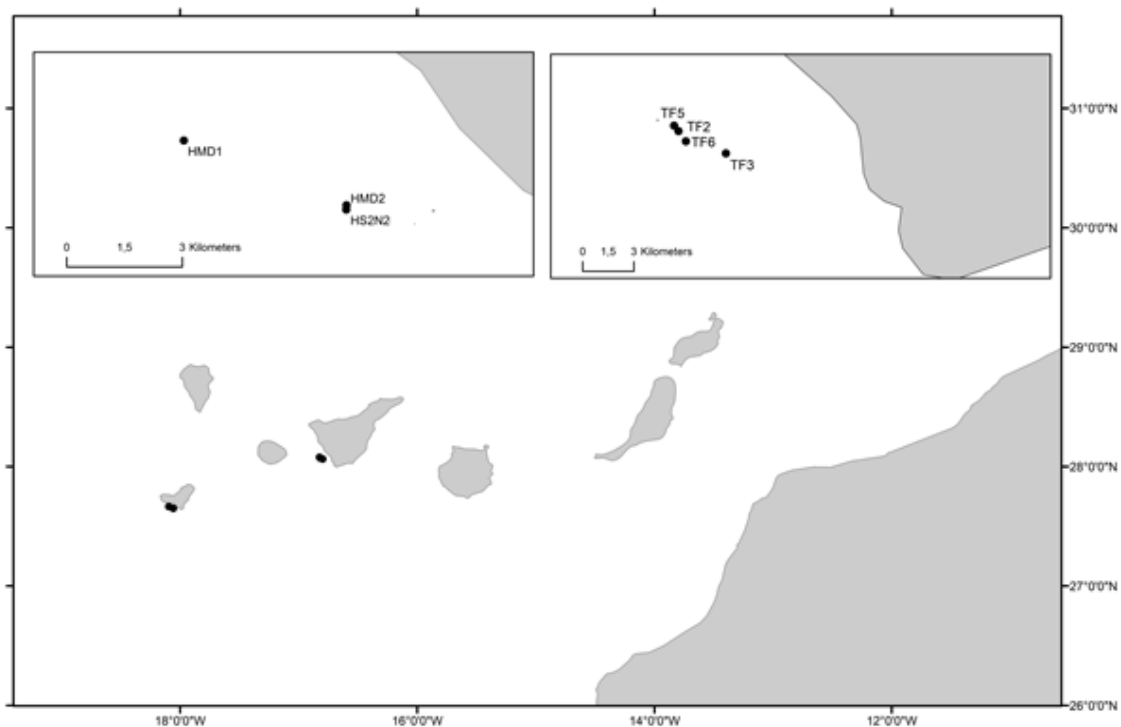


Figura 1 Zonas de muestreo realizadas por la ULL a bordo del RV Cornide de Saavedra durante la campaña CETOBAPH. El recuadro de la izquierda ofrece detalles sobre los puntos de muestreo en El Hierro, y el de la derecha, de Tenerife (véase también la Tabla 1).

El muestreo fue realizado con una red de arrastre pelágica con una abertura de 300 m² y 45 m de longitud. La luz de malla variaba a lo largo de la red: 80 cm cerca de la abertura y 1 cm en el extremo cerrado. De las zonas muestreadas se seleccionaron para este estudio un total de 380 mictófidios de 11 especies: *Hygophum hygomii* (Lütken, 1892), *Hygophum reinhardtii* (Lütken, 1892), *Lampadena chavesi* Collett, 1905, *Diaphus metopoclampus* (Cocco, 1829), *Diaphus dumerilii* (Bleeker, 1856), *Ceratoscopelus warmingii* (Lütken, 1892), *Lepidophanes gaussi* (Brauer, 1906), *Lepidophanes guentheri* (Goode y Bean, 1896), *Lobianchia dofleini* (Zugmayer, 1911), y dos especies no identificadas de *Lobianchia* Gatti, 1904, y *Bolinichthys* Paxton, 1972. Estos ejemplares se identificaron en 2012, por su morfología general y la disposición de los fotóforos, utilizando claves dicotómicas (Nafpaktitis, 1984; Hulley, 1984; Hulley, 2016). No obstante, debido a la dificultad de obtención de los ejemplares y al estado de conservación de éstos, se ha degradado su aspecto y dificultado la identificación. Estos ejemplares fueron congelados a bordo del barco a -20 °C y, una vez llegados al laboratorio, se guardaron en un congelador a -20°C. En la Tabla 1 se ofrecen detalles del muestreo, incluyendo el número de individuos recogidos y su tamaño, así como la fecha, coordenadas y profundidad de captura.

Tabla 1. Características de los seis lances de pesca mesopelágica donde fueron obtenidas las muestras. Se reflejan las latitudes iniciales y finales de cada transecto del lance de arrastre y la profundidad de muestreo.

Muestra	Fecha	Lat. Inicial	Lat. Final	Long. Inicial	Long. Final	Rango profundidad (m)	Medida transecto (km)
TF2	14/04	28° 04.67'	28° 06.888'	16° 49.44'	16° 51.7'	360-486	5.52
TF3	15/04	28° 03.8'	28° 02.601'	16° 47.8'	16° 47.9'	170-724	2.22
TF5	16/04	28° 04.5'	28° 06.94'	16° 49.3'	16° 51.3'	349-531	5.57
TF6	16/04	28° 04.216'	28° 06.5'	16° 49.063'	16° 51.0'	89-199	5.28
HSN2	06/04	27° 38.94'	27° 40.182'	18° 03.423'	18° 06.438'	45-230	5.46
HMD1	08/04	27° 39.0'	27° 39.38'	18° 03.42'	18° 03.551'	285-496	7.34
HMD2	09/04	27° 39.9'	27° 38.64'	18° 05.7'	18° 02.18'	461-604	6.24

Tabla 2 Mictófidios pescados en los lances de CETOBAPH, indicando el lance, número de individuos pescados de cada especie y longitud total media.

Especie	Punto de muestreo	N	Longitud total (cm)
<i>Hygophum hygomii</i>	TF5	55	3.95
	TF6	45	4.18
	HSN2	27	4.37
	HMD2C	30	4.41

<i>Hygophum reinhardtii</i>	TF5	20	4.29
<i>Lobianchia</i> sp.	TF6	10	4.1
<i>Lobianchia dofleini</i>	HMD2C	16	6.24
	HMD1	23	3.59
<i>Lampadena chavesi</i>	TF5	5	7.3
<i>Diaphus metopoclampus</i>	TF5	4	6.58
<i>Lepidophanes guentheri</i>	TF2	3	4.53
<i>Lepidophanes gaussi</i>	TF5	29	4.6
	TF3	30	4.37
<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	TF5	20	4.28
	TF6	26	5.36
<i>Diaphus dumerilii</i>	TF5	6	6.38
<i>Bolinichthys</i> sp.	TF5	31	4.27

En junio 2019, los especímenes fueron descongelados y se fijados en alcohol absoluto para su transporte hasta el Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva (ICBIBE) de la Universitat de València para estudiar los parásitos que pudieran albergar y su contenido estomacal. Se recogieron los datos morfométricos de los individuos: longitud total y estándar en cm con una regla y peso con una balanza de precisión de 0.01 g y fueron separados en recipientes de cristal individuales (con etanol 70%) y etiquetados.

La determinación de la presencia de parásitos dentro de los órganos de los mictófidios se llevó a cabo bajo una lupa binocular (hasta 80x). Se empezó inspeccionando la piel y la cavidad bucal antes de proceder a la disección. Una vez abierta la cavidad abdominal se llevó a cabo un lavado de la misma para mejorar la detección de parásitos, y se extrajeron los órganos internos, incluyendo tracto digestivo (estómago, intestino), hígado, vejiga natatoria, gónadas, riñón, branquias, cerebro, músculo y ojos. En algunos especímenes, el reconocimiento de cada órgano individual fue difícil debido a su estado de conservación y pequeño tamaño. Del estómago y del intestino se extrajo el contenido y se guardó para su posterior análisis. También se llevó a cabo la extracción de los otolitos de todos los ejemplares para crear una colección de referencia. Los parásitos aislados se guardaron en tubos Eppendorf con etanol al 70%.

Identificación de los parásitos

Para su identificación morfológica, los copépodos se colocaron en placas Petri con etanol al 70% y examinaron directamente bajo lupa binocular (80x). Los digeneos se tiñeron con carmín férrico (Georgiev *et al.*, 1985) durante 2 h. Posteriormente se transfirieron a un tren de etanoles de volumen creciente para deshidratarlos y se transfirieron a DMP durante 12 h en la nevera. Después se montaron en un portaobjetos con Bálsamo de Canadá. Los acantocéfalos se aclararon en ácido láctico durante 2 min y se observaron bajo lupa binocular (80x) y

microscopio óptico (hasta 400x). En ambos casos se utilizó una cámara clara para dibujar detalles estructurales. Puesto que todos los especímenes tenían el prosoma invaginado, se diseccionaron para poder obtener información más precisa sobre la distribución de espinas troncales y la oncotaxia de la probóscide. Por último, las larvas de nematodos encontradas pertenecían a especies de la familia Anisakidae y, en este grupo, no es posible llegar a una identificación específica basándose en evidencias morfológicas. No obstante, sí es posible asignar dichas larvas a nivel de género (la diferenciación entre especies de *Pseudoterranova* y *Anisakis*), o a grupos de especies dentro de un mismo género (larvas Tipo I y Tipo II de *Anisakis*), basándose en rasgos de la región anterior, especialmente el ventrículo y el extremo posterior (Mateu *et al.*, 2015; Cabrera *et al.*, 2018). Por tanto, antes de realizar el examen morfológico se extrajo la porción central (sin interés diagnóstico) para el análisis molecular asociado (véase más abajo). La región anterior y la cola se aclararon en ácido láctico durante 2 min y se observaron bajo microscopio óptico.

Además, de las 14 larvas de nematodos encontradas se llevó a cabo la identificación a nivel molecular usando la subunidad 2 del gen mitocondrial Citocromo Oxidasa (Cox2). El ADN genómico se extrajo de cada muestra con DNeasy® Blood and Tissue Kit (QIAGEN, Hilden, Germany). El Cox2 fue amplificado usando los primers 211F y 210R, usados previamente para *Anisakis* spp. (Nadler y Hudspeth, 2000). La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) se llevó a cabo en un volumen final de 20 µL, usando 2 µL de ADN, e incluyendo 4.8 µL de agua, 1.6 µL de cada primer a 5 pmol/µL y 10 µL ADN Polimerasa MyFi™ (BioLine, Meridian Life Science Inc., Tauton, USA). En la PCR se incluyó una muestra adicional sin ADN como control negativo y una muestra de *A. simplex sensu stricto* usada previamente (Pons-Bordas *et al.*, 2020) como control positivo. El perfil de termociclado se realizó bajo las siguientes condiciones: desnaturalización inicial a 94 °C durante 3 min, 34 ciclos sucesivos de 94 °C durante 30 segundos (fase de separación), 46 °C durante 1 min (fase de alineamiento) y 72 °C durante 1 min y 30 seg (fase de elongación), para terminar con una elongación final a 72 °C por 10 min. El ADN producto de la PCR se visualizó en un gel de agarosa al 1%. Debido a una leve amplificación de ADN se realizó una segunda PCR con las mismas condiciones antes descritas, pero usando el producto de la primera PCR como molde. Posteriormente, el material amplificado fue purificado con el kit Nucleospin® PCR and Gel Purification Clean-up (Machery-Nagel, Düren, Germany). Las muestras fueron secuenciadas por MacroGen Spain (Madrid, Spain) a través de un secuenciador automático. Las secuencias obtenidas se compararon con la base de datos del National Center for Biotechnology Information (NCBI) a través del Basic Local Alignment Search Tool (BLAST).

Para corroborar la identidad específica de las nuevas secuencias, éstas se analizaron en un contexto filogenético. Para ello, se utilizó la versión *online* de Mafft (<https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/>) para alinear las secuencias obtenidas con otras de especies de Anisakidae disponibles en GenBank (esto es, *Anisakis brevispiculata*, *A. paggiae*, *A. pegreffii*, *A. simplex* C, *A. simplex sensu stricto*, *A. typica*, *A. nascetti*, *A. ziphidarum*, *A. physeteris* y *Pseudoterranova ceticola*; *Hysterothylacium aduncum* se usó como grupo externo (*outgroup*) usando. El alineamiento se editó manualmente en Geneious (Prime 2019) y los nucleótidos se tradujeron a aminoácidos usando la tabla de traducción para invertebrados. El modelo evolutivo que mejor se ajustó al alineamiento de nucleótidos fue “General Time Reversible” con distribución gamma y sitios invariantes (GTR+I+G) seleccionado en el programa JModelTest (Darriba *et al.*, 2012). Las relaciones filogenéticas de las especies de Anisakidae se infirieron por medio de Inferencia Bayesiana y Máxima Verosimilitud. Por un lado, la inferencia bayesiana se realizó en MrBayes (Ronquist y Huelsenbeck, 2003) usando cadenas de Markov de Monte Carlo (MCMC) por 5.000.000 de generaciones, hasta una topología estable en donde la desviación estándar de la frecuencia entre las cadenas fue <0.01 (Ronquist *et al.*, 2011). El análisis de máxima verosimilitud y los valores de soporte para las ramas se calcularon en GARLI (Zwickl, 2006) tras 100 repeticiones, y el árbol consenso se obtuvo con SumTrees (Sukumaran y Holder, 2015). Finalmente, se integraron los datos de ambos árboles filogenéticos dados los resultados obtenidos.

Cuantificación y comparación de niveles de infección

Se calcularon los parámetros ecológicos de prevalencia (número de hospedadores infectados con un taxón parasitario, dividido por el número de individuos analizados de una especie hospedadora, expresado en tanto por cien), intensidad media (número total de parásitos de un taxón parasitario en una muestra de una especie hospedadora, dividido por el número total de individuos de la especie hospedadora infectados por dicho taxón) y abundancia media (número total de individuos de un taxón parasitario en una muestra de una especie hospedadora, dividido por el número total de individuos analizados de dicha especie hospedadora) (Bush *et al.*, 1997, Rózsa *et al.*, 2000). El intervalo de confianza del 95% para la prevalencia se calculó mediante el método exacto de Sterne (Reiczigel, 2003), mientras que para la abundancia e intensidad medias se empleó el método acelerado de *bootstrap* corregido para sesgos utilizando 20000 réplicas (Rózsa *et al.*, 2000). Para ello se utilizó el software abierto Quantitative Parasitology QP3.0 (Reiczigel, y Rózsa, 2005).

Debido a las escasas intensidades de parasitación (1-3 individuos parásitos; véanse los resultados) se consideró la prevalencia como el mejor descriptor de infección en términos comparativos. Las diferencias de prevalencia entre especies hospedadoras, o entre localidades, se analizaron mediante tests de Fisher, utilizando el programa SPSS v. 24. En las comparaciones múltiples, el nivel de significación nominal (0.05) también se corrigió mediante el procedimiento secuencial de Bonferroni (Rice, 1989).

Análisis del contenido estomacal

Los restos de presas en los contenidos estomacales de los mictófidos analizados fueron identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible utilizando las guías de zooplancton marino del sur de Gran Bretaña (Conway, 2012 y 2015). Debido a las dificultades para cuantificar las presas a nivel individual se optó por utilizar la frecuencia de aparición (%) de cada taxón de presas como un descriptor cuantitativo de la dieta. Se utilizaron tests de Fisher para investigar diferencias en la frecuencia de aparición de taxones concretos entre especies de mictófidos y puntos de muestreo.

Resultados

Composición parasitaria

Se encontraron metazoos parásitos en siete de las once especies de mictófidos examinadas: *Ceratoscopelus warmingii*, *Bolynichtys* sp., *Hygophum reinhardtii*, *Hygophum hygomii*, *Lepidophanes gaussi*, *Lobianchia* sp. y *Lobianchia dofleini*. En total fueron identificados ocho taxones parasitarios, que describimos a continuación. Se incluye para cada especie información morfológica y de identificación taxonómica, así como de su distribución y ecología, que es necesaria para la discusión final del trabajo.

Cardiodectes bellottii

Filo Arthropoda

Subfilo Crustacea Brünnich, 1772

Clase Copepoda Milne Edwards, 1840

Orden Siphonostomatoida Burmeister, 1835

Familia Pennellidae Burmeister, 1835

Género *Cardiodectes* Wilson C.B., 1917

Especie *Cardiodectes bellottii* (Richardi, 1882)

Material examinado

Se encontraron 4 individuos en 3 especies de mictófidios: *Ceratoscopelus warmingii* (muestra TF6), *Lepidophanes gausi* (muestra TF3) y *Lobianchia dofleini* (muestra HMD2) (Tabla 2, Fig. 1).

Microhábitat

Estos parásitos se encontraron en la piel de los mictófidios, con el cefalotórax embebido en el hospedador a la altura de la mandíbula.



Figura 2 Dos ejemplares de *Cardiodectes bellottii* en el hospedador. Escala: 5mm.

Criterios de identificación

Los individuos se identificaron usando la descripción original de *Cardiodectes bellottii* (Wilson, 1908) y otro trabajo en el que se comparaba *C. bellottii* con *C. medusaeus* (ahora considerada especie sinónima) (Hogans, 2017).

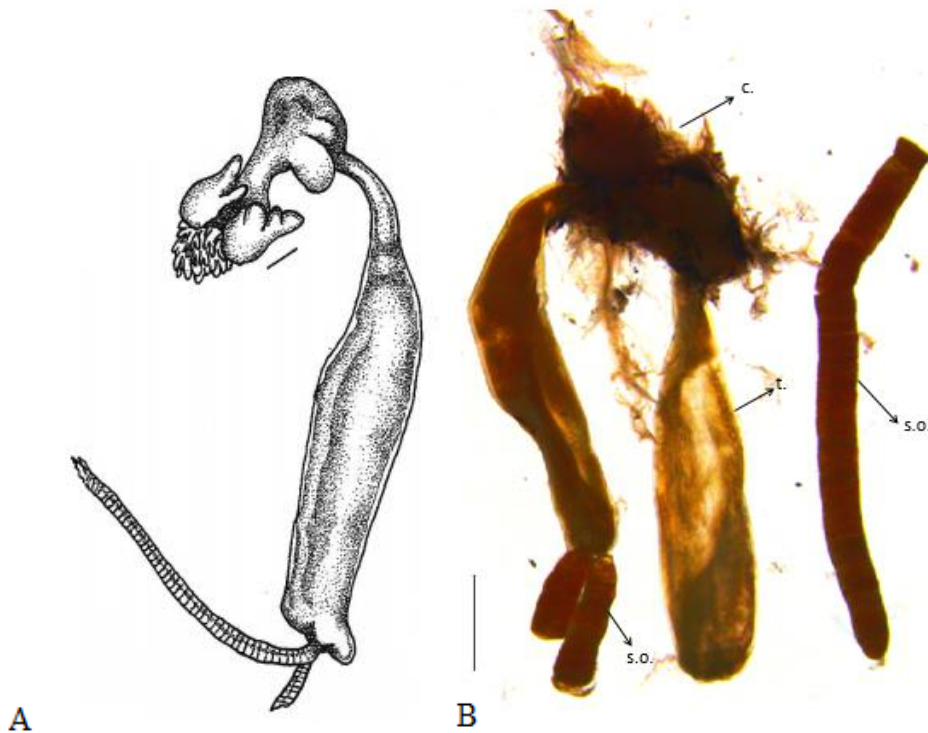


Figura 3 Especímenes de *Cardiodectes bellottii*. (A). Individuo *in toto* de *Benthosema glaciale* (tomado de Hogans, 2017). Escala: 1.5 mm. (B). Dos ejemplares encontrados en *Lobianchia dofleini* (muestra HMD2) (Fig. 1, Tabla 2). c.: centro cefálico, t.: tórax, s.o.: sacos ovíferos. Escala: 1 mm.

