

NEMATODOS RABDÍTIDOS DE DUNAS COSTERAS DEL SUR Y ESTE DE LA PENÍNSULA IBÉRICA



Tesis doctoral
Alba Nazaret Ruiz Cuenca
- 2021 -



Universidad de Jaén

Escuela de Doctorado

TESIS DOCTORAL



**NEMATODOS RABDÍTIDOS DE DUNAS
COSTERAS DEL SUR Y ESTE DE LA
PENÍNSULA IBÉRICA**

**PRESENTADA POR:
ALBA NAZARET RUIZ CUENCA**

**DIRIGIDA POR:
DR. D. JOAQUÍN ABOLAFIA COBALEDA**

JAÉN, 9 de noviembre de 2021



Universidad de Jaén

Escuela de Doctorado

Nematodos rabdítidos de dunas costeras del sur y este de la península ibérica

Tesis doctoral

Alba Nazaret Ruiz Cuenca

- 2021 -



Universidad de Jaén

Escuela de Doctorado

Nematodos rabdítidos de dunas costeras del sur y este de la península ibérica

Memoria de investigación presentada por

Alba Nazaret Ruiz Cuenca

Para optar al Grado de Doctor por la Universidad de Jaén.

Fdo. Alba Nazaret Ruiz Cuenca

Jaén 2021

Esta tesis ha sido realizada bajo la dirección de

Joaquín Abolafia Cobaleda

Fdo. Joaquín Abolafia Cobaleda

Jaén 2021



Universidad de Jaén

Escuela de Doctorado

D. Joaquín Abolafia Cobaleda, profesor doctor del Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología de la Universidad de Jaén,

Certifica:

Que el trabajo realizado en la presente memoria, titulada: “Nematodos rabadidos de dunas costeras del sur y este de la península ibérica”, presentada por Alba Nazaret Ruiz Cuenca, ha sido realizada bajo mi dirección y autorizo su presentación y defensa para optar al grado de Doctor, por la Universidad de Jaén.

Jaén, 2021

Fdo. Joaquín Abolafia Cobaleda

AGRADECIEMIENTOS

A todas las personas que han contribuido en la realización de esta Tesis Doctoral.

En primer lugar, y en especial, a mi director de tesis, el Dr. Joaquín Abolafia Cobaleda, por la confianza depositada en mí, el enorme interés mostrado, su dedicación, su ayuda y su amistad.

A los compañeros del Grupo Andaluz de Nematología, muy especialmente al Dr. Reyes Peña Santiago y a la Dra. Gracia María Liébanas Torres, por su apoyo y amistad a lo largo de todos estos años.

A los miembros del Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, y en especial a los del Área de Zoología.

A mis compañeros del laboratorio de Nematología.

A todos aquellos (familia, amigos y compañeros) que me han ayudado en la recogida de muestras para esta tesis.

Finalmente, a mi familia por confiar en mí y ver que sería capaz de hacerlo, por su apoyo incondicional.

ÍNDICE

RESUMEN.....	I
ABSTRACT	II
SECCIÓN I	3
INTRODUCCIÓN	7
1. Nematodos como grupo zoológico y su clasificación.....	7
2. Los nematodos rhabditidos	11
2.1. Clasificación de los rhabditidos	11
2.2. Morfología de los rhabditidos	15
2.3. Rhabditidos como grupo zoológico	25
3. Ecosistemas dunares costeros	26
3.1. Ecosistemas dunares costeros de la península ibérica	27
ANTECEDENTES.....	29
1. Diversidad de rhabditidos en dunas costeras del mundo	27
2. Diversidad de rhabditidos en dunas costeras de la península ibérica.....	32
3. Rhabditidos como indicadores en dunas costeras	34
ESTADO ACTUAL Y JUSTIFICACIÓN	41
OBJETIVOS.....	45
ÁREA DE ESTUDIO.....	49
MATERIAL Y MÉTODOS	69
1. Trabajo de campo.....	69
2. Trabajo de laboratorio	69
2.1. Obtención de especímenes	69
2.2. Observación microscópica	71
2.2.1. Microscopía óptica	71
2.2.2. Microscopía electrónica de barrido	71
2.3. Estudio molecular	73
2.3.1. Extracción de ADN	73
2.3.2. Análisis filogenéticos	74
REFERENCIAS	78

SECCIÓN II: RESULTADOS	97
II.1. RESULTADOS TAXONÓMICOS Y MOLECULARES.....	99
II.1.1. Posición taxonómica	101
II.1.2. Resultados moleculares.....	109
II.1.3. Especies foráneas relacionadas con especies ibéricas encontradas en dunas costeras	113
CAPÍTULO 1. Redescription of <i>Macrolaimus candensis</i> Sanwal, 1960 and <i>M.</i> <i>ruehmi</i> Andrásy, 1966 (Nematoda, Rhabditida, Chambersiellidae), and new data on <i>M. crucis</i> Maupas, 1900.....	
	115
CAPÍTULO 2. Redescription of <i>Paracrobeles laterellus</i> Heyns, 1968 (Rhabditida: Cephalobidae) from Botswana.....	
	144
CAPÍTULO 3. Comparative morphology of three cryptic species of the genus <i>Eucephalobus</i> Steiner, 1936 (Rhabditida, Cephalobidae) with conoid-elongate tail	
	157
CAPÍTULO 4. Redescription of <i>Diastolaimus grossus</i> (Truskova & Eroshenko, 1977) Andrásy, 1984 (Rhabditida, Chambersiellidae) from Europe	
	187
II.1.4. Especies ibéricas encontradas en dunas costeras.....	215
CAPÍTULO 5. SEM study of a toptype population of <i>Paracrobeles psammophilus</i> Navarro & Lluch, 1999 (Rhabditida, Cephalobidae) and its taxonomical implications.....	
	217
CAPÍTULO 6. Comparative study of four known species of the genus <i>Acrobeles</i> von Linstow, 1877 (Nematoda, Cephalobidae) with “single” and “double” cuticle from coastal dunes in Spain.....	
	239
CAPÍTULO 7. Characterization of <i>Nothacrobeles lanceolatus</i> Abolafia & Peña- Santiago, 2003 (Rhabditida, Cephalobidae), a typical species of coastal dunes from Spain.....	
	269
CAPÍTULO 8. <i>Crustorhabdtis transita</i> (Rhabditida, Mesorhabditidae) from coastal dunes in Spain, including the first SEM study of the species and the genus....	
	293

CAPÍTULO 9. Characterization of three plant or fungal feeding nematodes (Nematoda, Rhabditida, Tylenchomorpha) from coastal dunes in Spain including the SEM study of these species.....	317
II.2. RESULTADOS SOBRE LA ABUNDANCIA Y LA DISTRIBUCIÓN	349
II.2.1. Abundancia, diversidad y distribución	351
CAPÍTULO 10. Study of the nematode communities from sand coastal dunes in Spain	359
SECCIÓN III	377
DISCUSIÓN.....	379
1. Sobre la taxonomía de las especies encontradas	381
1.1. Sobre el género <i>Macrolaimus</i>	381
1.2. Sobre el género <i>Paracrobeles</i>	382
1.3. Sobre el género <i>Eucephalobus</i>	383
1.4. Sobre el género <i>Diastolaimus</i>	384
1.5. Sobre el género <i>Acrobeles</i>	384
1.6. Sobre la especie <i>Nothacrobeles lanceolatus</i>	385
1.7. Sobre el género <i>Crustorhabditis</i>	386
1.8. Sobre los tilencomorfos estudiados	387
1.9. Nuevas citas para la península ibérica	387
2. Sobre los resultados de abundancia, diversidad y distribución de las especies encontradas.....	388
CONCLUSIONES	393
REFERENCIAS	397

RESUMEN

En este trabajo se exponen los resultados y las conclusiones sobre el estudio de nematodos del orden Rhabditida asociados a dunas costeras del sur y este de la península ibérica. Tras este estudio se han obtenido un total de 6988 ejemplares, los cuales pertenecen a 72 especies, 37 géneros y 18 familias del orden Rhabditida, recolectados en un total de 42 dunas costeras en 12 provincias españolas y un distrito portugués a lo largo del litoral atlántico-mediterráneo peninsular. De algunas de estas especies se ha realizado un detallado estudio morfológico, morfométrico y molecular.

Se han obtenido ocho nuevas citas para la península ibérica: *Allodiplogaster colobocerca*, *Cervidellus alutus*, *Chiloplacus bisexualis*, *Criconemoides ihlathum*, *Crustorhabditis transita*, *Eucephalobus compsus*, *Scutylenchus tessellatus* y *Stegelleta incisa*. Además, los resultados obtenidos han aclarado las relaciones taxonómicas y filogenéticas existentes entre algunos géneros y especies. Así, el género *Acrobeles* se ha dividido en dos subgéneros diferentes (*Acrobeles* y *Seleborca*) en base a su morfología y estudios moleculares, el género *Paracrobeles* ha sido dividido en dos grupos morfológicos sin rango taxonómico (grupo *laterellus* y grupo *psammophilus*) y el género *Diastolaimus* a sido transferido a la subfamilia Chambersiellinae, mientras que la familia Chambersiellidae se considera polifilética. Además, algunas especies han sido transferidas a otros géneros con los que comparten mayor similitud morfológica quedando nombradas como *Nothacrobeles cornis*, *N. rarus*, *N. sonorensis*, *Bursilla denticaudata*, *Aphelenchoides assamensis* y *Potensaphelenchus dhanachandi*.

Respecto a la nematofauna en las dunas examinadas, se concluye que los nematodos rabdítidos son el grupo más abundante (85.9%) y más diverso (56.7%) en el área estudiada, siendo la familia Cephalobidae la predominante en este tipo de hábitats, habiéndose encontrando una proporción de individuos bastante alta (74%), siendo la especie más abundante y frecuente *Acrobeles complexus*. También, se ha podido observar que los nematodos bacteriófagos (Rhabditida en su mayoría), son el grupo más frecuente (83.5%) en las dunas costeras del sur y este de la península ibérica.

Finalmente, se ha observado que la costa de Almería, en concreto el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, es la zona donde más diversidad de especies del orden Rhabditida se han encontrado dentro de este estudio, disminuyendo esta proporción a medida que nos acercamos a zonas más húmedas del norte peninsular.

Palabras clave.— Distribución, filogenia, morfología, Rhabditida, taxonomía.

ABSTRACT

This work presents the results and conclusions on the study of nematodes of the order Rhabditida associated to coastal dunes in the south and east of the Iberian Peninsula. After this study, a total of 6988 specimens have been obtained belong to 72 species, 37 genera and 18 families of the order Rhabditida, collected from 42 coastal dunes from 12 Spanish provinces and one Portuguese district along the Atlantic-Mediterranean peninsular coast. A detailed morphological, morphometric and molecular study has been carried out on some of this species.

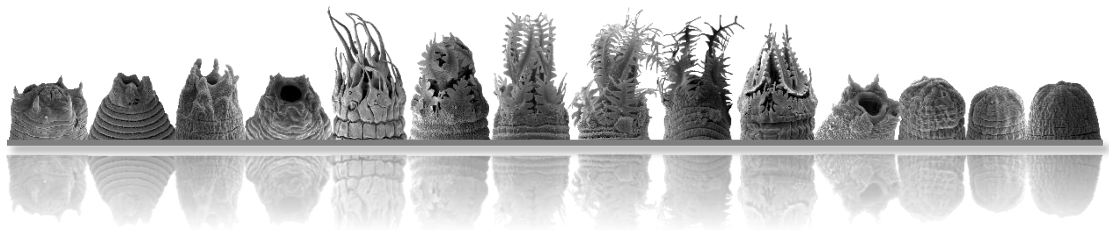
Eight new cites have been obtained for the Iberian Peninsula: *Allodiplogaster colobocerca*, *Cervidellus alutus*, *Chiloplacus bisexualis*, *Criconemoides ihlathum*, *Crustorhabditis transita*, *Eucephalobus compsus*, *Scutylenchus tessellatus* y *Stegelleta incisa*. Furthermore, the results obtained reveals the taxonomic and phylogenetic relationships present between some genera and species. Thus, the genus *Acrobeles* has been divided into two different subgenera (*Acrobeles* and *Seleborca*) based on their morphology and molecular studies, the genus *Paracrobeles* has been divided into two morphological groups without taxonomic rank (*laterellus*-group and *psammophilus*-group) and the genus *Diastolaimus* has been transferred to the subfamily Chambersiellinae, while the family Chambersiellidae is considerer polyphyletic. In addition, some species have been transferred to other genera which agreeing more morphologically, being named as *Nothacrobeles cornis*, *N. rarus*, *N. sonorensis*, *Bursilla denticaudata*, *Aphelenchoides assamensis* and *Potensaphelenchus dhanachandi*.

Regarding to nematofauna of coastal dunes examined, the results shows that rhabditid nematodes are the most abundant group (85.9%) and the most diversified (56.7%), being the family Cephalobidae the predominant in this habitat, having found a high number of individuals (74%), being the most abundant and frequent species *Acrobeles complexus*. Also, the results show the bacteriophage nematodes (Rhabditida in its majority) as the most frequent group (83.5%) in the coastal dunes of the south and east of the Iberian Peninsula.

Finally, Almería coast, specifically Cabo de Gata-Níjar Natural Park, have been the area where the order Rhabditida have been found in major number, descreasing this proportion to humid areas of the north of the peninsula.

Keywords.– Distribution, morphology, phylogeny, Rhabditida, taxonomy.

SECCIÓN I



**INTRODUCCIÓN, ANTECEDENTES, JUSTIFICACIÓN,
OBJETIVOS, ÁREA DE MUESTREO Y MATERIAL Y MÉTODOS**

INTRODUCCIÓN, ANTECEDENTES Y JUSTIFICACIÓN

INTRODUCCIÓN

El presente estudio pretende dar a conocer la diversidad de nematodos del orden Rhabditida Chitwood, 1833 en dunas costeras del sur y este de la península ibérica, por lo que es muy importante poner de manifiesto cómo son estos animales, su importancia y su clasificación, así como desarrollar en qué consisten los sistemas dunares y sus principales características para dar una visión general del presente estudio.

1. NEMATODOS COMO GRUPO ZOLÓGICO Y SU CLASIFICACIÓN

El filo Nematoda Rudolphi, 1808 (erigido como filo por Lankester en 1877 y renombrado como filo Nemes por Cobb, 1919 y filo Nemata por Chitwood, 1958), consiste en un grupo de animales invertebrados, pluricelulares, blastocelomados y de tamaño muy variable, con un patrón estructural básico relativamente sencillo (Fig. 1), que consta de una estructura cilíndrica o fusiforme tubular, no segmentada, provista de una región anterior, o cefálica, con una abertura oral (boca) en un extremo y un extremo posterior con una cola de longitud y morfología variable. Envolviendo su cuerpo poseen una cutícula semipermeable y en el interior se encuentran los diferentes sistemas (nervioso, excretor-secretor, muscular, digestivo y reproductor).

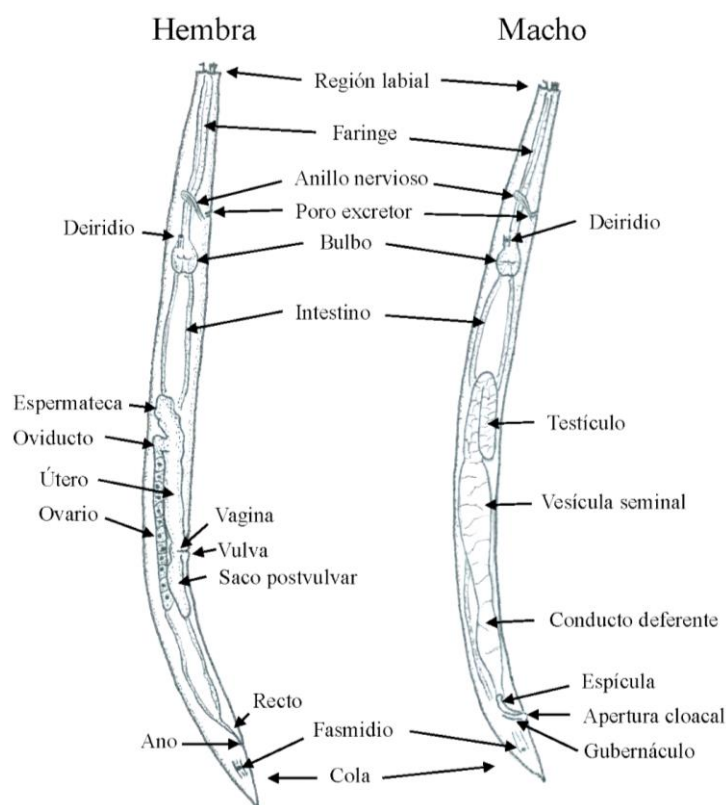


Figura 1. Morfología general de los nematodos (redibujado de De Ley *et al.*, 2003).

Se estiman entre 40.000 y 10.000.000 de especies (Blaxter *et al.*, 1998; Hugot *et al.*, 2001; Yeates *et al.*, 2009) de las cuales, en la actualidad, se conocen unas 25.000 (Andrássy, 2005; Hodda *et al.*, 2009), ya que su identificación encierra grandes dificultades (debido a su elevada diversidad, su pequeño tamaño y su variabilidad intraespecífica), además de que hay muchos países en los que no se ha estudiado su nematofauna, siendo ésta una dura tarea y un reto para la taxonomía.

Además, son animales que se encuentran en todos los ecosistemas y hábitats, desde muy húmedos a xéricos, con especies que pueden sobrevivir a condiciones extremas (Ruppert y Barnes, 1996; Wall *et al.*, 2002). La gran parte de ellos son de vida libre: marinos en su mayoría, el 25% edáficos, el 15% son zooparásitos y el 10% son fitoparásitos (Andrássy, 2005). Dentro de los nematodos que habitan el suelo se encuentran diferentes tipos en función de su posición en la cadena alimentaria. Así, podemos encontrar fitófagos/fitoparásitos, bacteriófagos, micófagos, micrófagos (algas y protozoos), depredadores y zooparásitos (Medeiros *et al.*, 2008) (Fig. 2). La principal función de estos animales en el suelo está relacionada con la descomposición de la materia orgánica y el ciclo de nutrientes del suelo mineralizando y liberando nutrientes en formas disponibles para las plantas (Ingham *et al.*, 1985; Ferris, 2010; Gebremikael *et al.*, 2016). Además, son un factor clave en la regulación de plagas y enfermedades en cultivos (Yeates *et al.*, 2009).

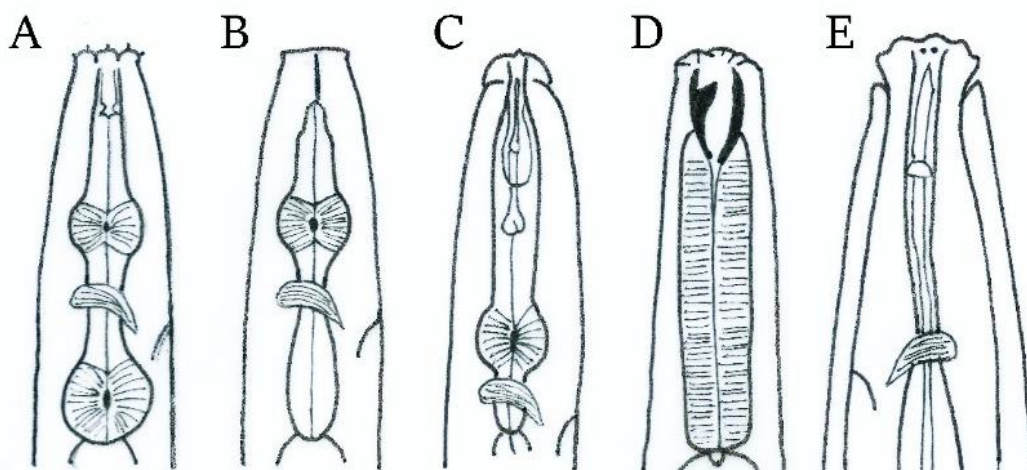


Figura 2. Clasificación de nematodos según su alimentación y la estructura de sus piezas bucales. A) Bacteriófago; B) Micrófago; C) Fitófago; D) Depredador; y E) Omnívoro. (redibujado de Zaborski, 2014).

Estos animales, también cumplen un papel muy importante como bioindicadores de la calidad de suelo y agua (Bongers, 1990; Ferris *et al.*, 2001; Yeates, 2003; Heininger *et al.*, 2007; Yeates *et al.*, 2009; Trett *et al.*, 2009; Treonis *et al.*, 2018). Estos poseen unas características que hacen que sean unos bioindicadores útiles (Freckman, 1988; Powers *et al.*, 1995), por su amplia distribución y adaptabilidad a cualquier tipo de hábitats, como también por su gran sensibilidad ante posibles alteraciones ambientales (Huang y Cares, 2006). Entre algunas de estas características está la posesión de una cutícula permeable que les permiten tener un rango variable de reacciones a contaminantes (Wasilewska, 1979; 1989), pueden generar formas de resistencia en ambientes hostiles que les permiten estar inactivos durante largos periodos de tiempo (Bongers, 1999) o pueden llevar a cabo la expresión de proteínas de la región cefálica exclusivas ante estrés frente a determinados cambios en el medio (Kammenga *et al.*, 1998).

Además, por la gran cantidad de especies presentes en un mismo hábitat, el análisis de la biodiversidad de la nematofauna presente en el suelo es esencial para aumentar el conocimiento de los procesos ecológicos que tienen lugar en el mismo (Archidona-Yuste *et al.*, 2016). La identificación de las familias y géneros de nematodos presentes en la comunidad, y la determinación de su abundancia, ofrecen una buena oportunidad para evaluar la condición del ecosistema con relación al impacto de los contaminantes y otros factores estresantes, así como para monitorear los cambios en la estructura y funcionamiento de las redes tróficas del suelo (Yeates y Bongers, 1999). Así, podemos determinar diversos taxones de nematodos como indicadores, por ejemplo, los rabdítidos rabditomorfos y diplogasteromorfos son indicadores de hábitats eutrofizados, mientras que los doriláimidos y monónchidos son comunes en hábitats poco alterados (Jensen y Mulvey, 1969; Sánchez-Moreno *et al.*, 2009).

La diversidad taxonómica, geográfica, ecológica, anatómica y fisiológica de los nematodos plantea desafíos para la caracterización de los mismos. Sin embargo, la importancia evolutiva, económica y ecológica de estos animales, ha asegurado que el análisis de la sistemática de dicho grupo continúe siendo un campo de estudio muy necesario. Así, la clasificación de los nematodos ha sufrido muchas modificaciones a lo largo de los años (Hodda, 2007). A continuación, se expone la clasificación combinada entre estudios morfológicos y moleculares basados en la subunidad menor ribosómica (18S) llevada a cabo por De Ley y Blaxter (2002, 2004) (Fig. 3).

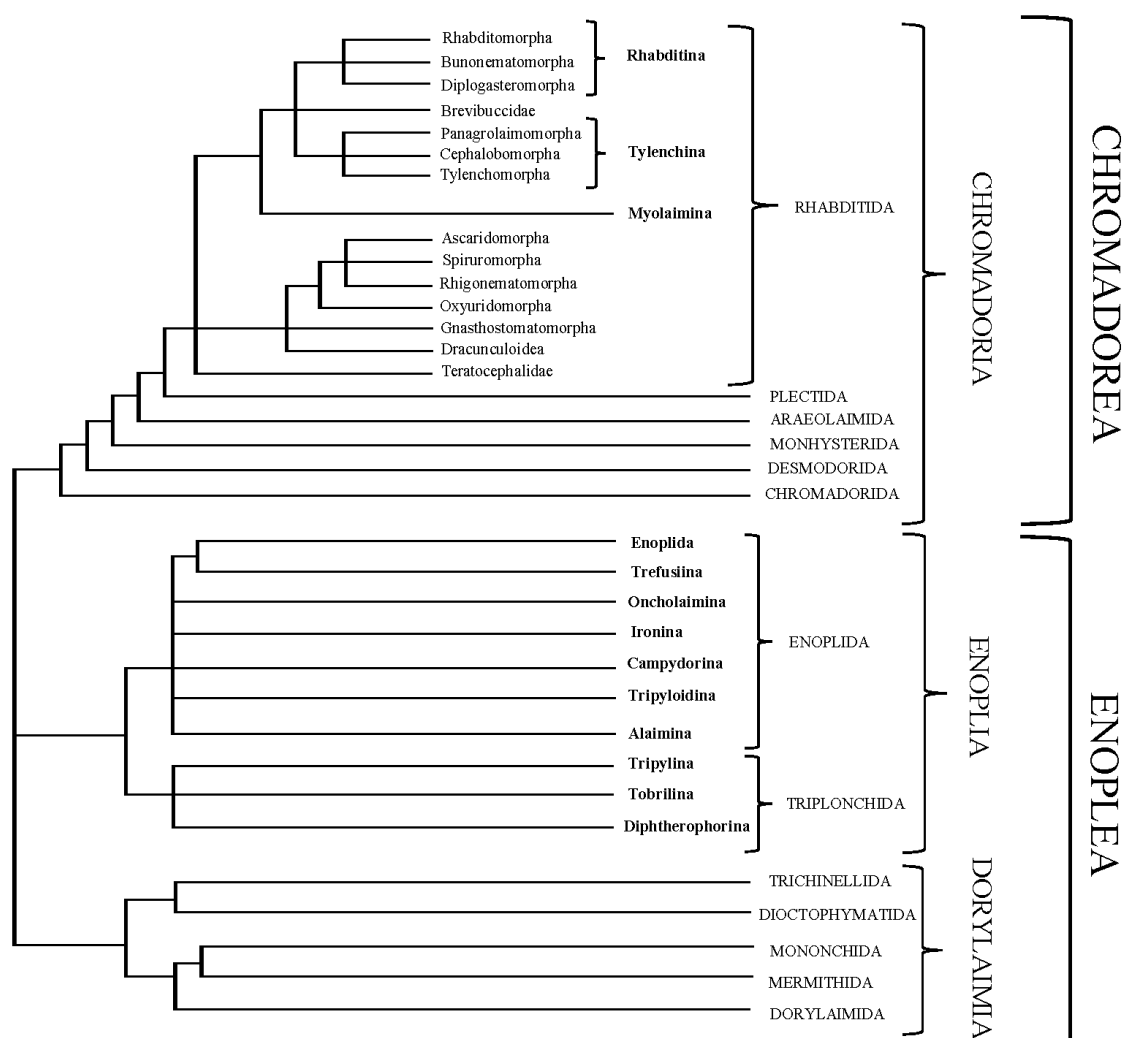


Figura 3. Clasificación propuesta por De Ley y Blaxter en 2004 (redibujado de De Ley y Blaxter, 2004).

2. LOS NEMATODOS RABDÍTIDOS

Los nematodos pertenecientes al orden Rhabditida, en los cuales se ha centrado este trabajo, son uno de los grupos más amplios y más abundantes del filo Nematoda. Presentan un gran espectro ecológico, ampliamente distribuidos en todo tipo de hábitats e incluyendo múltiples formas de vida, pudiéndose encontrar bacteriófagos (como los cefalóbidos y panagroláimidos), entomopatógenos (como los esteinernemátidos y heterorabdítidos), predadores (como los diplogástridos), fitoparásitos (como los tilénquidos) y parásitos (como los estrongílicos). Estos animales, además, presentan un gran interés por su alta resistencia a sobrevivir en ambientes extremos y destacan por su papel como consumidores primarios en las redes tróficas tanto en los suelos, como en los sedimentos acuáticos, interviniendo así en los procesos de transformación de la materia orgánica, la descomposición de contaminantes y mineralización de los suelos (Abolafia *et al.*, 2011).

Lamentablemente, el estudio de su corología y de su faunística es escaso. Apenas se conoce en detalle la distribución de las especies a gran escala geográfica, ni aún se han vislumbrado hasta el momento los patrones de distribución del grupo, y mucho menos se han propuesto hipótesis sobre los procesos o agentes causales de la distribución de sus táxones.

2.1. CLASIFICACIÓN DE LOS RABDÍTIDOS

Chitwood 1933 propuso la categoría de orden Rhabditida para el grupo, un rango que se ha mantenido hasta ahora, aunque no así los táxones que incluye. Así, algunos táxones que fueron inicialmente incluidos en el orden, algunas veces se han considerado como órdenes independientes, o bien, se han incluido otros órdenes, como algunos zooparásitos, que formaban parte de grupos separados.

Rhabditis terricola descrita por Dujardin (1845) fue la primera especie conocida de este taxon, tras la cual se fueron describiendo numerosas especies que fueron incluyéndose en este grupo. De este modo, durante el siglo XIX, muchos autores (Bastian, 1865; Schultze, 1857; Schneider, 1866; Bütschli, 1873; de Man, 1876, 1880, 1884; von Linstow, 1877; Örley, 1880) realizaron contribuciones muy importantes al conocimiento de la diversidad los rabdítidos y poco a poco se empezó a establecer la clasificación de especies dentro de este grupo.

Con el paso de siglo, Chitwood (1933) consideró este diverso grupo como un orden separado de los demás. De esa época se pueden destacar las aportaciones de importantes nematólogos que ayudaron a clarificar la clasificación de estos animales como las llevadas a cabo por Gerald Thorne (1937), Gunter Osche (1952), Ellsworth C. Dougherty (1953, 1955), István Andrásy (1958a, 1984), Walter Sudhaus (1974a, 1974b, 1974c, 1976a, 1976b, 1977, 1978, 1980), Sven Boström (1989b) y Paul De Ley (1997). A mediados del siglo XX los rabdítidos quedaron divididos en cuatro subórdenes según Andrásy (1976): Teratocephalina Andrásy, 1976, Cephalobina Andrásy, 1976, Rhabditina Chitwood, 1933 y Diplogastrina Micoletzky, 1922, mientras que los tilénquidos y afelénquidos permanecían en un orden separado, Tylenchida Thorne, 1949. A lo largo de este siglo algunos grupos son separados en diferentes órdenes: Diplogasterida por Micoletzky (1922), Aphelenchida y Cephalobida por Siddiqi (1980).

Al llegar el siglo XXI se producen modificaciones relevantes basadas en datos moleculares respecto a las ideas tradicionales derivadas de los datos morfológicos. Estos cambios se refieren a la inclusión dentro del orden Rhabditida de táxones que hasta el pasado siglo se habían considerado como órdenes separados, tales como varios grupos de zooparásitos y de fitoparásitos. Los árboles evolutivos a partir de datos moleculares o con la combinación molecular y morfológica (De Ley y Blaxter, 2002, 2004) muestran que el orden Rhabditida pertenece a la clase Chromadorea Inglis, 1983, subclase Chromadoria Pearse, 1942, táxones de los que también formarían parte los órdenes Plectida Gadea, 1973, Araeolaimida De Coninck y Schuurmans-Stekhoven, 1933, Monhysterida Filipjev, 1929, Desmodorida De Coninck, 1965, Desmoscolecida Filipjev, 1929, Chromadorida Chitwood, 1933 y el recientemente creado Microlaimida Leduc, Verdon, Zhao, 2017. Según esto, los rabdítidos tendrían un parentesco más estrecho con los pléctidos, y más lejano con los chromadóridos dentro de la clase a la que pertenecen (Abolafia *et al.*, 2011). Así, según De Ley y Blaxter (2002, 2004) quedarían divididos en cuatro subórdenes: Spirurina Railliet, 1914, Myolamina Inglis, 1983, Tylenchina Thorne, 1949 y Rhabditina Chitwood, 1933. Esta clasificación fue aceptada en general por Andrásy (2005) exceptuando los táxones de nematodos zoo- y fitoparásitos que los mantiene como órdenes separados.