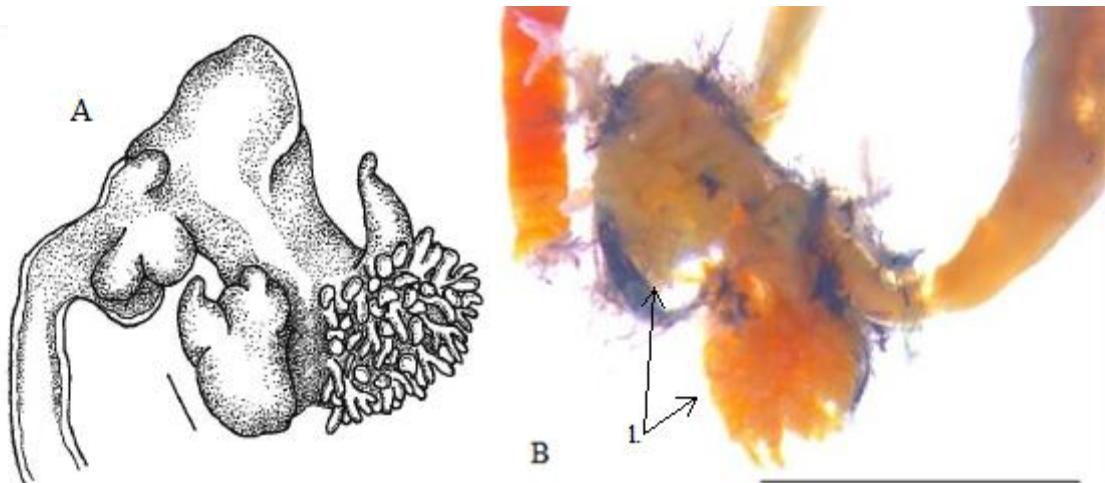


Figura 4 Cefalotórax de *Cardiodectes bellottii*. (A). Individuo *in toto* de *Benthosema glaciale* (tomado de Hogans, 2017). Escala: 0.25 mm. (B). Partes cefálicas de dos individuos embebidas en el mictóforo *Lobianchia dofleini* (muestra HMD2) (Fig. 1, Tabla 2) l.: procesos digitiformes. Escala: 2mm.

La forma redondeada característica del cefalotórax (Fig. 3), los procesos digitiformes (l) (Fig. 4, B) y la presencia de una probóscide característica que se inserta en el hospedador son caracteres diagnósticos de esta especie. El método de anclaje del parásito consiste en lóbulos irregulares (Fig. 4, A y B). El resto del cuerpo corresponde al complejo genital que se vuelve más fino en la parte anterior y se ensancha posteriormente en un largo tronco cilíndrico.

Comentarios

Cardiodectes bellottii se ha registrado en 9 especies de mictófidios en diferentes zonas geográficas: en *Stenobranchius leucopsarus*, en California (Bolin, 1937; United States Fish Commission, 1904), en el mar de Japón (United States Fish Commission, 1906) y en islas del océano Pacífico (United States Fish Commission, 1906). En las mismas zonas del océano Pacífico (islas de Santa Catalina y San Clemente) se han encontrado ejemplares en *Symbolophorus californiensis*, *Tarletonbeania crenularis* y *Nannobranchium ritteri* (Perkins, 1983). En *Lampadena dea*, *Ceratoscopelus townsendi* y *C. warmingii* se ha registrado este copépodo parásito en las islas del Archipiélago de las Marquesas (océano Pacífico) (Boxshall, 2000). En la especie *Diaphus theta* se ha citado en el océano Pacífico (Sakuma *et al.*, 1999). *Cardiodectes bellottii* se ha citado también en el estrecho de Gibraltar (Jungersen, 1910) y en las costas de Irlanda en *Benthoosema glaciale* (Wilson, 1906). Respecto al ciclo vital, este copépodo se ha citado en gasterópodos del género *Janthina* como hospedadores intermediarios de *Cardiodectes* sp. (Ho, 1966), en el mar Mediterráneo, costas de Madagascar y en las indias orientales (Ho, 1966). En la zona macaronésica se han encontrado *Janthina exigua* y *Janthina janthina* (Ávila, 2000). Está claro que este parásito es generalista dentro de los mictófidios. En la región macaronésica, no se había detectado en ninguna especie de mictófidio la presencia de este ectoparásito (Costa *et al.*, 2018), de manera que se establece una nueva localidad.

Ciclo vital

Existe una gran variedad de morfologías y de tamaños de copépodos parásitos, siendo los de esta familia unos de los que presentan mayor tamaño. Se denominan mesoparásitos porque el cefalotórax se encuentra embebido en la musculatura o en parte de la dermis del hospedador definitivo (vertebrados pisciformes), aunque se desconoce cómo logran penetrar la piel del hospedador. Los ciclos de vida de los copépodos parásitos son bastante bien conocidos y pueden incluir uno o dos hospedadores para completar su ciclo; en el caso de la familia Pennellidae hay dos hospedadores (Bush *et al.*, 2001).

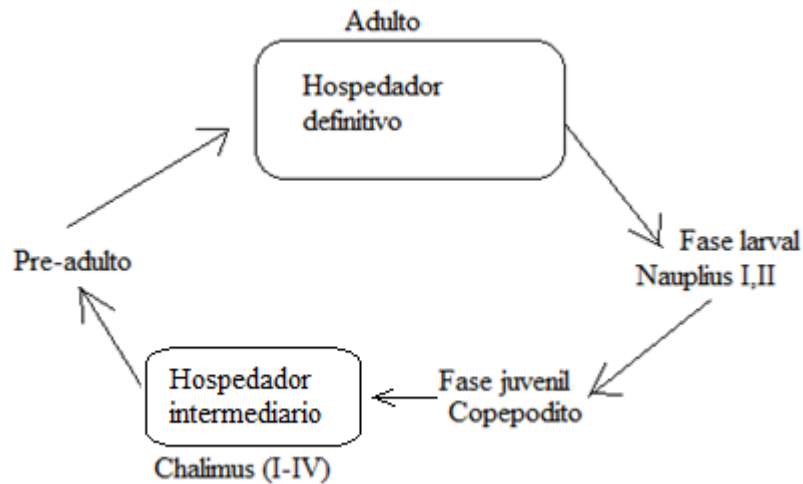


Figura 5 Ciclo vital general de los copépodos parásitos. Las fases de vida que se desarrollan dentro de los hospedadores están en recuadros.

El ciclo vital comprende algunas fases de vida libre y otras en hospedadores intermediarios, hasta llegar al hospedador definitivo (Fig. 5). En la costa sur de California se han encontrado cinco estadios post-embriónicos de *C. bellottii* en la cavidad del manto de siete especies de gasterópodos pelágicos (Perkins, 1983). Gracias a estos descubrimientos se ha podido cerrar el ciclo de este copépodo: los copepoditos de vida libre se insertan en el manto de los gasterópodos (hospedador intermediario) y desarrollan las fases de chalimus (I, II y III) y llegan a la fase pre-adulta en este hospedador (llevándose a cabo la copula). Cada cambio de estado está separado por una muda (Ho, 1966). En este punto se produce la muerte del macho y las hembras abandonan el gasterópodo para buscar el hospedador definitivo. Al encontrar el hospedador definitivo se producen cambios en el cuerpo de la hembra para favorecer el enganche al cuerpo del hospedador (Perkins, 1983).

Lethadena profunda

Filo Platyhelminthes

Subclase Digenea

Suborden Hemiurata Skrjabin & Guschanskaja, 1954

Family Hemiuridae Looss, 1899

Subfamily Lethadeninae Yamaguti, 1971

Género *Lethadena* Manter, 1947

Especie *Lethadena profunda* (Manter, 1934) Manter, 1947

Material examinado

Se encontraron 16 individuos de la especie *Lethadena profunda* en 11 ejemplares de *Ceratoscopelus warmingii* procedentes de dos puntos de muestreo de la zona de Tenerife (muestras TF5 y TF6) (Fig.1, tabla 2). Todos los vermes eran adultos, y la mayoría con huevos en el útero.

Microhábitat

Estos digeneos se encontraron mayoritariamente en el tracto digestivo, particularmente en el esófago. Se detectaron individuos también en la cavidad interna y, en un caso, en el hígado.

Criterios de identificación

Para la identificación de los individuos se utilizaron los criterios descritos en Gibson (2002). Las características morfológicas de esta especie son las siguientes (Fig. 6): el ecsoma está bien desarrollado, sin presencia de espinas. La ventosa oral está bien diferenciada de la ventral. A continuación de la ventosa oral se encuentra la faringe. En la parte superior de la ventosa ventral se encuentra la bolsa del cirro. Los testículos se disponen en oblicuo y son enteros. Las glándulas vitelógenas son simétricas y ovals y se disponen dentro del ecsoma. Esta especie presenta una constricción y un pliegue que favorece la flexión de los individuos.

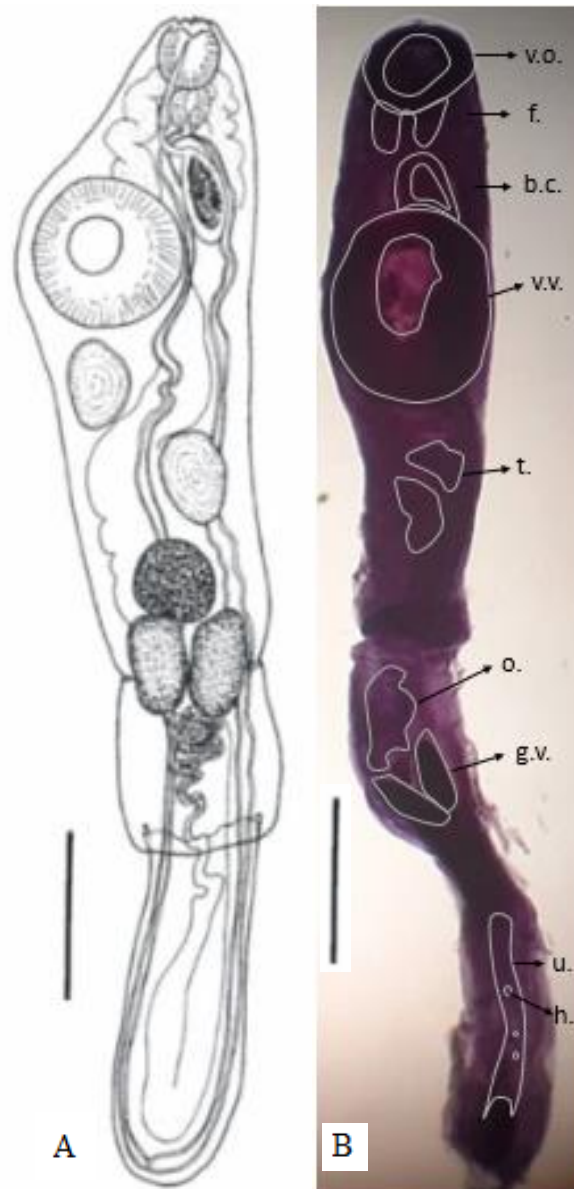


Figura 6 Ejemplares de *Lethadena profunda*. (A). Ejemplar de *L. profunda* encontrada en *Urophycis chesteri* (tomado de Manter, 1947). (B). Ejemplar a la lupa de *L. profunda* encontrada en *C. warmingii* (muestra TF5) (Fig. 1, tabla 2). v.o.: ventosa oral, f.: faringe, b.c.: bolsa del cirro, v.v.: ventosa ventral, t.: testículos, o.: ovario, g.v.: glándulas vitelógenas, u.: útero y h.: huevos. Escala: 500 µm.

Ciclo de vida

El ciclo de vida de los digeneos es heteroxeno y se suele asociar a las estrategias alimentarias de sus hospedadores definitivos. Son ciclos indirectos con uno o más hospedadores intermediarios que varían mucho según la especie y que incluyen tanto fases de vida libre como parásitas (Fig. 7).

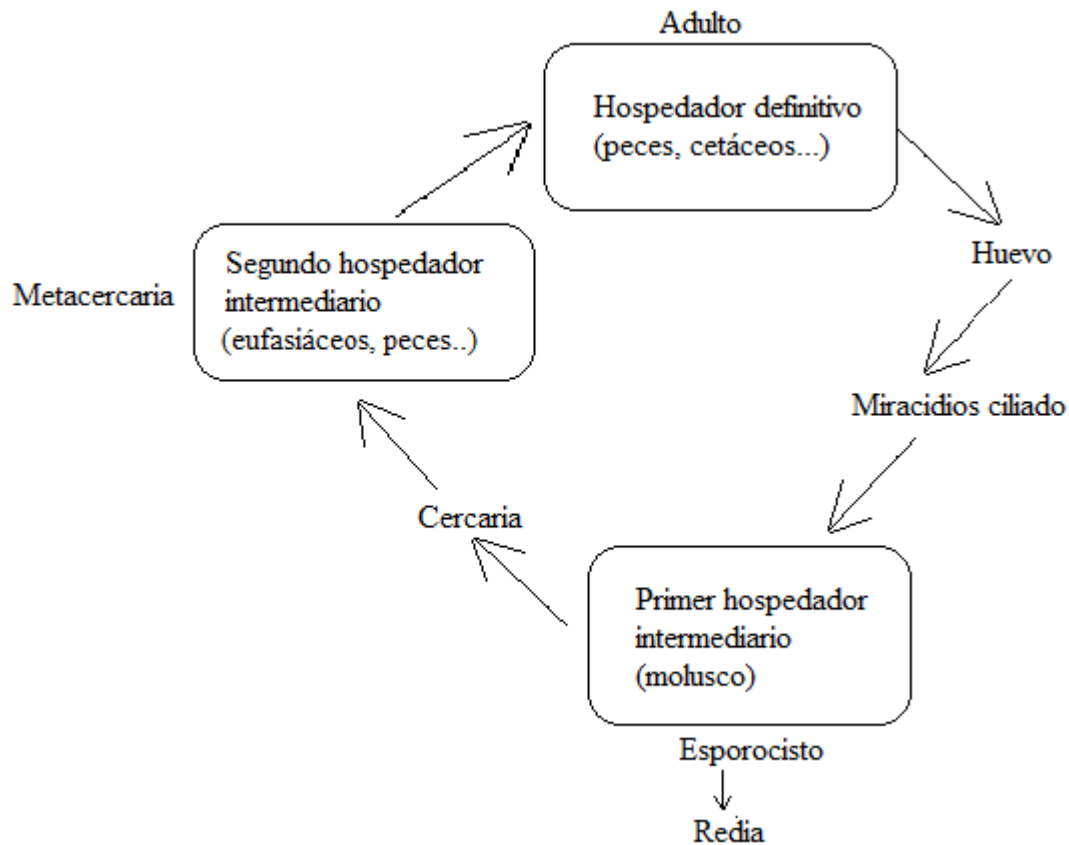


Figura 7 Ciclo de vida generalizado de digeneos. Las fases que se desarrollan en algún hospedador se encuentran al lado de los recuadros.

Normalmente, el primer hospedador intermediario es un molusco, en el que tiene lugar la reproducción asexual del parásito (Bush *et al.*, 2001). El ciclo de vida de *L. profunda* es totalmente desconocido (Klimpel *et al.*, 2010) aunque es esperable que tenga un ciclo heteroxeno cuyos primeros hospedadores intermediarios sean moluscos gasterópodos y como segundos hospedadores intermediarios, invertebrados pelágicos como copépodos, eufasiáceos y teleósteos (Gibson, 2002).

Comentarios

Este endoparásito actúa como generalista de teleósteos de aguas profundas ya que se ha citado en 8 especies de teleósteos. Ha sido detectado en teleósteos de profundidad del orden Gadiformes como *Bathygadus macrops*, en el Golfo de México (Klimpel *et al.*, 2009) y *Phycis chesteri* en el noroeste del Atlántico en Canadá (Gibson, 1996). Dentro del orden Lophiiformes, *L. profunda* se ha registrado en *Cryptopsaras couesii* en la costa Australiana (Klimpel *et al.*, 2009). En mictófidios se ha citado también su presencia en *Notoscopelus resplendens* y en *Ceratoscopelus warmingii* en la costa australiana (Klimpel *et al.*, 2009); estos ejemplares se encontraron en un área batimétrica entre los 183 y 732 m. *Lethadena* sp. se ha citado en *C. warmingii* (Mordivnova, 2000), *Myctophum punctatum* (Klimpel *et al.*, 2008) y *Notoscopelus*

kroyeri (Klimpel *et al.*, 2008) en el Océano Atlántico (dorsal mesoatlántica). Se han encontrado en aguas profundas de la costa este de América del Norte parasitando *Urophycis chesteri* (Gibson, 1996). El presente estudio representa la primera cita en mictófidios *C. warmingii* en la zona Macaronésica de Tenerife y El Hierro.

Anisakidae spp.

Filo: Nematoda Rudolphi, 1808

Superfamily: Ascaroidea Baird, 1853

Family: Anisakidae Skrjabin & Karokhin, 1945

Especies: *Anisakis simplex sensu stricto* (Rudolphi, 1809); *Anisakis brevispiculata* Dollfus, 1966; *Anisakis* (tipo II) sp.; *Pseudoterranova ceticola* Deardorff *et* Overstreet, 1981.

Material examinado

Se encontraron 14 larvas en tercera muda (L3), identificadas como pertenecientes a la familia Anisakidae, en *Bolinichthys* sp. (muestra TF5), *Lepidophanes gausi* (muestra TF3), *Lobianchia* sp. (muestra TF6) e *Hygophum hygomii* (muestra HSN2) (Fig. 1, tabla 2). El análisis molecular y morfológico de los 14 individuos permitió la identificación específica de 5 de ellos: *Anisakis simplex sensu stricto*, *Anisakis brevispiculata*, *Pseudoterranova ceticola* y *Anisakis* tipo II sp.

Microhábitat

Tres ejemplares se encontraron en la cavidad abdominal y dos en la musculatura de *Bolinichthys* sp. (muestra TF5). Un ejemplar se encontró en la musculatura de *Hygophum hygomii* (muestra HSN2) (Fig. 1, tabla 2). En *Lobianchia* sp. (muestra TF6) se encontró un nematodo en la cola, justo debajo de la dermis (Fig. 1, tabla 2). En *Lepidophanes gausi* (muestra TF3) se encontraron dos ejemplares: uno debajo la dermis y otro en la cavidad abdominal (Fig. 1, tabla 2).

Criterios de identificación

Identificación morfológica

Se identificaron todos los individuos por su morfología. Primeramente, se distinguieron los *Anisakis* sp. de *Pseudoterranova* sp.: *Pseudoterranova* sp. tiene la parte caudal muy afilada (Fig. 8), que se pudiera mal interpretar como un mucrón, mientras que *Anisakis* sp. (Fig. 9) no la tiene tan acentuada (Di Azevedo *et al.*, 2015).

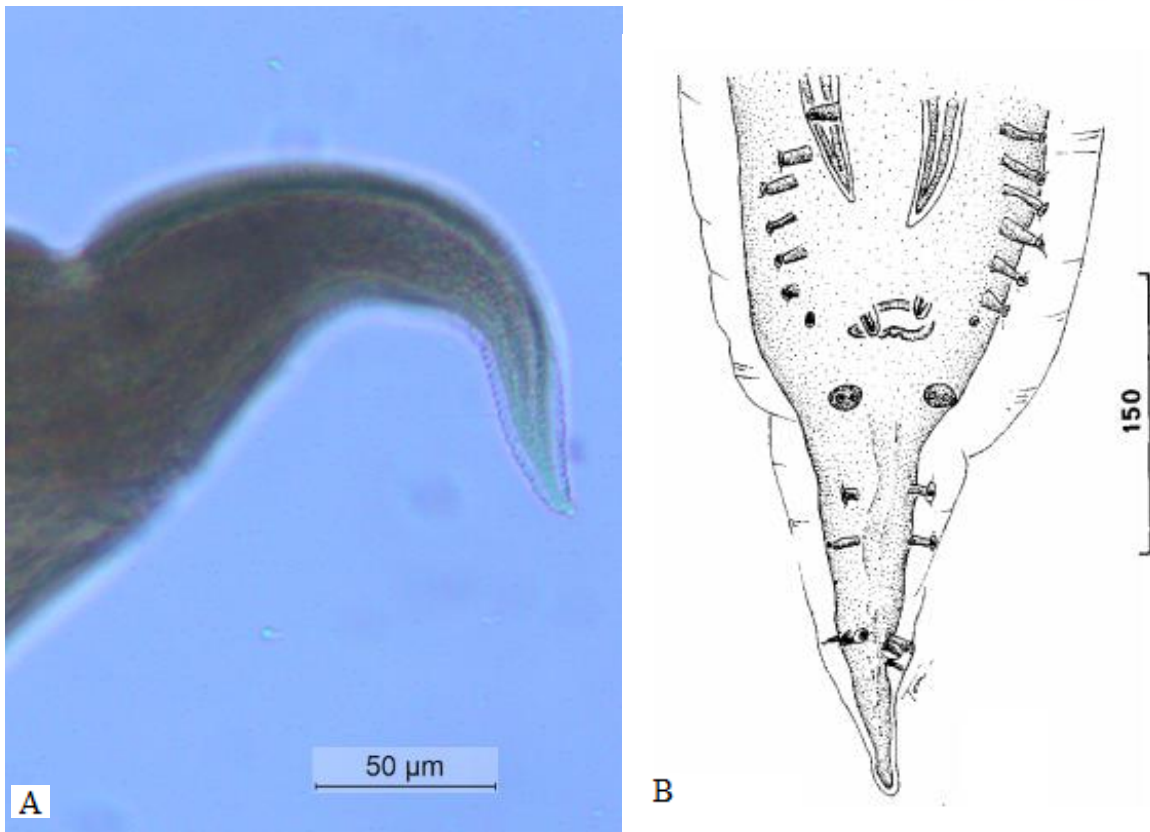


Figura 8 Detalle parte posterior de *Pseudoterranova ceticola*. (A). *P. ceticola* (muestra 11.3) (Tabla 4 y apéndice 2) encontrada en la especie *Bolinichthys* sp. (muestra TF5) (Fig. 1, tabla 2). (B). Especimen tipo descrito como *P. ceticola* (tomado de Deardroff y Overstreet, 1981). Escala: 150 µm.



Figura 9 Parte posterior de *Anisakis paggiae* (tomado de Di Azevedo *et al.*, 2015). Escala 100µm.

Por otro lado, se tuvo en cuenta también la forma de los ciegos intestinales de los individuos siendo esto otro carácter que favorece la distinción entre *Pseudoterranova* sp. (Fig. 11 y 12) y *Anisakis* sp. (Fig. 10).

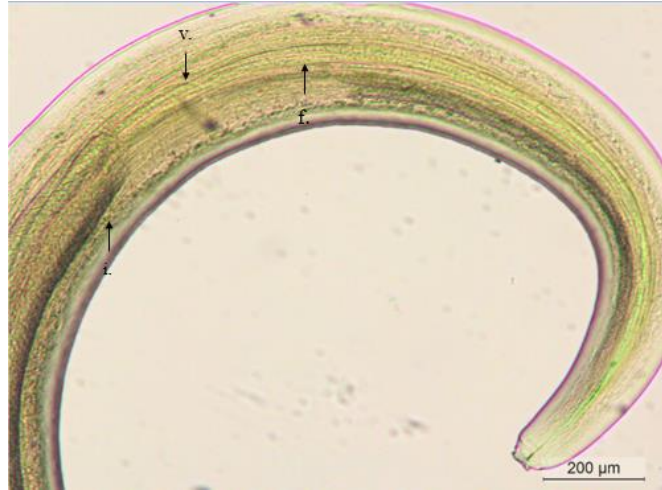


Figura 10 Detalle de la parte posterior de *Anisakis* tipo II sp. en la que se evidencia la faringe (f.), el principio del ventrículo (v.) y el ciego intestinal (i.) de la muestra 1.1 (Apéndice 2) encontrada en *Bolynichthys* sp. (muestra TF5) (Fig. 1, tabla 2).

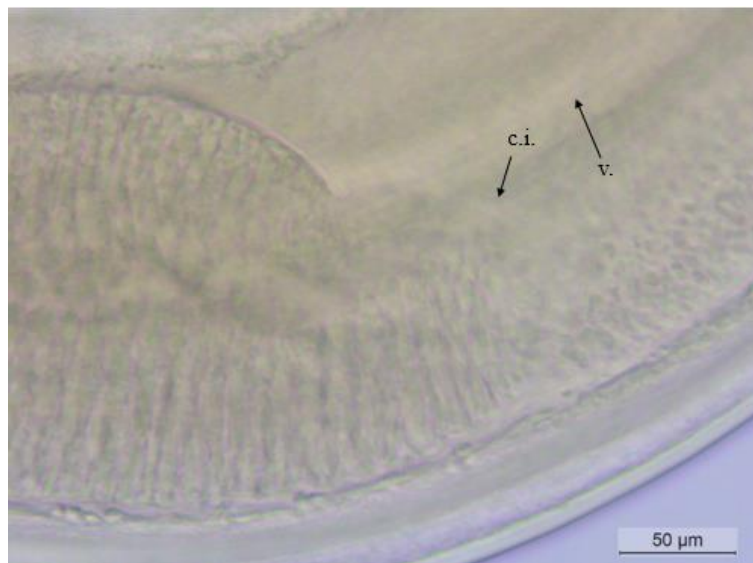


Figura 11 Detalle del comienzo del ventrículo (v.) y del final del ciego intestinal (c.i.) de *Pseudoterranova c.f. ceticola* encontrada en *Bolinichthys* sp. (muestra TF5) (Fig. 1, tabla 2).

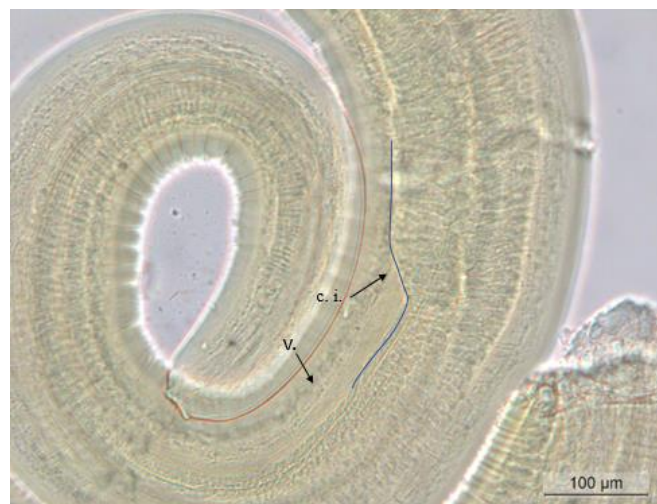


Figura 12 Detalle de la parte anterior de *Pseudoterranova ceticola* (muestra 11.3) (Tabla 4 y apéndice 2), encontrada en *Bolinichthys* sp. (muestra TF5) (Fig. 1, tabla 2), especie determinada mediante análisis moleculares. Es un detalle del ventrículo (v.) y del ciego intestinal (c.i.).

Además, la forma del ventrículo de este ejemplar (Fig. 10), de corte oblicuo, corrobora que sea un *Anisakis* de tipo II.

Las larvas de *Anisakis* se identificaron de acuerdo con Berland (1963), en *Anisakis* sp. tipo I o *Anisakis* sp. tipo II. Todas se asignaron al tipo II, tal y como se explica a continuación.

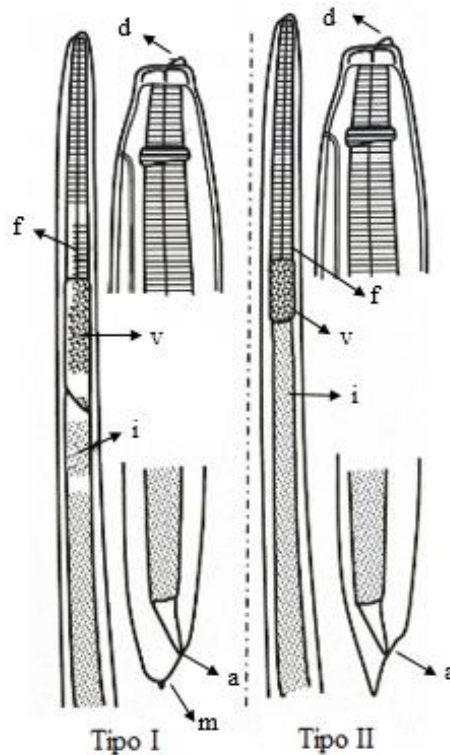


Figura 13 Esquema de larva tipo I y tipo II de *Anisakis* spp.: d.: diente perforante, f.: faringe, v.: ventrículo, i.: intestino, a.: ano y m.: mucrón. Imagen cedida por: Francisco Esteban Montero Royo.

Para diferenciar una larva de tipo I de una de tipo II (Fig. 13), hay dos caracteres principales y más visibles: la presencia o ausencia de mucrón (estructura cónica en la parte posterior del soma del parásito) (Fig. 13) y la forma del ventrículo. En la larva de tipo I el mucrón se encuentra en la porción terminal del soma redondeado del nematodo, mientras que en el caso de la larva de tipo II el soma termina en forma alargada (Fig. 13). La forma del ventrículo también varía notablemente: en el caso de la larva de tipo I es oblicua, mientras que en la II es horizontal. En las figuras 14 y 15 se observa la ausencia de mucrón, típica de las larvas de *Anisakis* tipo II; de manera que esta muestra se ha catalogado como tal, al igual que todas las otras que presentan la misma morfología.

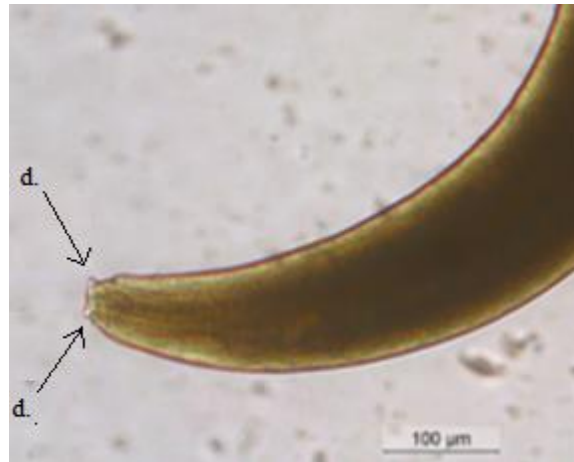


Figura 14 Detalle de parte anterior de *Anisakis* sp. tipo II encontrada en *Bolinichthys* sp. (muestra TF5) (Fig. 1, tabla 2) de la muestra 9 (Apéndice 2) donde se observan los dientes perforantes de una larva tipo II.



Figura 15 Detalle de parte posterior de *Anisakis* sp. tipo II (sin mucrón) encontrada en *Bolinichthys* sp. (muestra TF5) (Fig. 1, tabla 2) de la muestra 9 (Apéndice 2).

En esta imagen (Figura 15) se observa la ausencia de mucrón, típica de las larvas de *Anisakis* tipo II; de manera que esta muestra se ha catalogado como tal, al igual que todas las otras que presentaron la misma morfología.

Identificación molecular

De los catorce individuos que se analizaron, solamente 5 pudieron ser identificados mediante análisis molecular (Tabla 3).

Tabla 3 Número de acceso en GeneBank (Nº de acceso), especie hospedadora, longitud de secuencia, y especies detectadas usando las secuencias Cox2 del ADNmt de *Anisakis* spp. recogidas de dos especies de mictófidis de las Islas Canarias. Porcentaje de identidad (% Identity) y secuencia problema (%QC) muestran la similitud entre la secuencia presentada y la secuencia de la base de datos. El nombre de la muestra de la primera columna de esta tabla hace referencia a la figura 16 de las relaciones filogenéticas.

Muestra	Nº de acceso	Especie hospedadora	Long. sec. (bp)	Especies	% Identidad	% QC
5	DQ116435.1	<i>Bolinichthys</i> sp.	1022	<i>Pseudoterranova ceticola</i>	97.2	99
4	MF358545.1	<i>Lepidophanes gausi</i>	1072	<i>Anisakis simplex (complex)</i>	99.16	100
3	KJ785281.1	<i>Lepidophanes gausi</i>	1072	<i>Anisakis brevispiculata</i>	99.32	96
11.3	DQ116435.1	<i>Bolinichthys</i> sp.	926	<i>Pseudoterranova ceticola</i>	97.76	99
1.1	DQ116435.1	<i>Bolinichthys</i> sp.	1022	<i>Pseudoterranova ceticola</i>	97.2	99

Los resultados del análisis filogenético se muestran en la Fig. 8 puede verse que las especies problema se agrupan con los taxones indicados en la Tabla 3. Los resultados muestran que la identificación molecular es congruente con la asignación morfológica previa en el caso de esas cinco especies. Cabe señalar, además que *Pseudoterranova ceticola* forma un taxón parafilético con respecto a las especies de *Anisakis*.

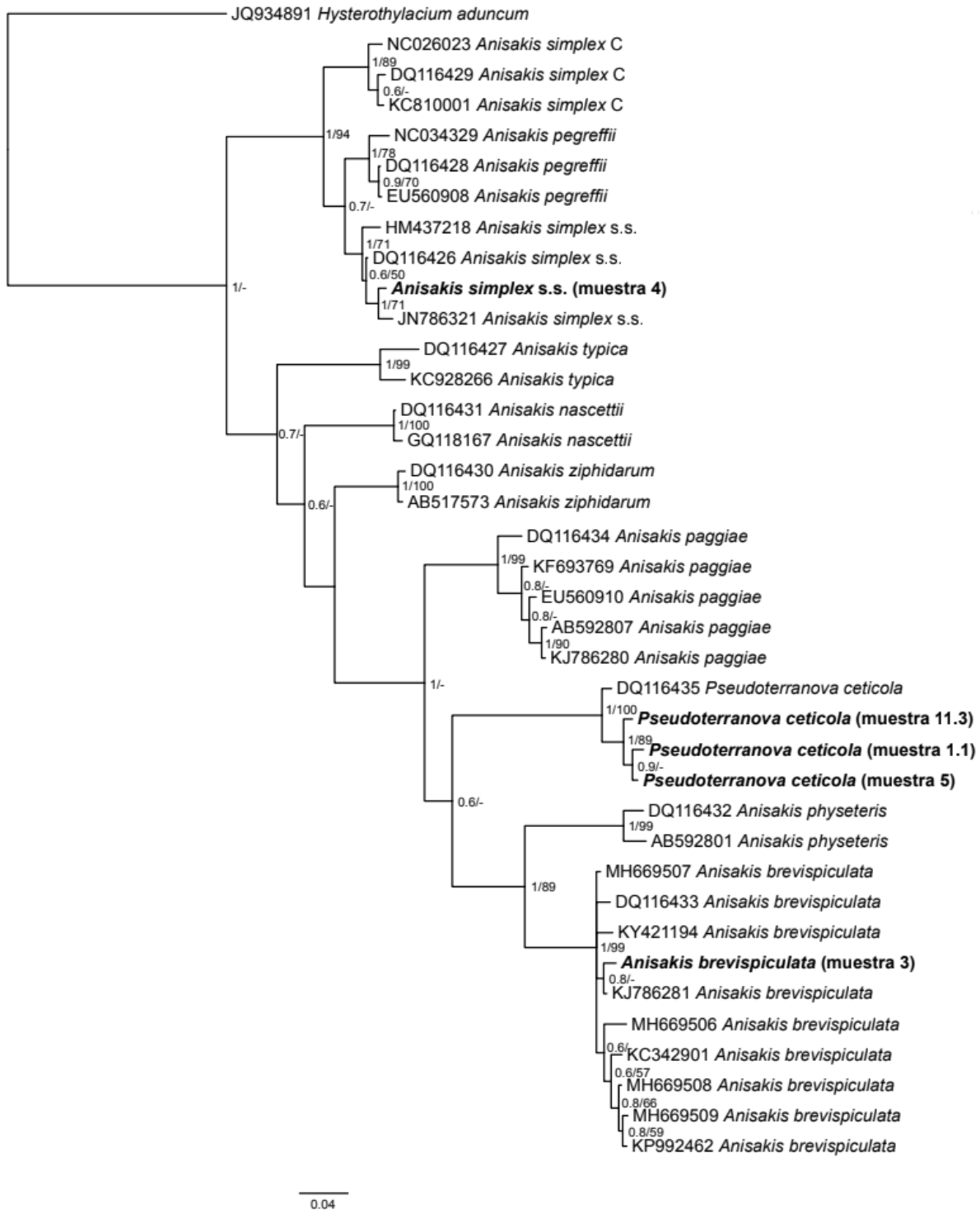


Figura 16 Relaciones filogenéticas inferidas desde las secuencias de ADNmt cox2 del género de *Anisakis*, incluyendo las cinco muestras de mictófididos recogidas en el océano Atlántico en la zona macaronésica (marcadas en negrita y acompañados por el número correspondiente de la muestra: 1.1, 5 y 11.3 de *Bolinichthys* sp., 3 y 4 de *Lepidophanes gausi*) (Apéndice 1). Este árbol filogenético ha sido realizado integrando los resultados dados por el árbol de Máxima Verosimilitud y de Inferencia Bayesiana. Los valores de soporte en cada nodo están expresados como probabilidades posteriores “(de la Inferencia Bayesiana) / bootstrap (de máxima verosimilitud)”. Los valores de Inferencia Bayesiana aceptados son los de probabilidades posteriores de >0.9 y valores de Bootstrap (n=1000) >80. La escala representa el número de sustituciones por cada posición de nucleótido.

Ciclo de vida

Los anisákidos tienen un ciclo vital complejo e indirecto que incluye varios hospedadores intermediarios (Fig. 17).

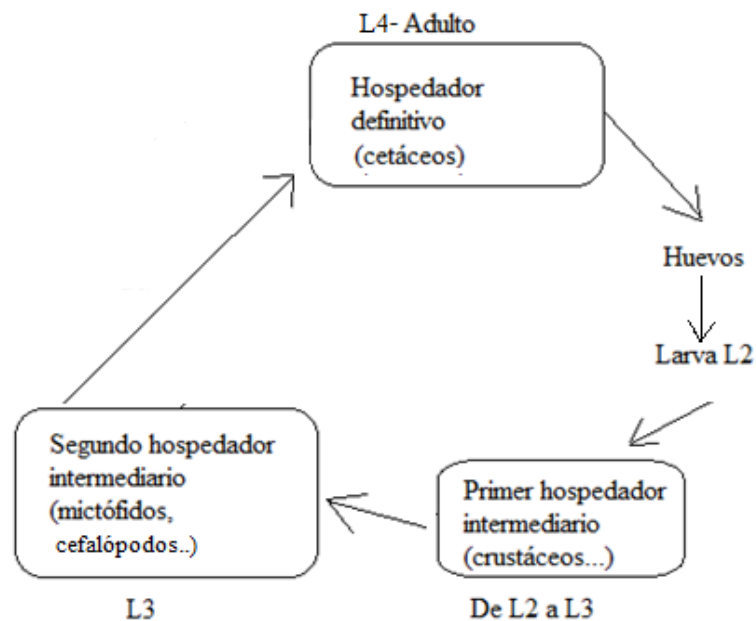


Figura 17 Ciclo vital general de anisákidos. Las fases dentro de los recuadros son las que se desarrollan en los hospedadores.