Clasificación según De Ley y Blaxter (2002)

Orden Rhabditida Chitwood, 1933

Suborden Spirurina Railliet, 1914

Infraorden Gnathostomatomorpha De Ley y Blaxter, 2002

Infraorden Oxyuridomorpha De Ley y Blaxter, 2002

Infraorden Rhigonematomorpha De Ley y Blaxter, 2002

Infraorden Spiruromorpha De Ley y Blaxter, 2002

Infraorden Ascaridomorpha De Ley y Blaxter, 2002

Suborden Myolaimina Inglis, 1983

Infraorden Myolaimina De Ley y Blaxter, 2002

Suborden Tylenchina Thorne, 1949

Infraorden Panagrolaimomorpha De Ley y Blaxter, 2002

Infraorden Cephalobomorpha De Ley y Blaxter, 2002

Infraorden Tylenchomorpha De Ley y Blaxter, 2002

Infraorden Drilonematomorpha De Ley y Blaxter, 2002

Suborden Rhabditina Chitwood, 1933

Infraorden Bunonematomorpha De Ley y Blaxter, 2002

Infraorden Diplogasteromorpha De Ley y Blaxter, 2002

Infraorden Rhabditomorpha De Ley y Blaxter, 2002

Incertae sedis

Familia Teratocephalidae Andrásy, 1958

Familia Brevibuccidae Paramonov, 1956

Posteriormente, esta clasificación ha sido actualizada por Shokoohi y Abolafia (2019), en la que se incluyen cinco subórdenes: Teratocephalina Andrassy, 1974, Spirurina, Myolaimina, Tylenchina y Rhabditina, la cual es la seguida en el presente trabajo:

Clasificación según Shokoohi y Abolafia (2019)

Orden Rhabditida Chitwood, 1933

Suborden Teratocephalina Andrassy, 1974

Superfamilia Teratocephaloidea Andrassy, 1958

Suborden Spirurina Railliet, 1914

Suborden Myolaimina Inglis, 1983

Superfamilia Myolaimoidea Andrassy, 1958

Suborden Tylenchina Thorne, 1949

Infraorden Cephalobomorpha De Ley y Blaxter, 2002

Superfamilia Cephaloboidea Filipjev, 1934

Infraorden Panagrolaimomorpha De Ley y Blaxter, 2002

Superfamilia Chambersiellidae Thorne, 1937 (*incerta sedis*)

Superfamilia Panagrolaimoidea Thorne, 1937

Superfamilia Brevibuccoidea Paramonov, 1956 (*incerta sedis*)

Superfamilia Stongyloidea Chitwood y McIntosh, 1934

Infraorden Tylenchomorpha De Ley y Blaxter, 2002

Suborden Rhabditina Chitwood, 1933

Infraorden Bunonematomorpha De Ley y Blaxter, 2002

Superfamilia Bunonematoidea Micoletzky, 1922

Infraorden Rhabditomorpha De Ley y Blaxter, 2002

Superfamilia Poikilolaimoidea Dougherty, 1955

Superfamilia Mesorhabditoidea Andrassy, 1976

Superfamilia Rhabditoidea Örley, 1880

Superfamilia Strongyloidea Baird, 1853

Superfamilia Agfoidea Dougherty, 1955

Superfamilia Carabonematoidea Stammer y Wachek, 1952
(*incerta sedis*)

Infraorden Diplogasteromorpha De Ley y Blaxter, 2002

Superfamilia Cylindrocorpoidea Goodey, 1939

Superfamilia Odontopharyngoidea Micoletzky, 1922

Superfamilia Diplogasteroidea Micoletzky, 1922

2.2. MORFOLOGÍA DE LOS RABDÍTIDOS

Los rabdítidos presentan una amplia y compleja diversidad morfológica. Además, su pequeño tamaño y su intrincada estructura hace que sean difíciles de visualizar bajo microscopía óptica. A lo largo de los años, se han ido introduciendo premisas y una elaborada terminología para facilitar su identificación. Para el presente estudio de la morfología se han seguido principalmente los criterios de Abolafia *et al.* (2011), De Ley *et al.* (1995, 1998) y Siddiqi (2000).

ASPECTO GENERAL (Fig. 4): son animales de cuerpo cilíndrico, normalmente adelgazado en los extremos. Generalmente son gruesos, aunque puede variar dependiendo del táxon. Una vez muertos y fijados, adoptan una postura variable: recta, curvada hacia el lado ventral en forma de C más o menos abierta, forma sigmoidea, etc.



Figura 4. Aspecto general de nematodos.

CUTÍCULA (Fig. 5): está formada por cuatro capas (epicutícula, exocutícula, mesocutícula y endocutícula), aunque en algunos taxones se reduce a dos (**diplogasteromorfos** y **panagrolaimomorfos**). Ésta se encuentra anillada por la presencia de estrías transversales más o menos profundas. Estos anillos aparecen a lo largo de todo el cuerpo, pero varían en tamaño y grosor, según el taxon que se considere. En los **teratocefalinos** los anillos varían en tamaño, altura, anchura e inclinación según la especie, por lo que tienen gran importancia taxonómica. En los **cefalobomorfos** varía en textura, apareciendo los anillos frecuentemente con hileras de puntos o cortos pliegues longitudinales.

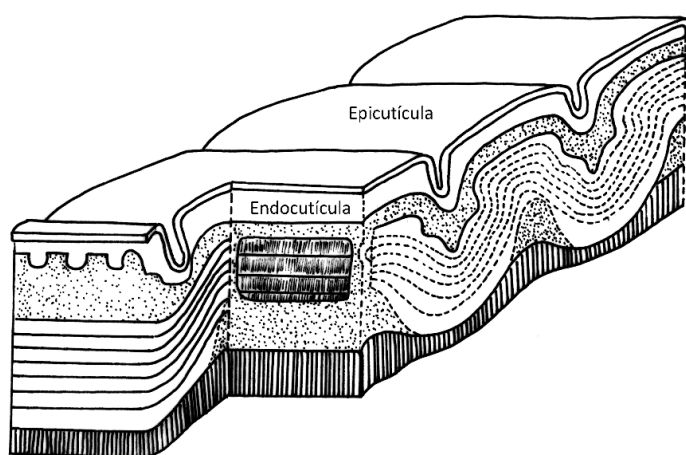


Figura 5. Esquema general de la cutícula (redibujado de Mountport *et al.*, 2000).

Campo lateral (Fig. 6): a lo largo del nematodo, a ambos lados, aparece una expansión longitudinal que recibe el nombre de campo lateral y se extiende casi desde un extremo a otro del cuerpo. En el campo lateral pueden existir incisuras o surcos longitudinales que lo dividen en crestas más o menos pronunciadas. La morfología y posición del campo lateral tiene interés taxonómico.

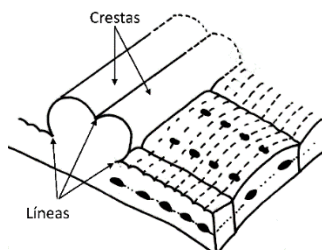


Figura 6. Esquema del campo lateral (redibujado de Thomas y Allen, 1965).

REGIÓN LABIAL: está formada típicamente por seis labios, aunque puede haber variaciones, bien por la fusión de los mismos de dos en dos, o por la reducción de los labios laterales. A partir de este patrón, la región labial presenta una gran variabilidad con un enorme interés taxonómico.

Así, los **teratocefalinos** (Fig. 7A) tienen una región labial más ensanchada que la región corporal adyacente, presentando delgados labios con surcos, fusionados entre sí en mayor o menor medida. Los surcos, también denominados pliegues cefálicos, tienen paredes esclerotizadas y forman la estructura de soporte básico de los labios de los cuales surgen sensilas cefálicas variables en longitud. Los **cefalobomorfos** (Fig. 7B) presentan una región labial muy variada en la cual el patrón básico consta de dos círculos concéntricos. El círculo interior consiste en tres elementos o apéndices labiales, uno dorsal y dos subventrales, alrededor de la abertura oral. Los apéndices labiales están unidos entre sí a nivel de la base por crestas tangenciales y el círculo externo consiste en seis labios separados (o tres labios originados por fusión de los labios de dos en dos), que, en algunas especies, desarrollan apéndices o probolas cefálicas con lóbulos, espinas o expansiones con diferente morfología. Cada uno de los apéndices se sitúa entre dos labios y conecta con ellos mediante sendas crestas radiales. Tanto los apéndices labiales como los cefálicos, pero muy especialmente los labiales, tienen una enorme diversidad morfológica de gran interés taxonómico. Los **tilencomorfos** (Fig. 7C), **panagrolaimomorfos** (Fig. 7D), **mioláiminos** (Fig. 7E), **rabbitomorfos** (Fig. 7G) y los **diplogasteromorfos** (Fig. 7H) tienen la región labial poco modificada, normalmente con labios redondeados, reducidos y fusionados entre sí, aunque también los hay con morfologías diferentes. Los **bunonematomorfos** (Fig. 7F) son los que presentan una región labial más modificada.

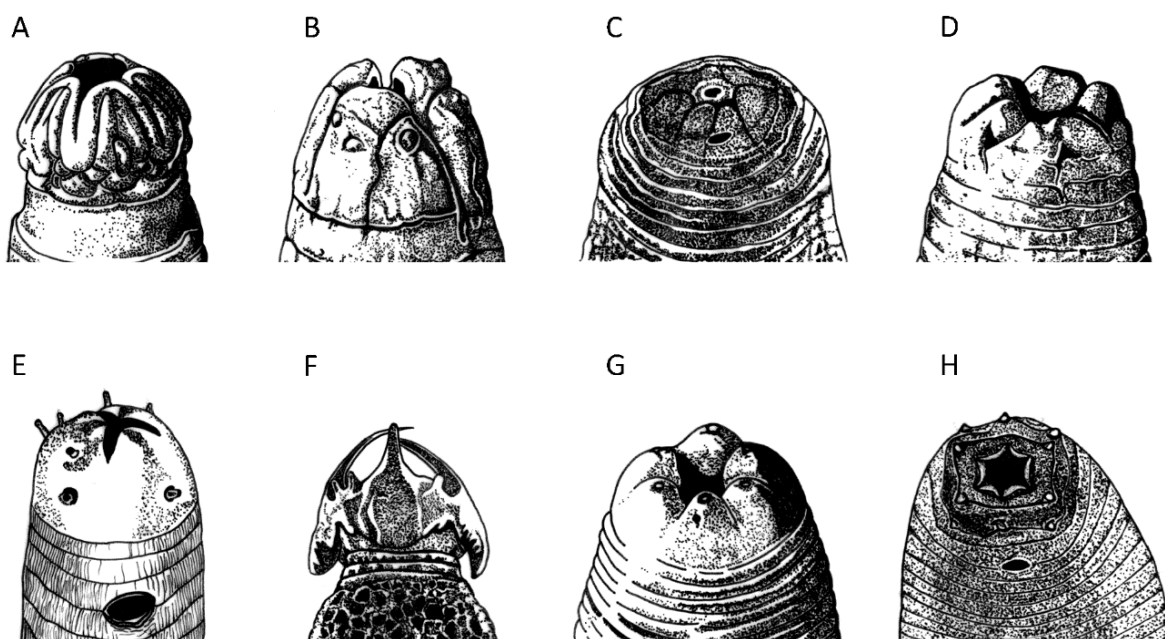


Figura 7. Ejemplo de la región labial en cada uno de los diferentes subórdenes o infraórdenes de rhabdítidos. A: Teratocephalina; B: Cephalobomorpha; D: Panagrolaimomorpha; G: Rhabditomorpha (redibujado de Abolafia *et al.*, 2011); C: Tylenchomorpha (redibujado de Tandingan *et al.*, 2007); E: Myolamina (redibujado de Giblin-Davis *et al.*, 2010); F: Bunonematomorpha (redibujado de Dolinski y Baldwin, 2003); H: Diplogasteromorpha (redibujado de Kanzaki *et al.*, 2012). Ilustraciones a partir de microfotografías de microscopía electrónica de barrido.

ESTOMA: consiste en el primer tramo del sistema digestivo, justo después de la abertura oral. A menudo posee aspecto tubular, pero en ocasiones se presenta más amplio, a modo de cavidad oral. Está parcialmente rodeado por tejido faríngeo formando el denominado collar faríngeo. Su pared interna se encuentra esclerotizada apareciendo piezas cuticularizadas, denominadas rabdiones, derivando en algunos táxones en dientes o denticulos.

El estoma se divide en tres partes: una parte anterior o queilostoma revestido por cutícula labial, encontrándose limitado posteriormente por una depresión de la cutícula que contiene un gran rabdió anterior llamado queilorrabdió, de morfología variable y que está muy esclerotizado en la mayoría de los táxones; una región intermedia o gimnostoma, que se caracteriza por encontrarse revestida por cutícula bucal y no estar recubierto por el collar faríngeo. Y una región posterior o estegostoma que se encuentra envuelta por el collar faríngeo y que a su vez se divide en cuatro regiones: prostegostoma, mesostegostoma, metastegostoma y telostegostoma.

La morfología del estoma en cada uno de los grandes grupos varía apreciablemente. En los **teratocefalinos** (Fig. 8A) el queilostoma es muy amplio en forma de embudo. La estructura del estoma en **cefalobomorfos** (Fig. 8B) es de apariencia constante en todas las especies, presentando el gimnorrabdió de pequeño tamaño a diferencia del resto de táxones y estando dividida en seis regiones. En los **tylencomorfos** (Fig. 8C) el estoma está revestido con una cutícula externa y está ocupado por un estilete de forma cilíndrica y cónica en el extremo, con tres válvulas basales. El estoma de los **panagrolaimomorfos** (Fig. 8D) es similar al de los cefaloboideos presentando el queilorrabdió menos esclerotizado, al igual que el estoma de los **rabditomorfos** (Fig. 8G), el cual se divide en cinco regiones. En los **diplogasteromorfos** (Fig. 8H) cada porción del estoma se halla evaginada una dentro de la otra, apareciendo los rabdiones sobresaliendo en el lumen a modo de dentículos.

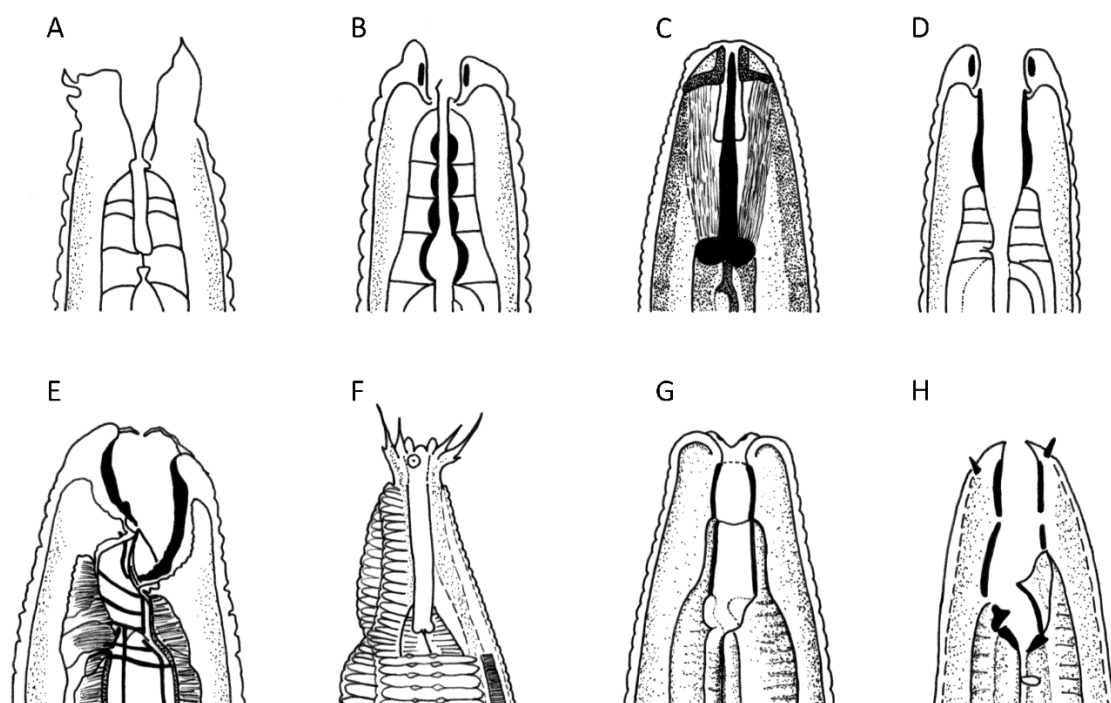


Figura 7. Ejemplo de estomas en cada uno de los diferentes subórdenes o infraórdenes de rabdítidos. A. Teratocephalinae; B: Cephalobomorpha; D: Panagrolaimomorpha; G: Rhabditomorpha (redibujado de Abolafia *et al.*, 2011); C: Tylenchomorpha (redibujado de Gómez-Barcina *et al.*, 1990); E: Myolaimina (redibujado de Giblin-Davis *et al.*, 2010); F: Bunonematomorpha (redibujado de Andrassy, 1982); H: Diplogasteromorpha (redibujado de Ahmad *et al.*, 2005).

FARINGE: el estoma es seguido por la faringe, usualmente tripartita, compuesta por el cuerpo faríngeo, el istmo y el bulbo basal de tipo valvular. El cuerpo faríngeo es normalmente cilíndrico o fusiforme, a veces muy delgado y posee un lumen triarradiado que se diferencia en dos porciones: una anterior o procorpus y otra posterior o metacorpus. El istmo es normalmente de menor diámetro que el cuerpo faríngeo. Seguidamente, se encuentra el bulbo formando una cavidad que funciona como una bomba y sirve para la maceración bacteriana antes de que las bacterias pasen al interior del intestino (Thomas, 1965).

Los **teratocefalinos** presentan la faringe con el istmo de similar anchura al cuerpo faríngeo (Fig. 9A). Sin embargo, en los **cefalobomorfos** (Fig. 9B) y **panagrolaimomorfos** (Fig. 9D), el cuerpo faríngeo aparece más desarrollado y engrosado que el istmo. En los **mioláiminos** el bulbo basal aparece muy poco desarrollado (Fig. 9E) y en el resto de táxones, el metacorpus aparece modificado en un bulbo medio (Fig. 9C, F–H).

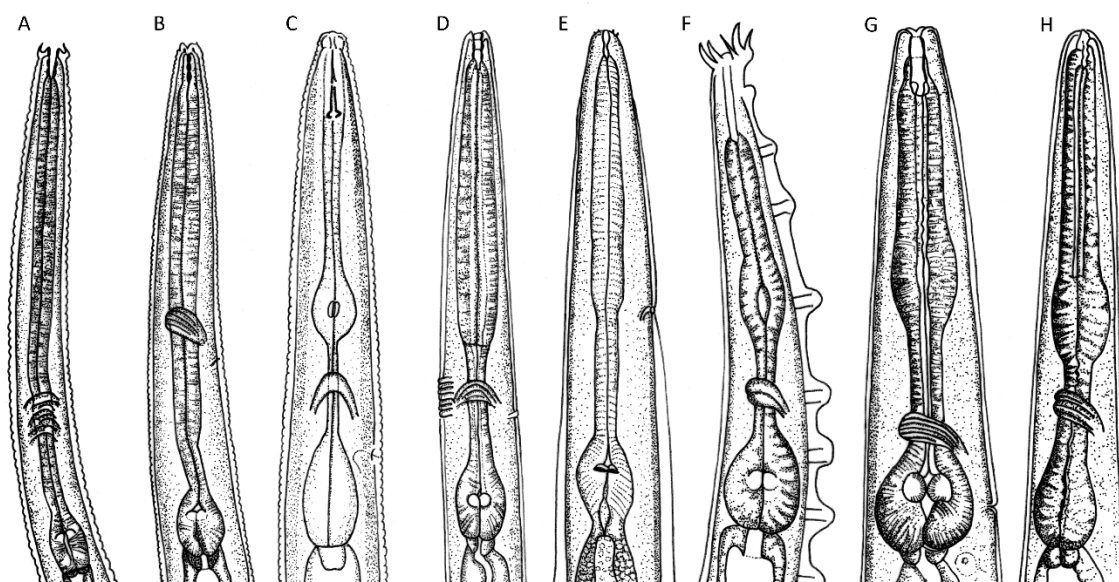


Figura 9. Ejemplo de cada tipo de faringe en los diferentes subórdenes o infraórdenes de rhabditidos. A. Teratocephalina; B: Cephalobomorpha; D: Panagrolaimomorpha; F: Bunonematomorpha; G: Rhabditomorpha; H: Diplogasteromorpha (redibujado de Abolafia *et al.*, 2011); C: Tylenchomorpha (redibujado de Brzeski, 1991); E: Myolaimina (redibujado de Gliblin-Davis *et al.*, 2010).

SISTEMA EXCRETOR: se compone de una célula excretora conectada con un par de canales laterales asociados a dos células glandulares. El conducto excretor se extiende a lo largo del lado ventral de la faringe, donde se encuentra el poro excretor.

INTESTINO: ocupa la mayor parte de la cavidad interna corporal y su extremo posterior se comunica con el recto, del que se encuentra separado por una válvula intestino-rectal.

RECTO: es un tubo de sección aplanada, subtriangular o irregular, terminando en el ano. Limitando con el intestino aparece un esfínter muscular uninucleado. Asociadas al recto, los rabdítidos presentan glándulas rectales que se abren en el recto cerca de su extremo anterior. Las hembras tienen tres glándulas y seis los machos.

SISTEMA NERVIOSO: poseen un sistema nervioso primitivo con un anillo nervioso que se encuentra casi siempre alrededor del cuerpo faríngeo, rodeando la unión de éste con el istmo o alrededor del istmo y que conectan con el hemizonidio (situado al mismo nivel del poro excretor). El cordón nervioso se continúa a lo largo del cuerpo.

- Anfidios: son órganos sensoriales situados en posición lateral en la base de los labios. En la mayoría de los táxones de los rabdítidos presenta forma de poro, aunque pueden presentarse en multitud de formas. Excepcionalmente, como en **drilicefalóidos**, **poikiloláimidos** y algunos **diplogástridos**, el anfidio es muy amplio y ocupa casi toda la anchura cefálica mientras que en los **teratocefalinos** es circular.

- Deiridios: sensilas sensoriales laterales o papilas cervicales localizadas en la región posterior del cuello, abriéndose a nivel del campo lateral.

- Fasmidios: situados en la región caudal que consisten en un par de pequeños órganos laterales cuyo poro se abre a nivel del cambio lateral.

SISTEMA REPRODUCTOR FEMENINO: puede ser didélfico (con dos ramas genitales) o monodélfico (con una sola rama genital), a menudo con los ovarios flexionados sobre el tracto genital. La mayoría de los rabdítidos son monodélficos-prodélficos (poseen solamente la rama genital anterior) que se compone de un ovario anterior, un oviducto, espermateca, útero, vagina, vulva y un saco uterino postvulvar. El ovario se encuentra dividido en dos regiones. La espermateca es un saco donde se almacena el esperma, situada en posición anterior y que puede encontrarse más o menos

desarrollada o directamente está ausente en algunos grupos. El saco uterino postvulvar es la degeneración de la segunda rama genital. La vagina presenta una morfología constante. Existen especies hermafroditas que producen espermatozoides en ovotestículos. En todos los casos la vulva presenta una morfología constante en forma de abertura transversal, más o menos prominente y normalmente se sitúa en una posición media de la longitud del cuerpo.

El sistema reproductor femenino en los **teratocefalinos** (Fig. 10A) es monodélfico-prodélfico o didélfico-anfidélfico. En los **cefalobomorfos** (Fig. 10B) es monodélfico-prodélfico al igual que los **mioláiminos** (Fig. 10E). Los **panagrolaimomorfos** (Fig. 10D) por el contrario carecen de espermateca, función que ejerce la porción distal del oviducto, pero el saco postvulvar es similar al de los cefaloboideos. Los **tylencomorfos** (Fig. 10C) y **rabbitomorfos** (Fig. 10G) presentan taxones con sistema genital monodélfico-prodélfico o didélfico-anfidélfico. Además, en los rabbitomorfos existen especies hermafroditas que producen espermatozoides en ovotestículos presentes en el cuarto estado juvenil y que se unen a la porción distal del oviducto. En los **diplogasteromorfos** (Fig. 10H) y **bunonematomorfos** (Fig. 10F) aparecen sistemas genitales didélficos-anfidélficos.

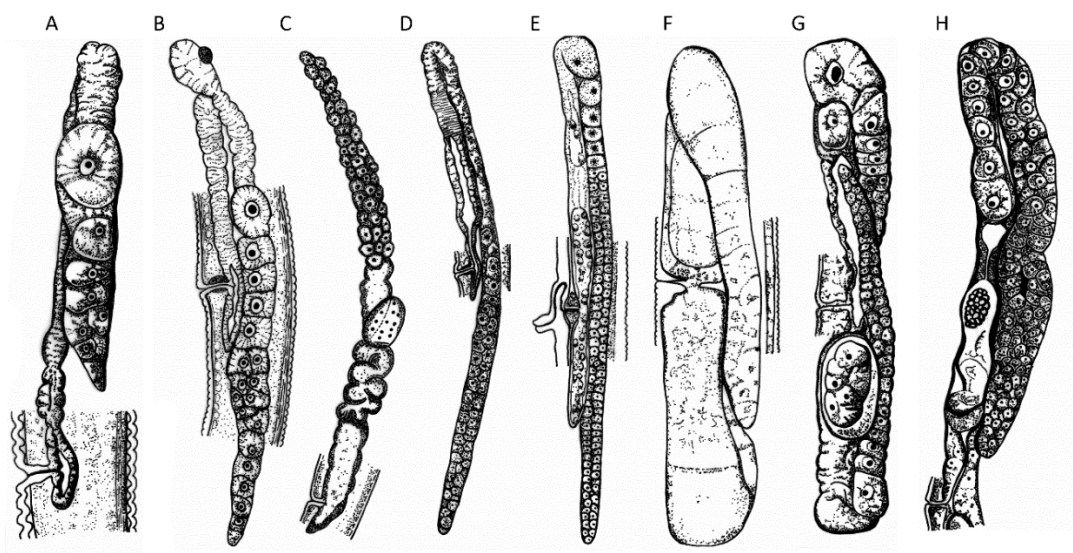


Figura 10. Ejemplos del sistema reproductor femenino en los distintos subórdenes o infraórdenes de rhabditidos. A. Teratocephalina; D. Panagrolaimomorpha (redibujado de Abolafia *et al.*, 2011); B. Cephalobomorpha; G. Rhabditomorpha; H. Diplogasteromorpha (redibujado de Abolafia y Peña-Santiago, 2003); C. Tylenchomorpha (redibujado de Alvani *et al.*, 2013); E. Myolaimina (redibujado de Abolafia y Peña-Santiago, 2016); F. Bunonematomorpha (redibujado de Holovachov *et al.*, 2003).

SISTEMA REPRODUCTOR MASCULINO: monórquico (una sola rama genital, por lo tanto, poseen un solo testículo) y consta de tres elementos: testículo, vesícula seminal y vaso deferente. Aparecen distintos elementos asociados al aparato reproductor masculino, que están relacionados con la cópula y la transferencia de espermatozoides, son las espículas, el gubernáculo y las papilas genitales. Las espículas son estructuras robustas, arqueadas y protractiles. El gubernáculo tiene como función guiar a la espícula durante la cópula.

La región caudal de los machos es distinta en cada uno de estos grupos estando la cola modificada para mover las espículas y el gubernáculo. Por ejemplo, en los **cefalobomorfos** (Fig. 11A) es cónica, curvada ventralmente, y terminada o no en un mucrón y, sin embargo, en los **rabbitomorfos** (Fig. 11G) la cola del macho desarrolla lateralmente unas expansiones que reciben el nombre de bursa. Ésta se encuentra surcada por varios canales secretores cuyas papilas suelen abrirse en el borde de la misma (ésta puede ser pelodera, cuando engloba completamente la cola o leptodera cuando la parte filiforme de la cola queda fuera de la bursa).

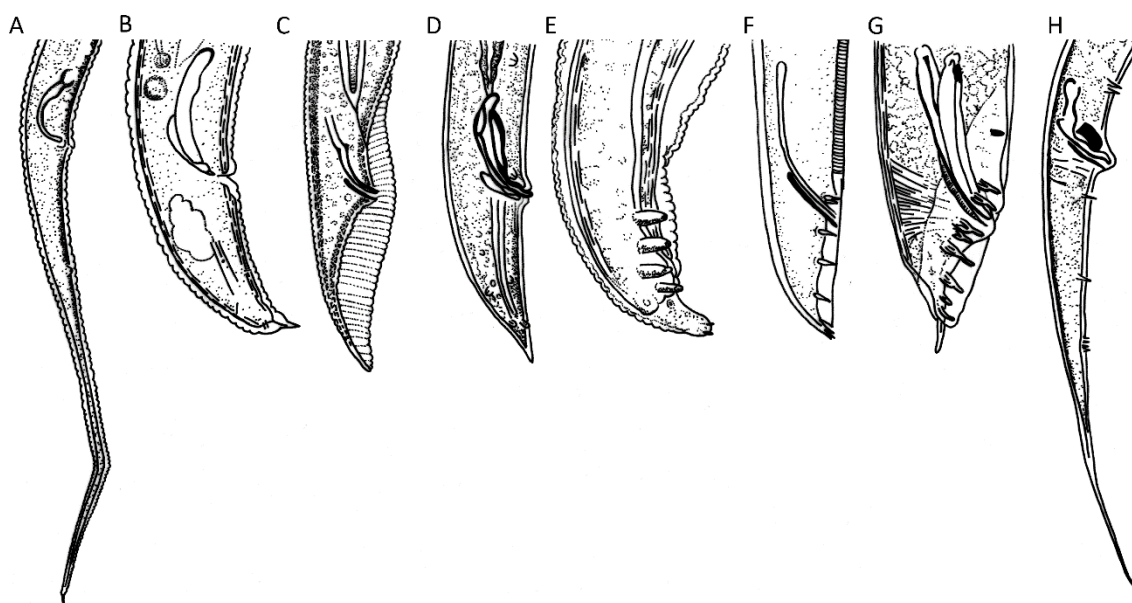


Figura 11. Ejemplos de la región caudal del macho de cada uno de los subórdenes o infraórdenes de rhabditidos. A: Teratocephalobina; D: Panagrolaimomorpha; G: Rhabditomorpha; H: Diplogasteromorpha (redibujado de Abolafia *et al.*, 2011); B: Cephalobomorpha (redibujado de Abolafia y Peña-Santiago, 2003); C: Tylenchomorpha (redibujado de Aaticka *et al.*, 2017); E: Myolaimina (redibujado de Abolafia y Peña-Santiago, 2016); F: Bunonematomorpha (redibujado de Holovachov *et al.*, 2003).

REGIÓN CAUDAL FEMENINA: dependiendo del grupo taxonómico, la cola de las hembras puede ser cónica, con extremo agudo o redondeado, subcilíndrica que con frecuencia termina en un mucrón, o filiforme. Los **teratocefalinos** (Fig. 12A) suelen tener colas cónicas-alargadas. Los **cefalobomorfos** (Fig. 12B) suelen presentar la cola cónica con extremo agudo o redondeado o subcilíndrico. Frecuentemente está terminada en un mucrón variable en morfología. Los **rabbitomorfos** (Fig. 12G) suelen presentarla normalmente conoidea, mientras que en los **diplogasteromorfos** (Fig. 12H) predominan las formas filiformes.

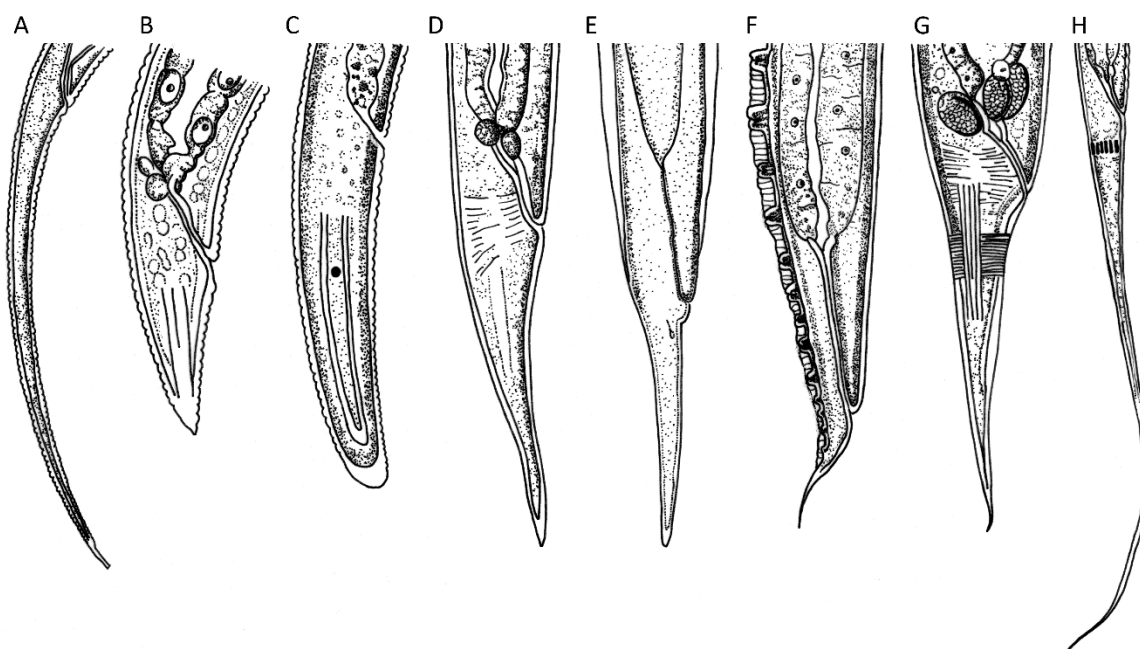


Figura 12. Ejemplos de región caudal de las hembras de cada uno de los subórdenes o infraórdenes de rhabditidos. A: Teratocephalina; D: Panagrolaimomorpha; G: Rhabditomorpha; H: Diplogasteromorpha (redibujado de Abolafia *et al.*, 2011); B: Cephalobomorpha (redibujado de Abolafia y Peña-Satiango, 2003); C: Tylenchomorpha (redibujado de Aatica *et al.*, 2017); E: Myolaimina (redibujado de Giblin-Davis *et al.*, 2010); F: Bunonematomorpha (redibujado de Khan y Tahseen, 2005).

2.3. LOS RABDÍTIDOS COMO GRUPO ZOOLOGICO

Como grupo zoológico y ecológico, el orden Rhabditida destaca en su papel como consumidores primarios en las redes tróficas del suelo, donde intervienen en los procesos y transformación de la materia orgánica, mineralización de nutrientes y descomposición de contaminantes (Abolafia *et al.*, 2011).

Los rabdítidos de vida libre constituyen un grupo muy amplio de nematodos, por lo que podemos encontrar diferentes formas de vida dentro de este grupo. Así, la mayoría de los infraórdenes en los que se divide este taxon son considerados bacteriófagos (Bunonematomorpha, Cephalobomorpha, Diplogasteromorpha, Myolaimina, Panagrolaimomorpha y Rhabditomorpha), mientras que también podemos encontrar formas de vida fitoparásitas y micófagas dentro del infraorden Tylenchomorpha (Yeates *et al.* 1993).



Principalmente, la función de estos animales en el suelo, consiste, en el caso de las especies fitoparásitas, en ayudar a la liberación de carbono a través de las raíces de las plantas. Esta acción estimula el crecimiento microbiano produciéndose así, un aumento en la descomposición de la materia orgánica.

Los bacteriófagos por su parte se alimentarán de estos microbios, eliminando sustancias (aminoácidos, NH_4 y PO_4) en formas orgánicas e inorgánicas disponibles para las plantas (Gebremikael *et al.* 2016).

Además, los rabdítidos son un grupo indicador de suelos enriquecidos en materia orgánica (Zullini, 1976) ya que poseen unas características que los hacen unos muy resistentes a las condiciones del suelo como una alta tasa reproductiva, formación de larvas resistentes para sobrevivir a períodos de suministro reducido de alimentos y una alta capacidad de colonización (Bongers, 1990). De hecho, Johnson *et al.* (1974) clasificó a los rabdítidos como estrategias “r” por su adaptación a las condiciones desfavorables del suelo, mientras que, dentro de estos, los tilénquidos se consideran como estrategias “r” intermedios, siendo capaces de adaptarse a las condiciones del medio en menor medida que otras especies de rabdítidos.

3. LOS ECOSISTEMAS DUNARES COSTEROS



Las dunas son acumulaciones arenosas generadas por la dinámica eólica presentando en su estado inicial dimensiones centimétricas y que van creciendo a medida que les llega suficiente alimentación arenosa. Así, los complejos dunares costeros más importantes se desarrollan en los ámbitos que reúnen los siguientes requisitos:

fuerte suministro de material, transporte litoral libre, intensos vientos marinos de mar a tierra, precipitaciones moderadas, escasa humedad atmosférica, playas de poca pendiente y zonas con amplio rango de marea (Sanjaume y Gracia, 2011). No obstante, los principales factores que controlan el desarrollo de las dunas litorales son: la intensidad y dirección del viento, disponibilidad de suministro de arena, topografía, humedad, movilidad del substrato, pobreza de nutrientes y presencia de vegetación (McKee, 1983; Klijn, 1990; Ley *et al.*, 2007).

Así, debido a los gradientes geomorfológicos e hidrogeológicos muy pronunciados, las dunas resultan ser una de los ambientes más pobres en nutrientes (van der Maarel y van der Maarel-Versluys, 1996) siendo así ecosistemas muy susceptibles a la degradación. Otra de las principales causas de degradación de estos ambientes son las actividades antropogénicas, como el desarrollo turístico y urbanístico, lo que supone la pérdida de biodiversidad y del paisaje, por lo que en 1988 se decretó la Ley de las Costas, estableciendo al Estado como el máximo responsable de su protección, conservación y restauración.

Las comunidades vegetales presentes en estas dunas, pueden hacer frente a las condiciones restrictivas de este ecosistema gracias al desarrollo de una serie de adaptaciones y de respuestas frente a dichas condiciones (Ley Vega *et al.*, 2007). Por ello, las especies de plantas de las dunas costeras presentan una gran similitud, morfológica y funcional, debido a las características físicas comunes de los ambientes costeros (Akeroyd, 1997). Por ejemplo, un estudio realizado por Costa en 1987, clasificó las

distintas dunas costeras mediterráneas en función de la vegetación, destacando *Ammophila arenaria* (L.) Link, como especie más común en estas zonas.

Sin duda, las características de estos ecosistemas que afectan a la vegetación, también afectarán a la fauna que en ellos se encuentre. Actualmente, existen evidencias de las variaciones en comunidades de nematodos respecto a los cambios en la estructura de las dunas, relacionados con factores edáficos del suelo (Wall *et al.*, 2002).

3.1. ECOSISTEMAS DUNARES COSTEROS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA



En la península ibérica existen una gran variedad de sistemas dunares costeros, ligados a la existencia de amplias porciones de costas bajas alimentadas por grandes ríos que aportan importantes cantidades de arenas como, por ejemplo, el Golfo de Cádiz, la costa levantina y el Delta del Ebro. La región costera del sur de la península ibérica presenta un notable desarrollo de edificios dunares costeros asociados a las condiciones favorables que se dan en las diferentes zonas: amplias playas alimentadas por ríos importantes, un amplio rango de mareas y una moderada o escasa ocupación antrópica de la franja costera. Por otro lado, los fuertes vientos dominantes en los alrededores del Estrecho de Gibraltar favorecen la generación de edificios dunares de grandes dimensiones (Sanjaume y Gracia, 2011).

El clima en estas zonas es mediterráneo, aunque su exposición atlántica hace que registre una mayor humedad atmosférica, mayor pluviometría y temperaturas máximas y mínimas más suaves que en otras zonas mediterráneas. La estación seca y cálida dura normalmente más que la estación húmeda y fría. La precipitación media anual ronda los 600 mm (Sánchez, 1988) y se distribuye básicamente en otoño-invierno. El verano se caracteriza por condiciones cálidas y secas (Sanjaume y Gracia, 2011).

Entre las dunas atlánticas y las mediterráneas, además de una notable diferencia de desarrollo espacial, existen otros parámetros como el grado de humedad del aire, los valores térmicos y su oscilación, los tipos de playas dominantes, la precipitación media anual y la intensidad del viento que en unas costas y otras son muy distintos, los que hacen que morfológicamente y dinámicamente las dunas sean muy diferentes (Olson y Van der Maarel, 1989).

La mayoría de los sistemas dunares costeros de la península ibérica están conformados por una gran variedad de especies vegetales siendo las más frecuentes y abundantes las siguientes (Ley *et al.*, 2007): *Ammophila arenaria*, *Anthemis maritima* L., *Artemisia campestris* L., *Asperula occidentalis* L., *Astragalus baionensis* Loisel., *Atriplex glauca* L., *Carduus meonanthus* Hoffmanns y Link, *Desmazeria marina* (L.) Druce, *Echinophora spinosa* L., *Echium gaditanum* Boiss., *Elymus farctus* (viv.) Runemark ex Melderis, *Festuca rubra* L., *Glaucium flavum* Crantz, *Launaea arborescens* (Batt.) Murb., *Launaea resedifolia* (L.) Kuntze, *Linaria supina* subsp. *maritima* (L.) Chaz, *Lotus creticus* L., 1753, non viv. 1824, nec sm., 1835, nec shousb. ex ball, 1878., *Malcolmia littorea* (L.) R. Br., *Maresia nana* (DC.) Batt., *Matricaria maritima* L., *Sagina nodosa* (L.) Fenzl., *Salsola kali* L., *Silene littorea* Brot., *Silene nicaeensis* Maire, *Traganum moquinii* Delile, *Vulpia alopecuros* (Schousb.) Dumort., *Zygophyllum fontanesii* (Webb y Berthel.) Beier y Thulin.

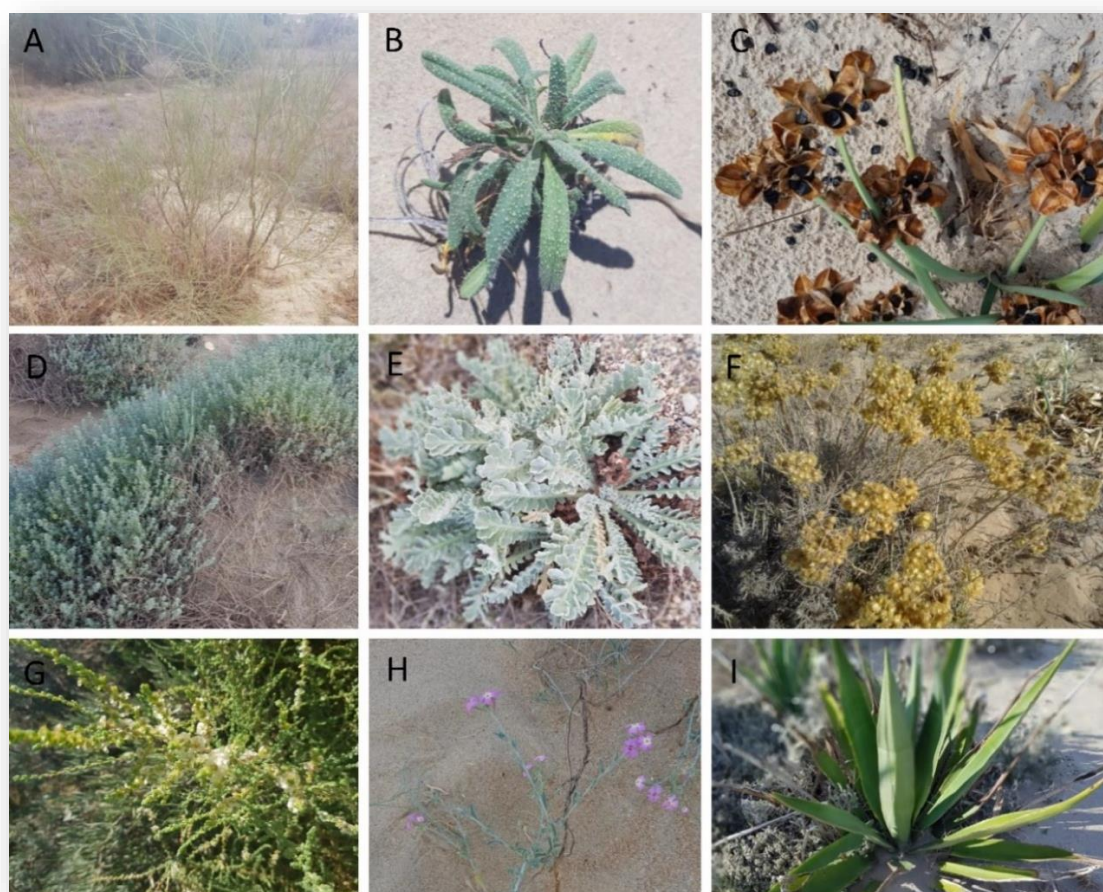


Figura 13. A: *Ammophila arenaria*; B: *Echium gaditanum*; C: *Pancretum maritimum* L.; D: *Alyssum loiseleurii* P. Fourn.; E: *Glaucium flavum*; F: *Helichrysum stoechas* (L.) Moench; G: *Thymelaea hirsuta* (L.) Endl.; H: *Malcolmia littorea*; I: *Agave sisalana* Perrine.

ANTECEDENTES

1. DIVERSIDAD DE RABDÍTIDOS DE DUNAS COSTERAS EN EL MUNDO

Los estudios sobre diversidad de nematodos de dunas costeras en el mundo han ido adquiriendo protagonismo a lo largo de los años, aunque hay pocos que se centren en conocer la nematofauna relacionada con los sistemas dunares, a pesar de que es conocida la posible utilidad de estos animales como indicadores de calidad de estos suelos (Yeates y Williams, 2001). Además, aunque se podrían considerar las dunas costeras como un ambiente adverso para estos animales, debido a la escasez de agua y nutrientes, son cada vez más las especies que se descubren en este tipo de hábitat, siendo los bacteriófagos los más abundantes (Goralczyk, 1998; Costa *et al.*, 2012; Medeiros *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2007). Actualmente podemos encontrar estudios sobre especies halladas en estos ecosistemas, pero son pocos los centrados en los rabdítidos (véase Tabla 1). Además, la mayoría de ellos se centran en la ecología y sucesión de comunidades de nematodos a lo largo de las dunas costeras y en la patogenicidad de algunos rabdítidos fitoparásitos en las plantas asociadas a estas dunas costeras, pero pocos se dedican a la identificación y distribución de los mismos.

Los primeros estudios registrados sobre nematodos en dunas costeras, comenzaron a mitad del siglo XX, cuando diversos investigadores evidenciaron la presencia de nematodos asociados a estos tipos de ecosistemas. Un pionero en el estudio de nematodos en dunas costeras fue el neozelandés Gregor W. Yeates (1967b, c, d; 1969), quien publicó su tesis “*Studies on nematodes of dunes sands*” y estudió especies pertenecientes a los órdenes Plectida, Enoplida Filipjev, 1929, Mononchida Jairajpuri, 1969, Rhabditida, Dorylaimida Pearse, 1942, Monhysterida y Chromadorida. En dicho estudio se analizaron las características morfológicas de las especies encontradas en dunas costeras de Nueva Zelanda comparándose cuantitativamente entre ellas para comprobar si existían diferencias significativas y estudiar su relación con la variación de las poblaciones debido a factores ambientales, así como la relación con otros grupos parásitos de plantas, bacteriófagos o depredadores durante los cambios anuales. Este autor describió 41 especies nuevas pertenecientes a diferentes familias, siendo el orden Rhabditida el más abundante.

Poco después, en Estados Unidos, Seliskar y Huettel (1993), realizaron un estudio sobre nematodos asociados a diferentes plantas presentes en dunas costeras de Delaware, encontrando algunas especies del orden Rhabditida y Dorylaimida.

En Reino Unido, Robinson *et al.* (1996) describen la especie *Heterodera arenaria* Cooper, 1955 en dunas costeras de Inglaterra asociada a *Ammophila arenaria*. Dos años después, Karssen *et al.* (1998) realizan la redescipción de la especie *Meloidogyne maritima* Jepson, 1987, en dunas costeras de Reino Unido, especie descubierta anteriormente en dunas costeras de Alemania (Jepson, 1987). Posteriormente, en Escocia, Wall *et al.* (2002), estudiaba la sucesión de comunidades de nematodos y su estructura trófica en dunas costeras, determinando los órdenes Rhabditida y Dorylaimida como los más abundantes de estas comunidades.

En China, Zhang *et al.* (2007) tomaron muestras a diferentes profundidades de dunas costeras dentro de una misma zona de muestro y demostraron que la variabilidad y abundancia de nematodos dependía en cierta parte de la profundidad, además se puso en evidencia que, de treinta géneros aparecidos, el género más abundante correspondía a *Acrobeles* von Linstow, 1877 (orden Rhabditida). Finalmente, propusieron que la diversidad y distribución de los nematodos según la profundidad de suelo, la cual se debía a la disponibilidad de alimento.

En cuanto a estudios llevados a cabo en dunas costeras del continente africano, Heyns (1968) descubre un nuevo género para el orden Rhabditida, el género *Paracrobeles* Heyns, 1968 en Namibia. Poco después, Rashid y Heyns (1990) encontraron también en dunas costeras de este continente cuatro especies del género *Chiloplacus* Thorne, 1937. Ese mismo año, Rashid *et al.* (1990), de muestras de suelo de dunas costeras, hallaron ocho especies de la familia Cephalobidae Filipjev, 1934 también en Namibia. Van den Berg (1988) también realizó algunas expediciones de muestreo por la costa oeste de Sudáfrica con el objetivo de estudiar la nematofauna litoral, donde identificó, describió y fotografió nuevas especies del género *Hemicycliophora* de Man, 1921 y comparó algunos caracteres con otras especies del mismo género para determinar las posibles diferencias. Décadas más tarde, en dunas costeras de Túnez, Boström y Holovachov (2011), describieron una nueva especie, *Nothacrobeles sohlenii* Boström y Holovachov, 2011, también perteneciente al orden Rhabditida.

En Europa, Vinciguerra y Orselli comenzaron un estudio sobre la biodiversidad de nematodos en dunas costeras de Italia a finales de los 90. Así, en el año 1997, Orselli y Vinciguerra (1997) aportaban datos sobre la morfología, distribución y taxonomía de

tres especies nuevas y de una especie conocida de Enoplidos. En este mismo año, estos autores realizan el descubrimiento de cuatro especies nuevas de nematodos del orden Chromadorida, así como nuevos datos sobre algunas especies raras de este mismo grupo (Vinciguerra y Orselli, 1997). En el año 1998, Vinciguerra y Orselli, describieron cuatro nuevas especies de nematodos del orden Dorylaimida. En los años 1999 y 2000, descubren seis especies nuevas de doriláimidos y tres especies conocidas del orden Enoplida (Orselli y Vinciguerra 1999; Vinciguerra y Orselli, 2000). Finalmente, en el año 2002, tres especies ya conocidas de la familia Cephalobidae fueron descritas y dos nuevas especies de nematodos del orden Rhabditida fueron descubiertas en dunas costeras de Sicilia (Orselli y Vinciguerra, 2002). Bastante tiempo después, también en dunas costeras de Italia, Volvas *et al.* (2015), describen una nueva especie del género *Ditylenchus* Filipjev, 1936.

En otros países europeos como Grecia, Boström (1992), describe la presencia de algunas especies de la familia Cephalobidae en dunas costeras, tres de ellas pertenecientes al género *Acrobeles* y otra perteneciente al género *Zeldia* Thorne, 1937. Algunos años después, también en Grecia, Tzortzakakis *et al.* (2016), presentaron el primer informe de las especies *Longidorus kuiperi* Brinkman, Loof y Barbez, 1987, *Longidorus dunensis* Brinkman, Loof y Barbez, 1987 y *Rotylenchus eximius* Siddiqi, 1964, nematodos parásitos de plantas de dunas costeras en Creta. Estas especies se sometieron a diversos análisis filogenéticos gracias a la extracción de su ADN. Estos informes ampliaron la distribución geográfica de estas especies y sugirieron que las dunas costeras en Europa poseen condiciones ambientales óptimas para la colonización y desarrollo de estas especies.

En los Países Bajos, Karssen *et al.* (1998), descubren una nueva especie, *Meloidogyne duytsi* Karsen, van Aelst y van der Putten, 1998 en dunas costeras y seguidamente, Karssen *et al.* (2000), describen una especie nueva, *Pratylenchus brzeskii* Karssen, Waeyenberge y Moens, 2000, presente en dunas costeras en asociación con *Ammophila arenaria* también en los Países Bajos. Posteriormente, también se realizaron trabajos sobre especies fitoparásitas del orden rhabditida en dunas costeras en este país, así, Piskiewicz *et al.* (2009), determinaba la presencia de *Tylenchorhynchus ventralis* Loof, 1963 en *Ammophila arenaria* de dunas costeras de Vorne, intentando llevar a cabo su posible eliminación de dicha planta mediante interacciones locales. Más tarde, Brinckman *et al.* (2014), también en los Países Bajos, realizaron un estudio sobre nematodos fitoparásitos de las plantas presentes en dunas costeras para analizar la

especificidad de estos animales por estos hospedadores y estudiar el efecto causado en ellas, encontrando gran diversidad de especies del suborden Tylenchina.

De la Peña *et al.* (2007) realizaron un estudio sobre la distribución e identificación de especies del género *Pratylenchus* asociadas a *Ammophila arenaria* en dunas costeras de Europa Occidental, encontrando cuatro especies diferentes. Unos años más tarde, Mateille *et al.* (2014), también realizaron un estudio en las dunas costeras a lo largo de varios países de Europa, donde se obtuvieron ejemplares de los géneros Triplonchida Siddiqi, 1983, Rhabditida y Dorylaimida.

Finalmente, un estudio reciente llevado a cabo en Polonia por Dobosz *et al.* (2020), muestra la presencia de la especie *Ditylenchus destructor* Thorne, 1945, en la planta *Ammophila arenaria* de dunas costeras.

2. DIVERSIDAD DE RABDÍTIDOS EN DUNAS COSTERAS DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

Los estudios sobre biodiversidad de nematodos rhabdítidos en dunas costeras en la península ibérica son escasos, encontrándose estudios basados en la taxonomía de diferentes especies halladas en estos hábitats, pero no relacionándose dichas especies con estos ecosistemas.

Así, en Portugal, Schreck-Reis *et al.* (2005) presentaron un estudio de nematodos fitoparásitos en *Ammophila arenaria* en dos sistemas dunares, encontrando nematodos rhabdítidos de algunos géneros como *Helicotylenchus* Steiner, 1945, *Meloidogyne* Göeldi, 1892 y *Pratylenchus* Filipjev, 1936.

Finalmente, en España, podemos encontrar el trabajo de Navarro y Lluch (1999) en suelos arenosos costeros cerca de Valencia en el cual describieron una nueva especie: *Paracrobeles psammophilus* Navarro y Lluch, 1999. Años después, en dunas de Cullera también en Valencia, Palomares-Rius *et al.* (2007) describen una nueva especie del género *Meloidogyne*, *M. dunensis* Palomares-Rius, Volvas, Troccoli, Liébanas, Landa y Castillo, 2007.

El Grupo de Andaluz de Nematología de la Universidad de Jaén ha realizado también algunos estudios en dunas costeras de Andalucía, concretamente en dunas y salinas del Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar en Almería. Así, en el año 2002, Abolafia y Peña-Santiago (2002), en esta área describieron una nueva especie del género *Acrobeloides* Cobb, 1924. Un año más tarde, estudiaron varias especies del género

Chiloplacus, y la especie *Zeldia punctata* (Thorne, 1925) Thorne, 1937. También describen dos nuevas especies, una perteneciente al género *Nothacrobeles* Allen y Noffsinger, 1971 y otra al género *Stegelletina* Andrásy, 1984 (Abolafia y Peña-Santiago, 2003a, b, c). En 2004, realizan un trabajo sobre el género *Acrobeles* encontrando una especie conocida, y otra nueva para el género, en dunas costeras de Cabo de Gata y otras localizaciones. En 2006, describen *Panagrolaimus superbus* Fuchs, 1930, en dunas costeras de Cabo de Gata (Almería) y otras localidades (Abolafia y Peña-Santiago, 2006). En 2009, descubren una especie nueva de suelo de salinas costeras de Cabo de Gata, *Mesorhabditis carmenae* Abolafia y Peña-Santiago, 2009 (Abolafia y Peña-Santiago, 2009a). Ese mismo año, describen algunas especies del género *Cephalobus* Bastian, 1865, de varios lugares, encontrando en dunas costeras de Almería la especie *Cephalobus trogophilus* Andrásy, 1967 (Abolafia y Peña-Santiago, 2009b). Unos años después, describen *Macrolaimus crucis* Maupas, 1900, también en Cabo de Gata en Almería (Abolafia y Peña-Santiago, 2014). Posteriormente, Abolafia y Peña Santiago (2016), tras el estudio de otros hábitats arenosos costeros del sur de la Península, describen seis especies raras de la familia Cephalobidae (orden Rhabditida), de las cuales algunas son xerófilas como *Stegelleta ophioglossa* Andrásy, 1967, *Paracrobeles psammophilus* Navarro y Lluch, 1999, *Acrobeles bushmanicus* Heyns, 1969 y *Nothacrobeles nanocorpus* De Ley, De Ley, Baldwin, Mundo-Ocampo y Nadler, 1999 de la cual describen el macho de la especie por primera vez. En 2017 y 2018, realizan una revisión del género *Chiloplacus*, encontrando algunas de estas especies en dunas costeras de Cabo de Gata y Matalascañas (Abolafia y Peña-Santiago, 2017, 2018). Sus resultados muestran que los nematodos pertenecientes al orden Rhabditida son los organismos predominantes en estos ecosistemas, pues presentan adaptaciones frente a las condiciones de aridez y sequía que les permite sobrevivir a este tipo de medios (Abolafia *et al.*, 2011).

3. NEMATODOS RABDÍTIDOS COMO INDICADORES EN DUNAS COSTERAS

Como se ha comentado anteriormente (véase Introducción), los nematodos poseen unas características que hacen que sean unos indicadores útiles (Freckman, 1988; Bongers, 1999) por su amplia distribución y adaptabilidad a cualquier tipo de hábitats, como también por su gran sensibilidad ante posibles alteraciones ambientales (Huang y Cares, 2006) y por los cambios en su estructura de comunidad debido diferentes factores. Por ello, son comúnmente utilizados como bioindicadores de la perturbación del suelo tomando en cuenta su diversidad, abundancia y estructura de comunidad.

En contraste con la naturaleza relativamente estable del suelo, la arena de los sistemas dunares, son dinámicos y están siempre en un estado de cambio sucesional (Foster y Tilman, 2000) por lo que los cambios en la comunidad de los nematodos pueden ayudar a determinar la calidad del suelo en estas sucesiones. Además, cabe destacar que la vegetación juega un papel vital en la nucleación y crecimiento de las dunas costeras (Klijn, 1990), así, podemos encontrar diversos estudios que relacionan estos animales con la vegetación presente en dunas costeras.

La mayoría de los estudios realizados hasta la fecha sobre la relación entre nematodos y dunas costeras, se centran en el estudio de la calidad del suelo en estos hábitats, utilizando estos animales como bioindicadores, ya que suelen aparecer los mismos táxones en este tipo de ambientes (Boag *et al.*, 1998; Brown y Coiro, 1983; Finnegan *et al.*, 1999; Goralczyk, 1998; Medeiros *et al.*, 2008; Neilson *et al.*, 1996; Rooij *et al.*, 1995; Taylor *et al.*, 1994; Wall *et al.*, 2002; Zhang *et al.*, 2007). Sin embargo, estos estudios no se centran en ningún taxon en particular, sino que se centran en conocer las diferentes comunidades tróficas de nematodos del suelo para determinar la calidad o sucesión del mismo, encontrándose pocos estudios concretos sobre rhabditidos como indicadores.

Así, el estudio llevado a cabo por Wall *et al.* (2002) en dunas costeras de Escocia (Reino Unido) determinó que la abundancia, la diversidad, la estructura trófica y la composición de las comunidades de nematodos del suelo están relacionadas con factores edáficos a lo largo de una sucesión de dunas costeras, revelando que las especies predominantes de estas dunas eran *Acrobeles* sp., *Acrobeloides* sp. y *Aporcelaimellus* sp.

En Brasil, Medeiros *et al.* (2008) estudiaban la estructura trófica y la composición de la nematofauna de dunas costeras de este país. En este trabajo se concluía que los factores ambientales, disponibilidad de agua y salinidad eran los principales agentes en

cuanto a la sucesión vegetal en dichas dunas costeras. Además, establecieron que los nematodos bacteriófagos, en concreto lo cefalóbidos, eran los más abundantes.