El hospedador definitivo mediante defecación libera los huevos al medio, en el cual éstos maduran por la acción de la temperatura del agua, pasando por la fase de L1, y eclosionan en forma de larva L2. Posteriormente, necesita algunos hospedadores intermediarios: los primeros son crustáceos, en los cuales las larvas pasan de L2 a L3, y los segundos (y sucesivos) cefalópodos y teleósteos, en los cuales las larvas no sufren mudas, actuando como hospedadores paraténicos (Klimpel y Palm, 2011). Los crustáceos transmiten el parásito mediante cadena trófica a los segundos hospedadores intermediarios (paraténicos) que a su vez entrarán a través de la dieta en los hospedadores definitivos. En estos últimos se llevará a cabo la muda del parásito de L3 a L4 y, finalmente, a adulto (Klimpel *et al.*, 2004; Mattiucci y Nascetti, 2008; Klimpel y Palm, 2011). Los ciclos de vida de los anisákidos son muy variados e, incluso, pueden cambiar de una zona a otra (Klimpel *et al.*, 2004) o entre localidades cercanas (Cabrera *et al.*, 2018).

Comentarios

Pseudoterranova ceticola es una de las siete especies de su género aceptadas actualmente (*P. azarasi*, *P. bulbosa*, *P. cattani*, *P. decipiens*, *P. kogidae* y *P. krabberi*). De estas especies, *P. ceticola*, *P. decipiens* y *P. kogidae* son las que parasitan cetáceos, mientras que el resto parasitan principalmente pinnípedos (Arizono *et al.*, 2011; Lunneryd *et al.*, 2014; Zhu *et al.*, 2002). En específico se ha visto que *P. ceticola* tiene como hospedadores definitivos *Kogia breviceps* y

Kogia sima (Abollo y Pascual, 2002): se ha registrado en *K. breviceps* en las costas de Galicia (España) y Sur de África (Mattiucci *et al.*, 2001), en el estómago de *K. breviceps* en la costa francesa (Dollfus, 1966) y en el estómago de *K. sima* en la costa de Mississippi (Gunter y Overstreet, 1974) y de un ejemplar varado en el Golfo de México (Deardroff y Overstreet, 1981). Esta especie ha sido citada en la región macaronésica en el tiburón perro, *Centrophorus squamosus* (Costa *et al.*, 2018), pero no hay registros en mictófididos en dicha zona. La presencia de *P. ceticola* en *Bolinichthys* sp. es un nuevo registro.

En el caso de *Anisakis* spp., hay 9 especies aceptadas, entre las cuales se encuentran *Anisakis simplex* (*sensu stricto*) y *Anisakis brevispiculata*, que han sido registradas en este estudio. Cabe destacar la dificultad de identificación morfológica de los adultos de este complejo de *Anisakis* ya que está formado por especies crípticas (Klimpel *et al.*, 2008). Por ello se ha visto la necesidad de distinguir entre dos clados (Mattiucci y Nascetti, 2008): por un lado, el complejo de *Anisakis simplex*, cuyas larvas se consideran de tipo I (*A. simplex* (s.s.) (Rudolphi, 1809 det. Krabbe, 1878), *A. simplex* C y *A. pegreffii* Campana-Rouget y Biocca, 1955 además de las especies *A. typica* (Diesing, 1860) Baylis, 1920, *A. nascettii* Mattiucci *et al.*, 2009, y *A. ziphidarum* Paggi *et al.*, 1988) y que parasitan a delfínidos (Klimpel *et al.*, 2010), y por el otro, un complejo de *A. physeteris*, cuyas larvas son de tipo II (*A. physeteris* (Baylis, 1923), *A. brevispiculata* Dollfus, 1966 y *A. paggiae* Mattiucci *et al.*, 2005) que parasitan cetáceos. En el caso de *Anisakis simplex sensu stricto*, perteneciente al clado I, se han encontrado una gran variedad de hospedadores intermediarios paraténicos en la familia Myctophidae (Tabla 4) además de otros teleósteos y en tiburón perro (*Centrophorus squamosus*) (Costa *et al.*, 2018).

Tabla 4 Especies de mictófididos en las que se ha citado *Anisakis simplex*, sus localidades (- indica que no se ha especificado la localidad) y sus respectivas referencias. La información ha sido extraída de Klimpel *et al.* (2009).

Especies	Localidad	Referencias
<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Diaphus</i> sp.		Cabrera <i>et al.</i> , 2008
<i>Diaphus dumerilii</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Diaphus fragilis</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Diaphus holti</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Diaphus perspicillatus</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Diaphus suborbitalis</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Electrona carlsbergi</i>	-/Antártica	Mordvinova, 2000; Rohde, 2008
<i>Electrona paucirastra</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Electrona risso</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Gymnoscopelus bolini</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Gymnoscopelus nicholsi</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Hygophum hanseni</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Hygophum hygomii</i>	-	Mordvinova, 2000

<i>Hygophum macrochir</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Hygophum reinhardtii</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Hygophum taaningi</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Lampanyctus nobilis</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Lampadena dea</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Lampichthys procerus</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Metelectrona ventralis</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Myctophum affine</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Myctophum nitidulum</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Myctophum punctatum</i>	Dorsal mesoatlántica	Klimpel <i>et al.</i> , 2008
<i>Notoscopelus kroyeri</i>	Dorsal mesoatlántica	Klimpel <i>et al.</i> , 2008
<i>Notoscopelus resplendens</i>	-	Mordvinova, 2000

En este estudio se ha visto la presencia de *A. simplex* s.s. en *Lepidophanes gausi*, marcando un nuevo registro de encuentro en esta especie de mictófido.

Anisakis brevispiculata, que pertenece al clado (o tipo) II, parasita principalmente kógidos, particularmente *Kogia breviceps* y *Kogia sima* (Abollo y Pascual, 2002). *A. brevispiculata* se encontró en el estómago de *K. breviceps* en la costa francesa (Dollfus, 1966). En el caso de *A. brevispiculata*, se desconocen cuáles pueden ser los hospedadores intermediarios (Mattiucci y Nascetti, 2006). Se ha citado la presencia de *A. brevispiculata* en la merluza europea, *Merluccius merluccius*, en la costa noroeste de África (Mattiucci *et al.*, 2000) y en sable negro, *Aphanopus carbo*, en la región macaronésica (Costa *et al.*, 2018). Se ha registrado en este estudio por primera vez la presencia de *A. brevispiculata* en *Lepidophanes gausi*.

Filo Acanthocephala

Los acantocéfalos son un grupo de parásitos cuyo estado adulto se halla exclusivamente en el intestino, raramente el estómago, de vertebrados, y presentan una morfología peculiar. El cuerpo se divide en dos partes principales: el prosoma y el tronco. En el prosoma se encuentra el órgano usado para fijarse al tejido del hospedador definitivo: la probóscide. Esta está provista de ganchos (muchos de los cuales poseen raíces desarrolladas) y espinas características en tamaño y forma de cada especie. Este órgano es retráctil y funciona por la presión hidráulica que se crea con el sistema lagunar; es fundamental la presencia de otras estructuras peculiares, los lemniscos, para el control de este sistema de presiones. La probóscide, una vez invaginada, queda alojada en un receptáculo. El cuello se distingue por no tener espinas ni ganchos. En el tronco se encuentran los órganos reproductores, excretores y el receptáculo. Esta porción de cuerpo varía según la especie: puede tener espinas o pliegues (Bush *et al.*, 2001). Los individuos de esta especie no tienen aparato digestivo, alimentándose a través de la superficie corporal.

Bolbosoma sp.

Clase Palaeacanthocephala Meyer, 1931

Orden Polymorphida Petrochenko, 1956

Familia Polymorphidae Meyer, 1931

Género *Bolbosoma* Porta, 1908

Material examinado

Se ha encontrado un solo individuo de este filo en *Lobianchia dofleini* (HMD2) (Fig. 1, tabla 2).

Microhábitat

Un cistacanto (fase larvaria) se encontró en la cavidad abdominal, con la probóscide profundamente invaginada en el receptáculo.

Criterios de identificación

Se identificó como perteneciente a la familia Polymorphidae el patrón de espinación troncal. El ejemplar recolectado se identificó como perteneciente al género *Bolbosoma* por la forma bulbosa del tronco anterior y la presencia característica de dos campos de espinas (Fig. 22) en dicha región.



Figura 18 Parte anterior (prosoma y parte anterior del tronco) con probóscide invaginada dentro del receptáculo del ejemplar de acantocéfalo encontrado en *L. dofleini* (muestra HMD2) (Fig. 1, tabla 2).

Este ejemplar (Fig. 18) es alargado y presenta espigas en la parte anterior. Este ejemplar mide 7.68 mm.

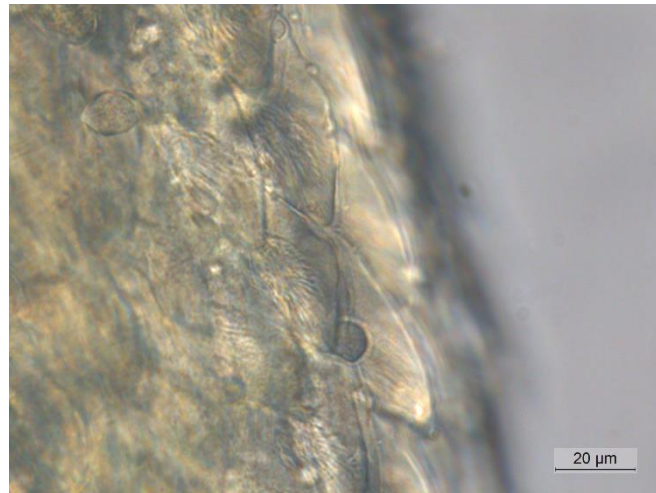


Figura 19 Espinas en la parte anterior del cuerpo de *Bolbosoma* sp. encontrado en *L. dofleini* (muestra HMD2) (Fig. 1, tabla 2).

El ejemplar recolectado en este estudio (Fig. 18), la probóscide se encuentra a medio invaginar, mostrando en la parte superior del cuerpo una gran cantidad de espinas (Fig. 19). Por otra parte, otro rasgo que destaca es la falta de espinas entre los dos campos de espinas (1 y 2, fig. 20) y esta distancia es de 0.18 mm. Los lemniscos tienen forma de hoja.



Figura 20 Zona desde el cuello de la probóscide de *Bolbosoma* sp. en *Lobianchia dofleini* (muestra HMD2) (Fig. 1, tabla 2) hasta el segundo campo de espinas; se han remarcado las espinas para hacerlas más visible al igual que los límites de los campos. C.: cuello de la probóscide, e.: espacio entre el cuello y una constricción, c.e.: constricción, 1: primer campo de espinas, o.: espacio entre los dos campos de espinas, 2: segundo campo de espinas.

En este ejemplar tiene el primer campo de espinas (1, Fig. 20) con una longitud de 0.26 mm y el segundo campo de espinas (2, Fig. 20) mide 0.99 mm.

La probóscide tiene 9 filas longitudinales de 15 ganchos cada una (Fig. 21), lo cual no coincide con ninguna de las otras especies descritas del género *Bolbosoma*.

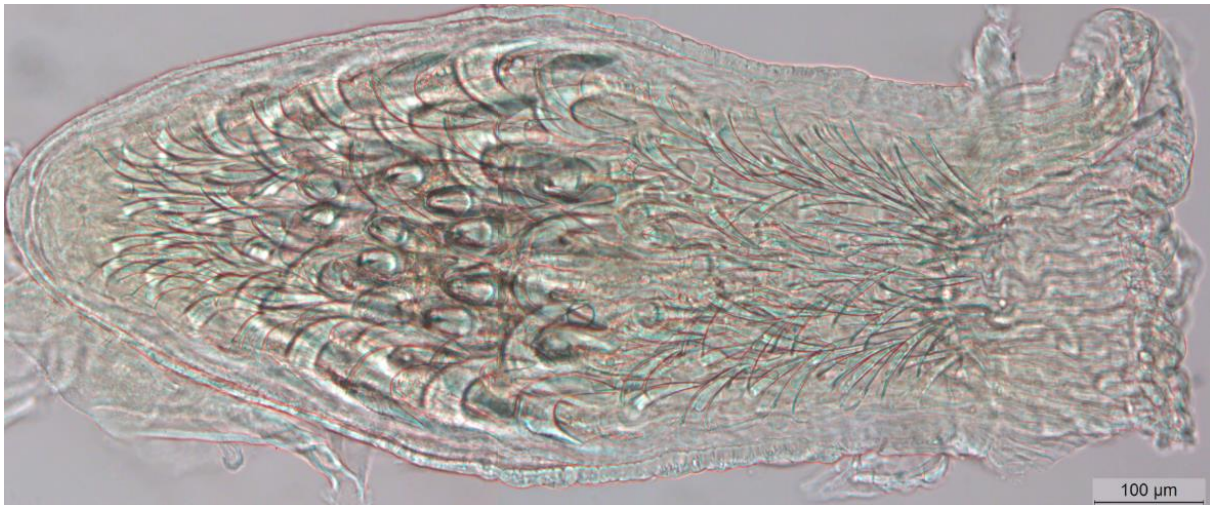


Figura 21 Probóscide de *Bolbosoma* sp. en *Lobianchia dofleini* (muestra HMD2) (Fig. 1, tabla 2) invaginada y aislada del resto del cuerpo.

Respecto a los ganchos de la probóscide, se establece un patrón. Los primeros seis ganchos son aproximadamente del mismo tamaño (Tabla 5) y de apariencia espiniforme (sin raíz) (Fig. 21), pero los restantes cinco ganchos hasta el ápice poseen una raíz bien desarrollada. A partir del gancho número 13 hay una disminución de la anchura, pero manteniendo la misma longitud de los ganchos más grandes (Tabla 5). La longitud del receptáculo es de 1.55 mm y la anchura 0.2 mm.

Tabla 5 Medidas de los ganchos de la probóscide (se excluye la raíz), numeradas desde el primero de la base de la probóscide hasta la zona apical del ejemplar de *Bolbosoma* sp. recogido de *Lobianchia dofleini* (Fig. 1, tabla 2).

Nº gancho	Anchura (µm)	Longitud (µm)
1	20	100
2	30	130
3	30	130
4	40	110
5	40	130
6	70	130
7	60	130
8	50	120

9	30	90
10	20	100
11	20	110
12	20	100
13	20	100
14	20	110
15	20	100

Comentarios

El ejemplar examinado exhibe una combinación de rasgos que no permite asignarlo a ninguna de las 12 especies actualmente incluidas en el género *Bolbosoma*. Estos rasgos son principalmente tres y se mantienen fijos a lo largo del desarrollo (tanto en cistacanto como en adulto): el número de filas de ganchos y de los ganchos por fila, el número de ganchos de la fila sin raíz y el patrón de espinación corporal (Hernández-Orts *et al.*, 2012).

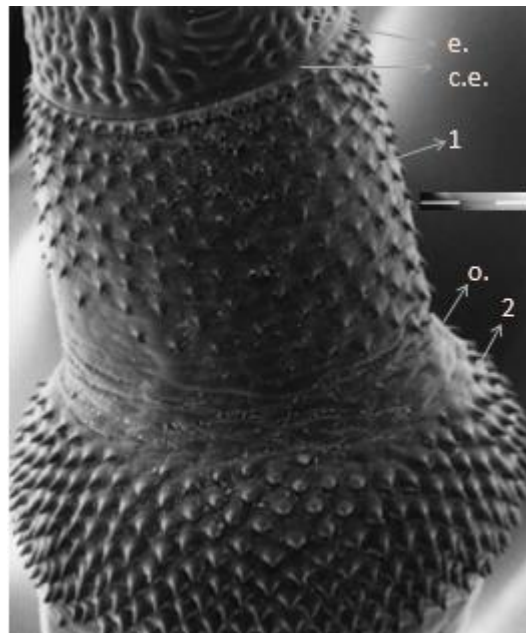


Figura 22 Porción anterior del tronco de *Bolbosoma vasculosum*, donde se ven las espinas en dos collares (71,4 mm) (tomado de Costa *et al.*, 2000). C.: cuello de la probóscide, e.: espacio entre el cuello y una constricción, c.e.: constricción, 1: primer campo de espinas, o.: espacio entre los dos campos de espinas, 2: segundo campo de espinas. Escala 71.4 μ m.

La especie *Bolbosoma vasculosum* (Fig. 22) tiene las mismas zonas corporales, en especial la constricción (c.e.) con una distancia entre los dos campos de espinas que mide 0.99 mm. Nuestro ejemplar tiene las mismas subdivisiones del cuerpo que *B. vasculosum* pero el patrón de ganchos difiere considerablemente de las 9 filas longitudinales de 15 ganchos cada una de este ejemplar; tiene entre 16 y 20 filas longitudinales de 8-9 ganchos cada una, teniendo los primeros cuatro ganchos raíces (Costa *et al.*, 2000).

Los lemniscos no eran cortos ni aplastados, típico de *B. balaenae* (Petrocenko, 1958; Zdzitowiecki, 1991; Delyamure, 1955), sino en forma de hoja, además de tener 24 filas longitudinales de 8 ganchos cada una de los cuales del número 1 al 6-7 muy grandes y con raíz y el número 8 más pequeño (Petrocenko, 1958; Zdzitowiecki, 1991; Delyamure, 1955). El patrón de espinación corporal también difiere ya que solamente la parte anterior del bulbo presenta 6 filas de espinas y el resto no (Petrocenko, 1958; Zdzitowiecki, 1991; Delyamure, 1955).

Por otro lado, la especie *B. turbinella* presenta un número de filas longitudinales y ganchos diferente al ejemplar recolectado (19-20 filas longitudinales de 6 a 7 ganchos cada una) en este trabajo además de tener los ganchos del centro más curvos que el resto y un patrón de espinación del bulbo caracterizado por espinas grandes apoyadas sobre tubérculos cuticulares (Petrocenko, 1958). *B. turbinella*, asimismo, ha sido encontrada solamente en el hemisferio sur (Petrocenko, 1958; Zdzitowiecki, 1991; Delyamure, 1955).

Los ejemplares de la especie *B. bobrovoi* presentan forma espiralada, tiene la parte anterior del bulbo con espinas largas y una disposición de los ganchos diferente a nuestro ejemplar (14-16 filas longitudinales de 4-5 ganchos cada una) (Delyamure, 1955); los primeros 5 ganchos presentan raíz mientras que el resto no la tienen (Petrocenko, 1958).

En el caso de *B. brevicolle*, los individuos no tienen la constricción bien marcada entre el espacio sin espinas del cuello y el primer campo de espinas, además de tener el patrón de espinación diferente el ejemplar analizado (17 filas de espinas pequeñas y 3 filas centrales más grandes) en este trabajo, no coincide el número de filas longitudinales de ganchos ni el número de estos (16-25 filas longitudinales de 5-8 ganchos cada una) (Petrocenko, 1958; Zdzitowiecki, 1991; Delyamure, 1955).

B. capitatum tiene de 16 a 18 filas longitudinales de 8-9 ganchos cada una: los ganchos centrales son los más grandes (Amin y Margolis, 1998). En esta especie la parte anterior y mediana del bulbo está cubierta por espinas que conectan con la parte ventral (Petrocenko, 1958).

La especie *B. hamiltoni*, se diferencia de la examinada en este estudio por el patrón de los ganchos de la probóscide (24 filas longitudinales de 7-8 ganchos): los primeros están bien formados, pero más finos y con raíz más débiles que el resto de los ganchos, los centrales de mayor tamaño y los posteriores espiniformes (Petrocenko, 1958; Zdzitowiecki, 1991; Delyamure, 1955). *B. nipponicum* tiene la probóscide coniforme y 17-23 filas longitudinales de 5-6 ganchos y solamente la parte anterior del bulbo presenta espinas (Delyamure, 1955).

B. caeniforme también difiere en el número de las filas longitudinales, teniendo 18 filas longitudinales de 6 ganchos: los primeros 5 bien desarrollados y el sexto sin raíz (Petrocenko, 1958).