También podemos encontrar varios estudios distribuidos por varias zonas de Europa. Así, en Polonia, Goralczyk (1998), estudió las comunidades de nematodos de dunas costeras, demostrando que los éstos son un buen indicador del proceso de sucesión vegetal en dunas. En este estudio se encontraron doriláimidos y monónquidos en zonas sin vegetación, rabdítidos y doriláimidos en zonas con vegetación abundante y rabdítidos, pléctidos y doriláimidos en zonas con musgo. Se concluyó que el orden dominante era el orden Rhabditida. Otro estudio similar fue llevado a cabo por Costa *et al.* (2012), en el que se investigaron los nematodos presentes en la flora asociada a dunas costeras de diferentes lugares de Europa, y, su posible erradicación mediante otros microorganismos. Concluyeron que los nematodos bacteriófagos (pertenecientes al orden Rhabditida) eran los más abundantes, variando en número en cuanto a lugar y fecha de recogida, mientras que el número de micófagos, omnívoros y depredadores era inferior, pero más constante en cuanto al lugar y fecha de recogida. Otros estudios que se pueden encontrar, relacionan los nematodos fitoparásitos del orden Rhabditida con la flora asociada a dunas costeras. Así, De la Peña *et al.* (2008) estudiaban la especificidad de tres especies del género *Pratylenchus* (orden Rhabditida) en tres plantas de dunas costeras de Bélgica, determinando que dichas especies mostraban cierta especificidad a cada planta hospedadora estudiada. Posteriormente, Mataille *et al.* (2014) llevó a cabo un estudio muy amplio sobre las características del suelo de dunas costeras de la costa mediterránea francesa, costa atlántica de Portugal, costa de Gales y de la costa del Mar del Norte en Bélgica e Inglaterra para ver su efecto sobre especies de nematodos fitoparásitos del orden Rhabditida. Su conclusión fue que las poblaciones halladas eran diferentes despendiendo de la costa en la que se encontraban, diferenciando entre Atlántico y Mediterráneo debido a las características físico-químicas del medio, que hacen de cada costa una dominancia específica en cuanto a poblaciones nematológicas. Finalmente, Brinkman *et al.* (2015) estudiaron los nematodos fitoparásitos del orden Rhabditida en dunas costeras de la isla de Vorne, Países Bajos, para determinar la especificidad de dichos nematodos a cada especie de planta, concluyendo finalmente que la especificidad de estos animales era mayor en dunas dinámicas.

Tabla 1. Especies de rabdítidos encontradas en dunas costeras.

Rabdítidos encontrados en dunas costeras	País	Publicación
Orden Rhabditida Chitwood, 1933		
Infraorden Cephalobomorpha De Ley y Blaxter, 2002		
Familia Cephalobidae Filipjev, 1934		
<i>Acrobeles (Acrobeles) andalusicus</i> Abolafia y Peña-Santiago (2004)	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2004
<i>Acrobeles (Acrobeles) bushmanicus</i> Heyns, 1969	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2016
	Namibia	Rashid <i>et al.</i> (1990)
<i>Acrobeles (Acrobeles) ciliatus</i> von Linstow, 1877	Grecia	Boström, 1992
	Nueva Zelanda	Yeates, 1967
	Namibia	Rashid <i>et al.</i> (1990)
<i>Acrobeles (Seleborca) complexus</i> Thorne, 1925	Grecia	Boström, 1992
	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2004
<i>Acrobeles (Seleborca) geraerti</i> (Rashid, Heyns y Coomans, 1990) Shahina y De Ley, 1997	Namibia	Rashid <i>et al.</i> (1990)
<i>Acrobeles (Acrobeles) kotingotinus</i> Yeates, 1967	Nueva Zelanda	Yeates, 1967
<i>Acrobeles (Acrobeles) seelyae</i> Rashid, Heyns y Coomans, 1990	Namibia	Rashid <i>et al.</i> (1990)
<i>Acrobeles (Acrobeles) singulus</i> Heyns, 1969	Grecia	Boström, 1992
<i>Acrobeles (Seleborca) mariannae</i> Andrassy, 1968	Namibia	Rashid <i>et al.</i> (1990)
<i>Acrobeles</i> sp.	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)
	Japón	Zhang <i>et al.</i> (2007)
<i>Acrobeles (Acrobeles) tarasus</i> Yeates, 1967	Nueva Zelanda	Yeates, 1967
<i>Acrobeles (Acrobeles) thornei</i> Heyns, 1963	Namibia	Rashid <i>et al.</i> (1990)
<i>Acrobeles (Seleborca) welwitschiae</i> (Rashid, Heyns y Coomans, 1990) Shahina y De Ley, 1997	Namibia	Rashid <i>et al.</i> (1990)
<i>Acrobeloides arenicola</i> Abolafia y Peña-Santiago, 2002	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2002
<i>Acrobeloides ellesmerensis</i> Yeates, 1967	Nueva Zelanda	Yeates, 1967
	Japón	Zhang <i>et al.</i> (2007)
<i>Acrobeloides</i> sp.	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)
<i>Acrobeloides syrtisus</i> Yeates, 1967	Nueva Zelanda	Yeates, 1967
<i>Cephalobus</i> sp.	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)
<i>Cephalobus troglophilus</i> Andrassy, 1967	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2009
<i>Cervidellus psammophilus</i> Orselli y Vinciguerra, 2002	Italia	Orselli y Vinciguerra, 2002
<i>Cervidellus</i> sp.	Japón	Zhang <i>et al.</i> (2007)
	Italia	Orselli y Vinciguerra, 2002
<i>Chiloplacus insularis</i> Orselli y Vinciguerra, 2002	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2017
<i>Chiloplacus longiuterus</i> Rashid y Heyns, 1990	Namibia	Rashid y Heyns, 1990
	Namibia	Rashid y Heyns, 1990
<i>Chiloplacus magnus</i> Rashid y Heyns, 1990	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2003
	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2017
<i>Chiloplacus membranifer</i> Holovachov, Boström, Mundo-Ocampo y Villenave, 2012	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2018
<i>Chiloplacus mysteriosus</i> Abolafia y Peña-Santiago, 2018	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2018
<i>Chiloplacus subtenuis</i> Rashid y Heyns, 1990	Namibia	Rashid y Heyns, 1990
	Japón	Zhang <i>et al.</i> (2007)
<i>Chiloplacus</i> sp.	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)

<i>Chiloplacus tenuis</i> Rashid y Heyns, 1990	Namibia	Rashid y Heyns, 1990
<i>Eucephalobus</i> sp.	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)
<i>Heterocephalobellus magnificus</i> (Andrássy, 1987) De Ley, Siddiqi y Boström, 1993	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2016
<i>Heterocephalobus</i> sp.	Japón	Zhang <i>et al.</i> (2007)
	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)
<i>Nothacrobeles lanceolatus</i> Abolafia y Peña-Santiago, 2003	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2003
<i>Nothacrobeles nanocarpus</i> De Ley, De Ley, Baldwin, Mundo-Ocampo y Nadler, 1999	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2016
<i>Nothacrobeles sheri</i> Allen y Noffsinger, 1971	Italia	Orselli y Vinciguerra, 2002
<i>Nothacrobeles sohlenii</i> Boström y Holovachov, 2011	Túnez	Boström y Holovachov, 2011
<i>Paracrobeles laterellus</i> Heyns, 1968	Namibia	Heyns, 1968
	Namibia	Rashid <i>et al.</i> (1990)
	España	Navarro y Lluch, 1999
<i>Paracrobeles psammophilus</i> Navarro y Lluch, 199	Italia	Orselli y Vinciguerra, 2002
	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2016
<i>Pseudacrobeles laevis</i> Thorne, 1937	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2016
<i>Stegelleta iketaia</i> Yeates, 1967	Nueva Zelanda	Yeates, 1967
<i>Stegelleta ophioglossa</i> Andrássy, 1967	Italia	Orselli y Vinciguerra, 2002
	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2016
<i>Stegelleta tuarua</i> Yeates, 1967	Nueva Zelanda	Yeates, 1967
<i>Stegelletina devimucronata</i> (Sumenkova, 1964) Boström y De Ley, 1996	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2003
<i>Stegelletina salinaria</i> Abolafia y Peña-Santiago, 2003	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2003
	Grecia	Boström, 1992
<i>Zeldia punctata</i> Thorne, 1937	Nueva Zelanda	Yeates, 1967
	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2003
Infraorden Panagrolaimomorpha De Ley y Blaxter, 2002		
Familia Panagrolaimidae Thorne, 1937		
<i>Panagrolaimus australis</i> Yeates, 1969	Nueva Zelanda	Yeates, 1969
<i>Panagrolaimus</i> sp.	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)
<i>Panagrolaimus superbus</i> Fuchs, 1930	España	Abolafia y Peña Santiago, 2006
Infraorden Rhabditomorpha De Ley y Blaxter, 2002		
Familia Chambersiellidae (Thorne, 1937) Sanwal, 1971		
<i>Macrolaimus crucis</i> Maupas, 1900	España	Abolafia y Peña-Santiago, 2014
Familia Mesorhabditidae Andrássy, 1976		
<i>Bursilla</i> sp.	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)
<i>Mesorhabditis carmenae</i> Abolafia y Peña-Santiago, 2004	España	Abolafia y Peña Santiago, 2004
<i>Mesorhabditis littoralis</i> Yeates, 1969	Nueva Zelanda	Yeates, 1969
<i>Mesorhabditis</i> sp.	Japón	Zhang <i>et al.</i> (2007)
Familia Rhabditidae Örley, 1880		
<i>Rhabditis</i> sp.	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)
Infraorden Tylenchomorpha De Ley y Blaxter, 2002		
Familia Anguinidae Nicoll, 1935		
<i>Ditylenchus destructor</i> Thorne, 1945	Polonia	Dosbosz <i>et al.</i> (2020)

<i>Ditylenchus oncogenus</i> Volvas, Troccoli, Palomares-Rius, De Luca, Cantalapiedra-Navarrete, Liébanas, Landa, Subbotin y Castillo, 2016	Italia	Volvas <i>et al.</i> (2015)
<i>Ditylenchus</i> sp.	Portugal	Schreck-Reis <i>et al.</i> (2005)
	España, Francia, Portugal, Reino Unido y Países Bajos	Mateille <i>et al.</i> (2014)
<i>Pseudhalenchus</i> sp.	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)
Familia Aphelenchidae Fuchs, 1937		
<i>Aphelenchus</i> sp.	Japón	Zhang <i>et al.</i> (2007)
	España, Francia, Portugal, Reino Unido y Países Bajos	Mateille <i>et al.</i> (2014)
	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)
Familia Aphelenchoididae Skarbilovich, 1947		
<i>Aphelenchoides</i> sp.	España, Francia, Portugal, Reino Unido y Países Bajos	Mateille <i>et al.</i> (2014)
	Japón	Zhang <i>et al.</i> (2007)
	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)
Familia Criconematidae Taylor, 1936		
<i>Criconema</i> sp.	Portugal	Schreck-Reis <i>et al.</i> (2005)
<i>Criconemoides amorphus</i> De Grisse, 1967	Países Bajos	Brinkman <i>et al.</i> (2014)
<i>Criconemoides</i> sp.	Japón	Zhang <i>et al.</i> (2007)
<i>Hemicriconemoides</i> sp.	España, Francia, Portugal, Reino Unido y Países Bajos	Mateille <i>et al.</i> (2014)
Familia Dolichodoridae Chitwood y Chitwood, 1950		
<i>Dolichodorus arenarius</i> Clark, 1963	Nueva Zelanda	Clark, 1963
	Nueva Zelanda	Yeates, 1967
Familia Ecphyadophoridae Skarbilovich, 1959		
<i>Lelenchus</i> sp.	España, Francia, Portugal, Reino Unido y Países Bajos	Mateille <i>et al.</i> (2014)
Familia Hemicycliphoridae Skarbilovich, 1959		
<i>Hemicycliphora conida</i> Thorne, 1955	Países Bajos	Brinkman <i>et al.</i> (2014)
<i>Hemicycliphora halophila</i> Yeates, 1967	Nueva Zelanda	Yeates, 1967
<i>Hemicycliphora lamberti</i> van den Berg, 1998	Sudáfrica	van den Berg, 1998
<i>Hemicycliphora</i> sp.	España, Francia, Portugal, Reino Unido y Países Bajos	Mateille <i>et al.</i> (2014)
	Japón	Zhang <i>et al.</i> (2007)
Familia Heteroderidae Filipjev y Schuurmans Stekhoven, 1941		
<i>Heterodera arenaria</i> Cooper, 1955	Reino Unido	Robinson <i>et al.</i> (1996)
<i>Heterodera</i> sp.	España, Francia, Portugal, Reino Unido y Países Bajos	Mateille <i>et al.</i> (2014)
	Japón	Zhang <i>et al.</i> (2007)
	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)
Familia Hoplolaimidae Filipjev, 1934		
<i>Helicotylenchus depressus</i> Yeates, 1967	Nueva Zelanda	Yeates, 1967
<i>Helicotylenchus digonicus</i> Perry, 1959	Delaware (EE.UU.)	Seliskar y Huettel, 1993
<i>Helicotylenchus multicus</i> (Cobb, 1893) Golden, 1956	Delaware (EE.UU.)	Seliskar y Huettel, 1993
<i>Helicotylenchus pseudorobustus</i> (Steiner, 1914) Golden, 1956	Países Bajos	Brinkman <i>et al.</i> (2014)

	Delaware (EE.UU.)	Seliskar y Huettel, 1993
<i>Helicotylenchus</i> sp.	España, Francia, Portugal, Reino Unido y Países Bajos	Mateille <i>et al.</i> (2014)
	Portugal	Schreck-Reis <i>et al.</i> (2005)
	Japón	Zhang <i>et al.</i> (2007)
<i>Hoplolaimus</i> sp.	Delaware (EE.UU.)	Seliskar y Huettel, 1993
<i>Rotylenchus eximius</i> Siddiqi, 1964	Grecia	Tzortzakakis <i>et al.</i> (2016)
<i>Rotylenchus goodeyi</i> Loof y Ostenbrink, 1958	Países Bajos	Brinkman <i>et al.</i> (2014)
<i>Rotylenchus</i> sp.	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)
	Portugal	Schreck-Reis <i>et al.</i> (2005)
<i>Scutellonema magna</i> Yeates, 1967	Nueva Zelanda	Yeates, 1967

Familia Meloidogynidae Skarbilovich, 1959

<i>Meloidogyne dunensis</i> Palomares-Rius, Volvas, Troccoli, Liébanas, Landa y Castillo, 2007	España	Palomanes-Rius <i>et al.</i> (2007)
<i>Meloidogyne duytsi</i> Karssen, van Aelst y van der Putten, 1998	Holanda	Karssen <i>et al.</i> (1998)
<i>Meloidogyne maritima</i> Jepson, 1987	Alemania	Jepson, 1987
	Reino Unido	Karssen <i>et al.</i> 1998
	Delaware (EE.UU.)	Seliskar y Huettel, 1993
<i>Meloidogyne</i> sp.	España, Francia, Portugal, Reino Unido y Países Bajos	Mateille <i>et al.</i> (2014)
	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)

Familia Paratylenchidae Thorne, 1949

<i>Paratylenchus scribneri</i> Steiner, 1943	Polonia	van der Putten <i>et al.</i> (2005)
	España, Francia, Portugal, Reino Unido y Países Bajos	Mateille <i>et al.</i> (2014)
<i>Paratylenchus</i> sp.	Japón	Zhang <i>et al.</i> (2007)
	Portugal	Schreck-Reis <i>et al.</i> (2005)

Familia Pratylenchidae Thorne, 1949

<i>Pratylenchus brzeskii</i> Karssen, Waeyenberge y Moens, 2000	Países Bajos	Karssen <i>et al.</i> (2000)
	Países Bajos	de la Peña <i>et al.</i> (2007)
<i>Pratylenchus dunensis</i> de la Peña, Moens, van Aelst y Gerrit, 2006	Países Bajos	de la Peña <i>et al.</i> (2007)
<i>Pratylenchus penetrans</i> (Cobb, 1917) Filipjev y Schuurmans-Stekhoven, 1941	Delaware (EE.UU.)	Seliskar y Huettel, 1993
	Países Bajos	de la Peña <i>et al.</i> (2007)
<i>Pratylenchus pratensis</i> (de Man, 1880) Filipjev, 1936	Países Bajos	de la Peña <i>et al.</i> (2007)
	España, Francia, Portugal, Reino Unido y Países Bajos	Mateille <i>et al.</i> (2014)
<i>Pratylenchus</i> sp.	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)
	Portugal	Schreck-Reis <i>et al.</i> (2005)
	Japón	Zhang <i>et al.</i> (2007)

Familia Telotylenchidae Siddiqi, 1960

	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)
<i>Merlinius</i> sp.	España, Francia, Portugal, Reino Unido y Países Bajos	Mateille <i>et al.</i> (2014)
<i>Neodolichorhynchus</i> sp.	España, Francia, Portugal, Reino Unido y Países Bajos	Mateille <i>et al.</i> (2014)
<i>Telotylenchus</i> sp.	España, Francia, Portugal, Reino Unido y Países Bajos	Mateille <i>et al.</i> (2014)
<i>Telotylenchus ventralis</i> Loof, 1963	Países Bajos	Piskiewicz <i>et al.</i> (2009)

<i>Tylenchorhynchus aduncus</i> de Guiran, 1967	Países Bajos	Brinkman <i>et al.</i> (2014)
	Italia	Volvas y Cham, 1981
<i>Tylenchorhynchus microphasmis</i> Loof, 1960	Países Bajos	Brinkman <i>et al.</i> (2014)
	Nueva Zelanda	Zoon <i>et al.</i> (1995)
<i>Tylenchorhynchus</i> sp.	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)
	España, Francia, Portugal, Reino Unido y Países Bajos	Mateille <i>et al.</i> (2014)
Familia Tylenchidae Órley, 1880		
<i>Aglenchus agricola</i> (de Man, 1884) Andrásy, 1954	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)
	Portugal	Schreck-Reis <i>et al.</i> (2005)
<i>Filenchus</i> sp.	Japón	Zhang <i>et al.</i> (2007)
	España, Francia, Portugal, Reino Unido y Países Bajos	Mateille <i>et al.</i> (2014)
	Reino Unido	Wall <i>et al.</i> (2000)
Infraorden Diplogasteromorpha		
Familia Displagasteridae Micoletzky, 1922		
<i>Allodiplogaster potohikus</i> Yeates, 1969	Nueva Zelanda	Yeates, 1969

ESTADO ACTUAL Y JUSTIFICACIÓN

Tras la revisión de los estudios realizados hasta el momento sobre rabdítidos de dunas costeras de la península ibérica, se observa la falta de los mismos que se centren en conocer en profundidad la diversidad existente de estos nematodos en estos ecosistemas (véase Antecedentes). Actualmente, podemos encontrar estudios sobre especies halladas en estos hábitats, pero son pocos los centrados en los rabdítidos. Además, la mayoría de ellos se centran en la ecología y sucesión de comunidades de nematodos a lo largo de las dunas costeras y en la patogenicidad de algunos rabdítidos fitoparásitos en las plantas asociadas a estas dunas costeras, pero pocos se dedican a la identificación y distribución de los mismos.

Como se ha mencionado anteriormente, los rabdítidos son un grupo de nematodos muy abundante y ampliamente distribuido, por lo que su estudio se puede considerar incompleto a nivel taxonómico y de distribución. Asimismo, cabe destacar, la gran amplitud de espacios dunares en nuestro país, por lo que también puede considerarse la información de la que se dispone hasta el momento, insuficiente, haciendo necesario un estudio más exhaustivo en este ámbito. Por otro lado, debido a la gran variabilidad de especies encontradas en este orden, y la presencia de estudios muy previos, que no consiguen aportar la información necesaria para la determinación de estas especies, urge la necesidad de estudiar dichas especies y poder caracterizarlas correctamente.

De esta manera, el desarrollo del proyecto “Filogeografía de nematodos rabdítidos (Nematoda, Rhabditida) en ambientes xerofíticos del sur de la península ibérica” ofreció una oportunidad para el desarrollo de este trabajo, brindando así, poder conocer la nematofauna asociada a estos ambientes xéricos. Además, el presente trabajo sigue la línea de investigación del Grupo Andaluz de Nematología de la Universidad de Jaén, dedicado hace años a la morfología, sistemática y biogeografía de estos animales.

OBJETIVOS

OBJETIVOS

Según la información de que se dispone actualmente (véase Antecedentes), las dunas costeras son un hábitat de amplia diversidad nematológica, aunque se desconoce exactamente qué especies son propias de este ecosistema. De este modo, la hipótesis del presente estudio se centra en que las dunas costeras del sur y este de la península ibérica, en su mayoría mediterráneas, presentarán una alta diversidad de nematodos rhabditidos, especialmente los pertenecientes a la familia Cephalobidae, los cuales presentan una mayor adaptación a este tipo de ambientes xéricos.

El objetivo general de este estudio es estudiar los nematodos rhabditidos presentes en dunas costeras a lo largo del sur y este de la península ibérica. De manera más específica se pretende:

(1) Realizar un inventario de nematodos rhabditidos presentes en las dunas costeras del sur y este de la península ibérica con el fin de conocer la diversidad presente en esta área geográfica.

(2) Caracterizar morfológica, morfométrica y molecularmente las especies de nematodos rhabditidos que se encuentren en dicho hábitat.

(3) Determinar si las especies presentan modificaciones respecto a otras poblaciones tanto a nivel nacional o con poblaciones de otros países.

(4) Conocer la distribución de las especies estudiadas en el área examinada y establecer los factores determinantes y conocer así, si existen posibles endemismos y nuevas especies para la ciencia en el área geográfica estudiada.

(5) Conocer si las especies encontradas presentan una especificidad por este hábitat concreto.

ÁREA DE ESTUDIO

ÁREA DE ESTUDIO

En España existe una gran variedad de sistemas dunares costeros, ligados a la existencia de amplias porciones de costas bajas, alimentadas por grandes ríos que aportan importantes cantidades de arena. La franja costera de la Península también aporta fragmentos carbonatados desde acantilados, playas, estuarios, plataforma continental interna, etc. Además, las corrientes costeras distribuyen estos aportes longitudinalmente dando lugar a un elevado número de playas con dunas, tanto en la costa atlántica como en la mediterránea (Sanjaume y Gracia, 2011).

El área de estudio engloba las dunas más extensas del sur y este de la península ibérica, según Sanjaume y Gracia (2011). Para completar el estudio de zonas xéricas del litoral, además se examinaron otras áreas de suelo arenoso (Fig. 14). A continuación, se detallarán las características de las dunas muestreadas en cada provincia.



Figura 14. Zonas de muestreo. Dunas más relevantes del sur y este peninsular según Sanjaume y Gracia (2011) (puntos rojos) y otras dunas de interés (puntos naranjas).

DUNAS DE FARO (PORTUGAL):

El muestreo realizado en el distrito de Faro (Portugal) en la zona más occidental del sur peninsular se ha centrado en dunas costeras de la Playa da Galé Oeste en la localidad de Albufeira y en dunas de Manta Rota (Parque Natural de Ría Formosa) (Fig. 15). Ambos puntos de muestreo pertenecen al Algarve, región más meridional de Portugal. La longitud costera de esta región cuenta con 205 km y limita al norte con la región del Alentejo, al sur y al oeste con el océano Atlántico y al este con el río Guadiana que marca la frontera con España. Las playas de estas zonas son un ecosistema inalterado por el turismo y se caracterizan por su enorme extensión y sus imponentes acantilados.

❖ La **playa da Galé Oeste** se encuentra en el municipio de Albufeira, limitado al noroeste por el municipio de Silves, al noreste por Loulé y al sur por el océano Atlántico. Esta playa se caracteriza por su arena fina y diversas formaciones rocosas. En este sector oeste se encuentran la acumulación de arenas o formaciones dunares. La vegetación característica de estas dunas consta, sobre todo, de *Ammophila arenaria*, *Armeria maritima* Willd. y *Helichrysum italicum* (Roth) G. Don.

❖ **Manta Rota** se sitúa entre el estuario del Guadiana y el comienzo de la península de Cacela, lugar donde comienza el Parque Natural de Ría Formosa y sus islas barrera. Este Parque Natural abarca 8000 hectáreas y está protegido por cinco islas barrera y dos penínsulas. El paisaje dunar se caracteriza por una vegetación baja, con especies como *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss, *Scirpus holoschoenus* L., *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill., 1768 y *Ammophila arenaria*, aunque según se aproxima Vila Real de Santo Antonio se encuentran grandes extensiones de pinar. También se encuentran otros tipos de hábitats como son los pantanos, marismas islotes, salinas, lagunas de agua dulce, zonas agrícolas y bosques que poseen una alta diversidad de flora y fauna.



Figura 15. Puntos de muestreo del distrito de Faro (Portugal).

DUNAS DE HUELVA:

El muestreo en la provincia de Huelva ha sido junto con los de Cádiz y Almería uno de los muestreos más extensos de este estudio debido a la gran cantidad de formaciones dunares que se encuentran en estas costas. Una de las características más notables del litoral onubense es su suave orografía y la sucesión de amplios entrantes marinos asociados a las desembocaduras de los ríos principales. El elevado dinamismo y la gran disponibilidad de materiales permiten que se desarrolle un litoral particularmente activo, con grandes formaciones arenosas en continua evolución.

En esta provincia se han estudiado dunas pertenecientes a la playa de Isla Canela (Ayamonte), playa Punta de Caimán (Isla Cristina), playa de Islantilla (Lepe-Isla Cristina), playa de El Rompido (El Rompido), playa de Punta Umbría (Punta Umbría), playa de Mazagón (Mazagón) y playa de Matalascañas (Almonte) (Fig. 16).

❖ Las dunas de la **playa de Isla Canela** y la **playa Punta del Caimán** se desarrollan alrededor de la desembocadura del río Guadiana y el río Carreras y se caracterizan por su arena fina y dorada. Isla canela es una isla de 7 kilómetros, formando parte del municipio

de Ayamonte. La playa Punta del Caimán cubre una extensión de 2 kilómetros y pertenece al Parque Natural de las Marismas de Isla Cristina. En estas playas aparecen especies vegetales como *Pancratium maritimum* L. 1753, *Ammophila arenaria* y *Lotus creticus*.

❖ La **playa de Islantilla** comprende una playa y mancomunidad formada por los municipios costeros de Lepe e Isla Cristina. Se sitúa sobre un balcón de pinares en la región onubense, al sudoeste de España, entre la playa de La Antilla, al este y Urbasur al oeste. Está rodeada por los Parajes Naturales de Marismas del Río Piedras y Flecha del Rompido y las Marismas de Isla Cristina. Se encuentra en las estribaciones del Parque Nacional de Doñana, por lo que resulta ser un lugar de paso para aves migratorias. Esta zona está conformada mayoritariamente por prados de vegetación baja, con comunidades vegetales de *Ammophila arenaria*, junto con pinares de *Pinus pinea* L.

❖ La **playa de El Rompido** forma parte del Paraje Natural Marismas del Río Piedras y Flecha del Rompido. Esta área dunar protegida, tiene una extensión de 12 kilómetros y está declarada Lugar de Interés Comunitario que ha permitido la buena conservación de los sistemas dunares de esta área. En este paraje aparecen especies vegetales como *Carpobrotus edulis* (L.) N.E. Br. y *Opuntia ficus-indica*.

❖ Entre la riqueza natural de la **playa de Punta Umbría** destacan tres espacios naturales protegidos: La Laguna de El Portil, El Paraje Natural de los Enebrales de Punta Umbría y las Marismas de Odiel, paraje natural declarado por la Unesco como Reserva de la Biosfera en 1983. Punta Umbría es una zona de obligado paso para millares de aves migratorias, albergando el 30% de la población europea de la espátula (*Platalea leucorodia* Linnaeus, 1758) y conteniendo una gran diversidad de flora y fauna. La Playa de Punta Umbría se encuentra en la desembocadura del Tinto-Odiel. Es una playa de arena fina y dorada. En la zona de recogida de muestras destacaron *Ammophila arenaria*, *Pancratium maritimum* y *Salsola kali* como especies vegetales.

❖ La **playa de Mazagón** se encuentra entre Doñana y la Ría. Además, está rodeada de numerosos espacios protegidos por su valor ecológico como el Parque Nacional de Doñana, el Paraje Natural de Marismas de Odiel y la Laguna de las Madres. Esta playa consta de arena inmaculada prácticamente desierta, espacios de pinos y dunas salvajes donde encontramos *Ammophila arenaria* o *Centaurea polyacantha* Willd.

❖ Matalascañas es un núcleo costero que pertenece al municipio de Almonte. Se encuentra completamente rodeado por el Parque Nacional de Doñana. El núcleo urbano ha provocado daños medioambientales al Parque de Doñana debido a la sobreexplotación de acuíferos y a un alto volumen de tráfico que transita la carretera de Almonte. La **playa de Matalascañas** ofrece una arena blanca de grano fino, la vegetación es similar a la que se encuentra en el resto de la provincia con predominancia de *Ammophila arenaria* y *Corrigiola litoralis* L. 1753.



Figura 16. Puntos de muestreo de la provincia de Huelva.

DUNAS DE CÁDIZ:

La costa gaditana se caracteriza por amplias playas alimentadas por ríos importantes, un amplio rango de mareas y una moderada o escasa ocupación antrópica de la franja costera. Por otro lado, los fuertes vientos dominantes en los alrededores del Estrecho de Gibraltar favorecen la generación de edificios dunares de grandes dimensiones. Las características morfológicas y dinámicas de la costa gaditana determinan que los sistemas dunares muestren aspectos muy diferentes a lo largo del litoral, así, el sector septentrional de la costa gaditana se extiende desde la desembocadura del río Guadalquivir hasta el Cabo de Trafalgar mientras que el sector meridional del litoral atlántico gaditano se extiende desde Cabo de Trafalgar hasta la ciudad de Tarifa.

El muestreo se llevó a cabo en la playa de la Luz (Rota), en la playa de Valdelagrana (Puerto de Santa María), dunas de la playa El Chato (Cádiz), en la playa de

La Barrosa (Chiclana de la Frontera), en la playa de Zahora (Cabo de Trafalgar), playa de Barbate (Barbate), playa de Bolonia (Tarifa), playa de Valdevaqueros-Punta Paloma (Tarifa) y en la playa de Los Lances (Tarifa) (véase figura 17).

❖ En la costa atlántica Norte nos encontramos con una costa baja arenosa, mesomareal, expuesta a los vientos de poniente asociados a menudo a temporales atlánticos. La mayoría de las playas de este sector son amplias y de tipo disipado. A esta zona llegan los aportes sedimentarios de ríos importantes como el Guadalquivir y el Guadalete. En esta zona se han muestreado la **playa de la Luz**, **playa de Valdelagrana**, dunas de la **playa de El Chato** y la **playa de la Barrosa**. En estas playas encontramos especies vegetales como *Alyssum loiseleurii*, *Periploca angustifolia* Aiton, *Pancreatium maritimum*, *Ammophila arenaria*, *Echium gaditanum* u *Ononis talaverae* Devesa y G. López.

❖ En el sector sur del litoral atlántico gaditano la proximidad del Estrecho de Gibraltar y el acusado estrechamiento de la plataforma continental dan lugar a una importante reducción del rango mareal. Esta costa está compuesta por pequeñas dunas alimentadas por pequeños ríos con escaso aporte sedimentario. Las playas son el general más estrechas y abruptas que en la costa Norte. En esta zona se han muestreado las playas de **Zahora**, **Barbate**, **Bolonia**, **Valdevaqueros-Punta Paloma** y **Los Lances** encontrando en ellas prácticamente las mismas especies vegetales que en la región Norte.



Figura 17. Puntos de muestreo de la provincia de Cádiz.

DUNAS DE MÁLAGA:

El litoral de Málaga presenta unas características propias que dificultan enormemente el registro de sistemas de dunas costeras importantes. En primer lugar, la principal fuente de aporte a la costa malagueña son unos sistemas fluviales torrenciales e irregulares provenientes de sierras cercanas, lo que determina, por lo general, una granulometría gruesa en las playas. Estos ríos presentan además una notable reducción de aporte de sólidos en las últimas décadas debido a la retención de sedimentos finos para la creación de pantanos y embalses. En segundo lugar, la presencia de sierras cerca de la costa condiciona una llanura litoral estrecha y poco desarrollada. El único caso de dunas relativamente bien conservadas en la provincia de Málaga son las dunas de Artola-CaboPino en Marbella. En esta provincia se ha llevado a cabo el muestreo de dichas dunas y además se ha muestreado la Playa de Las Lindes (Torrox) (Fig. 18).

❖ El complejo dunar de **Artola-Cabopino** fue Declarado Monumento Natural por la Junta de Andalucía en 2003. Presenta uno de los kilómetros de los 8 kilómetros de costa protegidos. Este complejo dunar está formado por dos sistemas de dunas, un sistema más antiguo y más alejado de la línea de la costa, sin movilidad actual, cuyas arenas se encuentran fijadas por una vegetación compuesta por pinos, sabinas y monte bajo

mediterráneo, mientras que hacia el mar, paralelamente a la línea de la costa, y de donde se han obtenido las muestras, hay un segundo sistema de dunas móviles con vegetación psammófila especialmente adaptada a condiciones de intensa insolación como *Ammophila arenaria*, *Alyssum loiseleurii* o *Leontodon taraxacoides* (Vill.) Mérat.

❖ La **playa de Las Lindes** en Torrox, es una extensa playa de arena oscura, donde se encuentran las últimas dunas naturales de la comarca de la Axarquía, entre las que encontramos el conjunto dunar de la Carraca localizado en esta población. Este conjunto alberga algunas especies vegetales como pueden ser *Pancreatum maritimum* o *Ammophila arenaria*.



Figura 18. Puntos de muestro de la provincia de Málaga.

ZONAS XÉRICAS COSTERAS DE GRANADA:

El uso recreativo, turístico y agrícola de la línea costera granadina ha minimizado el valor de la biodiversidad que habita el litoral y ha imposibilitado la generación de grandes sistemas dunares. Al no encontrarse ningún sistema costero de dunas en esta provincia hemos escogido tres puntos de muestreo de zonas xéricas costeras de Granada encontrándose estos en las playas de Almuñecar y Salobreña (Fig. 19).

❖ La **playa de El Tesorillo** y la **playa de Marina del Este o Cala Punta de la Mona** en la Herradura (Almuñecar), están localizadas en la costa Tropical de Granada y están compuesta por arena oscura, bolos, callaos y grava. El desarrollo de vegetación en el litoral granadino es escaso debido al pequeño tamaño de las playas perjudicadas, además por temporales ocasionales y el fenómeno de la urbanización de las playas. Algunas especies vegetales que podemos encontrar en estas zonas son *Ononis ramosissima* Desf., *Medicago marina* L., 1753, *Eryngium maritimum* L., *Linaria pedunculata* (L.) Chaz. o *Silene littorea*.

❖ La costa de Salobreña es de arena de grano grueso y color grisáceo. Posee un clima mediterráneo seco caracterizado por temperaturas suaves y cálidas durante el verano y precipitaciones variables a lo largo del año y posee una vegetación muy variada a pesar de que la zona muestreada está afectada por la degradación de la actividad humana.



Figura 19. Zonas xéricas muestreadas en la provincia de Granada.

DUNAS DE ALMERÍA:

En la provincia de Almería se han muestreado numerosos sistemas dunares que hemos dividido en dos sectores representativos con lo que respecta al sistema dunas: El sector occidental donde se ha muestreado la Playa de Punta Culo de Perros y la Reserva Natural de Punta Entinas-El Sabinar y el sector oriental donde se encuentra el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar (Fig. 20).

❖ En el Sector Occidental se han muestreado las dunas de la **Punta de Culo de Perros** donde se encuentran numerosos ejemplos de dunas rampantes. No obstante, la urbanización en esta zona y principalmente la ocupación por invernaderos ha transformado el paisaje a lo largo de los años. En este mismo sector se han obtenido muestras del **Paraje Natural de Punta Entinas-Sabinar** declarado Reserva Natural que alberga uno de los sistemas dunares mejor conservado de la Península, además de ofrecer kilómetros de fina arena en su playa virgen. La vegetación existente se ha adaptado a las especiales condiciones de este medio, suelos arenosos, altas temperaturas, escasez de agua y elevadas concentraciones salinas, como por ejemplo *Pancratium maritimum*. En las dunas cercanas a las costas destaca *Ammophila arenaria*.

❖ En el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar se han tomado muestras de numerosos puntos. El primero de ellos de oeste a este ha sido el muestreo de las **Salinas de Cabo de Gata** concretamente entre el borde sur de las salinas de Cabo de Gata y la carretera de San Miguel de Cabo de Gata a Almadraba de Montelva, paralela a la costa. La vegetación predominante en esta zona está compuesta por *Ononis talaverae*, *Lycium intricatum* Boiss., *Lygeum spartum* (L.) Kunth, *Sarcocornia fruticosa* (L.) A.J. Scott., *Suaeda vera* Forssk. Ex. J.F. Gmel. y *Thymelaea hirsuta*. El suelo en esta área está compuesto por arenas finas con poca materia orgánica y poca humedad. Posteriormente se muestrearon la **playa de El Mónsul**, la **playa de El Barronal** y la **playa de Los Genoveses**, todas localizadas en el municipio de Níjar que resultan ser de las playas más conocidas en la costa almeriense a pesar de tratarse de playas vírgenes. La vegetación predominante de estas playas está comprendida por *Ammophila arenaria*, *Chamaerops humilis* L., *Periploca angustifolia*, *Agave sisalana*, *Scirpus holoschoenus*, *Thymelaea hirsuta* y *Laumaea arborecens* (Batt.) Murb., 1923. En la zona más oriental de este sector se tomaron muestras de **El Playazo de Rodalquilar** y la **playa de Los Muertos**. La primera de ellas, es de arena fina y dorada situada a 3 km del pueblo de Rodalquilar y está rodeada

por montañas y el Castillo de San Ramón. La vegetación característica de esta zona es *Cyperus capitatus* Vand., *Ammophila arenaria* y *Othantus maritimum* Hoffmanns y Link. Finalmente, se muestreó la playa de Los Muertos situada entre las localidades de Agua Amarga y Carboneras. La arena está compuesta de pequeñas piedras y la vegetación presente en esta zona es *Pancratium maritimum*, *Glaucium flavum*, *Honckenya peploides* (L.) Ehrh. y *Launaea arborescens* (Batt.) Murb., 1923.



Figura 20. Puntos de muestreo realizado en dunas de Almería.

DUNAS DE MURCIA:

El desarrollo de dunas en el litoral murciano ha sido amplio e importante, aunque restringido a zonas concretas donde concurren los condicionantes idóneos para su desarrollo: viento, disponibilidad de sedimentos y espacio adaptativo. Se dividen tres enclaves dunares emblemáticos en esta provincia de donde se han obtenido varias muestras: las dunas del Parque Regional de Calblanque, Monte de las Cenizas y Peña del Águila, La Manga del Mar Menor y las dunas del Parque Regional de Las Salinas y Arenales de San Pedro del Pinatar (Fig. 21).

❖ El Parque Regional del Calblanque, Monte de las Cenizas y Peña del Águila está localizado al sudeste de la región de Murcia. Fue declarado espacio protegido en 1987. Sus playas están formadas por arena fina y dorada. Además de amplias zonas de dunas arenosas, en esta zona podemos encontrar las salinas del Rasall y una zona de dunas

fósiles. Las playas muestreadas fueron la **playa del Calblanque**, **Cala Arturo**, **Cala Magre** y **Cala Dorada**. Entre la vegetación que podemos encontrar en esta costa se encuentra *Ammophila arenaria*, *Lotus creticus* o *Pancratium maritimum*.

❖ La Manga del Mar Menor es un cordón litoral de tierra de 21 km y que se extiende desde Cabo de Palos hasta las Salinas y Arenales de San Pedro del Pinatar y que causa la formación del Mar Menor. Las muestras se recogieron concretamente en la **playa Paraíso** donde había escasa vegetación entre la que aparecía *Tamarix* spp.

❖ El Parque Regional Salinas y Arenales de San Pedro del Pinatar es un humedal de gran importancia por ser lugar de nidificación y descanso para numerosas especies de aves. Se localiza entre los municipios de San Pedro del Pinatar y San Javier. Los sistemas dunares costeros de este Parque Natural están considerados entre los mejores conservados del sureste peninsular. Su génesis está ligada a la existencia de los persistentes vientos de Levante, muy activos en toda esta fachada mediterránea del litoral murciano. Estos sistemas de dunas se desarrollan sobre el inicio del cordón de cierre del Mar Menor. *Alyssum loiseleurii*, *Ammophila arenaria* y *Glaucium flavum* son de las especies vegetales más abundantes en esta zona.

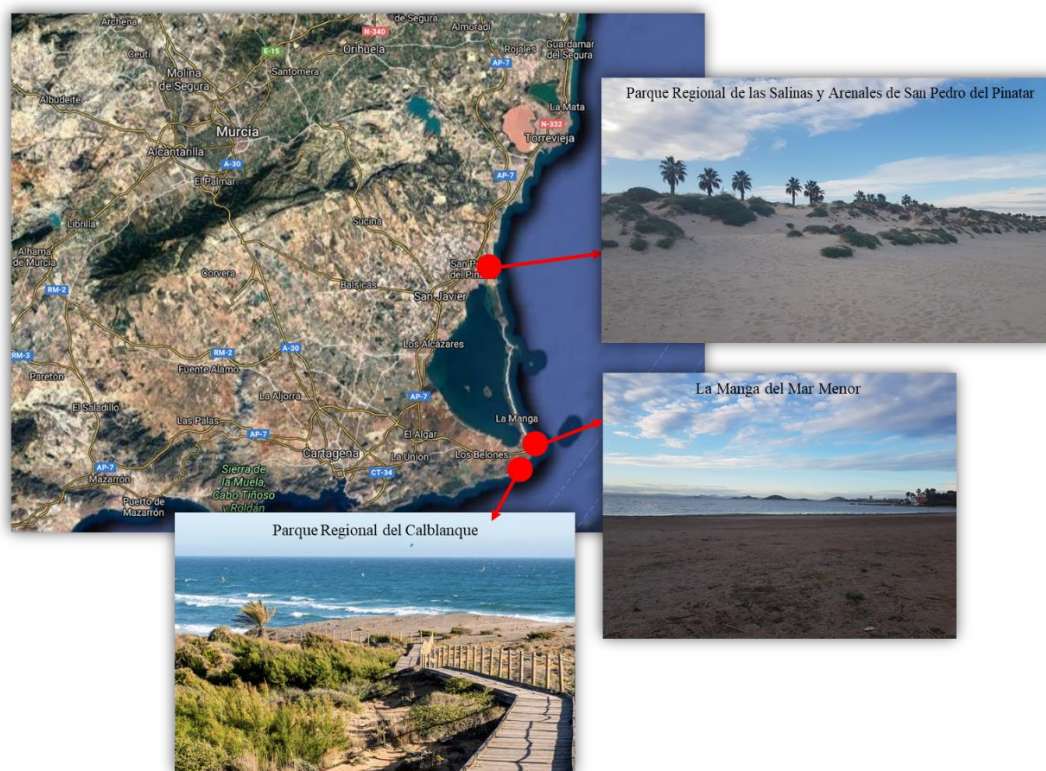


Figura 21. Puntos de muestreo de la provincia de Murcia.

DUNAS DE ALICANTE:

En Alicante encontramos dos sistemas dunares importantes: el sistema de dunas de L'Altet y las dunas de Guardamar (Fig. 22).

❖ El campo de dunas de L'Altet se encuentra entre la urbanización de Urbanova, a pocos kilómetros de Alicante y las estribaciones del Carabassi. Se trata de un inmenso campo de dunas fósiles pleistocenas cuya erosión genera arena que alimenta pequeños mantos de arena fijados por la vegetación, entre ella *Alyssum loiseleurii*, *Malcolmia littorea*, y *Ammophila arenaria*.

❖ El campo de dunas de Guardamar del Segura es el más extenso de todas las costas valencianas. Aunque en sentido estricto abarcaría únicamente la playa del citado municipio, en sentido amplio se iniciaría al norte de La Marina y terminaría en Torrevieja. La desembocadura del río Segura divide el campo de dunas en dos tramos claramente diferenciados por su composición mineralógica. La muestra se tomó exactamente en la **playa de los Viveros**.



Figura 22. Puntos de muestreo de la provincia de Alicante.

DUNAS DE VALENCIA:

Las muestras de la provincia de Valencia se obtuvieron exclusivamente de la Dehesa del Saler en el Parque Natural de la Albufera (Fig. 23).

❖ La **playa de El Saler** se encuentra al sur de la ciudad de Valencia, en pleno corazón del Parque Natural de la Albufera. Es un largo arenal de 2700 metros y unos 35 metros de ancho, con arena fina y dorada, protegido de los vientos de poniente por las dunas y por una gran extensión de pinares. La zona estudiada corresponde con la categoría de dunas móviles o primer cordón dunar, el cual constituyen la alineación más cercana a la playa (Ley Vega *et al.*, 2007). En la comunidad vegetal de El Saler destacan especies como *Calystegia soldanella* (L.) R.Br. ex Roem. y Schult., *Elymus farctus*, *Otanthus maritimus* Hoffmanns. Ex Link., *Euphorbia paralias* L., *Lotus creticus*, *Medicago marina*, *Ammophila arenaria*, *Echinophora spinosa*, *Eryngium maritimum*, *Malcolmia littorea* y *Pancratium maritimum*.



Figura 23. Puntos de muestreo de la provincia de Valencia.

ZONAS XÉRICAS COSTERAS DE CASTELLÓN:

En Castellón se han recogido muestras de zonas xéricas del Parque Natural del Prat de Cabanes-Torreblanca, concretamente en la Playa Torre de la Sal (Fig. 24). Este espacio natural consiste en una estrecha franja de terreno de marismas y pantanos formada por depósitos cuaternarios que se localiza en la llanura costera que se extiende entre los términos municipales de Torreblanca y Cabanes. Las comunidades vegetales presentes están representadas por *Euphorbia paralias*, *Ammophila arenaria*, *Medicago marina*, *Lotus creticus* u *Otanthus maritimus*.

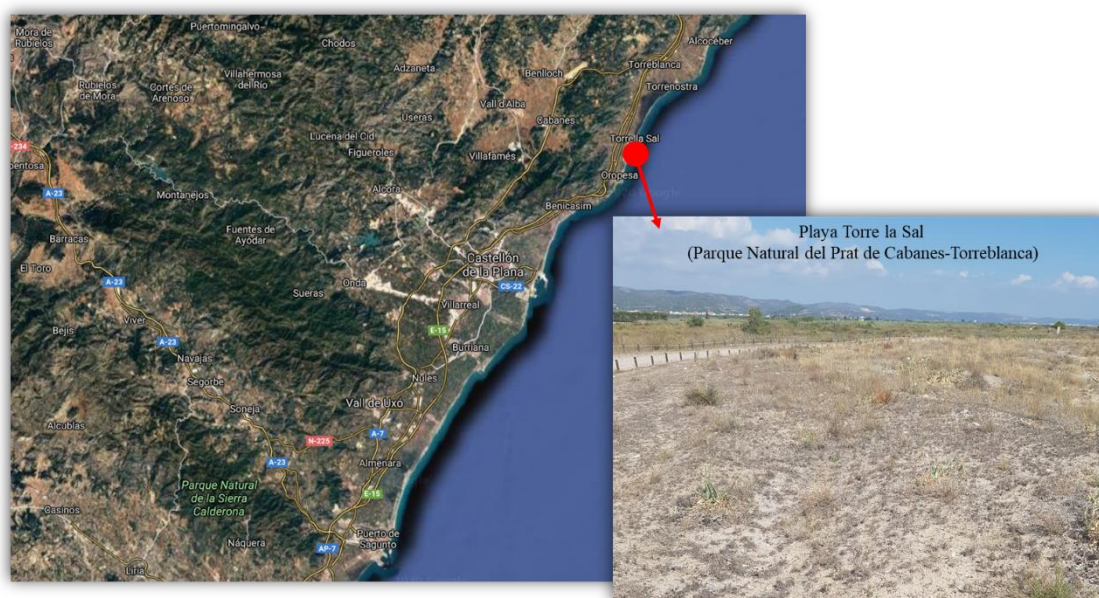


Figura 24. Puntos de muestreo de la provincia de Castellón.

DUNAS DE TARRAGONA:

El Delta del Ebro es una de las formaciones sedimentarias más significativas de España, no sólo por ser el delta más importante de la península sino también por presentar uno de los pocos campos activos de dunas que quedan en ella. A esto se añade la relevancia de sus ecosistemas que generan un hábitat característico. La importancia de todos estos elementos llevó a que en el año 1983 se declarara Parque Natural, ampliándose el área protegida en 1986 al hemidelta del sur. Las muestras se obtuvieron concretamente en la playa de Riumar (Fig. 25).



Figura 25. Punto de muestreo de la provincia de Tarragona.

DUNAS DE BARCELONA:

El Delta del Llobregat es una llanura aluvial situada en la desembocadura del río del mismo nombre en la provincia de Barcelona. Es de forma redondeada y es el segundo delta más extenso de Cataluña siendo considerado de importancia internacional por la Unión Europea. En 2014 fue declarado Zona de Especial Conservación. Las muestras fueron tomadas concretamente en la playa de Gavá (Fig. 26).



Figura 26. Punto de muestreo de la provincia de Barcelona.

ZONAS XÉRICAS DE GERONA:

Las dunas de Gerona se obtuvieron del Parque Natural del Montgrí. Este es un espacio natural protegido español situado entre las comarcas del Alto Ampurdán y el Bajo Ampurdán. Debido a la alta heterogeneidad de este entorno y a la geomorfología costera tan diversa no existe un campo dunar como el resto de los estudiados, sin embargo, existen zonas claramente xéricas en el litoral de este enclave, donde han sido recogidas las muestras (Fig. 27).



Figura 27. Punto de muestreo de la provincia de Gerona.

MATERIAL Y MÉTODOS

MATERIAL Y MÉTODOS

La metodología empleada para la elaboración de este trabajo se expone detalladamente dentro de cada uno de los capítulos que forman la sección de resultados. No obstante, con carácter general, se describe a continuación.

1. TRABAJO DE CAMPO

Las muestras de suelo recolectadas (230 en total) se recogieron en diferentes zonas de las dunas seleccionadas, escogiendo los puntos dependiendo de la flora y de la extensión de cada área estudiada, normalmente de 5-10 (Fig. 28A), con la ayuda de una paleta (Fig. 28B). Se recogieron unos 0,5 kg por muestra aproximadamente, a 5-10 cm de profundidad en la rizosfera de las distintas plantas encontradas en cada punto. Se recogieron en diferentes bolsas de plástico numeradas e identificadas con cada nombre de la zona muestreada, para su posterior análisis. Al mismo tiempo se tomaron notas sobre las variables bióticas de cada muestra (tipo de vegetación), fotografías y coordenadas.

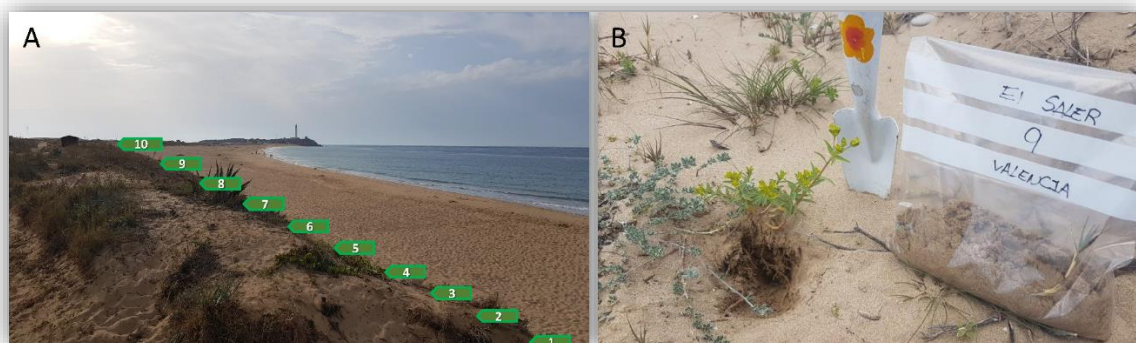


Figura 28. A: ejemplo de puntos de muestreo; B: recolección de muestra.

2. TRABAJO DE LABORATORIO

2.1. OBTENCIÓN DE ESPECÍMENES

Los nematodos recolectados de las muestras de suelo fueron extraídos mediante el método de tamices de Flegg (1967) y/o de embudos de Baermann (1917), basado en la migración activa de los nematodos hacia el agua debido a sus tendencias hidrófilas (Glazer, 2002). El método consiste en la colocación del tamiz con la muestra de suelo en

un embudo provisto de un tubo de goma en cuyo extremo se coloca una pinza (Fig. 29A–C). Los embudos se rellenan con agua quedando el tamiz parcialmente sumergido para que los nematodos se dirijan hacia la humedad y caigan en el agua, hasta que se abre la pinza y se recolecta la muestra en vasos de precipitado.

La muerte de los ejemplares se llevó a cabo mediante la aplicación de calor (Fig. 29G) y fijados en formaldehído al 4%. Posteriormente se llevó a cabo la “pesca” de los animales sobre un pocillo de histología con solución A (lactofenol) con la ayuda de una aguja enmangada de punta muy fina y recurvada y una placa de Petri de 8.5 cm de diámetro, en una lupa (P Selecta) (Fig. 29D, E). Después de 24 horas en estufa a 40°C, se añadieron de siete a ocho gotas de solución B (glicerol 75 cm³ + lactofenol 25 cm³), dejándose en la estufa 12 horas más (Fig. 29F). El montaje de los mismos se realizó en preparaciones permanentes con glicerina anhidra según el método de Maeseneer y d'Herde (1963) y de Siddiqi (1964), mediante el cual, sobre una placa calefactora, se coloca parafina en una placa Petri y mediante la utilización de un alambre en forma circular (1cm aproximadamente) se realiza un círculo de parafina en el portaobjetos. En el centro de dicho círculo se colocó una pequeña gota de glicerina para el traspaso de los nematodos. Dichos portaobjetos fueron debidamente etiquetados, conociéndose perfectamente su procedencia (Fig. 29H).



Figura 29. A: sistema de extracción mediante embudos; B: tamiz; C: sistema de pinza; D: método de pesca de ejemplares; E: lupa utilizada; F: estufa utilizada; G: placa calefactora utilizada; H: portaobjetos con aro de parafina y gota de glicerina.

2.2. OBSERVACIÓN MICROSCÓPICA

2.2.1. MICROSCOPIA ÓPTICA: La toma de medidas se realizó mediante el uso de un microscopio óptico Olympus BH-2 (Fig. 30A) provisto de ocular micrométrico y de tubo de dibujo (cámara clara) con la que, además, se han realizado las correspondientes ilustraciones de las especies. Con las medidas tomadas se han calculado los conocidos Índices de de Man (1881), los cuáles se utilizan para diferenciar las especies entre sí. Los mejores ejemplares fueron fotografiados usando un microscopio Nikon Eclipse 80i (Nikon, Tokio, Japan) con cámara Nikon DS (Fig. 30B).



Figura 30. A: microscopio Olympus BH-2; B: microscopio Nikon Eclipse 80i.

2.2.2. MICROSCOPIA ELECTRÓNICA DE BARRIDO: Tras la identificación de las especies estudiadas, algunos ejemplares, fueron examinados mediante microscopía electrónica de barrido usando la metodología de Abolafia (2015).

Los nematodos se extrajeron del portaobjetos y fueron introducidos en una pequeña gota de agua destilada en un pocillo de histología para la hidratación de los nematodos. Pasada una hora, se trasvasaron los nematodos de nuevo a otro pocillo con otra gota de agua destilada para terminar de limpiar los restos de glicerina anhidra adherida a la cutícula. Una vez ya estuvieron hidratados y limpios, los nematodos pasaron al proceso de deshidratación, para lo cual, se introdujeron en una canastilla preparada para dicho proceso.

- Deshidratación: el proceso de deshidratación consiste en una serie de concentración creciente de etanol (25%, 30%, 50%, 70%, 90%, 95% y 100%), manteniéndose en cada una durante dos horas. Finalmente, la canastilla es introducida en acetona al 100% no más de una hora (Fig. 31A, B).

- Punto crítico: después se llevó a cabo el punto crítico en CO₂. El equipo utilizado ha sido un BAL-TEC modelo CPD 030 el cuál, mediante vacío y temperatura sustituirá la acetona por CO₂ (Fig. 31C).

- Metalización: tras someter los nematodos al punto crítico se montaron en un soporte especial sobre una cinta adhesiva de cobre, y se metalizaron, lo cual consiste en recubrir los nematodos de una fina capa de oro (15 nm) para facilitar el choque de electrones en su superficie y realizar su visualización en el microscopio electrónico de barrido. El metalizador utilizado pertenece a la marca Quorum Technologies, modelo Q150T ES (Fig. 31D–G).

Finalmente, los nematodos montados en su soporte específico, fueron observados en el microscopio electrónico de barrido Zeiss Merlin. Tanto el equipo de punto crítico, como el metalizador y el microscopio electrónico de barrido utilizados se encuentran en el Centro de Instrumentación Científico Técnica (CICT) de la Universidad de Jaén.

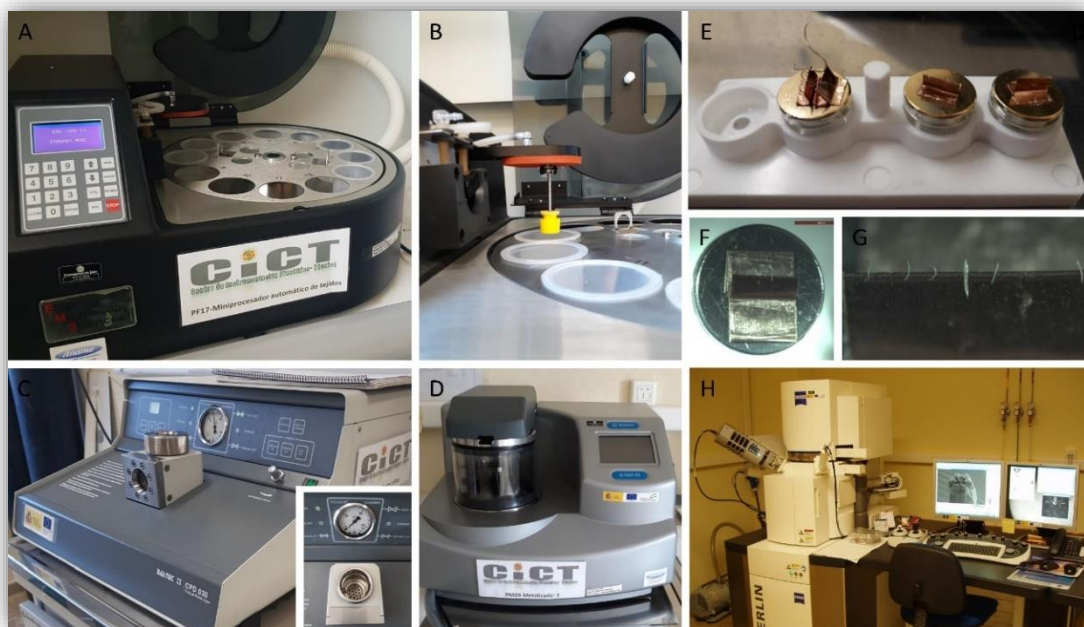


Figura 31. A: equipo utilizado para la deshidratación de los nematodos; B: canastilla preparada para la deshidratación; C: equipo de punto crítico; D: metalizador; E: nematodos metalizados con oro; F-G: montaje de los nematodos para la visualización a microscopía electrónica de barrido (vista con lupa); H: microscopio electrónico de barrido.

2.3. ESTUDIO MOLECULAR

2.3.1. EXTRACCIÓN DE ADN: El ADN estudiado fue extraído de fragmentos de ADN ribosómico contenido en los cromosomas del nucleolo que transcribe las subunidades, menor (18S) y mayor (28S) del ribosoma. Los nematodos fueron extraídos de individuos frescos y de individuos conservados en etanol al 70% utilizando el protocolo de la proteinasa K descrito por Castillo *et al.* (2013), modificado por Archidona-Yuste *et al.* (2016). Estos fueron cortados en pequeños trozos con una aguja esterilizada en un portaobjetos con una pequeña gota de tampón AE (10 mM Tris-Cl + EDTA 0,5 mM; pH 9.0), transferido a un microtubo con 18 µl de tampón AE y 2 µl de proteinasa K (600 µgml⁻¹) (Roche, Basilea, Suiza) y almacenados a -80°C al menos 15 minutos. Posteriormente se llevó a cabo la incubación a 65°C (1 hora) y a 95°C (15 minutos) en un termociclador (Thermo Fisher Scientific, Applied Biosystems™ SimpliAmp™ Waltham, Massachusetts, EE.UU.) (Fig. 32A).

Para la amplificación de ADN se transfirieron 3 µl del ADN incubado a un microtubo con: 0,6 µl de cada cebador (10 mM), 3 µl de Master Mix Taq DNA Polymerase (5x Hot FirePol Blend Master Mix) y ddH₂O hasta un volumen final de 20 µl. Los cebadores utilizados para la amplificación de ARNr de la región 18S fueron: 988F (5'-CTCAAAGATTAAGCCATGC-3') y el cebador inverso 1912R (5'-TTTACGGTCAGAACTAGGG -3') (Holterman *et al.*, 2006). Los cebadores utilizados para la amplificación de la región 28S fueron: D2A-D3B (5'-ACAAGTACCGTGAGGGAAAGTTG-3') y D3B (5'-TCGGAAGGAACCAGCTACTA-3') (Nunn, 1992; De Ley *et al.*, 1999). Las condiciones del ciclo de PCR fueron las siguientes: un ciclo de 94°C durante 15 minutos; 35 ciclos de 94°C durante 45 segundos + 55°C durante 45 segundos (temperatura de hibridación) + 72°C durante 45 segundos; finalmente un ciclo de 72°C durante 5 minutos.

Después de la amplificación del ADN, se cargaron 5 µl de producto en un gel de agarosa al 1% en Tris-acetato-EDTA al 0,5% (Tris 40 mM ácido acético glacial 20 mM; pH=8) para verificar la amplificación mediante un sistema de electroforesis (Labnet Gel XL Ultra V-2, Progen Scientific, Londre, Reino Unido) (Fig. 32B). Las bandas se tiñeron con RedSafe (20.000x) previamente añadido a la solución del gel de agarosa. El gel se visualizó y fotografió bajo un transiluminador UV (Vilbert Lourmat E-

Box_VX2/20MX Thermo Fisher Scientific, Waltham, Massachusetts, EE.UU.) (Fig. 31C, D). El producto fue almacenado a -20°C antes de mandarlo a secuenciar.