Otra especie de la que difiere el ejemplar encontrado en este estudio es *B. heteracanthis*: su parte anterior es cónica con espinas, además la probóscide tiene 18 filas longitudinales de 8 ganchos. Los primeros ganchos más alargados seguidos por otros más grandes y curvados, en ambos casos con raíces fuertes, y posteriormente otros ganchos desprovistos de raíz (Petrocenko, 1958).

Finalmente, *B. tuberculata*, como su epíteto específico describe, presenta tubérculos en la parte bulbar del cuerpo, un número de filas longitudinales (entre 24 y 27) diferentes al igual que de ganchos que las forman (7-8 ganchos) (Skryabin, 1970; Petrocenko, 1958) y con espinas (las anteriores de menor tamaño que las posteriores) recubriendo toda la zona prebulbar hasta la mitad del bulbo (Petrocenko, 1958).

Por ello, después de haber contrastado el ejemplar encontrado con todas estas especies, se puede considerar que sea una especie nueva.

Bolbosoma sp., se ha encontrado en mictófidios y en teleósteos de profundidad (Tabla 6). *B. hamiltoni* Baylis, 1929, *B. capitatum* Linstow, 1880, *B. balaenae* Gmelin, 1790, *B. nipponicum* Yamaguti, 1939, *B. brevicolle* Malm, 1867 y *B. bobrovi* Krotov & Delamure, 1952 han sido encontrado en el intestino de mamíferos marinos (Meyer, 1932; Petrochenko, 1958), mientras que *B. caeniforme* and *B. heteracanthis* (Heitz, 1920) parasitan salmónidos y *B. vasculosum* Rudolphi, 1819 se ha detectado en delfínidos y teleósteos (Costa *et al.*, 2000).

Tabla 6 Especies de teleósteos meso y batipelágicos en la que se ha citado *Bolbosoma* sp., sus localidades (- indica que no se ha especificado la localidad) y sus respectivas referencias. La información ha sido extraída de Klimpel *et al.* (2009).

Especie	Localidad	Referencia
<i>Beryx splendens</i>	Palau y Filipinas, Océano Pacífico	Kovalenko, 1981
<i>Gempylopus serpens</i>	Océano Pacífico	Kovalenko, 1981
<i>Polymixia japonica</i>	Océano Pacífico	Kovalenko, 1981
<i>Diaphus perspicillatus</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Myctophum punctatum</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Lepidopus caudatus</i>	Great Meteor Bank, Océano Atlántico	Klimpel <i>et al.</i> , 2006
<i>Scopelopsis multipunctatus</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Aphanopus carbo</i>	Costa de Madeira, Océano Atlántico	Costa <i>et al.</i> , 1996
<i>Malacocephalus laevis</i>	New South Wales, Océano Pacífico	Heath, 1989
<i>Notocopelus resplendens</i>	New South Wales, Océano Pacífico	Heath, 1989
<i>Paraulopus nigripinnis</i>	Océano Pacífico	Heath, 1989
<i>Thyrsitoides marleyi</i>	Costa de Mozambique, Océano Índico	Reimer, 1984

Los posibles hospedadores definitivos de esta nueva especie son desconocidos, sin embargo, se puede ver como en el género *Bolbosoma* la mayoría de las especies se decantan por mamíferos marinos. *B. bobrovoi* tiene registro de parasitación en el oso marino ártico (*Callorhinus ursinus*), en el león marino de Steller (*Eumetopias jubatus*) (Dailey y Brownell, 1972; Delyamure, 1955; King, 1964) y *B. nipponicum* en la foca ocelada (*Pusa hispida*), en el león marino de Steller (*Eumetopias jubatus*) y en misticetos como el rorcual común (*Balaenoptera physalus*) y el aliblanco (*Balaenoptera musculus*) (King, 1964; Yamaguti, 1939 y 1963). Por otro lado, *B. capitatum* (anteriormente, *B. physeteris*) se ha encontrado parasitando en una gran variedad de cetáceos: orcas (*Orcinus orca*), cachalotes (*Physeter macrocephalus*), ballena piloto (*Globicephala melas*), falsa orca (*Pseudorca crassidens*) y delfín de dientes rugosos (*Steno bredanensis*) (Baylis, 1929; Baylis, 1932; Dailey y Brownell, 1972; Delyamure, 1955; Yamaguti, 1963). Esta tendencia a parasitar cetáceos misticetos se puede ver también en *B. hamiltoni*, que se centra en rorcual azul (*Balaenoptera musculus*) y el común (*Balaenoptera physalus*) (Baylis, 1929), y en *B. turbinella* que parasita yubarta (*Megaptera novaeangliae*), ballena franca glacial (*Eubalaena glacialis*) (Delyamure, 1955), entre otros.

Ciclo vital

El ciclo de vida general (Fig. 23) de los acantocéfalos es indirecto, transmitiéndose a lo largo de la red trófica.

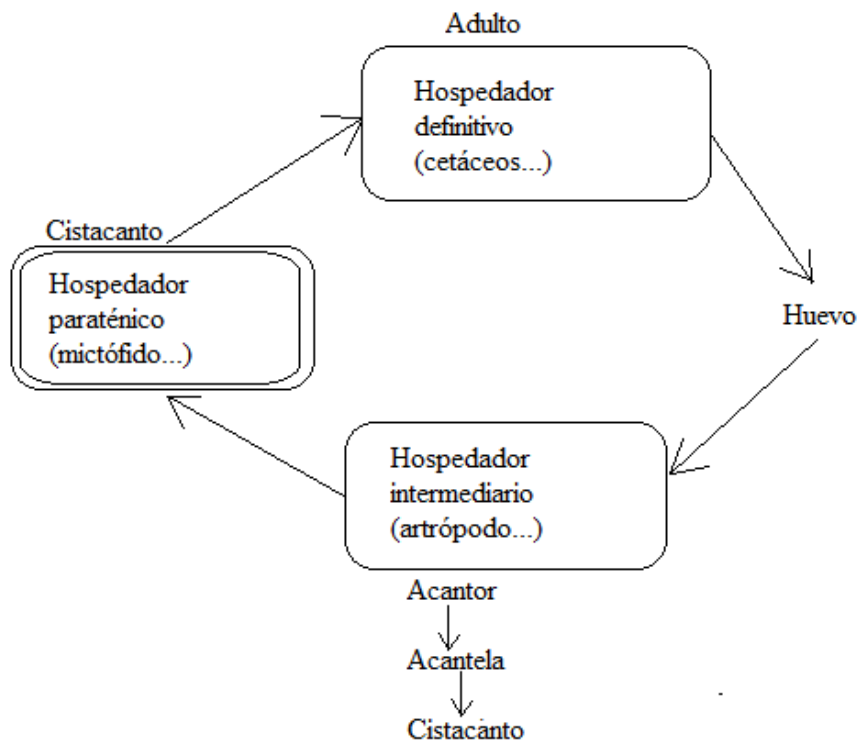


Figura 23 Ciclo de vida simplificado de los acantocéfalos. Las fases dentro de los recuadros son las que se llevan a cabo dentro de un hospedador, mientras el recuadro con doble borde incluye la fase que puede o no ocurrir según la especie.

Una vez salidos del huevo, los individuos son consumidos en un hospedador intermediario que es un artrópodo y se desarrollan las siguientes fases del ciclo. Pueden tener hospedadores paraténicos, que son el vínculo entre el hospedador intermediario y el definitivo (cetáceos y otros vertebrados).

El género *Bolbosoma* tienen como hospedadores definitivos mamíferos marinos (Aznar *et al.*, 2006) y como hospedadores intermediarios paraténicos tienen el zooplancton marino (eufasiáceos y copépodos) (Hoberg *et al.*, 1993) y teleósteos (Raga *et al.*, 2009).

Hay registro de que larvas de *B. caeniforme* se ha encontrado en eufasiáceos (*Thyssanoessa longipes* y *T. raschi*) en el océano Pacífico norte (Shimazu, 1975). Otro ejemplo, durante la fase pelágica los ejemplares de *B. vasculosum* tiene hospedador intermediario crustáceos y teleósteos como hospedadores paraténicos, y en la fase en aguas profundas podría tener también crustáceos como hospedadores intermediarios y/o paraténicos y al llegar a las ballenas (hospedador definitivo), madurar y producir huevos (Costa *et al.*, 2000).

Del ciclo vital de esta especie de *Bolbosoma* no hay ninguna información, siendo un espécimen nuevo; el mictófido en el que se encontró (*Lobianchia dofleini*, muestra HMD2) (Fig. 1, tabla 2) estaba actuando como hospedador paraténico y, puesto que el resto de las especies de *Bolbosoma* se desarrollan como adultos en cetáceos, este ejemplar podría serlo también.

Neorhadinorhynchus sp.

Orden Echinorhynchida Southwell y Macfie, 1925

Familia Cavisomatidae Meyer, 1932

Género *Neorhadinorhynchus* Yamaguti, 1939

Material examinado

Se encontró solamente un cistacanto en *Hygophum reinhardtii* (muestra TF5) (Fig. 1, tabla 2).

Microhábitat

Este acantocéfalo se encontró en la pared del intestino del hospedador.

Criterios de identificación

El cuerpo del parásito, con una longitud aproximada de 3.57 mm, no presenta ninguna espina. La probóscide se encuentra invaginada (Fig. 24) y mide 0.58 mm. El cuello es alargado (0.41 mm) y está rodeado por dos lemniscos de 0.53 mm de longitud (Figura 26). La probóscide es

totalmente cilíndrica y está insertada en el receptáculo, que mide 1.19 mm de longitud y 0.11 mm de anchura. Este órgano está formado por 6 filas de 24 ganchos cada una.



Figura 24 Parte anterior (prosoma y parte anterior del tronco) con probóscido invaginada dentro del receptáculo de *Neorhadinorhynchus* sp. en *Hygophum reinhardtii* (Fig. 1, tabla 2).

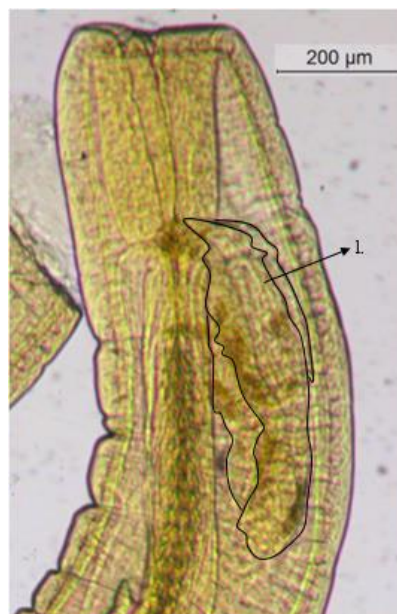


Figura 25 Parte anterior de *Neorhadinorhynchus* sp. en *Hygophum reinhardtii* (muestra TF5) (Fig. 1, tabla 2). l.: lemniscos.

Comentarios

El género *Neorhadinorhynchus* está compuesto por 8 especies: *N. aspinosus* (Fukui y Morisita, 1937) Yamaguti, 1939, *N. atlanticus* Gaevskaja y Nigmatulin, 1977, *N. atypicalis* Amin y Ha, 2011, *N. basrahiensis* Smales, Al-Hasson y Al-Azizz, 2015, *N. macrospinosus* Amin y Nahhas, 1994, *N. madagascariensis* Golvan, 1969, *N. myctophumi* Mordvilkova, 1988 y *N. nudus* (Harada, 1938) Yamaguti, 1939.

Este individuo, de cuerpo pequeño cuyo tronco es cilíndrico y afilado en la parte anterior, no presenta espinas, tiene un cuello corto, la probóscide larga, cilíndrica y curvada (Fig. 25). Los ganchos que forman la probóscide son simples y su orientación es hacia la parte posterior. El receptáculo de la probóscide es largo, con una doble pared, y se extiende de manera amplia a lo largo del cuerpo (Fig. 25). Los lemniscos son claviformes, del mismo tamaño (Fig. 25). Con todas estas características, el individuo de este trabajo es del género *Neorhadinorhynchus*.

En específico, tiene una gran similitud con la especie *N. nudus* por el número de ganchos que presenta cada fila, sin embargo, pero no en el número de estas: en el caso de *N. nudus* la probóscide está formada por 13-14 filas longitudinales de 24-27 ganchos cada una (Li *et al.*, 2018). Se ha encontrado este género en especies de mictófidios y en otra especie de teleósteo (Tabla 7).

Tabla 7 Especies de teleósteos en la que se han citado especies de *Neorhadinorhynchus*, sus localidades (- indica que no se ha especificado la localidad) y sus respectivas referencias. La información ha sido extraída de Klimpel *et al.* (2009) y la base de datos de National History Museum (NHH).

Especies	Localidad	Referencia
<i>Ceratoscopelus maderensis</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Hygophum reinhardtii</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Lampichthys procerus</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Euthynnus affinis</i>	Islas del Océano Pacífico sur	Amin y Nahhas, 1994
<i>Siganus rivulatus</i>	Mar Rojo	Hassanine, 2000
<i>Xerusus scalprum</i>	-	Golvan y Buron, 1988
<i>Sthenoteuthis pteropus</i>	Océano Atlántico	Schuhgalter, 1998
<i>Myctophum affine</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Siganus vermiculatus</i>	Islas del Océano Pacífico sur	Amin y Nahhas, 1994
<i>Myctophum asperum</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Myctophum nitidulum</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Notoscopelus resplendens</i>	-	Mordvinova, 2000
<i>Symbolophorus ruffinus</i>	-	Mordvinova, 2000

<i>Benthoosema glaciale</i>	Cabo Blanco, Océano Atlántico	Reimer, 1975
<i>Trichiurus lepturus</i>	Costa Sur de Java, Océano Pacífico	Theisen, 2009
<i>Thunnus albacares</i>	Océano Pacífico	Munday <i>et al.</i> , 2003
<i>Thunnus orientalis</i>	-	Munday <i>et al.</i> , 2003
<i>Thunnus thynnus</i>	Océano Pacífico	Pozdnyakov, 1990
<i>Trachurus japonicus</i>	Mar de China del sur	Huang, 2001
<i>Triacanthodes biculeatus</i>	Mar Árabe	Parukhin, 1989

Ciclo vital

El ciclo vital de *Neorhadiorhynchus* tiene como hospedadores definitivos los teleósteos, específicamente algunas especies de Scombridae (Li *et al.*, 2018). Por otro lado, se ha descrito una especie de *Gammarus* como hospedador intermediario de una especie del mismo género (Li *et al.*, 2018).

Patrones de infección

Es importante recordar que, para evitar confundir las diferencias de infección entre especies de mictófidios, y entre puntos de muestreo, se tomó “muestra” como unidad de comparación, y las comparaciones estadísticas se restringieron a especies de mictófidios con $N \geq 10$ (véase el Apéndice 1). En la muestra TF6 se comparó la prevalencia del copépodo *Cardiodectes bellottii* y el digeneo *Lethadena profunda* entre *Ceratoscopelus warmingii*, donde ambas especies fueron detectadas, y *Lobianchia* sp. y *Hygophum hygomii*, donde no aparecieron. No se hallaron diferencias significativas en los niveles de infección de *C. bellottii*, pero sí de *L. profunda*. La diferencia de esta última especie en *Ceratoscopelus warmingii* respecto a *Hygophum hygomii* fue muy significativa, mientras que la comparación con *Lobianchia* sp. estuvo cerca de la significación (Tabla 8).

Tabla 8 Resultados del test de Fisher para comparaciones específicas de prevalencia de dos especies de parásitos entre *Ceratoscopelus warmingii* (Cw) respecto a *Lobianchia* sp. (Lsp) e *Hygophum hygomii* (Hh), de la muestra TF6 de Tenerife (Fig. 1, tabla 2). Los niveles de probabilidad se han corregido por el procedimiento secuencial de Bonferroni.

Especie	Comparación	Nº infectados / Nº no infectados	P-valor
<i>Cardiodectes bellottii</i>	Cw vs. Lsp	1/25 vs. 0/10	1
	Cw vs. Hh	1/25 vs. 0/45	0.3662
<i>Lethadena profunda</i>	Cw vs. Lsp	8/18 vs. 0/10	0.0756
	Cw vs. Hh	8/18 vs. 0/45	0.0002

En la muestra TF5 se pudo comparar la prevalencia de *Lethadena profunda* entre *C. warmingii* y otras 4 especies de mictófidios. Se detectaron diferencias significativas con *Hygophum hygomii*, y las de *Bolinichthys* sp. y *Lepidophanes gausi* estuvieron cerca de la significación

(Tabla 9). También se comparó la prevalencia de los anisákidos (como grupo global de especies) entre *Bolinichthys* sp. y el resto. En este caso, dos comparaciones fueron significativas (con *H. hygomii* y *L. gaussi*) mientras que otra estuvo cerca de la significación (con *C. warmingii*) (Tabla 9). Nótese que el patrón de diferencias significativas detectadas es obviamente dependiente del tamaño muestral.

Tabla 9 Resultados del test de Fisher para comparaciones de prevalencia de dos especies de parásitos encontrados en cinco especies de mictófidios: *Bolinichthys* sp. (Bsp), *Ceratoscopelus warmingii* (Cw), *Hygophum hygomii* (Hh), *Hygophum reinhardtii* (Hr) y *Lepidophanes gaussi* (Lg), de la muestra TF5 de Tenerife (Figura 1). Los niveles de probabilidad se han corregido por el procedimiento secuencial de Bonferroni.

Especie	Comparación	Nº infectados / Nº no infectados	P-valor
<i>Lethadena profunda</i>	Cw vs. Hh	3/17 vs. 0/55	0.0017
	Cw vs. Bsp	3/17 vs. 0/31	0.0547
	Cw vs. Lg	3/17 vs. 0/29	0.0619
	Cw vs. Hr	3/17 vs. 0/19	0.2232
Anisakidae spp.	Bsp vs. Hh	6/25 vs. 0/55	0.0016
	Bsp vs. Lg	6/25 vs. 0/29	0.0242
	Bsp vs. Cw	6/25 vs. 0/20	0.0695
	Bsp vs. Hr	6/25 vs. 1/19	0.2232

Solo dos taxones parásitos se hallaron en la misma especie de pez en más de una muestra (Apéndice 1). Como ya se ha señalado, *L. profunda* se encontró en *C. warmingii* en las muestras TF5 y TF6 y no detectamos diferencias significativas entre muestras (test de Fisher, $p=0.0947$). Por otra parte, se hallaron infecciones puntuales de anisákidos en dos de las cuatro muestras de *H. hygomii* (Apéndice 1), pero un test exacto de chi cuadrado tampoco reveló diferencias significativas de prevalencia entre las cuatro muestras ($\chi^2=2.686$, 3 g.l., $p=0.432$).

Los parámetros de prevalencia (P), abundancia media (A) e intensidad media (I) y sus respectivos intervalos de confianza de cada muestra aparecen en la Tabla 10. Atendiendo al conjunto de los mictófidios y a los parásitos totales encontrados, observamos diferencias entre las prevalencias. En los casos en los que el número de muestras es demasiado reducido, no se ha podido obtener el intervalo de confianza. La prevalencia mayor se ha dado en *Lethadena profunda* (23.9%) en *Ceratoscopelus warmingii*, seguido por *Anisakis* tipo II (19.4%) en *Bolinichthys* sp. y el mismo (10%) en *Lobianchia* sp. (Tabla 10).



Tabla 10 Datos de los grados de parasitismo de los parásitos encontrados en las especies correspondientes de mictófidios. Se han incluido a los parámetros de prevalencia (P), intensidad media (I) y abundancia media (A) sus respectivos intervalos de confianza, entre paréntesis. Los * indican que no se han obtenido intervalos de confianza debido al reducido número de muestras.

Parásitos	Copepoda			Digenea			Nematoda									Acanthocephala											
	<i>Cardiodectes bellottii</i>			<i>Lethadena profunda</i>			<i>Pseudoterranova c.f. ceticola</i>			<i>Anisakis simplex s.s.</i>			<i>Anisakis brevispiculata</i>			<i>Anisakis tipo II</i>			<i>Bolbosoma sp.</i>			<i>Neorhadinorinchus sp.</i>					
Parámetros	P	I	A	P	I	A	P	I	A	P	I	A	P	I	A	P	I	A	P	I	A	P	I	A			
Mictófidios																											
<i>Lobianchia dofleini</i> (39)	0.2 (0.1-13.6)	2 *	0.05 (0-0.1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5 (0.2-24.4)	1 *	0.05 (0-0.1)	-	-	-	
<i>Ceratoscopelus warmingii</i> (46)	2.2 (0.1-11.5)	1 *	0.02 (0-0.07)	23.9 (13.5-37.9)	1.4 (1.09-1.8)	0.3 (0.2-0.5)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Bolinichthys sp.</i> (31)	-	-	-	-	-	-	9.7 (2.7-25.4)	1.3 (1-1.6)	0.1 (0-0.3)	-	-	-	-	-	-	19.4 (8.7-36.9)	1.1 (1-1.3)	0.2 (0.06-0.4)	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Hygophum hygomii</i> (157)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.6 (0.04-3.6)	1*	0.01 (0-0.02)	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Lobianchia sp.</i> (10)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10 (0.5-44.6)	1*	0.1 (0-0.3)	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Hygophum reinhardtii</i> (20)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5 (0.2-24.4)	1 *	0.05 (0-0.1)	-	
<i>Lepidophanes gausi</i> (59)	1.7 (0.09-9.03)	1 *	0.02 (0-0.05)	-	-	-	-	-	-	1.7 (0.09-9.0)	1 *	0.02 (0-0.05)	1.7 (0.09-9.0)	1 *	0.02 (0-0.05)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Análisis del contenido estomacal

Se pudo obtener información sobre dieta de 10 de las 11 especies de mictófidios muestreadas, aunque el tamaño muestral fue muy pequeño ($N < 10$) excepto para tres especies: *Hygophum hygomii*, *Ceratoscopelus warmingii* y *Lobianchia dofleini* (Tabla 11).

Tabla 11 Frecuencia de aparición (en porcentaje) de diferentes tipos de presas en 10 especies de mictófidios obtenidos en dos puntos de muestreo de Tenerife (muestras TF5 y TF6) (Fig. 1, tabla 2) y El Hierro (muestras HMD2 y HSN2) (Fig. 1, tabla 2) en 2012. N indica el número de peces con contenido identificable.

Especie	Muestra	N	Tipo de presa													
			Teleostei	Mysidacea	Amphipoda	Stomatopoda	Euphausiacea	Ostracoda	*Copepoda	Harpacticoida	Calanoidea	Leptostraca	Cladocera	Isopoda	*Crustacea	Bivalvia
<i>Hygophum hygomii</i>	TF5	31					22.6	32.3	29.0	25.8	3.2	3.2	3.2	16.1	3.2	48.4
	TF6	21			9.5	4.8	4.8	4.8	61.9	4.8	9.5			33.3	4.8	9.5
	TF total	52			3.8	1.9	15.4	21.2	42.3	17.3	5.8	1.9	1.9	23.1	1.9	32.7
	HMD2	1			100											
	HSN2	12	8.3		16.7		25.0	16.7	33.3	16.7	16.7			33.3	16.7	8.3
	EH total	13	7.7		23.1		23.1	15.4	30.8	15.4	15.4			30.8	15.4	7.7
	TOTAL	65	1.5		7.7	1.5	16.9	20.0	40.0	16.9	7.7	4.6	1.5	24.6	1.5	4.6
<i>Hygophum reinhardtii</i>	TF5	4			25.0		25.0		50.0				25.0		75.0	
<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	TF5	8		12.5			12.5	25.0	12.5	12.5	12.5					50.0
	TF6	17			11.8		11.8				5.9					94.1
	TOTAL	25		4.0	8.0		12.0	8.0	4.0	4.0	8.0					80.0
<i>Lepidophanes gaussi</i>	TF5	6					50.0		50.0							
<i>Lampadena chavesi</i>	TF5	4			25.0		25.0		100	50.0						
<i>Lobianchia dofleini</i>	HMD2	10			10.0		20.0	30.0	40.0			10.0		10.0	10.0	
<i>Lobianchia</i> sp.	TF6	3					66.7	33.3							33.3	
<i>Diaphus metopoclampus</i>	TF5	3							100							
<i>Diaphus dumerili</i>	TF5	3		33.3				33.3							33.3	
<i>Bolinichthys</i> sp.	TF5	1			100			100								

De acuerdo con su frecuencia de aparición, la dieta de todas las especies estuvo dominada por los crustáceos, especialmente copépodos, eufausiáceos y ostrácodos, excepto en el caso de *C. warmingii*, donde los gasterópodos (muy probablemente pterópodos) constituyeron, con mucho, el grupo más frecuente (Tabla 11). De hecho, la comparación entre las dos especies con mayor tamaño muestral, *Hygophum hygomii* y *Ceratoscopelus warmingii*, reveló que, en este último, la frecuencia de gasterópodos fue significativamente mayor que la de *H. hygomii* (test de Fisher, $p < 0.00001$), mientras que la de copépodos ($p = 0.0006$) e isópodos ($p = 0.0045$) fue menor (Tabla 11).

En el caso de la especie con un mayor tamaño muestral, *H. hygomii*, también se constataron diferencias significativas en la frecuencia de aparición de ciertos grupos de presas dependiendo del punto de muestreo. En las muestras de Tenerife, TF5 y TF6, la frecuencia de copépodos (test de Fisher, $p = 0.0043$), gasterópodos ($p = 0.0058$) y ostrácodos ($p = 0.0348$) difirió significativamente entre muestras (Tabla 11). Sin embargo, la dieta fue globalmente más homogénea entre Tenerife y El Hierro, sin diferencias significativas para ningún grupo de presas (Tabla 11).

Discusión

Los mictófididos son fundamentales en los ciclos de vida oceánicos, actúan como hospedadores intermediarios en la transmisión de los parásitos, pudiendo dibujar un ciclo de vida directo cuando son presas directas de los hospedadores definitivos de dichos parásitos, o indirecto, cuando son los primeros hospedadores intermediarios de dichos parásitos y son presas más comunes de los segundos hospedadores intermediarios, que llegan por esta vía a los hospedadores definitivos.

El hallazgo de la especie de crustáceo parásito *Cardiodectes bellottii* ha resultado ser novedoso ya que no se había detectado antes en la región Macaronésica (Costa *et al.*, 2018). Se había detectado en mictófididos en el mar Mediterráneo y en el norte del Océano Atlántico (Hogans, 2017) además de en varios ejemplares en la costa sur de California y en el mar de Japón (Perkins, 1983). Es un parásito generalista de aguas profundas que, como ya se mencionó en el apartado taxonómico, se ha citado principalmente en especies de mictófididos del océano Atlántico. Especies de mictófididos en los cuales se ha observado *C. bellotti* han sido *Lobianchia dofleini*, *Ceratoscopelus warmingii* y *Lepidophanes gausi*. Se ha visto que el parásito logra llegar a su hospedador final (los mictófididos) mediante su hospedador intermediario paraténico, donde desarrolla varias fases larvarias y donde se produce la cópula entre el macho y la hembra (Perkins, 1983). En concreto han sido dos especies de *Janthina* las que se han citado como

hospedadoras intermediarias de las fases larvarias del copépodo: *Janthina janthina* y *Janthina exigua* (Ho, 1966). Estas especies han sido registradas también en las aguas canarias (Ávila, 2000), de manera que se puede trazar también aquí el ciclo completo del parásito, como se ha podido hacer en el mar Mediterráneo, en las costas de Madagascar y en las indias orientales (Ho, 1966). No obstante, el contenido estomacal de los mictófidios parasitados no presentaba ningún ejemplar de *Janthina* sp., lo que contribuye a teorizar que el parásito no se trasmite a través de la cadena trófica, aunque el ciclo vital del parásito es claramente ligado al gasterópodo, sino que podría hacerlo por proximidad a su hospedador intermediario, probablemente durante la depredación. Esta transmisión se habría producido en *Lobianchia dofleini*, *Lepidophanes gaussi* y *Ceratoscopelus warmingii* sin diferencias de infección (Tabla 6) lo que sugiere un carácter generalista de este parásito entre los mictófidios

Lethadena profunda es un helminto endoparásito con comportamiento generalista; se ha encontrado parasitando hospedadores de varias especies de teleósteos: mictófidios, gadiformes y lofiformes (véase “Comentarios” en el apartado taxonómico). Al encontrar individuos adultos se puede extrapolar que *Ceratoscopelus warmingii* es un hospedador definitivo de *L. profunda*. Como no hay ningún tipo de registro sobre su ciclo vital, habiéndose encontrado solo ejemplares maduros, se puede afirmar que estos encuentran en los mictófidios sus hospedadores definitivos. Este trematodo, en este estudio, fue encontrado solamente en los mictófidios *Ceratoscopelus warmingii*, cuya presa principal, que destaca significativamente frente a las otras (80% de frecuencia), han resultado ser gasterópodos (posiblemente pterópodos). Entonces, en Canarias, las larvas de este digeneo podrían pasar a los mictófidios mediante ingesta directa de estos hospedadores infectados, como ha sido citado en otros ciclos de vida de hemiúridos (Gilardoni, 2014) o mediante proximidad a su hospedador anterior. Por otro lado, también los ctenóforos y cnidarios, además ser parasitados por helmintos (Martorelli, 2001) pueden actuar como hospedadores intermediarios (Køie, 1991). Se han observado asociaciones de mictófidios (durante sus fases juveniles) a ctenóforos (Arai *et al.*, 2011), lo que podría resultar en transmisión por proximidad, ya que las metacercarias, en algunos casos, tienen movilidad (Gilardoni, 2014). Otros hospedadores intermediarios de las metacercarias podrían ser los copépodos, que se encontraron como contenido estomacal en este estudio y ya se han citado como hospedadores de helmintos anteriores a los mictófidios (Gómez del Prado *et al.*, 2011). *Lethadena profunda* no había sido encontrada anteriormente en aguas canarias (Costa *et al.*, 2018), de manera que este estudio ha desvelado una mayor área de distribución.

Se encontraron 4 especies de Anisákidos en los mictófidios analizados combinando métodos morfológicos y moleculares. Gracias a los datos obtenidos en el análisis filogenético, se ha

observado que tanto las muestras encontradas en este estudio como las secuencias obtenidas de GenBank (DQ116435) *P. ceticola* está integrada en grupo parafilético junto con *Anisakis physeteris* y *Anisakis brevispiculata* (Fig. 8). Este resultado se había registrado ya en la caracterización de ejemplares de *Anisakis* sp. del Golfo de México (Cavallero *et al.*, 2011): efectivamente *P. ceticola* aparece como grupo parafilético y este trabajo aporta una ulterior evidencia de ello. Todos los anisákidos que aparecen en este grupo que se ha formado en estos análisis muestran preferencias a hospedadores del grupo de los fisetéridos (en este caso *A. physeteris* y *A. brevispiculata* y *P. ceticola*) y puede que entonces se refleje la historia evolutiva compartida entre ellos (Cavallero *et al.*, 2011). En este estudio se encontraron tanto *P. ceticola* como *Anisakis brevispiculata*, siendo ambos específicos para kógididos (Abollo y Pascual, 2002): estos cetáceos se nutren principalmente de cefalópodos y marginalmente de mictófididos, lo que podría significar que los mictófididos sean presas de cefalópodos más que transmisores directos del nematodo a los cetáceos (Cabrera *et al.*, 2018). Entonces, tal como propuso Cabrera *et al.* (2018), se podría sugerir dos papeles no excluyentes de los mictófididos en el ciclo vital de estos parásitos: una vía directa, en la que la larva (L3) por alimentación de cefalópodos y mictófididos (hospedadores paraténicos) llega a los kógididos, y otra indirecta, en la que los mictófididos parasitados actúan como presas de los cefalópodos y ellos, a su vez, de los kógididos. Esto se puede afirmar gracias al encuentro de ejemplares de mictófididos directamente en el contenido estomacal de *Kogia* sp. (Cabrera *et al.*, 2008). Análisis del contenido estomacal de kógididos han destacado la presencia de dos especies de cefalópodos que se alimentan exclusivamente de mictófididos (Cabrera *et al.*, 2008): *Histioteuthis* sp. y *Taonius* sp. Estas mismas especies de cefalópodos se han encontrado en las aguas canarias (Escáñez *et al.*, 2010). Por otro lado, en ambos casos, el mictófidido podría haber adquirido el nematodo, mediante cadena trófica: en el contenido estomacal de *Lepidophanes gausi* se han encontrado copépodos y eufasiáceos (Tabla 12) que actúan de hospedadores intermediarios en los ciclos vitales de *Anisakis* sp. (Gregori *et al.*, 2015). Por tanto, esto cerraría los ciclos vitales de estos dos parásitos en Canarias ya que la presencia de kógididos, ha sido documentada (Herrera, 2015).

El único ejemplar de *Anisakis simplex sensu stricto* fue encontrado en *Lepidophanes gausi*, y ninguna de las larvas no secuenciadas era de tipo I, por tanto, se trata de un registro excepcional. Esto se ve corroborado por la distribución geográfica conocida de esta especie: zonas más septentrionales del océano Atlántico (Klimpel *et al.*, 2008), localizado entre los 35° N y el Círculo Polar Ártico, tanto en el océano Atlántico como en el Pacífico (Abe *et al.*, 2006; Abollo *et al.*, 2001; Mattiucci *et al.*, 1998; Umehara *et al.*, 2006, 2008), ocasionalmente se observó su presencia en el mar de Alborán por la migración de peces pelágicos (Mattiucci y Nascetti, 2006;

Mattiucci *et al.*, 2004, 2007). El límite de distribución meridional conocido hasta ahora era el Estrecho de Gibraltar (Mattiucci y Nascetti, 2008) lo que establece una nueva área de distribución. No obstante, al igual que en el caso del mar de Alborán podría deberse a fenómenos de migración de sus hospedadores, en este caso de los definitivos, por las grandes distancias recorridas. Este nematodo se encontró, además, en doce especies de cetáceos de cinco familias diferentes (Kuhn *et al.*, 2016) además de que zifios y cachalotes puedan ser sus hospedadores accidentales (Mattiucci y Nascetti, 2006, 2008). Los hospedadores definitivos que se encontraron en aguas gallegas han sido *Delphinus delphis*, *Stenella coeruleoalba*, *Tursiops truncatus* y *Phocoena phocoena*; interesante que no se hayan visto infecciones en *Globicephala melas* (Pons-Bordas *et al.*, 2020). Los cetáceos como *Balaenoptera acutorostrata*, *Globicephala melas*, *Lagenodelphis albirostris* y *Tursiops truncatus* se han visto como los hospedadores definitivos de *A. simplex* s.s. en las aguas de Noruega lo que, no solo actuarían como transporte del parásito hacia zonas de mayor abundancia de cetáceos del Atlántico Norte (Klimpel *et al.*, 2004), sino que, siendo migratorios, podrían llegar a las latitudes canarias. La mayoría de estas especies se han observado en aguas canarias (Morales, 2015). Además otra especie que resulta la mejor candidata para la dispersión de estas larvas es el rorcual común (*Balaenoptera physalus*) que, a parte de emprender grandes travesías a lo largo del océano Atlántico (Bérubé *et al.*, 1998), está documentado que Canarias aparece en su ruta de migratoria de alimentación y cría (Carrillo *et al.*, 2010); en adición, *Anisakis simplex* se ha citado en esta especie de misticeto y se ha documentado su presencia en las zonas donde se desarrollan enteramente sus ciclos vitales (Raga *et al.*, 1986). Siendo la defecación de estos cetáceos el mecanismo de liberación al medio de los parásitos (Køie, 2001), las posteriores larvas de vida libre usan los crustáceos pelágicos como primeros hospedadores intermediarios (Køie *et al.*, 1995): de hecho, hay varios estudios que identifican como hospedadores intermediarios, eufasiáceos (Gregori *et al.*, 2015) y copépodos (calanoides) que transmitirían la larva L3 a los hospedadores paraténicos (cefalópodos, mictófidos y otros teleósteos) (Klimpel *et al.*, 2004; Abollo *et al.*, 2001; Kuhn *et al.*, 2013; Busch *et al.*, 2012). Gracias al análisis del contenido estomacal realizado al ejemplar de mictófido (*Lepidophanes gausi*) parasitado, se han podido detectar una mayor frecuencia de aparición de eufasiáceos y copépodos en general (Tabla 12), lo que suportaría el cierre del ciclo vital de este parásito en las aguas canarias. Cabe destacar que esta especie de *Anisakis* en *Lepidophanes gausi* (Klimpel *et al.*, 2009; Costa *et al.*, 2018) no había sido detectada anteriormente y que se han detectado unas prevalencias muy bajas (Tabla 3), pero es común en los mictófidos, salvo casos excepcionales (Klimpel *et al.*, 2004; Cabrera *et al.*, 2018). Esto es debido al bajo nivel trófico de los mictófidos en las redes

tróficas oceánicas, lo que genera una baja acumulación de larvas (Mateu *et al.*, 2015); posiblemente los mictófididos actúan de primeros hospedadores paraténicos tras consumir los crustáceos infectados (Gregori *et al.*, 2015).

El género *Bolbosoma* está formado por 12 especies (Gibson y Wayland, 2000) pero, el ejemplar encontrado en *Lobianchia dofleini* de este estudio, no compartía ningún rasgo distintivo que hubiera podido incluirlo en alguna especie ya descrita (véase “Comentarios” en el apartado taxonómico). Muy probablemente, el ciclo vital de este parásito pueda solamente incluir un hospedador intermediario crustáceo (posiblemente eufasiáceo) antes de infectar el cetáceo (Amin y Margolis, 1998; Costa *et al.*, 2000). Sin embargo, *B. capitatum* y *B. vasculosum* parecen ser típicos de odontocetos: *B. capitatum* se ha registrado en especies de mediano tamaño como en calderones, falsas orcas y también, en cachalotes (bajo la denominación antigua de *B. physeteris*) (Amin y Margolis, 1998; Skryabin, 1970), mientras que *B. vasculosum* se ha registrado especialmente en muchos odontocetos, con escasos registros de ejemplares adultos en delfines (véase “Comentarios” en el apartado taxonómico) (Dailey y Perrin, 1973; Delyamure, 1955; Van Cleave, 1953). Este género se citó previamente en mictófididos y en otros teleósteos en todos los océanos (Tabla 6) lo que nos indica que las especies de este género, en conjunto, son cosmopolita y que es generalista en cuanto a hospedadores paraténicos.

En localidades cercanas a Canarias, se han encontrado, con altas prevalencias, *B. vasculosum*, en hospedadores paraténicos o accidental (*Aphanophus carbo*) (Costa *et al.*, 2018) pero, aunque la morfología del bulbo, y su patrón de espinación, en nuestro espécimen, se parezca a *B. vasculosum*, la oncotaxia de la probóscide es exclusiva. Por tanto, puede que *Lobianchia dofleini*, se infectara tras el consumo de eufasiáceos (Gregori *et al.*, 2012) (cuya dieta está compuesta por copépodos, ostrácodos y eufasiáceos, 40%, 30% y 20%, respectivamente) (Tabla 11), pero no está claro cuál pueda ser el papel de esta especie en el ciclo, al no poder determinarse si se trata de una especie típica de misticetos o de odontocetos. El género *Neorhadinorhynchus* sp. está compuesto por 8 especies; en este estudio se encontró en *Hygophum reinhardtii*. Esta especie de acantocéfalo es generalista en cuanto a hospedadores paraténicos, tanto de la familia de los mictófididos como de otros teleósteos (Tabla 7): ya se ha citado anteriormente en *H. reinhardtii* (Mordvinova, 2000). Por otro lado, se consideran los túnidos como sus hospedadores definitivos (Amin *et al.*, 2018). Estos parásitos tienen un ciclo vital indirecto, usando crustáceos como hospedadores intermediarios (Li *et al.*, 2018). En el contenido estomacal de *H. reinhardtii*, se encontraron una gran cantidad de gasterópodos (75%) y copépodos (50%) que destacan frente al resto de contenido de ostrácodos, eufasiáceos y anfípodos (25%) (Tabla 11); justamente estos últimos podrían ser los hospedadores

intermediarios de los parásitos a los hospedadores paraténicos (mictófidios). En la zona de las islas Canarias no se había citado este género; solamente en Cabo Blanco (Reimer, 1975), de manera que se establece una nueva área de distribución.