Las reacciones de secuenciación de los productos de PCR se realizaron en Sistemas Genómicos (Paterna, Valencia, España) según el método de Sanger *et al.* (1977). Las secuencias obtenidas fueron enviadas a la base de datos GenBank.

2.3.2. Análisis filogenéticos: Los análisis se basaron en los fragmentos de ADN_r de la subunidad menor (18S) y mayor (28S) del ribosoma. Para confirmar el origen e identidad de la secuencia se realizó un BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) en el NCBI (National Center for Biotechnology Information) (Altschul *et al.*, 1997). Las secuencias obtenidas fueron editadas usando BioEdit 7.2.6. (Hall, 1999) (Fig. 32E) y se alinearon con otras secuencias de ADN_r 18S o 28S disponibles en GenBank usando la herramienta de alineación ClustalW implementada en el programa MEGA7 (Kumar *et al.*, 2016) (Fig. 32F). El modelo de mejor ajuste de sustitución de nucleótidos utilizado para el análisis filogenético se seleccionó estadísticamente utilizando jModelTest 2.1.10 (Darriba *et al.*, 2012). Los árboles filogenéticos se generaron con el método de inferencia bayesiano utilizando MrBayes 3.2.6 (Ronquist *et al.*, 2012). En cada caso se usó como grupo externo escogido para cada capítulo en función de la relación con las especies estudiadas. El análisis se realizó bajo el modelo General Time Reversible, con regiones más invariantes más la distribución Gamma (GTR + I + G), iniciándose con un árbol de inicio aleatorio y se ejecutó con Markov Chain Monte Carlo (MCMC) (Larget y Simon, 1999) durante 10⁶ generaciones. Los árboles se visualizaron y guardaron con FigTree 1.4.4. (Rambaut, 2014, 2018) (Fig. 32G).

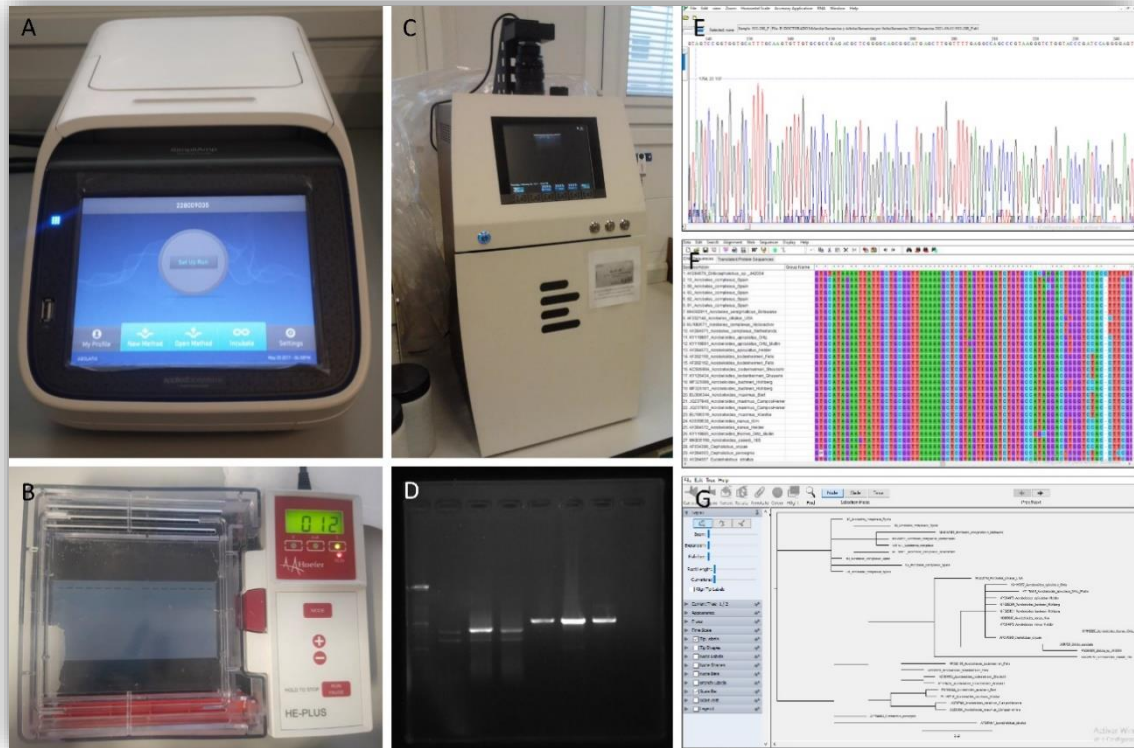


Figura 32. A: termociclador; B: cubeta de electroforesis; C: transiluminador UV; D: gel obtenido; E: visualización de la secuencia obtenida en el programa BioEdit; F: trabajo en el programa de alineación Mega; H: visualización del árbol filogenético obtenido en el programa FigTree.

REFERENCIAS

- AATICKA, S., NASIRA, K. & SHAHINA, F. 2017. Description of *Filenchus maqbooli* n. sp., and redescrptions of five new records of plant parasitic nematodes of maize crops from Punjab, Pakistan. *Pakistan Journal of Nematology*, 35: 47–64.
- ABOLAFIA, J. 2015. A low-cost technique to manufacture a container to process meiofauna for scanning electron microscopy. *Microscopy Research and Technique*, 78: 771–776.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2000. Nematodes of the order Dorylaimida from Andalucía oriental, Spain: the genus *Mesodorylaimus* Andrásy, 1959. IV. Two relativity small sized new species with a compendium of their relatives. *Annales Zoologici*, 50: 135–144.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2002. Nematodes of the order Rhabditida from Andalucía Oriental, Spain. The genus *Acrobeloides* (Cobb, 1924) Thorne, 1937 with description of *A. arenícola* sp. n. and a key to its species. *Journal of Nematode Morphology and Systematics*, 2: 107–130.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2003a. Nematodes of the order Rhabditida form Andalucía Oriental, Spain. The genus *Chiloplacus* Thorne, 1937, with description of *C. maginensis* sp. n. and a key to species. *Nematology*, 5: 243–274.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2003b. Nematodes of the order Rhabditida from Andalucía Oriental, Spain. The genera *Nothacrobeles* Allen & Noffsinger, 1971 and *Zeldia* Thorne, 1925. *Journal of Nematology*, 35: 233–243.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2003c. Nematodes of the order Rhabditida from Andalucía Oriental, Spain. The genus *Stegelletina* Andrásy, 1984, with description of two new species. *Russian Journal of Nematology*, 11: 37–53.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2004. Nematodes of the order Rhabditida from Andalucía Oriental, Spain. The genus *Acrobeles* von Linstow, 1877 with description of *A. andalusicus* sp. n. and a key to species. *Journal Nematode Morphology and Systematics*, 6: 103–128.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2009a. Nematodes of the order Rhabditida from Andalucía, Spain. The family Mesorhabditidae, with description of *Mesorhabditis carmenae* sp. n. *Journal Nematode Morphology and Systematics*, 12: 41–64.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2009b. Nematodes of the order Rhabditida from Andalucía Oriental, Spain. The genus *Cephalobus* Bastian, 1865 with description of *C. harpagonis* sp. n. and key to species. *Nematology*, 11: 485–508.

- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2014. Redescription of *Macrolaimus crucis* Maupas, 1900 (Nematoda: Rhabditida: Chambersiellidae) from Spain, with scanning electron microscopy study and a compendium of the genus. *Journal of Natural History*, 48: 257–273.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2016. Some rare species of cephalobids (Nematoda: Rhabditida: Cephalobidae) from Southern Iberian Peninsula. *Journal of Natural History*, 50: 557–581.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2017. On the identity of *Chiloplacus magnus* Rashid & Heyns, 1990 and *C. insularis* Orselli & Vinciguerra, 2002 (Rhabditida: Cephalobidae), two confusable species. *Nematology*, 19: 1017–1034.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2018. On the identity of *Chiloplacus subtenuis* Rashid & Heyns, 1990 and *C. tenuis* Rashid & Heyns, 1990 (Rhabditida: Cephalobidae), with description of *C. mysteriosus* sp. n. *Nematology*, 20: 49–66.
- ABOLAFIA, J., GUERRERO RODRÍGUEZ, P. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2011. *Nematoda, Rhabditida*. En: Fauna Ibérica, vol. 34. CSIC, Madrid, 267 pp.
- AHMAD, I., MAHAMOOD, M.D. & SHAH, A.A. 2005. Nematodes of the order Rhabditida from India. Description of a new and a known species of *Diplogastrellus* (Diplogasteridae). *Journal of Nematode Morphology and Systematics*, 7: 156–168.
- AKERROYD, J. 1997. *Interspecific variation in European coastal plant species*. En: Goodall, D.W. & Van Der Maarel, E. (eds.), *Ecosystems of the world: Dry coastal ecosystems*. Elsevier, 2c: 145–162.
- ALLEN, M.W. & NOFFSINGER, E.M. 1971. *Notacrobeles* n. gen., with descriptions of four new species (Nematoda: Cephalobidae). *Journal of Nematology*, 3: 145–153.
- ALTSCHUL, S.F., MADDEN, T.L., SCHÄFFER, A.A., ZHANG, J., ZHANG, Z., MILLER, W. & LIPMAN, D.J. 1997. Gapped BLAST and PSI-BLAST: A new generation of protein database search programs. *Nucleic Acids Research*, 25: 3389–3402.
- ALVANI, S., MAHDIKHANI, E. & ROUHANI, H. 2013. New records of *Boleodorus* Thorne, 1941 from *Berberis vulgaris* L. in Iran. *Pakistan Journal of Nematology*, 31: 01–09.
- ANDRÁSSY, I. 1956. Eine interessante Nematodenfauna der Gerste. Nematologische Notizen. 4. *Acta Zoologica*, 2: 311–317.
- ANDRÁSSY, I. 1958. Erd-und Süßwassernematoden aus Bulgarien. *Acta zoologica hungaricae*, 4: 1–88.

- ANDRÁSSY, I. 1967a. Die Unterfamilie Cephalobinae (Nematoda: Cephalobidae) und ihre Arten. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 13: 1–37.
- ANDRÁSSY, I. 1967b. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. 92. Weitere Bodennematoden aus den Jahren 1964 und 1965. *Opuscula Zoologica*, Budapest, 6: 203–233.
- ANDRÁSSY, I. 1974. A nematodák evolúciója és rendszerezése. *MTA Biol. Oszt. Közl.*, 17: 13–58.
- ANDRÁSSY, I. 1976. A nematológiai kutatások hazai úttörői: Örley László és Dady Jenő. *Allattani Közlemények*, 63: 219–224.
- ANDRÁSSY, I. 1982. Six new species of the suborder Rhabditina. *Revue de Nématologie*, 5: 39–50.
- ANDRÁSSY, I. 1984. *Klasse Nematoda (Ordnungen Monhysterida, Desmoscolecida, Araeolaimida, Chromadorida, Rhabditida)*. Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas, No. 9. Akademie Verlag, Berlin, Deutschland, 509 pp.
- ANDRÁSSY, I. 2005. *Free-living nematodes of Hungary (Nematoda errantia)*. Vol 1. Ed: C. Csuzdi & S. Mahunka (eds.), *Pedozoologica Hungarica*, No. 3. Hungarian Natural History Museum, Budapest, 518 pp.
- ARCHIDONA-YUSTE, A., NAVAS-CORTÉS, J.A., CANTALAPIEDRA-NAVARRETE, C., PALOMARES-RIUS, J.E. & CASTILLO, P. 2016. Cryptic diversity and species delimitation in the *Xiphinema americanum*-group complex (Nematoda: Longidoridae) as inferred from morphometrics and molecular markers. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 176: 231–265.
- BAIRD, W. 1853. Catalogue of the species of entozoa, or intestinal worms, contained in the collection of the British Museum London: 132 pp.
- BAERMANN, G. 1917. Eine einfache Methode zur Auffindung von Ankylostomum (Nematoden) Larven in Erdproben. *Geneeskundig Tijdschrift voor Nederlandsh-Indië*, 57: 131–137.
- BASTIAN, H.C. 1865. Monograph on the Anguillulidae, or free nematoids, marine, land and freshwater; with descriptions of 100 new species. *Transactions of the Linnean Society of London, Zoology*, 25: 75–184.
- BLAXTER, M.L., DE LEY, P., GAREY, J.R., LIU, L.X., SCHEDEMAN, P., VIERSTRAETE, A., VANFLETEREN, J.R., MACKEY, L.Y., DORRIS, M., FRIESSE, L.M., VIDA, J.T. & THOMAS, W.K. 1998. A molecular evolutionary framework for the phylum Nematode. *Nature*, 392: 71–75.

- BOAG, B., HEBDEN, P. M., NEILSON, R. & RODGER, S. J. 1998. Observations on the effect of different management regimes of set-aside land on nematode community structure. *Applied Soil Ecology*, 9: 339–343.
- BONGERS, T. 1990. The Maturity Index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 83: 14–19.
- BONGERS, T. 1999. The Maturity Index: the evolution of nematode life history traits, adaptative radiation and cp-scaling. *Plant and Soil*, 212: 13–22.
- BOSTRÖM, S. 1989b. The taxonomic position of some teratocephalid nematodes, a scanning electron microscope study. *Revue de Nématologie*, 12: 181–190.
- BOSTRÖM, S. 1992. Some Cephalobidae (Nematoda: Rhabditida) from Crete, Greece. *Fundamental and applied Nematology*, 15: 289–295.
- BOSTRÖM, S. & HOLOVACHOV, O. 2011. Description of *Nothacrobeles sohlenii* sp. n. (Rhabditida: Cephalobidae) from Tunisia. *Journal of Nematode Morphology and Systematics*, 1: 13–19.
- BRINKMAN, E.P., DUYTS, H., KARSEN, G., VAN DER STOEAL, C.D. & VAN DER PUTTEN, W.H. 2015. Plant-feeding nematodes in coastal sand dunes: occurrence, host specificity and effects on plant growth. *Plant and Soil*, 397: 17–30.
- BRINKMAN, H., LOOF, P.A. & BARBEZ, D. 1987. *Longidorus dunensis* n. sp. and *L. kuiperi* n. sp. from the sand dune coastal region of the Netherlands (Nematoda: Longidoridae). *Revue de Nématologie*, 10: 299–308.
- BROWN, D.J.F. & COIRO, M.I. 1983. The total reproductive capacity and longevity of individual *Xiphinema diversicaudatum* (Nematoda: Dorylaimida). *Nematologica Mediterranea*, 11: 87–92.
- BRZESKI, M.W. 1991. *Tylenchorhynchus paratriversus* sp. n. and comments on three other species of the genus (Nematoda: Belonolaimidae). *Nematologia mediterranea*, 19: 213–220.
- BÜTSCHLI, O. 1873. Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. *Nova Acta der Kaiserlich-Leopoldinisch-Carolinische Deutschen Akademie der Naturforscher*, 36: 1–124.
- CASTILLO, P., VOVLAS, N., SUBBOTIN, S.A. & TROCCOLI, A. 2003. A new root-knot nematode, *Meloidogyne baetica* n. sp. (Nematoda: Heteroderidae), parasitizing wild olive in Southern Spain. *Phytopathology*, 93: 1093–1102.
- CHITWOOD, B.G. 1933. A revised classification of the Nematoda. *Journal of Parasitology*, 20: 1–131.

- CHITWOOD, B.G. 1958. The designation of official names for higher taxa of invertebrates. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 8: 213–216.
- CHITWOOD, B.G. & MCKINTOSH, A. 1934. A new variety of *Alloinema* (Nematoda: Diplogasteridae), with a note on the genus. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 1: 37–38.
- COBB, N.A. 1919. *The orders and classes of nemas*. En: Cobb, N.A. (ed.), Contributions to a science of nematology. Waverly Press, Baltimore, 490 pp.
- COBB, N.A. 1924. Amended characterization of the nemic genera *Cephalobus* and *Acrobeles*. *Journal of Parasitology*, 11: 108.
- COOPER, B.A. 1955. *A preliminary key to British species of Heterodera for use in soil examination*. En: McE Kevan, D. K. (ed.), Soil Zoology. London, Butterworths, 269–280 pp.
- COSTA, M. 1987. *La vegetación*. En: Bermejo, E. y Melado, F. (Coord.). El Medio Ambiente en la Comunidad Valenciana. Generalitat Valenciana, Valencia, 417 pp.
- COSTA, S.R., KERRY, B.R., BARDGETT, R.D. & DAVIES, K.G. 2002. Interactions between nematodes and their microbial enemies in coastal sand dunes. *Oecologia*, 170: 1053–1066.
- DARRIBA, D., TABOADA, G.L., DOALLO, R. & POSADA, D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9, 772.
- DE CONINCK, L. 1965. *Système atique des nématodes*. En: Grassé, P.P. (ed.), *Traité de Zoologie*, vol. 4 (2), Nematelminthes. Masson & Cie, Paris, 586–681 pp.
- DE CONINCK, L.A., SCHUURMANS-STEKHOVEN, J.H. 1933. The freeliving marine nemas of the Belgian Coast. II With general remarks on the structure and the system of nemas. *Mémoires du Musée royal d'histoire naturelle de Belgique*, 58: 3–163.
- DE GUIRAN, G. 1967. Description de *Radopholoides litoralis* n.g., n.sp. (Nematoda: Pratylenchinae). *Nematologica*, 13: 231–234.
- DE MAESENEER, J. & D'HERDE, J. 1963. Méthodes utilisées por l'étude des anguillules libres du sol. *Revue d'Agriculture*, 16: 441–447.
- DE MAN, J.G. 1876. Onderzoekingen over vrij in de aarde levende Nematoden. *Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Verreningen*, 2: 78–196.
- DE MAN, J.G. 1881. Über einige neue oder noch unvollständig bekannte Arten von frei in der reinen Erde lebenden Nematodes (1. Supplement zu den Aufsatz auf S. 1 dieses Bandes). *Tijdschr Nederl Dierk Vereen*, 5: 138–143.

- DE MAN, J.G. 1884. *Die frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden der niederländischen Fauna. Eine systematisch-faunistische Monographie*, Leiden, 206 pp.
- DE MAN, J.G. 1921. Nouvelles recherches sur les nématodes libres terricoles de la Hollande. *Capita Zoologica*, 1: 3–62.
- DE LA PEÑA, E., KARSSSEN, G. & MOENS, M. 2007. Distribution and diversity of root-lesion nematodes (*Pratylenchus* spp.) associated with *Ammophila arenaria* in coastal dunes of Western Europe. *Nematology*, 9: 881–901.
- DE LA PEÑA, E., VANDEGEHUCHTE, M., BONTE, D. & MOENS, M. 2008. Analysis of the specificity of three root-feeders towards grasses in coastal dunes. *Plant Soil*, 310: 113–120.
- DE LEY, P. 1997. The current state of affairs in identification and diagnosis of the genera of the family Cephalobidae (Nematoda: Rhabditida). *Mededelingen Faculte it Landbouwkundige en Toegepaste Biologische, Universiteit Gent*, 62: 657–673.
- DE LEY, P. & BLAXTER, M.L. 2002. *Systematics position and phylogeny*. En: Lee D.L. (ed.), *The Biology of Nematodes*. Taylor & Francis, Academic Press, London, 1–30 pp.
- DE LEY, P. & BLAXTER, M.L. 2004. A new system for the Nematoda: combining morphological characters with molecular trees, and translating clades into ranks and taxa. *Nematology Monographs and Perspectives*, 2: 633–653.
- DE LEY, P., SIDDIQI, M.R. & BOSTRÖM, S. 1993. A revisión of the genus *Pseudacrobeles* Steiner, 1938 (Nematoda: Cephalobidae). Par 1. Subgenus *Pseudacrobeles* grad. n. *Fundamental and applied Nematology*, 16: 219–238.
- DE LEY, P., VAN DE VELDE, M.C., MOUNPORT, D., BAUJARD, P. & COOMANS, A. 1995. Ultrastructure of the stoma in Cephalobidae, Panagrolaimidae and Rhabditidae, with a proposal for a revised stoma terminology in Rhabditida (Nematoda). *Nematologica*, 41: 153–182.
- DE LEY, P., DE LEY, I. & MUNDO-OCAMPO, M. 1998. *Nematode workshop: Identification of freeliving secernentea*. University of California, Riverside, 106 pp.
- DE LEY, I.T. DE LEY, P. BALDWIN, J.G., MUNDO-OCAMPO, M. & NADLER, S.A. 1999. Three new species of *Nothacrobeles* (Nemata: Cephalobidae) from the Mojave Desert, California. *Journal of Nematology*, 31: 482–497.

- DE LEY, P., MUNDO-OCAMPO, M. & DE LEY, I.T. 2003. *Identification of Freelifving Nematodes (Secernentea)*. University of California, Riverside University Extension, 123 pp.
- DOBOSZ, R., RYBARCZYK-MYDŁOWSKA, K. & WINISZEWSKA, G. 2020. Occurrence of *Ditylenchus destructor* Thorne, 1945 on a sand dune of the Baltic Sea. *Journal of Plant Protection Research*, 60: 31–40.
- DOLINSKI, C.M. & BALDWIN, J.G. 2003. Fine structure of the stoma of *Bunonema* sp. and *Teratorhabditis palmarum* (Nematoda) and its phylogenetic significance. *Journal of Nematology*, 35: 244–251.
- DOUGHERTY, E.C. 1953. The genera of the subfamily Rhabditinae Micoletzky, 1922 (Nematoda). *Thaper Commem*: 69–76.
- DOUGHERTY, E.C. 1955. The genera and species of the subfamily Rhabditinae Micoletzky, 1922 (Nematoda). A nomenclatorial analysis including an addendum on the composition of the family Rhabditidae Órley, 1880. *Journal of Helminthology*, 29: 105–152.
- DUJARDIN, F. 1845. *Histoire naturelle des helminghes ou vers intestinaux*. Paris, 654 pp.
- FERRIS, H. 2010. From and function: Metabolic footprints of nematodes in the soil food web. *European Journal of Soil Biology*, 46: 97–104.
- FERRIS, H., BONGERS, T. & DE GOEDE, R.G.M. 2001. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology*, 18: 13–29.
- FILIPJEV, I.N. 1929. Les Nématodes de la baie de la Néva et de l'extrémité orientale du Golfe de Finlande. Deuxième partie. *Archiv für Hydrobiologie*, 21: 1–64.
- FILIPJEV, I.N. 1934. The classification of the free-living nematodes and their relation to the parasitic nematodes. *Smithsonian miscellaneous Collection*, 89: 1–63.
- FILIPJEV, I.N. 1936. On the classification of the Tylenchinae. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 3: 80–82.
- FINNEGAN, M.N., DOWNES, M.J., O'REGAN, T. & GRIFFIN, C.T. 1999. Effect of salt and temperature stresses on survival and infectivity of *Heterorhabditis* spp. *Nematology*, 1: 69–78.
- FLEGG, J.J.M. 1967. Extraction of *Xiphinema* and *Longidorus* species from soil by a modification of Cobb's decanting and sieving technique. *Annals of applied Biology*, 60: 429–437.

- FOSTER, B.L. & FILMAN, D. 2000. Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Journal of Plant Ecology*, 146: 1–10.
- FRECKMAN, D.W. 1988. Bacterivorous nematodes and organic-matter decomposition. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 24: 195–217.
- FUCHS, A.G. 1930. Neue an Borken und Rüsselkäfer gebundene Nematoden, habparasitische und Wohnungseinmieter. Freilebende Nematoden aus Moos und Walderde in Borken und Rüsselkäfergängen. *Zoologische Jahrbücher (Systematik)*, 59: 505–646.
- GADEA, E. 1973. Sobre la filogenia interna de los Nematodos. *Publicación del Instituto de Biología Aplicada, Barcelona*, 54: 87–92.
- GEBREMIKAEL, M.T., STEEL, H., BUCHAN, D., BERT, W. & DE NEVE, S. 2016. Nematodes enhance plant growth and nutrient uptake under C and N-rich conditions. *Scientific Reports*, 6: 32862.
- GIBLIN-DAVIS, R.M., KANZAKI, N., DE LEY, P., WILLIAMS, D.S., SCHIERENBERG, E., RAGDSALE, E.J., ZENG, Y.Z. & CENTER, B.J. 2010. Ultrastructure and life history of *Myolaimus byersi* n. sp. (Myolaimina: Myolaimidae), a phoretic associate of the crane fly, *Limonia schwarzi* (Alexander) (Limoniidae), in Florida. *Nematology*, 12: 519–542.
- GLAZER, I. 2002: “Survival biology”. En: R. Gaugler (eds.), Entomopathogenic Nematology. Wallingford, CABI Publishing, 169–188 pp.
- GÖELDI, E.A. 1892. Relatoria sobre a molestia do cafeiro na provincia da Rio de Janeiro. *Archivos do Museo Nacional Rio de Janeiro*, 8: 7–112.
- GÓMEZ-BARCINA, A., CASTILLO, P. & GONZALEZ-PAIS, M.A. 1990. Description of *Pratylenchoides camachoi* n. sp. (Tylenchida: Pratylenchidae) from Spain. *Journal of Nematology*, 22: 214–219.
- GOODEY, T. 1939. *Cylindrocorpus* nom. nov. for *Cylindrogaster* Goodey, 1927 (Nematoda). *Journal of Helminthology*, 17: 149–150.
- GORALCZYK, K. 1998. Nematodes in a coastal dune succession: indicators of soil properties? *Applied Soil Ecology*, 9: 465–469.
- HALL, T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41, 95–98.

-
- HEININGER, P., HÖSS, S., CLAUS, E., PELZER, J. & TRAUNSPURGER, W. 2007. Nematode communities in contaminated river sediments. *Environmental Pollution*, 146: 64–76.
- HEYNS, J. 1968. *Paracrobeles laterellus* n. gen., n. sp., from south Africa (Nematoda: Cepahlobidae). *Nematologica*, 14: 511–514.
- HEYNS, J. 1969. Three new species of *Acrobeles* von Linstow, 1877 (Nematoda) from Southern Africa. *Phytophylactica*, 1: 19–24.
- HODDA, M. 2007. *Phylum Nematoda*. En: Zhang, Z.Q. & Shear, W. A. (eds.), Linnaeus Tercentenary: Progress in Invertebrate Taxonomy, Zootaxa, 1668: 265–293.
- HODDA, M., PETERS, L. & TRAUNSPURGER, W. 2009. 2. *Nematode Diversity in Terrestrial, Freshwater Aquatic and Marine Systems*. En: M. Wilson & T. Kakouli-Duarte (eds.), Nematodes as Environmental Indicators: 45–93. CAB International, Wallingford, UK, 326 pp.
- HOLOVACHOV, O., ESQUIVEL, A. BONGERS, T. 2003. Free-living nematodes from nature reserves in Costa Rica. 5. Bunonematoidea (Rhabditida). *Nematology*, 5: 665–676.
- HOLTERMAN, M. VAN DER WURFF, A., VAN DEN ELSEN, S., VAN MEGEN, H., BONGERS, T., HOLOVACHOV, O., BAKKER, J. & HELDER, J. 2006. Phylum-wide analysis of SSU rDNA reveals deep phylogenetic relationships among nematodes and accelerated evolution toward crown clades. *Molecular Biology and Evolution*, 23: 1792–1800.
- HUANG, S.P. & CARES, J.E. 2006. Nematode communities in soils under different land-use systems in Brazilian Amazon and Savannah vegetation. *Soil biodiversity in Amazonian and other Brazilian ecosystems*. Wallingford: CAB International: 163–183.
- HUELSENBECK, J.P. & RONQUIST, F. 2001. MrBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17: 754–755.
- HUGOT, J.P., BAUJARD, P. & MORAND, S. 2001. Biodiversity in helminths and nematodes as a field of study: an overview. *Nematology*, 3: 199–208.
- INGHAM, R.E. TROFYMOW, J.A. INGHAM, E.R. & COLEMAN, D.C. 1985. Interactions of bacteria, fungi and their nematode grazers. Effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecological Monographs*, 55: 119–140.
- INGLIS, W.G. 1983. An outline classification of the phylum Nematoda. *Australian Journal of Zoology*, 31: 243–255.
-

- JAIRAJPURI, M. S. 1969. Studies on Mononchida of India I. The genera *Hadronchus*, *Iotonchus* and *Miconchus* and a revised classification of Mononchida, new order. *Nematologica*, 15: 557–81.
- JENSEN, H.J. & MULVEY, R.H. 1969. Predaceous nematodes (Mononchidae) of Oregon. *Oregon State Monography*, 12: 1–57.
- JEPSON, S.B. 1987. *Identification of root-knot nematodes (Meloidogyne species)*. C.A.B. International Wallingford, UK, 265 pp.
- JOHNSON, S.R., FERRIS, J.M. & FERRIS, V.R. 1974. Nematode community structure of forest woodlots: III. Ordinations of taxonomic groups and biomass. *Journal of Nematology*, 6: 118–126.
- KAMMENG, J.E., ARTS, M.S.J. & OUDE-BREUIL, W.J.M. 1998. HSP60 as a potential biomarker of toxic stress in the nematodes *Plectus acuminatus*. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 34: 253–258.
- KANZAKI, N., RAGSDALE, E.J., HERRMANN, M., MAYER, W.E. & SOMMER, R.J. 2012. Description of three *Pristionchus* species (Nematoda: Diplogastridae) from Japan that from a cryptic species complex with the model organism *P. pacificus*. *Zoological Science*, 29: 403–417.
- KARSEN, G., VAN AELST, A. & COOK, R. 1998. Redescription of the root-knot nematode *Meloidogyne maritima* Jepson, 1987 (Nematoda: Heteroderidae), a parasite of *Ammophila arenaria* (L.) Link. *Nematologica*, 44: 241–253.
- KARSEN, G., VAN AELST, A. & VAN DER PUTTEN, W. 1998. *Meloidogyne duytsi* n. sp. (Nematoda: Heteroderidae), a root-knot nematode from Dutch coastal foredunes. *Fundamental and Applied Nematology*, 21: 299–306.
- KARSEN, G., WAEYENBERGE, L. & MOENS, M. 2000. *Pratylenchus brzeskii* sp. nov. (Nematoda: Pratylenchidae), a root-lesion nematode from European coastal dunes. *Annales Zoologici*, 50: 255–261.
- KHAN, R. & TAHSEEN, Q. 2005. *Pterygorhabditis saprophila* sp. n. and *Bunonema flexistoma* sp. n. (Nematoda: Bunonematoidea) from India. *International Journal of Nematology*, 15: 155–162.
- KLIJN, J.A. 1990. *Dune forming factors in a geographical context*. En: Th, W. Bakker, Jungerius, P.D. & Klijn, J.A (eds), *Dunes of the European Coasts*. Catena Supplement, 18, 223: 1–13.