Al realizar las comparaciones entre las prevalencias de infección de *Cardiodectes bellottii* en la muestra TF6 (Fig. 1, tabla 2) y no se obtuvieron diferencias significativas; pero, en la misma zona de muestreo y entre las mismas especies analizadas, las prevalencias de *Lethadena profunda* sí obtuvieron diferencias significativas. Se realizaron estas comparaciones para *L. profunda* también en la muestra TF5 (Fig. 1, tabla 2) que rozaron la significación; en esta misma zona de muestreo, las prevalencias de anisákidos se obtuvieron diferencias significativas. Por último, no se vieron diferencias significativas entre las muestras TF5 y TF6 (Fig.1, tabla 2) tanto para *L. profunda*, como para los anisákidos. Atendiendo a las distancias medias entre las dos muestras (652 m) es opuesto a los resultados obtenidos por Cabrera (2008), ya que estas distancias son menores y no se obtuvieron diferencias significativas: esto podría deberse al tamaño muestral utilizado en este estudio o a que realmente, este medio pelágico, resulta uniforme para *L. profunda* y los anisákidos por la dinámica insular. No obstante, las distancias entre los puntos de muestreo de Cabrera (2008) están a una escala mucho más amplia que este estudio (donde la distancia mínima ha sido de 265 km), y podría significar que ya se haya alcanzado o rebasado la distancia mínima entre muestras para que ésta resulte significativamente diferente.

En el caso de los anisákidos, al igual que otros estudios previos en mictófidios, los valores de prevalencia obtenidos en las muestras TF5 y TF6, se encuentran entre el 1.4% y el 22.7% (Rohde, 2008; Rokicki *et al.*, 2009; Klimpel *et al.*, 2010b; Mateu *et al.*, 2015; Cabrera *et al.*, 2018); esta situación se ha repetido análoga en Mateu *et al.* (2015) donde se ha sugerido que en estas zonas podrían encontrarse los hospedadores definitivos de estos parásitos. Otros estudios han obtenido prevalencias mayores al 50% en mictófidios por anisákidos (Klimpel *et al.*, 2008; Klimpel *et al.*, 2010a) que se registraron en zonas de surgencia donde se promueve la producción primaria y secundaria en los primeros 200 m de la columna de agua. En estos casos o en condiciones normales, se producen migraciones verticales, tanto nocturnas como diurnas (Klimpel *et al.*, 2008) de los mictófidios y de los otros organismos que componen la capa de reflexión profunda para alimentarse de los pequeños crustáceos (anfípodos, copépodos, decápodos y eufasiáceos) que se encuentran en las primeras capas creando una conexión entre los niveles tróficos inferiores y superiores. Esta actividad crearía un lugar apropiado donde los hospedadores definitivos se alimentarían fácilmente y, por ende, de una mayor producción de parásitos (Davis *et al.*, 1998). Las diferencias significativas que aparecen en el caso de los

anisákidos (*P. ceticola*) entre dos puntos de muestreo (TF5 y TF6) (Fig. 1, tabla 2), podrían marcar una zona de mayor surgencia favorecida por la dinámica insular de Tenerife, en la cual se podría encontrar una población de kógidos más sedentaria (Cabrera, 2008). Esta observación se respaldaría con la significación obtenida al comparar las frecuencias de aparición entre las presas de los mictófididos entre estos dos puntos de muestreo (TF5 y TF6). Además, la misma dinámica insular que se produce en Tenerife se repetiría en El Hierro, ya que al compararse los datos a nivel de localidad resultó ser no tener diferencias significativas, no obstante las distancias y las barreras geográficas.

Conclusiones

Como resultado de la realización de este trabajo se han alcanzado las siguientes conclusiones:

1. Se ha citado por primera vez la presencia de *Cardiodectes bellottii*, de *Lethadena profunda*, de *Anisakis simplex sensu stricto* y de *Neorhadynorhynchus* sp. en las islas Canarias. Además, se han registrado por primera vez *A. brevispiculata* y *A. simplex s.s* en el mictófido *Lepidophanes gaussi*.
2. Se ha identificado una especie de *Bolbosoma* cuya descripción no se ajusta a ninguna de las especies conocidas debido a diferencias en el patrón de las filas longitudinales y al número de ganchos de la probóscide y probablemente se trata de una especie nueva. Futuros muestreos, especialmente en hospedadores definitivos, permitirán establecer la identidad específica y mayores detalles de su ciclo vital;
3. *Anisakis simplex sensu stricto* podría haber llegado hasta las latitudes canarias mediante un hospedador definitivo migratorio como el rorcual común (*Balaenoptera physalus*);
4. *Anisakis brevispiculata* y *Pseudoterranova ceticola* han puesto en evidencia el doble papel de los mictófididos en sus ciclos vitales (creando dos rutas de infección, directa o indirecta) además de marcar la presencia de kógidos en las zonas y, posiblemente de una población más sedentaria en Tenerife, que permitiría el ciclo vital del parásito además de crear constantemente fases infectivas;
5. Se han encontrado bajas prevalencias a nivel general en los parásitos, probablemente debido al bajo nivel trófico de los mictófididos, pero que han sido totalmente congruente en el caso de los anisákidos;
6. Se han detectado diferencias significativas entre especies de mictófididos por *Lethadena profunda* y por anisákidos (*P. ceticola*) y podrían estar vinculadas a la dieta y a la localización de los hospedadores definitivos de estos parásitos;

7. Se detectó ausencia de diferencias espaciales entre localidades (Tenerife y El Hierro), posiblemente por la influencia de las dinámicas insulares parecidas.

Sin embargo, es necesario realizar mayores muestreos y análisis parasitológicos en las aguas profundas para dilucidar aún más los ciclos de vida de los parásitos y encontrar áreas alrededor de las islas en las que haya variación de parasitación. Sería interesante seguir analizando otras muestras de otras especies de mictófidios para añadir datos de parásitos en estas aguas poco estudiadas, desde este punto de vista e integrar estos datos a parásitos que se encuentren en los cetáceos.

Bibliografía

- Abe, N., Tominaga, K. y Kimata, I., 2006. Usefulness of PCR-restriction fragments length polymorphism analysis of the internal transcribed spacer region of rDNA for identification of *Anisakis simplex complex*. Jpn. J. Infect. Dis., 59: 60–62.
- Abollo, E., Gestal, C. y Pascual, S., 2001. *Anisakis* infestation in marine fish and cephalopods from Galician waters: an updated perspective. Parasitol. Res., 87 (6):492-9.
- Amin, O.M. y Margolis, L., 1998. Redescription of *Bolbosoma capitatum* (Acanthocephala: Polymorphidae) from False Killer Whale off Vancouver Island, with taxonomic reconsideration of the species and synonymy of *B. physeteris*. J. Helminthol. Soc. Wash., 65 (2): 179-188.
- Amin, O.M., Heckmann, R.A. y Van Ha, N., 2018. Descriptions of *Neorhadinorhynchus nudum* (Cavisomidae) and *Heterosentis paraholospinus* n. sp. (Arhythmacanthidae) (Acantocephala) from fish along the Pacific coast of Vietnam, notes on biogeography. J. Parasitol., 104 (5): 486-495.
- Arai, M., Welch, D., Dunsmuir, A., Jacobs, M. y Ladouceur, A., 2011. Digestion of pelagic Ctenophora and Cnidaria by fish. Can. J. of Fisher. and Aq. Scien., 60: 825-829.
- Ariza, A., Landeira, J.M., Escánez, A., Wienerroither, R., Aguilar de Soto, N., Røstad, A., Kaartvedt, S. y Hernández-León, S., 2016. Vertical distribution, composition and migratory patterns of acoustic scattering layers in the Canary Islands. J. of Mar. Syst., 157: 82–91.
- Arizono, N., Miura, T., Yamada, M., Tegoshi, T. y Onishi, K., 2011. *Pseudoterranova azarasi* roundworm. Emer. Infect. Dis., 17 (3): 555-556.
- Avila, S.P., 2000. Shallow-water marine molluscs of the Azores: biogeographical relationships. Arquipélago. L. and Mar. Scien., 2 (A): 99- 13.
- Aznar, F.J., Raga, J.A., Corcuera, J. y Monzón, F., 1995. Helminths as biological tags for Franciscana (*Pontoporia blainvillei*) (Cetacea, Pontoporiidae) in Argentinian and Uruguayan waters. Mamm., 59: 427– 435.
- Aznar, F.J., Balbuena, J.A., Fernández, M. y Raga, J.A., 2001. Living together: The parasites of marine mammals. Marine Mammals. Biology and Conservation (Eds. P.G.H. Evans and J.A. Raga), Kluwer Academic/Plenum Publishers, US, 385-423.

Aznar, F.J., Fernández, M. y Balbuena, J.A., 2010. Why we should care about the parasite fauna of cetaceans: a plea for integrative studies. *Whal. and Dolph.*, 3: 115-127.

Aznar F.J., Pérez-Ponce de León, G., Raga, J.A., 2006. Status of *Corynosoma* (Acanthocephala: Polymorphidae) based on anatomical, ecological and phylogenetic evidence, with the erection of *Pseudocorynosoma* n. gen. *J. Parasitol.*, 92: 548–564.

Baylis, H.A., 1929. Parasitic Nematoda and Acanthocephala collected in 1925-1927. *Disc. Rep.*, 1: 541-559.

Baylis, H.A., 1932. A list of worms parasitic in Cetacea. *Disc. Rep.*, 6: 395-418.

Balbuena, J.A. y Raga, J.A., 1994. Intestinal helminths as indicators of segregation and social structure of pods of long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) off the Faroe Islands. *Can. J. of Zool.*, 72: 443 – 448.

Benson, A.A. y Lee, R.F., 1972. Wax esters: major marine metabolic energy sources. *Bioch. J.*, 128: 10.

Bérubé, M., Aguilar, A., Dendanto, D., Larsen, F., Notarbartolo Di Sciara, G., Sears, R., Sigurjónsson, J., Urban-R., J. y Palsboll, P.J., 1998. Population genetic structure of North Atlantic, Mediterranean Sea and Sea of Cortez fin whales, *Balaenoptera physalus* (Linnaeus 1758): analysis of mitochondrial and nuclear loci. *Mol. Ecol.*, 7(5): 585–599.

Bernal, A., 2014. Feeding ecology and community structure of mesopelagic fishes in the Western Mediterranean. Doctora. Universitat Politècnica de Catalunya. Departament d'Enginyeria Hidràulica, Marítima i Ambiental. España.

Bolin, R.L., 1937. *Cardiodectes medusaeus* (Wilson, 1908). New York, Smithsonian Institution – National Museum of Natural History. <http://n2t.net/ark:/65665/328624ca3-f403-45c8-a1f6-fea1c8688d2f>

Boxshall, G.A., 2000. Parasitic copepods (Copepoda: Siphonomastoida) from deep-sea and mid-water fishes. *Syst. Parasitol.*, 13: 201-222.

Bray, R.A., Diaz, P.E. y Cribb, T.H., 2016. Knowledge of marine fish trematodes of Atlantic and Eastern Pacific Oceans. *Syst. Parasitol.*, 93(3): 223–235.

Busch, M.W., Kuhn, T., Münster, J. y Klimpel, S., 2012. Marine crustaceans as potential hosts and vectors for metazoan parasites in Arthropods as Vectors of Emerging Diseases, 329–360.

Bush A.O., Fernandez, J.C., Esch, G.W. y Seed, J.R., 2001. Parasitism: The Diversity and Ecology of Animal Parasites. Cambridge: Cambridge University Press.

Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M. y Shostak, A.W., 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *J. Parasitol.*, 83: 575-583.

Cabrera-Gil, S., Deshmukh, A., Cervera-Estevan, C., Fraija-Fernández, N., Fernández, M. y Aznar, F., 2018. *Anisakis* infections in lantern fish (Myctophidae) from the Arabian Sea: a dual role for lantern fish in the life cycle of *Anisakis brevispiculata*? *Deep Sea Res. Part I: Oceanogr. Res. Pap.*

Carrillo, M., Pérez-Vallazza, C. y Álvarez-Vázquez, R., 2010. Cetacean diversity and distribution off Tenerife (Canary Islands). *Mar. Biod. Rec.*, 3: 1-9.

Cavallero, S., Nadler, S.A., Paggi L., Barros, N.B. y D'Amelio, S., 2011. Molecular characterization and phylogeny of anisakid nematodes from cetaceans from southeastern Atlantic coasts of USA, Gulf of Mexico, and Caribbean Sea. *Parasitol. Res.*, 108:781–792.

Conway, D.V.P., 2012. Marine Zooplankton of southern Britain. Part 2: Arachnida, Pycnogonida, Cladocera, Facetotecta, Cirripedia and Copepoda (ed. A.W.G. John). Occasional Publications. Marine Biological Association of the United Kingdom, No 26 Plymouth, United Kingdom, 163.

Conway, D.V.P., 2015. Marine zooplankton of southern Britain. Part 3: Ostracoda, Stomatopoda, Nebaliacea, Mysida, Amphipoda, Isopoda, Cumacea, Euphausiacea, Decapoda, Annelida, Tardigrada, Nematoda, Phoronida, Bryozoa, Entoprocta, Brachiopoda, Echinodermata, Chaetognatha, Hemichordata and Chordata. A.W.G. John (ed.). Occasional Publications. Marine Biological Association of the United Kingdom, No. 27, Plymouth, United Kingdom, 271.

Costa, G., Chub, J.C. y Veltkamp, C.J., 2000. Cystacanths of *Bolbosoma vasculosum* in the black scabbard fish *Aphanopus carbo*, oceanic horse mackerel *Trachurus picturatus* and common dolphin *Delphinus delphis* from Madeira, Portugal. *J. Helminth.*, 74: 113–120.

Costa, G., Costa L., Santos M.J. y Melo-Moreira E., 2018. A review of the parasites of deep-water fishes from Macaronesian Islands, North-East Atlantic Ocean. *Parasitol. J.*, 6: 17-31.

Costa, G., Pontes, T., Mattiucci, S. y D'Amelio, S., 2003. The occurrence and infection dynamics of Anisakis larvae in the black-scabbard fish, *Aphanopus carbo*, chub mackerel, *Scomber japonicus*, and oceanic horse mackerel, *Trachurus picturatus* from Madeira, Portugal. *J. Helminth.*, 77(2): 163-166.

Dailey, M.D. y Brownell, R.L.- Jr., 1972. A checklist of marine mammal parasites. *Mammals of the Sea, Biology and Medicine*, ed. Ridgway SH. Charles C. Thomas, Springfield, IL, 528-589.

Dailey, M.D. y Perrin, W.F., 1973. Helminth parasites of the genus *Stenella* in the Easter tropical Pacific, with descriptions of two new species: *Mastigonema stenella* gen. et sp. n. (Nematoda: Spiruroidea) and *Zalophotrema pacificum* sp. n. (Trematoda: Digenea). *Fish. Bull.*, 71: 455-471.

Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R. y Posada, D., 2012. jModel Test 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nat. Meth.*, 9(8): 772.

Davis, R., Fargion, G.S., May, N., Leming, T.D., Baumgartner, M., Evans, W.E., Hansen, L.J. y Mullin, K., 1998. Physical habitat of cetaceans along the continental slope in the north-central and western Gulf of Mexico. *Mar. Mamm. Scien.*, 14: 490-507.

Deardorff, T.L. y Overstreet, R.M., 1981. *Terranova ceticola* n. sp. (Nematoda: Anisakidae) from the dwarf sperm whale; *Kogia simus* (Owen), in the Gulf of Mexico. *Syst. Parasitol.*, 3(1): 25-28.

Delyamure, S.L., 1955. Helminthofauna of Marine Mammals (Ecology and Phylogeny). Academy of Sciences USSR, 1-522. (Translated by Israel Program for Scientific Translation, 1968 for the US Department of Interior and National Science Foundation). National Technical Informational Services, US Department of Commerce, Springfield, VA.

Dollfus, R.P., 1966. Helminthofaune de *Kogia breviceps* (Blainville, 1838) cétacé odontocète recoltés de Dr. R. Duguay. *Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-Maritime*, 4: 3-6.

Escáñez, A., Guerra Á., González Á.F., Landeira J.M., Ariza, A.V., Arranz P. y Aguilar N., 2011. Cefalópodos mesopelágicos capturados en las islas de El Hierro y Tenerife durante la campaña Zifioal-I. SIEBM, Alicante.

Gartner, J.V. y Zwerner, D.E., 1989. The parasite faunas of meso- and bathypelagic fishes of Norfolk Submarine Canyon, western North Atlantic. *J. Fish. Biol.* 34: 79–95.

Georgiev, B., Biserkov, V. y Genov, T., 1985. In toto staining method for cestode with iron acetocarmine. *Helminth.*, 23, 279-281.

Gibson, D.I., 1996. Guide to the parasites of fishes of Canada: Trematoda. Part 4, 108-109.

Gibson, D.I., 2002. En: Gibson, D.I., Jones, A., Bray, R.A. (Ed.), *Keys to the Trematoda*, vol. 1. CAB International, Wallingford, 305–340.

Gilardoni, C., 2014. Estrategias de transmisión de digeneos parásitos que utilizan gasterópodos como hospedadores intermediarios en la costa patagónica. Universidad Nacional La Plata, Argentina.

Gómez del Prado, R.M.C., Valles V. I., Lozano C.H. y Hernández T.S., 2011. Metacercariae of hemiurid in copepods from the Ensenada de la Paz, Baja California Sur, Mexico. *Neotrop. Helminth.*, 5 (2):125-137.

Gregori, M., Aznar, F.J., Abollo, E., Roura, A., González, A.F. y Pascual, S., 2012. *Nyctiphanes couchii* as intermediate host for the acanthocephalan *Bolbosoma balaenae* in temperate waters of the NE Atlantic. *Dis. Aq. Org.*, 99: 37-47.

Gunter, G. y Overstreet, R., 1974. Cetacean notes I. Sei and rorqual whales on the Mississippi coast, a correction. II. A dwarf sperm whale in Mississippi Sound and its helminth parasites. *Gulf Res. Rep.*, 4: 479-481.

Hartwich, G., 1974. Keys to genera of the Ascaridoidea. En: “CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates” (R. C. Anderson, A. G. Chabaud, and S. Wilmott, Ed.), Farnham Royal, Commonwealth Agriculture Bureau, Richmond, 153.

Hernández-Orts, J.S., Timi, J.S., Raga, J.A., García-Varela, M., Crespo, E.A. y Aznar, F.J., 2012. Patterns of trunk spine growth in two congeneric species of acanthocephalan: investment in attachment may differ between sexes and species. *Parasitol.*, 139 (7): 945-955.

Ho, J.-S., 1966. Larval stages of *Cardiodectes* sp. (Caligoida: Lernaeoceriformes), a copepod parasitic on fishes. *Bull. Mar. Scien.*, 16: 159-199.