- KUMAR, S., STECHER, G. & TAMURA, K. 2016. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology Evolutionary*, 33: 1870–1874.
- LANKESTER, E.R. 1877. Notes on the embryology and classification of the animal kingdom; comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germ layers. *Quarterly Journal of Microscopical Science, N.S.*, 17: 339–454.
- LARGET, B. & SIMON, D.L. 1999. Markov chain Monte Carlo algorithms for the Bayesian analysis of phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 16: 750–759.
- LEDUC, D., VERDON, V. & ZHAO, Z.Q. 2017. Phylogenetic position of the Paramicrolaimidae, description of a new *Paramicrolaimus* species and erection of a new order to accommodate the Microlaimoidea (Nematoda: Chromadoreae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 20: 1–18.
- LEY, C., GALLEGU, J.B. & VIDAL, C. 2007. *Manual de restauración de dunas costeras*. Dirección General de Costas, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, 248 pp.
- LEY VEGA DE SEOANE, C., GALLEGU FERNÁNDEZ, J.B. & VIDAL PASCUAL, C. 2007. *Manual de restauración de dunas costeras*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, 258 pp.
- LISETSKAYA, L.F. 1968. A new species *Drilocephalobus moldavicus* n. sp. (Nematoda: Drilonematidae). *Parazity Zhivontnykh I Rastenij*, 3: 94–95.
- LOOF, P.A.A. 1963. A new species of *Telotylenchus* (Nematoda Tylenchida). *Nematologica*, 9: 76–80.
- MATEILLE, T., TAVOILLOT, J., MARTINY, B. & FARGETTE, M. 2014. Importance of soil characteristics for plant-parasitic nematode communities in European coastal foredunes. *European Journal of Soil Biology*, 64: 53–60.
- MAUPAS, E.F. 1900. Modes et forme de reproduction des nématodes. *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 8: 463–624.
- MCKEE, E.D. 1983. *Eolian sand bodies of the world*. En: M.E. Brookfield & T.S. Ahlbrandt (eds.), *Eolian Sediments and Processes*. Elsevier, Amsterdam, 1–26 pp.
- MEDEIROS, H., CASTRO RUBENS, G.R., MACÊI GUIMARÃES, I., SALES JÚNIOR, R. & FERNANDES OLIVERA, O. 2008. Estructura trófica e composição da nematofauna em um ecossistema costeiro de duna. *Caatinga*, 2: 102–112.
- MICOLETZKY, H. 1922. Die freilebenden Erd- Nematoden mit besonderer Berücksichtigung der Steiermark und der Bukowina, zugleich mit einer Revision

- säm tlicher nichtmariner, freilebender Nematoden in Form von Genus-Beschreibungen und Bestimmungsschlüsseln. *Archiv für Naturgeschichte*, 87: 1–650.
- MOUNTPORT, D., BAUJARD, P., DE LEY, P., VAN DE VELDE, M.C., COOMANS, A. & BALDWIN, J.G. 2000. Ultrastructural variation of cuticular layers in Cephalobinae (Nemada: Rhabditida). *Journal of Nematology*, 32: 9–13.
- NAVARRO, P. & LLUNCH, J. 1999. *Paracrobeles psammophilus* sp. n. (Nematoda: Cephalobidae) from El Saler, Valencia (Spain). *Journal of Zoology*, 249: 469–493.
- NEILSON, R., BOAG, B. & PALMER, L.F. 1996. The effect of environment on marine nematode assemblages as indicated by the maturity index. *Nematologica*, 42: 232–242.
- NUNN, G.B. 1992. Nematode molecular evolution. An investigation of evolutionary patterns among nematodes based upon DNA sequences. Ph.D. dissertation, University of Nottingham, UK, 228 pp.
- OLSON, Y.S. & VAN DER MAAREL, E. 1989. *Coastal dunes in Europe: a global view*. En: Van del Meulen, F., Jungerius, P.D. & Visser, J. (eds.), *Perspectives in coastal dune management*. La Haya: SPB Academic Publication, 3–32 pp.
- ÖRLEY, L. 1880. Az Anguillulidák magánrajza. (Monographie der Anguilluliden). *Természetr. Füzetek*, 4: 16–150.
- ORSELLI, L. & VINCIGUERRA, M.T. 1997. Nematodes from Italian sand dunes. 1. Three new and one known species of Enoplida. *Nematologia mediterránea*, 25: 253–260.
- ORSELLI, L. & VINCIGUERRA, M.T. 1999. Nematodes from Italian sand dunes. 4. Four new and one rare species of Dorylaimina. *Nematologia mediterranea*, 27: 173–185.
- ORSELLI, L. & VINCIGUERRA, M.T. 2002. Nematodes from Italian sand dunes. 6. Two new and three rare species of Cephalobidae (Nematoda). *Nematologia mediterranea*, 30: 211–220.
- OSCHE, G. 1952. Systematik und Phylogenie der Gattung Rhabditis (Nematoda). *Zoologische Jahrbücher (Systematik)*, 81: 190–280.
- PALOMARES-RIUS, J.E., VOVLAS, N., TROCCOLI, A., LIÉBANAS, G., LANDA, B.B. & CASTILLO, P. 2007. A New Root-Knot Nematode Parasitizing Sea Rocket from

- Spanish Mediterranean Coastal Dunes: *Meloidogyne dunensis* sp. n. (Nematoda: Meloidogynidae). *Journal of nematology*, 39: 190–202.
- PARAMONOV, A.A. 1956. K revizii system y rabditat rast enii [Revision de la classification des Rhabditata des plantes]. *Trudy Gelmintologicheskoi Laboratorii Akademii Nauk SSR*, 8: 77–111.
- PEARSE, A.S. 1942. *Introduction to Parasitology*. Springfield, III. & Baltimore, M.D., USA, 357 pp.
- PISKIEWICZ, A.N., DUYTS, H. & VAN DER PUTTEN, W.H. 2009. Soil microorganisms in coastal foredunes control the ectoparasitic root-feeding nematode *Tylenchorhynchus ventralis* by local interactions. *Functional Ecology*, 23: 621–626.
- POWERS, L.E., FRECKMAN, D.W. & VIRGINIA, R.A. 1995. Spatial distribution of nematodes in polar desert of Antarctica. *Polar biology*, 15: 325–333.
- RAMBAUT, A. 2014. Figtree, a graphical viewer of phylogenetic trees. Disponible en: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>.
- RAMBAUT, A. 2018. Figtree, a graphical viewer of phylogenetic trees. Disponible en: <https://github.com/rambaut/figtree/releases/tag/v1.4.4>
- RASHID, F. & HEYNS, J. 1990. *Chiloplacus* and *Macrolaimellus* species from South West Africa/Namibia (Nematoda: Cephalobidae). *Phytophylactica*, 22: 189–199.
- RASHID, F., HEYNS, J. & COOMANS, A. 1990a. *Paracrobeles* and *Acrobeles* species from south west Africa/Namibia with description of a new *Acrobeles* species (Nematoda: Cephalobidae). *Phytophylactica*, 22: 41–49.
- ROBINSON, A.J., STONE, A.R., HOOPER, D.J. & ROWE, J.A. 1996. A redescription of *Heterodera arenaria* Cooper 1995, a cyst nematode from marram grass. *Fundamental and Applied Nematology*, 19: 109–117.
- RONQUIST, F., TESLENKO, M., VAN DER MARK, P., AYRES, D.L., DARLING, A., HÖHNA, S., LARGET, B., LIU, L., SUCHARD, M.A. & HUELSENBECK, J.P. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61: 539–542.
- ROOIJ- VAN DER GOES, P.C.E.M., VAN DER PUTTEN, W. H. & VAN DIJK, 1995. Analysis of nematodes and soil-borne fungi from *Ammophila arenaria* (Marram grass) in Dutch coastal foredunes by multivariate techniques. *European Journal of Plant Pathology*, 101: 149–162.

- RUDOLPHI, I.K.A. 1808. *Entozoorum sive vermium intestinalium historia naturalis*, vol. 1–12. Amsterdam, Taberna libraia et atrium.
- RUPPERT, E.E & BARNES, R.D. 1996. *Zoología de los invertebrados*, vol. 6. McGraw-Hill Interamericana (eds.). México, 736 pp.
- SÁNCHEZ, J.L. 1988. *Estudio climatológico de la Bahía de Cádiz*. Instituto Hidrográfico de la Marina, Cádiz. Ministerio de Defensa, 150 pp.
- SÁNCHEZ-MORENO, S., NICOLA, N.L., FERRIS, H. & ZALOM, F. 2009. Effects of agricultural management on nematode-mite assemblages: Soil food web indices as predictors of mite community composition. *Applied Soil Ecology*, 41: 107–117.
- SANGER, F., NICKLEN, S. & COULSON, A.R. 1977. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 74: 5463–5467.
- SANJAUME, E. & GRACIA, F.J. 2011. *Las dunas de España*. Sociedad Española de Geomorfología, a través de la Fundación Empresa-Universidad Gallega, 407 pp.
- SCHNEIDER, A.F. 1866. *Monographie der Nematoden*. Berlin, 357 pp.
- SCHRECK-REIS, C., FREITAS, H. & VAN DER PUTTEM, W.H. 2005. Plant-parasitic nematodes associated with *Ammophila arenaria* (L.) Link in Portuguese coastal sand dunes. *Nematologia mediterranea*, 33: 11–18.
- SCHULTZE, M. 1857. En: Carus, *Icon. Zootom.*, erste Hälfte.
- SELISKAR, D.M. & HUETTEL, R.N. 1993. Nematode involvement in the dieout of *Ammophila breviligulata* (Poaceae) on the Mid-Atlantic Coastal Dunes of the United States. *Journal of Coastal Research*, 9: 97–103.
- SHOKOOHI, E. & ABOLAFIA, J. 2019 *Soil and freshwater rhabditid nematodes (nematoda, rhabditida) from Iran: A compendium* Vol.6. En: Universidad de Jaén (eds.), Trabajos monográficos. Jaén, 224 pp.
- SIDDIQI, M.R. 1964. Studies on *Discolaimus* spp. (Nematoda: Dorylaimidae) from India. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 2: 174–184.
- SIDDIQI, M.R. 1983. Phylogenetic relationships of the soil nematode orders Dorylaimida, Mononchida, Triplonchida and Alaimida, with a revised classification of the subclass Enoplia. *Pakistan Journal of Nematology*, 1: 79–110.
- SIDDIQI, M.R. 2000. *Tylenchida, parasites of plants and insects* (2nd edition). CABI Publishing St. Albans, UK, 833 pp.

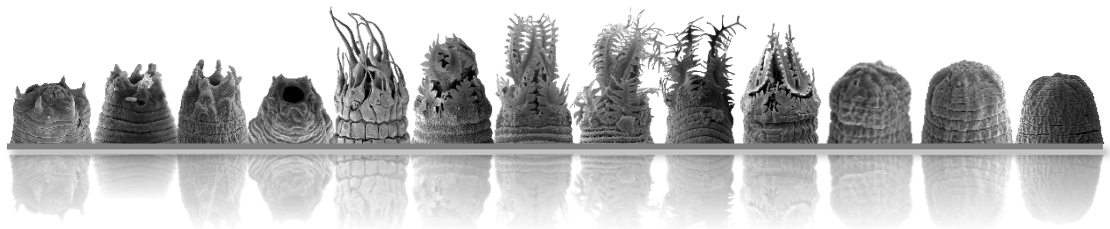
- STAMMEN, H.J. & WACHEK, P. 1952. Ein neuer insektenparasitischer Nematode, *Carabonema basei* n. gen, n. sp. (Carabonematidae, n. ram.). *Zoologischer Anzeiger*, 148: 185–193.
- SUDHAUS, W. 1974a. Zur Systematik, Verbreitung, Ökologie und Biologie neuer und wenig bekannter Rhabditiden (Nematodea). 1. Teil. *Zoologische Jahrbücher (Systematik)*, 101: 171–212.
- SUDHAUS, W. 1974b. Zur Systematik, Verbreitung, Ökologie und Biologie neuer und wenig bekannter Rhabditiden (Nematodea). 2. Teil. *Zoologische Jahrbücher (Systematik)*, 101: 417–465.
- SUDHAUS, W. 1974c. Nematoden (insbesondere Rhabditiden) des Strandanwurfs und ihre Beziehungen zu Krebsen. *Faunistisch-ökologische Mitteilungen*, 4: 365–400.
- SUDHAUS, W. 1976a. Nomenklatorische Bemerkungen über Arten und Gattungen der Unterfamilie Rhabditinae sensu lato (Rhabditidae, Nematoda) *Nematologica*, 22: 49–61.
- SUDHAUS, W. 1976b. Vergleichende Untersuchungen zu Phylogenie, Systematik, Ökologie, Biologie und Ethologie der Rhabditidae (Nematoda). *Zoologica*, 125: 1–229.
- SUDHAUS, W. 1977. *Rhabditis dimorpha*: ein Beispiel für unvollständige Häutung und Sexualdimorphismus bei Nematoden. *Zoologischer Anzeiger*, 199: 325–352.
- SUDHAUS, W. 1978. Systematik, Phylogenie und Ökologie der holzbewohnenden Nematoden-Gruppe *Rhabditis* (*Mesorhabditis*) und das Problem “geschlechtsbezogener” Artdifferenzierung. *Zoologische Jahrbücher (Systematik)*, 105: 299–461.
- SUDHAUS, W. 1980. Systematisch-phylogenetische und biologisch-ökologische Untersuchungen an *Rhabditis* (*Poikilolaimus*) Arten als Beitrag zu Rassenbildung und Parallelevolution bei Nematoden. *Zoologische Jahrbücher – Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*, 107: 287–343.
- STEINER, G. 1945. *Helicotylenchus*, a new genus of plant-parasitic nematodes and its relationship to *Rotylenchus* Filipjev. *Proceedings of the Helminthological Society*, 12: 34–38.
- TANDINGAN DE LEY, I., MUNDO-OCAMPO, M., YODER, M. & DE LEY, P. 2007. Nematodes from vernal pools in the Santa Rosa Plateau Ecological Reserve, California I. *Hirschmanniella santarosae* sp. n. (Nematoda: Pratylenchidae), a cryptic sibling

- species of *H. pomponiensis* Abdel-Rahman & Maggenti, 1987. *Nematology*, 9: 405–429.
- TAYLOR, C.E., BROWN, D.J.F., NELSON, R. & JONES, A.T. 1994. The persistence and spread of *Xiphinema diversicaudatum* in cultivated and uncultivated biotopes. *Annals of Applied Biology*, 124: 469–477.
- THOMAS, P.R. 1965. Morphology of *Acrobeles complexus* Thorne cultivated on agar. *Nematologica*, 11: 383–394.
- THOMAS, P.R. & ALLEN, M.W. 1965. Two new species of *Acrobeles* and redescription of the type, *A. ciliatus* Linstow, 1877. *Nematologica*, 11: 373–382.
- THORNE, G. 1925. The genus *Acrobeles* von Linstow, 1887. *Transactions of the American Microscopical Society*, 44: 171–210.
- THORNE G. 1937. A revision of the nematode family Cephalobidae Chitwood and Chitwood, 1934. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 4: 1–16.
- THORNE, G. 1945. *Ditylenchus destructor* n. sp. the potato rot nematode and *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1857) Filipjev, 1936, the teasel nematode (Nematoda: Tylenchidae). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 12: 27–34.
- THORNE, G. 1949. On the classification of the Tylenchida, new order (Nematoda, Phasmidia). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 16: 37–73.
- TREONIS, A.M., UNANGST, S.K., KEPLER, R.M., BUYER, J.B., CAVIGELLI, M.A., MIRSKY, S.B. & MAUL, J.E. 2018. Characterization of soil nematode communities in three cropping systems through morphological and DNA metabarcoding approaches. *Scientific reports*, 8: 2004.
- TRETT, M.W., CALVO URBANO B., FORSTER, S.J. & TRETT, S.P. 2009. *Commercial aspects of the use of nematodes as bioindicators*. En: M. Wilson & T. Kakouli-Duarte (eds.). *Nematodes as Environmental Indicators*. CAB International, Wallingford, UK, 326 pp.
- TZORTZAKAKIS, E.A., CANTALAPIEDRA-NAVARRETE, C., ARCHIDONA-YUSTE A., PALOMARES-RIUS, J.E. & CASTILLO, P. 2016. *Longidorus kuiperi* and *Rotylenchus eximius* from coastal sand dunes in Crete, Greece. *Journal of Nematology*, 48: 135.

- VAN DEN BERG, E. 1988. A new *Hemicycliophora* species from coastal sand dunes in the western cape (Hemicycliophoridae: Nemata). *Phytophylactica*, 20: 269–275.
- VAN DER MAAREL, E. & VAN DER MAAREL-VERSLUYS, M. 1996. Distribution and conservation status of littoral vascular plant species along the European coasts. *Journal of Coastal Conservation*, 2: 73–92.
- VINCIGUERRA, M.T. & ORSELLI, L. 1997. Nematodes from Italian sand dunes. 2. Four new and a rare species of Chromadorida. *Nematologia mediterranea*, 25: 261–270.
- VINCIGUERRA, M.T. & ORSELLI, L. 1998. Nematodes from Italian sand dunes. 3. Four new species of Qudsianematidae (Dorylaimida, Nematoda). *Nematologia mediterranea*, 26: 255–266.
- VINCIGUERRA, M.T. & ORSELLI, L. 2000. Nematodes from Italian sand dunes. 5. Two new species of Dorylaimida and three known species of Enoplida. *Nematologia mediterranea*, 28: 301–312.
- VOLVAS, N. & CHAM, S. (1981). Scanning electron microscope observations on the morphology of *Tylenchorhynchus aduncus*. *Nematología mediterránea*, 9: 91–97.
- VOLVAS, N., TROCCOLI, A., PALOMARES-RIUS, J.E., DE LUCA, F., CANTALAPIEDRA-NAVARRETE, C., LIÉBANAS, G., LANDA, B.B., SUBBOTIN, S.A. & CASTILLO, P. A new stem nematode, *Ditylenchus oncogenus* n. sp. (Nematoda: Tylenchida), parasitizing sowthistle from Adriatic coast dunes in southern Italy. *Journal of Helminthology*, 1–14.
- VON LINSTOW, O.F.B. 1877. Helminthologica. *Archiv für Natugeschichte*, 43: 1–18.
- WALL, J. W., SKENE, K.R. & NEILSON, R. 2002. Nematode community and trophic structure along a sand dune succession. *Biological Fertil Soils*, 35: 293–301.
- WASILEWSKA, L. 1979. The structure and function of soil nematode communities in natural ecosystems and agroecosystems. *Polish Ecological Studies*, 5: 97–145.
- WASILEWSKA, L. 1989. *Impact of human activities on nematodes communities in terrestrial ecosystems*. En: C. Clarholm & L. Bergström (eds.), *Ecology of arable land*. Dordrecht, Kluwer Academic, The Netherlands, 123–132 pp.
- YEATES, G.W. 1967b. Studies on nematodes from dune sands. 2. Araeolaimida. *New Zealand Journal of Science*, 10: 287–298.
- YEATES, G.W. 1967c. Studies on nematodes from dune sands. 3. Oncholaimidae, Ironidae, Alaimidae and Mononchidae. *New Zealand Journal of Science*, 10: 299–311.

- YEATES, G.W. 1967d. Studies on nematodes from dune sands. 5. Acrobelinae. *New Zealand Journal of Science*, 10: 527–547.
- YEATES, G.W. 1969. Three new Rhabditida (Nematoda) from New Zealand dune sands. *Nematologica*, 15: 115–121.
- YEATES, G.W. 2003. Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils*, 37: 199–210.
- YEATES, G.W. & BONGERS, T. 1999. Nematode diversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 74: 113–135.
- YEATES, G.W. & WILLIAMS, P.A. 2001. Influence of three invasive weeds and site factors on soil microfauna in New Zealand. *Pedobiología*, 45: 367–383.
- YEATES, G.W., BONGERS, T., DE GOEDE, R.G.M., FRECKMAN, D.W. & GEORGIEVA, S.S. 1993. Feeding habits in soil nematode families and genera – an outline for soil ecologists. *Journal of Nematology*, 25: 315–331.
- YEATES, G.W., FERRIS, H., MOENS, T. & VAN DER PUTTEN, W.H. 2009. 1. *The role of nematodes in ecosystems*. En: M. Wilson & T. Kakouli-Duarte (eds.). Nematodes as Environmental Indicators, CAB International, Wallingford, UK, 326 pp.
- ZABORSKI, E. 2014. Soil nematodes in organic farming systems. University of Illinois, eOrganic arcile, eOrganic4495.
- ZHANG, X.K., LLANG, W.J., JIANG, D.M. & JIANG, S.W. 2007. Soil nematode community structure in a Chinese sand dune system. *Parasitological Intestine of S.A.S., Helminthologia*, 44: 204–207.
- ZULLINI, A. 1976. Nematodes as indicators of river pollution. *Nematología Mediterránea*, 4: 13–22.

SECCIÓN II



RESULTADOS

II.1. RESULTADOS TAXONÓMICOS Y MOLECULARES

II.1.1. Posición taxonómica

Tras el estudio de las dunas costeras del sur y este de la península ibérica se han encontrado 72 especies pertenecientes a 37 géneros y 18 familias:

Orden Rhabditida Chitwood, 1933

Suborden Tylenchina Thorne, 1949

Infraorden Cephalobomorpha De Ley y Blaxter, 2002

Superfamilia Cephaloboidea Filipjev, 1934

Familia Cephalobidae Filipjev, 1934

Subfamilia Cephalobinae Filipjev, 1934

Género *Pseudacrobeles* Steiner, 1938

Pseudacrobeles unguiculis Abolafia, Liébanas y Peña-Santiago, 2002

Pseudacrobeles elongatus de Man, 1880

Género *Heterocephalobellus* Rashid, Geraert y Sharma, 1985

Heterocephalobellus magnificus (Andrássy, 1987) De Ley, Siddiqi y Boström, 1993

Género *Eucephalobus* Steiner, 1936

Eucephalobus compsus (Steiner, 1935) Thorne, 1937

Eucephalobus hooperi Marinari-Palmisano, 1967

Eucephalobus mucronatus (Kozłowska y Roguska-Wasilewska, 1963) Andrásy, 1967

Eucephalobus striatus (Bastian, 1865) Thorne, 1937

Género *Cephalobus* Bastian, 1865

Cephalobus persegis Bastian, 1865

Género *Acrobeloides* Cobb, 1924

Acrobeloides arenicola Abolafia y Peña-Santiago, 2002

Acrobeloides bodenheimeri Steiner, 1936

Acrobeloides nanus de Man, 1880

Acrobeloides tricornis (Thorne, 1925) Thorne, 1937

Acrobeloides sp.

Género *Chiloplacus* Thorne, 1937

Chiloplacus bisexualis (Micoletzky, 1916) Thorne, 1937

Chiloplacus demani (Thorne, 1925) Thorne, 1937

Chiloplacus insularis Orselli y Vinciguerra, 2002

Chiloplacus magnus Rashid y Heyns, 1990

Chiloplacus membranifer Holovachov, Boström, Mundo-Ocampo y Villenave, 2008

Chiloplacus minimus (Thorne, 1925) Andrásy, 1959

Chiloplacus mysteriosus Abolafia y Peña-Santiago, 2018

Chiloplacus symmetricus (Thorne, 1925) Thorne, 1937

Chiloplacus tenuis Rashid y Heyns, 1990

Chiloplacus trillineatus Steiner, 1940

- Género *Zeldia* Thorne, 1937
Zeldia punctata (Thorne, 1925) Thorne, 1937
- Género *Nothacrobeles* Allen y Noffsinger, 1971
Nothacrobeles lanceolatus Abolafia y Peña-Santiago, 2003
Nothacrobeles nanocorpus De Ley, De Ley, Baldwin, Mundo-Ocampo y Nadler, 1999
- Género *Stegelleta* Thorne, 1938
Stegelleta incisa (Thorne, 1937) Thorne, 1938
Stegelleta ophioglossa Andrásy, 1967
- Género *Stegelletina* Andrásy, 1984
Stegelletina devimucronata (Sumenkova, 1964) Bostrom y De Ley, 1996
Stegelletina pygmaea Abolafia y Peña-Santiago, 2003
Stegelletina salinaria Abolafia y Peña-Santiago, 2003
Stegelletina similis Thorne, 1925
- Género *Cervidellus* Thorne, 1937
Cervidellus alutus (Siddiqi, 1993) Shahina y De Ley, 1997
Cervidellus neftasiensis Boström, 1986
Cervidellus vexilliger (de Man, 1880) Thorne, 1937
- Género *Acrobeles* von Linstow, 1877
Acrobeles (Acrobeles) bushmanicus Heyns, 1969
Acrobeles (Acrobeles) ciliatus von Linstow, 1877
Acrobeles (Acrobeles) cylindricus Ivanova, 1968
Acrobeles (Acrobeles) singulus Heyns, 1969
Acrobeles (Seleborca) complexus Thorne, 1925
Acrobeles (Seleborca) aenigmaticus Abolafia, Shokoohi, Du Preez y Fourie, 2019
- Género *Paracrobeles* Heyns, 1968
Paracrobeles psammophilus Navarro y Lluch, 1999
- Familia Osstellidae Heyns, 1962
 Subfamilia Drilonematinae Pierantoni, 1916
 Género *Drilocephalobus* Coomans y Goodey, 1965
Drilocephalobus moldavicus Lisetskaya, 1968
- Infraorden Panagrolaimomorpha De Ley y Blaxter, 2002
 Superfamilia Chambersielloidea Thorne, 1937 (*insertae sedis*)
 Familia Chambersiellidae Thorne, 1937
 Subfamilia Macrolaiminae Sanwal, 1971
 Género *Macrolaimus* Maupas, 1900
Macrolaimus crucis Maupas, 1900
- Superfamilia Panagrolaimoidea Thorne, 1937
 Familia Panagrolaimidae Thorne, 1937
 Subfamilia Panagrolaiminae Thorne, 1937
 Género *Panagrolaimus* Fuchs, 1930

-
- Panagrolaimus rigidus* (Schneider, 1866) Thorne, 1937
Panagrolaimus superbus Fuchs, 1930
- Infraorden Tylenchomorpha De Ley y Blaxter, 2002
- Superfamilia Aphelenchoidea Fuchs, 1937
- Familia Aphelenchidae Fuchs, 1937
- Género *Aphelenchus* Bastian, 1865
Aphelenchus avenae Bastian, 1865
Aphelenchus sp.
- Familia Aphelenchoididae Skarbilovich, 1947
- Género *Aphelenchoides* Fischer, 1894
Aphelenchoides sp.
- Familia Paraphelenchidae Goodey, 1951
- Género *Paraphelenchus* Micoletzky, 1922
Paraphelenchus sp.
- Superfamilia Criconematoidea Taylor, 1936
- Familia Criconematidae Taylor, 1936
- Género *Criconemoides* Taylor, 1936
Criconemoides (Criconemoides) ihlathum Van der Berg y Tiedt, 2001
- Familia Paratylenchidae Thorne, 1949
- Subfamilia Paratylenchinae Thorne, 1949
Género *Paratylenchus* Micoletzky, 1922
Paratylenchus (Gracilacus) sp.
- Superfamilia Sphaerularioidea Lubbock, 1861
- Familia Anguinidae Nicoll, 1935 Nicoll, 1935
- Subfamilia Anguininae Nicoll, 1935
Género *Ditylenchus* Filipjev, 1936
Ditylenchus myceliophagus Goodey, 1958
Ditylenchus sp.
- Superfamilia Tylenchoidea Örley, 1880
- Familia Hoplolaimidae Filipjev, 1934
- Subfamilia Rotylenchoidinae Whitehead, 1958
Género *Helicotylenchus* Steiner, 1936
Helicotylenchus sp.
Género *Rotylenchus* Filipjev, 1936
Rotylenchus sp.
- Familia Tylenchidae Örley, 1880
- Subfamilia Tylenchinae Örley, 1880
Género *Tylenchus* Bastian, 1865
Tylenchus sp.
Género *Filenchus* Andrassy, 1954
Filenchus sp.
- Familia Pratylenchidae Thorne, 1949
-

- Subfamilia Pratylenchinae Thorne, 1949
 - Género *Pratylenchus* Filipjev, 1949
 - Pratylenchus* sp.
- Familia Telotylenchidae Siddiqi, 1966
 - Subfamilia Telotylenchinae Siddiqi, 1960
 - Género *Tylenchorhynchus* Cobb, 1913
 - Tylenchorhynchus aduncus* de Guiran, 1967
 - Tylenchorhynchus* sp.
 - Subfamilia Merliniinae Siddiqi, 1971
 - Género *Amplimerlinius* Siddiqi, 1976
 - Amplimerlinius* sp.
 - Género *Scutylenchus* Jairajpuri, 1971
 - Scutylenchus tessellatus* (Goodey, 1952) Siddiqi, 1979
- Suborden Rhabditina Chitwood, 1933
 - Infraorden Rhabditomorpha De Ley y Blaxter, 2002
 - Superfamilia Mesorhabditoidea Andrásy, 1955
 - Familia Mesorhabditidae Andrásy, 1976
 - Subfamilia Mesorhabditinae Andrásy, 1976
 - Género *Crustorhabditis* Sudhaus, 1974
 - Crustorhabditis transita* Sudhaus, 2011
 - Género *Mesorhabditis* Osche, 1952
 - Mesorhabditis carmenae* Abolafia y Peña-Santiago, 2009
 - Mesorhabditis minuta* Boström, 1991
 - Mesorhabditis* sp.
 - Superfamilia Rhabditoidea Örley, 1880
 - Familia Protorhabditidae Dougherty, 1955
 - Género *Protorhabditis* Osche, 1952
 - Protorhabditis* sp.
 - Familia Rhabditidae Örley, 1880
 - Subfamilia Rhabditinae Örley, 1880
 - Género *Cruznema* Artigas, 1927
 - Cruznema tripartitum* (von Linstow, 1906) Zullini, 1982
 - Género *Metarhabditis* Tahseen, Hussain, Tomar, Shah y Jairajpuri, 2004
 - Metarhabditis blumi* (Sudhaus, 1974) Sudhaus, 2011
 - Género *Oscheius* Andrásy, 1976
 - Oscheius (Dolichorhabditis) tipulae* (Lam y Webster, 1971) Andrassy, 2005
 - Infraorden Diplogasteromorpha De Ley y Blaxter, 2002
 - Superfamilia Diplogasteroidea Micoletzky, 1922
 - Familia Neodiplogasteridae Paramonov, 1952
 - Género *Allodiplogaster* Shikobalova, Sobolev, Paramonov y Sudarikov, 1954

Allodiplogaster colobocerca (Andrássy, 1964) Kanzaki,
Ragsdale y Giblin-Davis, 2014

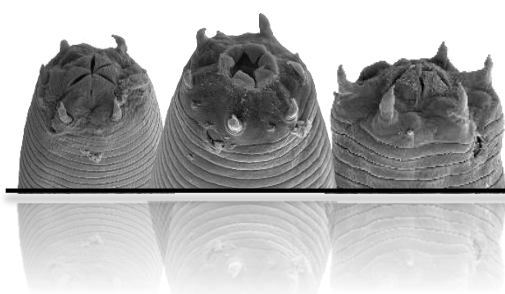
II.1.2. Resultados moleculares

Tras el estudio molecular de algunas de las especies encontradas en dunas costeras del sur y este de la península ibérica se han obtenido un total de 49 secuencias, 13 de ellas obtenidas de fragmentos de ADN ribosómico contenido en los cromosomas del nucleolo que transcribe la subunidad mayor del ribosoma (28S), y 36 obtenidas de la subunidad menor (18S).