- Hoberg, E.P., Daoust, P.Y. y McBurney, S., 1993. *Bolbosoma capitatum* and *Bolbosoma* sp. (Acanthocephala) from sperm whales (*Physeter macrocephalus*) stranded on Prince Edward Island, Canada. J. Helminthol. Soc. Wash., 60: 205–210.
- Hogans, W.E., 2017. *Cardiodectes medusaeus* (Copepoda: Pennellidae) a synonym of *Cardiodectes bellottii*, a parasite of mid-water fishes in the North Atlantic Ocean and Mediterranean Sea.
- Hulley, P.A., 1984. Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean. Unesco: Paris.
- Hulley, P.A., 2016. Myctophidae. En: Carpenter, K.E. y De Angelis, N. (Ed.). The living marine resources of the Eastern Central Atlantic. Volume 3. Bony fishes part 1 (Elopiformes to Scorpaeniformes). Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Hulley, P.A. y Paxton J.R., 2013. Myctophidae, lanternfishes. En: Carpenter, K.E. y De Angelis, N. (Ed.). The living marine resources of the Eastern central Atlantic. Rome. FAO.
- Huys, R., y Bodin, P., 1997. First record of Acanthocephala in marine copepods. Ophelia, 46(3): 217–231.
- Jungersen, F.E., 1910. *Cardiodectes bellottii*. New York, Smithsonian Institution – National Museum of Natural History. <http://n2t.net/ark:/65665/393c826ed-97d4-4618-a6c7-744fdc32a975>
- King, J.E., 1964. Seals of the World. London, British Museum of Natural History, 1-154.
- Klimpel, S., Busch M., Kellermanns, E., Kleinertz, S. y Palm, H., 2009. Metazoan Deep.Sea Fish Parasites, Fol. Parasitol., 57(3): 232-383.
- Klimpel, S., Busch, M.W., Sutton, T. y Palm, H.W., 2010a. Meso- and bathy-pelagic fish parasites at the Mid-Atlantic Ridge (MAR): Low host specificity and restricted parasite diversity. Deep Sea Res. Part I: Oceanogr. Res. Pap., 57(4), 596–603.
- Klimpel, S., Busch, M.W., Kuhn, T., Rohde, A. y Palm, H.W., 2010b. The *Anisakis simplex complex* off the South Shetland Islands (Antarctica): endemic populations versus introduction through migratory hosts. Mar. Ecol. Progr. Ser., 403: 1-11.

- Klimpel, S., Kellermanns, E. y Palm H.W., 2008. The role of pelagic swarm fish (Myctophidae: Teleostei) in the oceanic life cycle of *Anisakis* sibling species at the Mid-Atlantic Ridge, Central Atlantic. *Parasitol. Res.*, 104: 43-53.
- Klimpel, S., Kuhn, T., Busch, M.W., Karl H. y Palm H.W., 2011. Deep-water life cycle of *Anisakis paggiae* (Nematoda: Anisakidae) in the Irminger Sea indicates kogiid whale distribution in north Atlantic waters. *Pol. Biol.*, 34: 899-906.
- Klimpel, S., Palm, H.W., Rückert, S. y Piatkowsky, U., 2004. The life cycle of *Anisakis simplex* in the Norwegian Deep (northern North Sea). *Parasitol. Res.*, 94: 1-9.
- Kjøie, M., 2001. The life cycle of *Dichelyne* (Cucullanellus) *minutus* (Nematoda: Cucullanidae). *Fol. Parasitol.*, 48: 304-310.
- Kjøie, M., Berland, B., y Burt, M.D.B., 1995. Development to third-stage larvae occurs in the eggs of *Anisakis simplex* and *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). *Can. J. Fish. Aq. Scien.*, 52 (S1): 134–139.
- Kuhn, T., Cunze, S., Kochmann, J. y Klimpel, S., 2016. Environmental variables and definitive host distribution: a habitat suitability modelling for endohelminth parasites in the marine realm. *Sci. Rep.*, 6: 30-46.
- Kuhn, T., Cunze, S., Kochmann, J. y Klimpel, S., 2016. Environmental variables and definitive host distribution: a habitat suitability modelling for endohelminth parasites in the marine realm. *Sci. Rep.*, 6 (1).
- Kuhn, T., Hailer, F., Palm, H.W. y Klimpel, S., 2013. Global assessment of molecularly identified *Anisakis* Dujardin, 1845 (Nematoda: Anisakidae) in their teleost intermediate hosts. *Fol. Parasitol. (Praha)*, 60 (2):123-34.
- Li, L., Chen, H.-X., & Yang, Y., 2018. Morphological and molecular study of *Neorhadinorhynchus nudus* (Harada, 1938) (Acanthocephala: Cavisomidae) from *Auxis thazard* Lacepede (Perciformes: Scombridae) in the South China Sea. *Act. Parasitol.*, 63(3): 479–485.
- Li, L., Wayland, M.T., Chen, H-X. y Yang, Y., 2019. Remarkable morphological variation in the proboscis of *Neorhadinorhynchus nudus* (Harada, 1938) (Acanthocephala: Echinorhynchida). *Parasitol.*, 146: 348–355.

- Lunneryd, S.-G., Boström, M.K., Aspholm, P.E., 2014. Sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) infections in grey seals (*Halichoerus grypus*), cod (*Gadus morhua*) and shorthorn sculpin (*Myoxocephalus Scorpius*) in the Baltic sea. *Parasitol. Res.*, 114 (1): 257-264.
- Marcogliese, D.J., 1995. The role of zooplankton in the transmission of helminth parasites to fish. *Rev. Fish. Biol. Fish.*, 5: 336–371.
- Margolis, L., Esch, G. W., Holmes, J. C., Kuris, A. M., y Schad, G. A., 1982. The Use of Ecological Terms in Parasitology (Report of an Ad Hoc Committee of the American Society of Parasitologists). *J. Parasitol.*, 68 (1): 131.
- Mar-Silva, V., Morales, R. y Medina-Nava, M., 2014. Métodos clásicos para el análisis del contenido estomacal en peces. *Biol.*, 16: 13-16.
- Martorelli, S.R., 2001. Digenea parasites of jellyfish and ctenophores of the southern Atlantic. *Hydrobiol.*, 451: 305-310.
- Mateu, P., Nardi, V., Fraija-Fernández, N., Mattiucci, S., Gil de Sola, L., Raga, J.A., Fernández, M. y Aznar, F.J., 2014. The role of lantern fish (Myctophidae) in the life cycle of cetacean parasites from western Mediterranean waters. *Deep-Sea Res. I*, 95: 115-121.
- Mattiucci, S. y Nascetti, G., 2006. Molecular systematics, phylogeny and ecology of anisakid nematodes of the genus *Anisakis* Dujardin, 1845: An update. *Paras.*, 13: 99–113.
- Mattiucci, S. y Nascetti, G., 2008. Advances and trends in the molecular systematics of anisakid nematodes, with implications for their evolutionary ecology and host-parasite co-evolutionary processes. *Adv. Parasitol.*, 66: 401-416.
- Mattiucci, S., Nascetti, G. Torinti, E. y Ramadori, L., 2000. Composition and structure of metazoan parasitic communities of European hake (*Merluccius merluccius*) from Mediterranean and Atlantic waters: stock implications. *Roma, Parassitol.*, 42 (1).
- Mattiucci, S., Paggi, L., Nascetti, G., Ishikura, H., Kikuchi, K., Sato, N., Cianchi, R. y Bullini, L., 1998. Allozyme and morphological identification of *Anisakis*, *Contracaecum* and *Pseudoterranova* from Japanese waters (Nematoda: Ascaridoidea). *Syst. Parasitol.*, 40: 81–92.
- Mattiucci, S., y Nascetti, G., 2007. Genetic diversity and infection levels of anisakid nematodes parasitic in fish and marine mammals from Boreal and Austral hemispheres. *Vet. Parasitol.*, 148: 43–57.

Morales Serna, F.N. y Pérez Ponce de León, G., 2012. Los copépodos parásitos: componentes importantes de la biodiversidad. CONABIO. Biodiv., 104: 1-5.

Mordivnova, T.N., 2000. Helminthofauna of myctophid fishes from the world ocean. Kiev, Ekol. Morya, 53: 59-63.

Nadler, S. A. y Hudspeth, D. S., 2000. Phylogeny of the Ascarioidea (Nematoda: Ascaridida) based on three genes and morphology: hypotheses of structural and sequence evolution. J. Parasitol., 200: 380-393.

Nafpaktitis, B.G., 1984. Myctophidae. En: Fischer, W. & Bianchi, G. (Ed.). Western Indian Ocean. Fish Area 51. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations.

Perkins, P. S., 1983. The Life History of *Cardiodectes Medusaeus* (Wilson), a Copepod Parasite of Lanternfishes (Myctophidae). J. Crust. Biol., 3(1): 70–87.

Poinar Jr, G.O., 1983. The natural history of nematodes.

Puncel, P., 2015. Helminths from the digestive tract of the striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*) in the Western Mediterranean: infections patterns withing a long termscale. Doctora, Universidad de Valencia. España.

Raga, J.A., Aguilar, A., Fernández, J.P. y Abril, E., 1986. Parasitofauna de *Balaenoptera physalus* (L., 1758) (Cetacea: Balaenopteridae) en las costas atlánticas españolas. 2. Presencia de *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809, det. Krabbe, 1878) (Nematoda: Ascaridoidea). Rev. Ib. Parasitol., 464: 403-408.

Raga, J.A., Fernández, M., Balbuena, J.A. y Aznar, F.J., 2009. Parasites. Academic Press/Elsevier, Amsterdam. Encycl. Mar. Mamm., (2): 821–829.

Reiczigel, J. y Rózsa, L., 2005. Quantitative parasitology 3.0. Budapest. Disponible en: <http://www.zoologia.hu/qp/qp.html>.

Reiczigel, J., 2003. Confidence intervals for the binomial parameter: some new considerations. Stat. in Med., 22: 611-621.

Rohde, A., 2008. Parasite fauna of selected benthic and pelagic living fishes from the South-Shetland Islands (Antarctica). M.Sc. thesis, University of Düsseldorf, Düsseldorf, Germany.

Rice, W.R., 1989. Analyzing Tables of Statistical Tests. Evol., 43: 223-225.

- Rokicki, J., Rodjuck, G., Zdzitowiecki, K. y Laskowski, Z., 2009. Larval ascaridoid nematodes (Anisakidae) in fish from the South Shetland Islands (Southern Ocean). *Pol. Pol. Res.*, 30: 49-58.
- Ronquist, F. y Huelsenbeck, J.P., 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinform.*, 9 (12): 1572-1574.
- Ronquist, F., Huelsenbeck, J.P. y Teslenko, M., 2011. MrBayes version 3.2 manual: tutorials and model summaries.
- Rózsa, L., Reiczigel, J. y Majoros, G., 2000. Quantifying parasites in samples of hosts. *J. Parasitol.*, 86: 228-232.
- Saito, H. y Murata, M., 1998. Origin of the monoene fats in the lipid of midwater fishes: Relationship between the lipids of myctophids and those of their prey. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 168: 21-33.
- Sakuma, K.M, Ralston, S., Lenarz, W.H. y Embury, M., 1999. Effects of the parasitic copepod *Cardiodectes medusaeus* on the lanternfishes *Diaphus theta* and *Tarletonbeania crenularis* *Rev. Fish. Biol. Fish.* (2011), 21: 339–354
- Skryabin, A.S., 1970. A new acanthocephalan species, *Bolbosoma tuberculata* n.sp. (Polymorphidae Meyer, 1931), a parasite of whales. *Parasitol.*, 4(4): 334-337.
- Smith, J.W. y Snyder, J.M., 2005. New locality records for third-stage larvae of *Anisakis simplex (sensu lato)* (Nematoda: Ascaridoidea) in euphausiids *Euphausia pacifica* and *Thysanoessa raschii* from Prince William Sound, Alaska. *Parasitol. Res.* 97: 539–542.
- Timi, J. T., Paoletti, M., Cimmaruta, R., Lanfranchi, A. L., Alarcos, A. J., Garbin, L., Geoge-Nascimento, M., Rodríguez D.H., Giardino, G.V. y Mattiucci, S., 2014. Molecular identification, morphological characterization and new insights into the ecology of larval *Pseudoterranova cattani* in fishes from the Argentine coast with its differentiation from the Antarctic species, *P. decipiens* sp. E (Nematoda: Anisakidae). *Vet. Parasitol.*, 199 (1-2): 59–72.
- Umehara, A., Kawakami, Y., Araki, J. y Uchida, A., 2008. Multiplex PCR for the identification of *Anisakis simplex sensu stricto*, *Anisakis pegreffii* and the other anisakid nematodes. *Parasitol. Int.*, 57: 49–53.

Van Cleave, H.J., 1953. Acanthocephala of North American mammals. Illinois Biol. Monogr., 23: 1-179.

Yamaguti, S., 1939. Studies on the helminth fauna of Japan, Part 29, Acanthocephala II. Japan. Jour. Zool., 8 (3):317-351.

Yamaguti, S., 1963. Systema Helminthum Vol. V Acanthocephala. Interscience, New York - London, 1-423.

Zhu, X.Q., D'Amelio, S., Palm, H.W. Paggi, L., George-Nascimento, M. y Gasser, R.B., 2002. SSCP-based identification of members within the *Pseudoterranova decipiens complex* (Nematoda: Ascaridoidea: Anisakidae) using genetic markers in the internal transcribed spacers of ribosomal DNA. Parasitol., 124 (6): 615-623.

United States Fish Commission, 1904. *Cardiodectes medusaeus* (Wilson, 1908). New York, Smithsonian Institution – National Museum of Natural History.
<http://n2t.net/ark:/65665/3b0f87cad-a146-49a4-8d83-9d2e0826059e>

United States Fish Commission, 1906. *Cardiodectes medusaeus* (Wilson, 1908). New York, Smithsonian Institution – National Museum of Natural History.
<http://n2t.net/ark:/65665/3dbee2a90-201f-4315-98f2-98a8e48240bc>

Wilson, C.B., 1906. *Cardiodectes bellottii*. New York, Smithsonian Institution – National Museum of Natural History. <http://n2t.net/ark:/65665/391d329b1-f18e-43bd-b31a-869562973e9e>

Wilson, C.B., 1937. *Cardiodectes bellottii*. New York, Smithsonian Institution – National Museum of Natural History.

Zwickl, D. J., 2006. Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion. Ph.D. dissertation, The University of Texas at Austin.

ArcGIS, ESRI 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental System Research Institute.

Blast <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>, 21/02/2020

Geneious Prime 2019. Disponible en: <https://www.geneious.com>



Sukumaran, J. y Holder, M.T. SumTrees: Phylogenetic Tree Summarization. 4.0.0
(31/012015). Disponible en: <https://github.com/jeetsukumaran/DendroPy>.

Apéndice 1

En este apéndice se han recogido los datos de presencia y ausencia de parásitos que han sido necesarios para realizar los análisis cuantitativos del trabajo.

Tabla 1 Valores de presencia (P) y ausencia (A) de los parásitos encontrados en las muestras de mictófidis (Fig. 1, tabla 2).

Muestra	Especie	N	Parásitos									
			<i>Lethadena profunda</i>		<i>Cardiodectes bellottii</i>		<i>Neorhadinorhynchus</i> sp.		<i>Anisakidae</i>		<i>Bolbosoma</i> sp.	
			P	A	P	A	P	A	P	A	P	A
TF2	<i>Lepidophanes guentheri</i>	3	0	3	0	3	0	3	0	3	0	3
TF3	<i>Lepidophanes gaussi</i>	30	0	30	1	29	0	30	2	28	0	30
TF5	<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	20	3	17	0	20	0	20	0	20	0	20
TF5	<i>Hygophum hygomii</i>	55	0	55	0	55	0	55	0	55	0	55
TF5	<i>Hygophum reinhardtii</i>	20	0	20	0	20	1	19	0	20	0	20
TF5	<i>Lampadena chavesi</i>	5	0	5	0	5	0	5	0	5	0	5
TF5	<i>Diaphus metopoclampus</i>	4	0	4	0	4	0	4	0	4	0	4
TF5	<i>Lepidophanes gaussi</i>	29	0	29	0	29	0	29	0	29	0	29
TF5	<i>Diaphus dumerili</i>	6	0	6	0	6	0	6	0	6	0	6
TF5	<i>Bolinichthys</i> sp.	31	0	31	0	31	0	31	6	25	0	31
TF6	<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	26	8	18	1	25	0	26	0	26	0	26
TF6	<i>Lobianchia</i> sp.	10	0	10	0	10	0	10	1	9	0	10
TF6	<i>Hygophum hygomii</i>	45	0	45	0	45	0	45	1	44	0	45
HSN2	<i>Hygophum hygomii</i>	27	0	27	0	27	0	27	1	26	0	27
HMD2C	<i>Hygophum hygomii</i>	30	0	30	0	30	0	30	0	30	0	30
HMD2C	<i>Lobianchia dofleini</i>	16	0	16	1	15	0	16	0	16	1	15

Apéndice 2

En este apéndice se ha querido especificar la nomenclatura de las especies de *Anisakis* sp. analizadas tanto a nivel molecular como mediante identificación de los caracteres morfológicos.

Tabla 1 Especies de mictófidios en las que se han encontrado diferentes especies de Anisákidos, con sus respectivas localidades y nombre de las muestras utilizadas en la figura 8 y tabla 4.

Especie	Localidad	Muestra	Parásito
<i>Bolinichthys</i> sp.	TF5	1.1	<i>Pseudoterranova ceticola</i>
		1.2	<i>Anisakis</i> sp. tipo II
		1.3	<i>Anisakis</i> sp. tipo II
		2	<i>Anisakis</i> sp. tipo II
		5	<i>Anisakis</i> sp. tipo II
		9	<i>Anisakis</i> sp. tipo II
		10	<i>Anisakis</i> sp. tipo II
		11.1	<i>Anisakis</i> sp. tipo II
		11.2	<i>Pseudoterranova ceticola</i>
		11.3	<i>Pseudoterranova ceticola</i>
		<i>Hygophum hygomii</i>	HSN2
<i>Lobianchia</i> sp.	TF6	6	<i>Anisakis</i> sp. tipo II
<i>Lepidophanes gausi</i>	TF3	3	<i>Anisakis brevispiculata</i>
		4	<i>Anisakis simplex sensu stricto</i>

Agradecimientos

En primer lugar, quiero agradecer a Javier Aznar y a Mercedes Fernández su gran apoyo en desarrollar este trabajo y para todo el apoyo a nivel profesional y personal que me han brindado. También quiero agradecer a mis compañeros de laboratorio para hacer siempre ameno el día: Claudia, Marica, María, Rachel, Alicia y David. Además, un grande agradecimiento también a Natalia Fraija, que me ha ayudado muchísimo en la parte molecular y que ha tenido mucha paciencia con mis dudas, y a Patricia Gozalbes, por la ayuda con el ArcGis. Y un gracias también a todo el resto de los compañeros y compañeras que han acompañado y siempre ayudado muchísimo durante los días pasados en el laboratorio. ¡Espero algún día poder volver al ICBIBE a colaborar con vosotros!

Agradezco profundamente también al personal docente e de la Universidad de La Laguna su disponibilidad y amabilidad en atender todas mis dudas: en especial a Covadonga Rodríguez y a Sabrina Clemente, para la paciencia de contestarme todas las dudas a distancia, seguidas súbitamente por mi tutora que me ha dado la posibilidad de realizar este trabajo, Natacha Aguilar, y a Pilar Foronda para haberme comunicado que había la posibilidad de realizar este trabajo.

Por último, pero no menos importantes, a mi pareja, Carlos, que me ha soportado y suportado en la mayor parte del tiempo en mis estreses y a mis amigas Guillermina y Michelle por estar allí cuando más lo necesitaba. Una menzione speciale a Ilaria per avermi aiutato così tanto nonostante fosse solo venuta in vacanza. Estoy muy agradecida también por haber conocido todos mis compañeros de la ULL, en especial, Glòria, Raquel y Atenery. Quiero agradecer también a mis padres y mi abuela por, simplemente, todo.