Tabla 1. Secuencias obtenidas.

Especies	Localización	Código Secuencia (Código Gen Bank) 28S	Código Secuencia (Código GenBank) 18S
<i>Acrobeles (Seleborca) complexus</i>	Matalascañas	10_28S (MZ407234)	01_18S (MZ407234)
			02_18S (MZ407235)
			03_18S (MZ407236)
			09_18S (MZ407237)
			10_18S (MZ407238)
<i>Acroboloides bodenheimeri</i>	Albufeira	04_28S	04_18S
	Matalascañas	14_28S	06_18S
			07_18S
			13_18S
	Los Genoveses (C.G.)		33_18S
<i>Acroboloides nanus</i>	El Altet		119_18S
<i>Aphelenchus avenae</i>	Matalascañas		301_18S
	El Altet		08_18S
<i>Cervidellus neftasiensis</i>	Artola-Cabopino	229_28S	11_18S
<i>Chiloplacus magnus</i>	Albufeira		199_18S
	Artola-Cabopino		229_18S
			17_18S
<i>Eucephalobus hooperi</i>	Almufécar		18_18S
<i>Eucephalobus mucronatus</i>	Albufeira		20_18S
<i>Macrolaimus crucis</i>	El Altet	200_28S	226_18S
		201_28S	81_18S
			16_18S
<i>Nothacrobeles lanceolatus</i>	Artola-Cabopino	231_28S (OK042914) 232_28S (OK042914)	90_18S (OK042922)
			92_18S (OK042923)
			93_18S (OK042924)
			225_18S (OK042925)
<i>Panagrolaimus rigidus</i>	Los Genoveses (C.G.)	31_28S	
	El Mónsul (C.G.)	32_28S	32_18S
	El Altet	205_28S	202_18S
			203_18S
			303_18S
<i>Panagrolaimus superbus</i>	Artola-Cabopino		95_18S
<i>Pseudacrobeles unguicollis</i>	Almufécar	80_28S	80_18S
<i>Stegelletina salinaria</i>	El Altet		304_18S
<i>Tylenchorhynchus aduncus</i>	El Altet	302_28S	302_18S

II.1.3. Especies foráneas relacionadas con especies ibéricas encontradas en dunas costeras

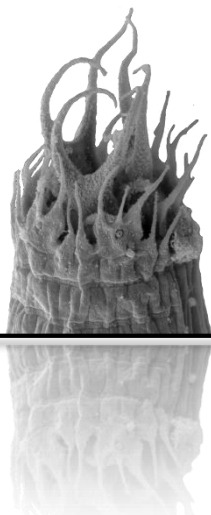


CAPÍTULO I

Redescription of *Macrolaimus canadensis* Sanwal, 1960 and *M. ruehmi* Andrásy, 1966 (Nematoda, Rhabditida, Chambersiellidae), and new data on *M. crucis* Maupas, 1900

ABSTRACT – Three species belonging to the genus *Macrolaimus*, namely *M. canadensis*, *M. crucis* and *M. ruehmi*, have been obtained from areas of natural vegetation in Bosnia and Herzegovina, Corsica (France), the Czech Republic and Spain. These three species are characterized by the body length of males and females, stomatal proportion of the gymnostom and cheilostom, excretory pore position, postvulval uterine sac length, male and female tail length and morphology, and the length and morphology of the spicules and gubernacula. The occurrence of *M. crucis* in Spain has, as a result of this study, now also been expanded to a larger area of the southern Iberian Peninsula. Morphological and morphometrical analyses showed that *M. canadensis* and *M. ruehmi* are very similar, sharing apomorphic characters. In contrast, *M. crucis* has plesiomorphic characters. Description, measurements and illustrations are provided for these three species.

Abolafia, J., Ruiz-Cuenca, A.N., Foit, J., Čermak, V. Re-description of *Macrolaimus canadensis* Sanwal, 1960 and *M. ruehmi* Andrásy, 1966 (Nematoda, Rhabditida, Chambersiellidae) and new data on *M. crucis* Maupas, 1900. 2019. *Journal of Helminthology*, 93: 109-125. DOI: 10.1017/S0022149X17001249.

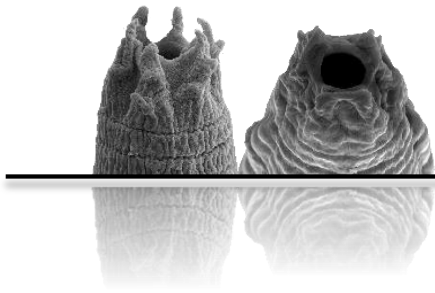


CAPÍTULO 2

Redescription of *Paracrobeles laterellus* Heyns, 1968 (Rhabditida: Cephalobidae) from Botswana

SUMMARY – *Paracrobeles laterellus* is redescribed from the North-West District (Koanaka Hill), Botswana, which forms part of the Kalahari Desert. A scanning electron microscopy study of the species is presented for the first time. This population is characterised by its adult body length, lateral field with three longitudinal incisures, lips with three tines, the middle one being shorter, primary and secondary axils with two guard processes, labial probolae bifurcated with basal ridge and smooth prongs, pharynx with very swollen and elongate metacarpus, spermatheca swollen, post-vulval uterine sac well developed, vagina sigmoid, female and male tails conoid, and characters of spicules and gubernaculum. Morphologically, *P. laterellus* is very similar to *P. kelsodunensis* and *P. mojavicus* according to the morphology of the lip region, *i.e.*, with two guard processes at primary axils, and robust spicules.

Abolafia, J., Ruiz-Cuenca, A.N., Shokoohi, E., Du Preez, G., Fourie, H. 2020. Re-description of *Paracrobeles laterellus* Heyns, 1968 (Rhabditida: Cephalobidae) from Botswana. *Nematology*, 22: 155-164. DOI: 10.1163/15685411-00003295.

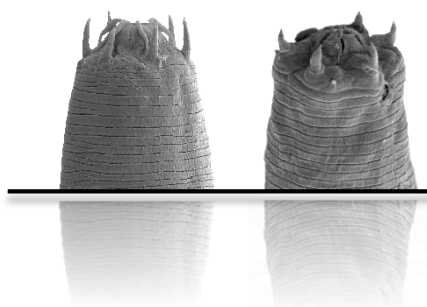


CAPÍTULO 3

Comparative morphology of three cryptic species of the genus *Eucephalobus* Steiner, 1936 (Rhabditida, Cephalobidae) with conoid-elongate tail

SUMMARY – In the present study, three cryptic species of the genus *Eucephalobus*, collected from coastal dunes of Spain and wet areas of California and Vietnam, are studied. The objective of this study is the differentiation of species of the genus *Eucephalobus* with long tail, which can be confused and describe as *Eucephalobus oxyuroides*. This species are *E. compsus*, *E. hooperi* and *E. panaxi*. Furthermore, *Pseudacrobeles unguiculis*, which is also confused with these species, has been studied. This study provides detailed morphological and morphometrical study for the three species and includes light and scanning electron microscopy illustrations for the three species. Also included a molecular characterization of *E. hooperi*, *E. mucronatus*, *E. striatus* and *Pseudacrobeles unguiculis*.

Ruiz-Cuenca, A.N., Nguyen, T.A.D., Abolafia, J. 2022. Comparative morphology of three cryptic species of the genus *Eucephalobus* Steiner, 1936 (Rhabditida, Cephalobidae) with conoid-elongate tail. *Nematology*, 24: 657-677. DOI: 10.1163/15685411-bja10158.



CAPÍTULO 4

Redescription of *Diastolaimus grossus* (Truskova & Eroshenko, 1977) Andrássy, 1984 (Rhabditida, Chambersiellidae) from Europe and comments on its phylogenetic position

Abstract – Two populations of the species *Diastolaimus grossus* have been obtained from bark of trees in Bosnia and Herzegovina and the Czech Republic. The species is described and characterized in detail using morphological techniques (light and electron scanning microscopy), morphometrical (Gower General Similarity coefficient of morphological characters) and molecular one including phylogenetic analysis of all related and already sequenced species of the family Chambersiellidae. Morphological and molecular analyses show that the family Chambersiellidae is polyphyletic being the subfamily Chambersiellinae located between Cephalobomorpha and Tylenchomorpha, and the subfamily Macrolaiminae located into Panagrolaimomorpha. The genus *Diastolaimus*, previously belonging to Macrolaiminae, is transferred to Chambersiellinae. *Diastolaimus mexicanus* is proposed as a junior synonym of *D. grossus*.

Cermák, V., Njezic, B., Foit, J., Kulich., Orságová, P., Ruiz-Cuenca, A.N., Shokoohi, E., Abolafia, J. 2022. Redescription of *Diastolaimus grossus* (Truskova & Eroshenko, 1977) Andrássy, 1984 (Rhabditida, Chambersiellidae) from Europe and comments on its phylogenetic position. *Journal of Helminthology*, 96: e31. DOI: 10.1017/S0022149X22000141.

II.1.4. Especies ibéricas encontradas en dunas costeras

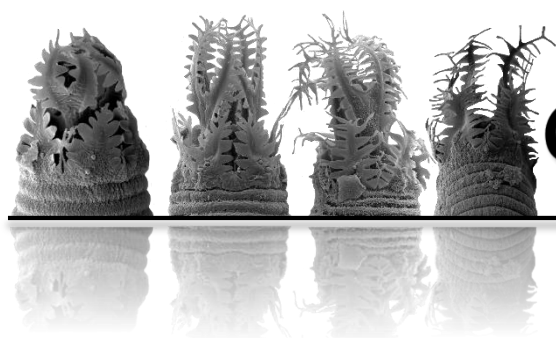


CAPÍTULO 5

SEM study of a topotype population of *Paracrobeles psammophilus* Navarro & Lluch, 1999 (Rhabditida: Cephalobidae) and its taxonomic implications

Summary – *Paracrobeles psammophilus* from the type locality is redescribed based on SEM studies. In addition, material of *P. psammophilus* previously described from Sicily (Italy) is revised. Species of *Paracrobeles* are analysed and form two morphological groups: the *laterellus*-group with three species (*P. kelsodunensis*, *P. laterellus* and *P. mojavicus*) having a lip region with two guard processes at both primary and secondary axils and shorter and more robust spicules, and the *psammophilus*-group with two species (*P. deserticola* and *P. psammophilus*) having primary axils bearing two guard processes and secondary axils with only one guard process and longer and slender spicules. Another four species (*Acrobelinema cornis*, *Cervidellus cancellatus*, *C. rarus* and *C. sonorensis*), having an intermediate morphology between *Paracrobeles* and *Nothacrobeles*, are transferred to *Nothacrobeles* (= *Acrobelinema* n. syn.).

Ruiz-Cuenca, A.N., Abolafia, J. 2020. SEM study of a topotype population of *Paracrobeles psammophilus* Navarro & Lluch, 1999 (Rhabditida: Cephalobidae) and its taxonomic implications. *Nematology*, 22: 697-712. DOI: 10.1163/15685411-00003333.

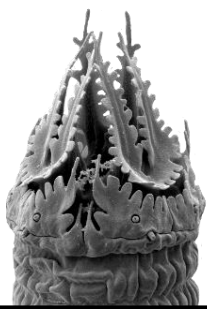


CAPÍTULO 6

Comparative study of four known species of the genus *Acrobeles* von Linstow, 1877 (Nematoda, Cephalobidae) with “single” and “double” cuticle from coastal dunes in Spain

ABSTRACT – The nematode genus *Acrobeles* is composed of two morphological groups distinguished by the presence ("double" cuticle) or absence ("single" cuticle) of the refringent inner layer of the cuticle. In the present study, four species of this genus, two with "single" cuticle (*Acrobeles ciliatus* and *Acrobeles cylindricus*) and two with "double" (*Acrobeles aenigmaticus* and *Acrobeles complexus*) are studied from coastal dunes in Spain. This study provides detailed morphological and morphometrical analyses for the four species, while molecular analysis, based on 18S and 28S rDNA, is provided for *A. complexus*. The four species are studied with scanning electron microscop, which is obtained for the first time for *A. cylindricus*. These analyses revealed morphological and molecular differentiations between both groups, appearing as two related monophyletic entities. The subgenera *Acrobeles* and *Seleborca*, formerly considered as separated genera, are proposed to accommodate both groups.

Ruiz-Cuenca, A.N., Abolafia, J. 2021. Comparative study of four known species of the genus *Acrobeles* von Linstow, 1877 (Nematoda, Cephalobidae) with “single” and “double” cuticle from coastal dunes in Spain. *Journal of Helminthology*, 95, e42: 1-14. DOI: 10.1017/S0022149X21000316.

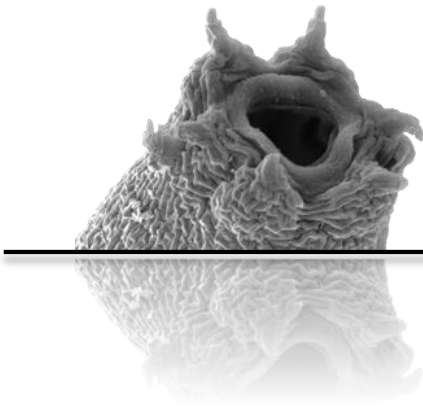


CAPÍTULO 7

Characterization of *Nothacrobeles lanceolatus* Abolafia & Peña-Santiago, 2003 (Rhabditida, Cephalobidae), a typical species of coastal dunes from Spain.

ABSTRACT – The nematode *Nothacrobeles lanceolatus* was described in arid soils from Cabo de Gata-Níjar Natural Park, province of Almería (Spain). Since then this species has not been found again. In this study, new data on distribution and morphological, morphometrical and molecular (based on 18S and 28S rDNA) of *N. lanceolatus* is provided. This species is characterized by having tessellated cuticle with its inner layer bearing two rows of cuticular punctations per annulus, lips quadrangular with eight pinnae, labial probolae bifurcate with divergent prongs surrounded by pinnae, pharynx with corpus 2.5–4.0 times isthmus length, post-vulval uterine sac 1.4–2.2 times the corresponding body diameter, female, and male tails conical and bearing a conical mucro with acute terminus. Phylogenetic position of this and related species of the genus *Nothacrobeles* is discussed. Additionally, bacteria (*Pasteuria*) and fungi (*Catenaria*, *Nematocida*) feeding on *N. lanceolatus* are showed including LM and SEM illustrations.

Ruiz-Cuenca, A.N., Abolafia, J. 2021. Characterization of *Nothacrobeles lanceolatus* Abolafia & Peña-Santiago, 2003 (Rhabditida, Cephalobidae), a typical species of coastal dunes from Spain. *Journal of Helminthology*, 95, e58: 1-13. DOI: 10.1017/S0022149X21000535.

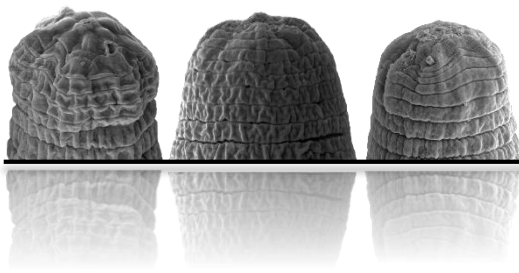


CAPÍTULO 8

First SEM study of the genus *Crustorhabditis* (Rhabditida, Mesorhabditidae) with description of *C. transita* Sudhaus, 2011 from coastal dunes in Spain

ABSTRACT – The genus *Crustorhabditis* contains five valid species, all of them with lips separated by well developed axillas and bearing apical setose sensilla, stoma with two inconspicuous denticles, pharynx with median bulb swollen, female with vulva very posterior, male with spicules fusionated at two-thirds of their length and, bursa with ten pairs of rays (nine genital papillae pairs and the phasmid pairs). In the present study one species, *Crustorhabditis transita*, found in sand coastal dunes from Spain, is examined. The genus *Crustorhabditis* is recorded for the first time from the Iberian Peninsula and its SEM study is provided for the first time. Finally, keys to identify species of this genus are also included. Additionally, *Mesorhabditis denticulatus* is transferred to the genus *Bursilla* as *B. denticulata* n. comb. and the subfamilies Bursillinae and Parasitorhabditinae are synonymized with Mesorhabditinae.

Ruiz-Cuenca, A.N., Abolafia, J. 2022. Description of *Crustorhabditis dunicola* n.sp. (Rhabditida, Mesorhabditidae) from coastal dunes in Spain, including the first SEM study of a representative of the genus. *Nematology*, 24: 733-745. DOI 10.1163/15685411-bja10164.



CAPÍTULO 9

Characterization of three plant or fungal feeding nematodes (Nematoda, Rhabditida, Tylenchomorpha) from coastal dunes in Spain including the SEM study of these species

ABSTRACT – Three known species, *Aphelenchus avenae*, *Ditylenchus myceliophagus* and *Tylenchorhynchus aduncus* (Rhabditida, Tylenchomorpha), are described from sand coastal dunes in Spain associated to the rhizosphere of xerophilic plants. *A. avenae* is characterized by having stylet with 16–22 μm long, pharyngeal dorsal gland overlapping the intestine, postvulval uterine sac long (31–32 μm), female tail short conoid with rounded tip bearing the phasmid and male bursa well developed. *D. myceliophagus* is characterized by having lateral field with four incisures, stylet 7–8 μm long, basal bulb irregularly pyriform, tail of both sexes similar with rounded tip and bursa of the male reaching about three-quarters of tail length. *T. aduncus* is characterized by lateral field with six incisures, stylet 15–18 μm long, spicules with bifurcate tip and distal ventral crest, and gubernaculum with hook-like manubrium. New morphological and morphometrical data are included for the three species, especially SEM study is provided. Also, phylogenetic analysis based in 18S and 28S rDNA is included for two of the species studied. Additionally, two species belonging to the superfamily Aphelenchoidea are transferred to other genera: *Aphelenchus assamensis* to the genus *Aphelenchoides* and *Aphelenchoides dhanachandi* to the genus *Potensaphelenchus*.

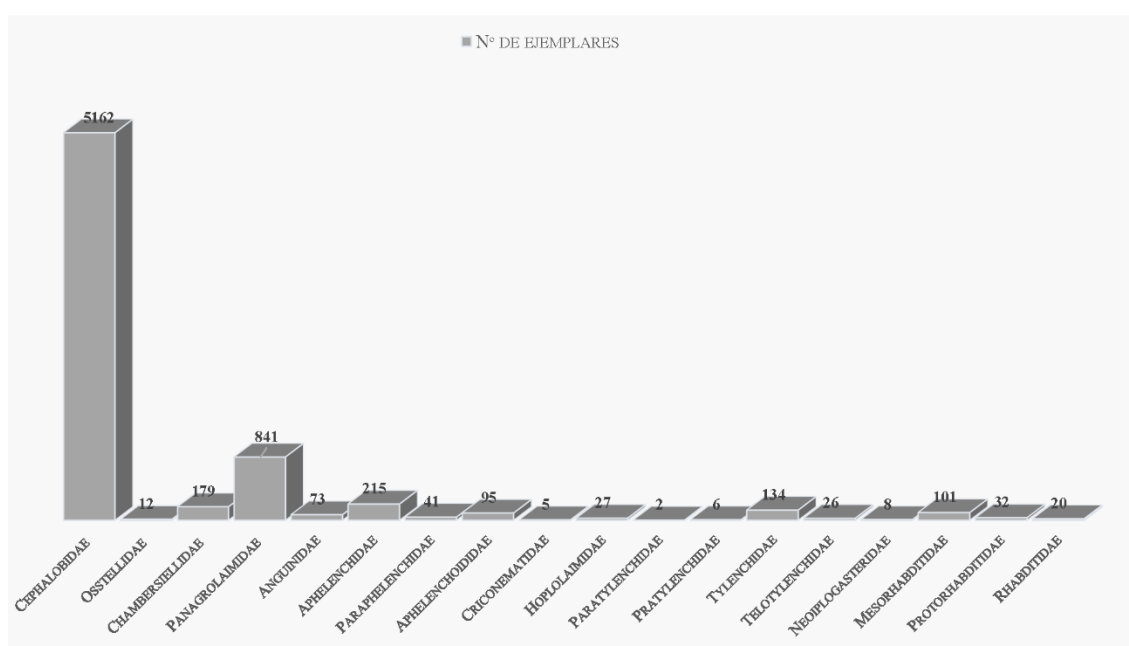
Ruiz-Cuenca, A.N., Abolafia, J. 2022. Characterization of three plant or fungal feeding nematodes (Nematoda, Rhabditida, Tylenchomorpha) from coastal dunes in Spain including the SEM study of these species. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 129: 895-910. DOI: 10.1007/s41348-022-00596-6.

II.2. RESULTADOS SOBRE LA ABUNDANCIA, DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN

II.2.1 RESULTADOS SOBRE ABUNDANCIA, DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN

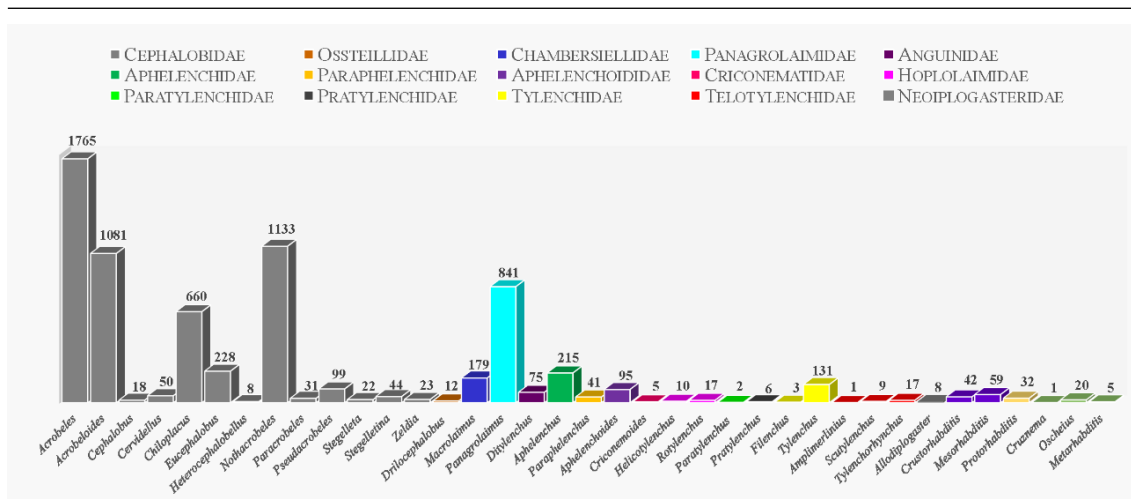
Finalmente, en cuanto a la **abundancia** de ejemplares, en el presente estudio se han estudiado un total de 6988 ejemplares, los cuales pertenecen a 72 especies, 37 géneros y 18 familias del orden Rhabditida.

La familia Cephalobidae ha resultado ser la más abundante (74%), encontrándose 5162 ejemplares pertenecientes a 13 géneros diferentes y un total de 42 especies. Por otro lado, las familias con menor número de ejemplares han sido las familias Paratylenchidae con dos ejemplares, la familia Criconematidae con cinco ejemplares, la familia Pratylenchidae con seis ejemplares, Neodiplogasteridae con ocho ejemplares y, finalmente, la familia Ostellidae con 12 ejemplares (Gráfica 1).

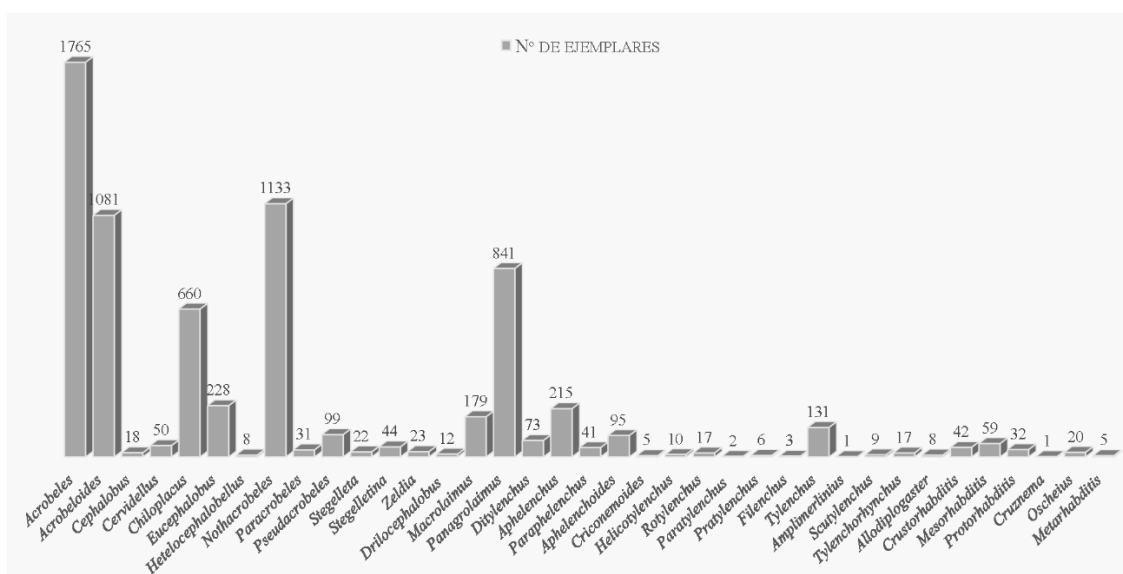


Gráfica 1. Abundancia en número de ejemplares en cada una de las familias encontradas.

A su vez, el género más abundante ha sido el género *Acrobeles*, perteneciente a la familia Cephalobidae (Gráfica 2), encontrando 1765 ejemplares pertenecientes al mismo, mientras que los géneros con menor número de ejemplares han sido *Cruznema* y *Amplimerlinius* (Gráfica 3).

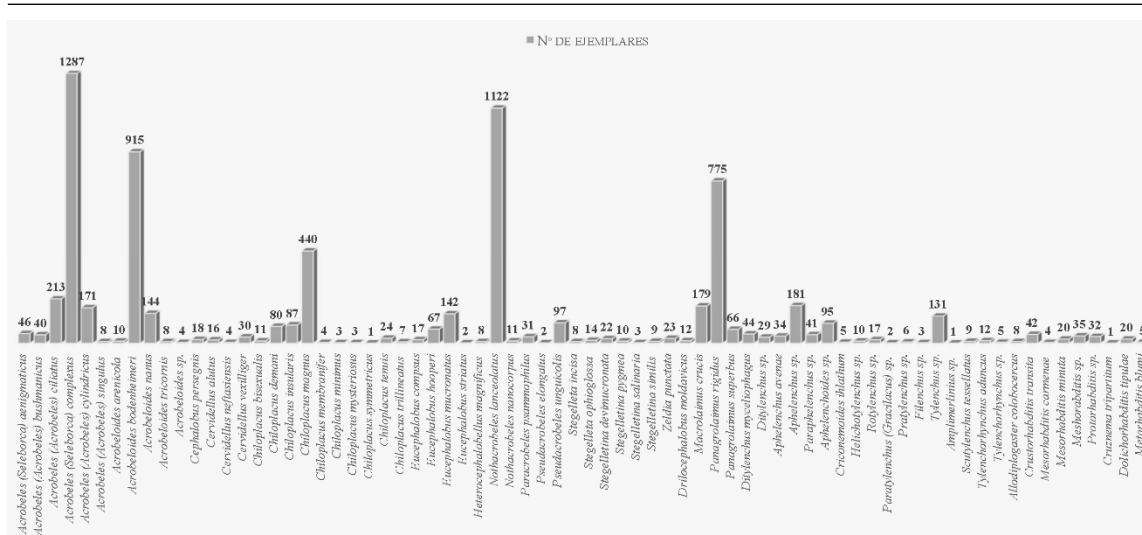


Gráfica 2. Abundancia en número de ejemplares de cada género encontrado, mostrando la familia a la que pertenece.



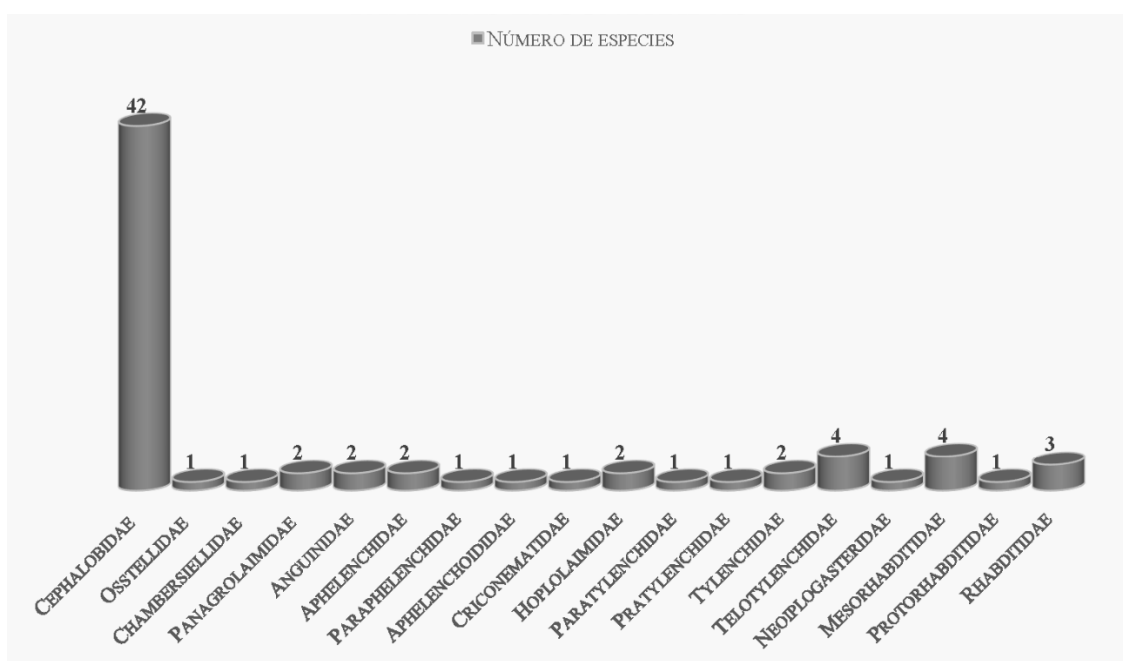
Gráfica 3. Abundancia en número de ejemplares en los géneros encontrados.

Acrobeles complexus ha resultado ser la especie más abundante de este estudio, encontrándose 1287 ejemplares de esta especie, seguida de otras dos, *Nothacrobeles lanceolatus* con 1122 ejemplares y *Acroboloides bodenheimeri* con 915 ejemplares, todas ellas pertenecientes a la familia Cephalobidae. Finalmente, las especies con menor número de ejemplares han sido *Amplimerlinius* sp., *Chiloplacus symmetricus* y *Cruznema tripartitum*, encontrándose un solo ejemplar de cada una de estas especies (Gráfica 4).



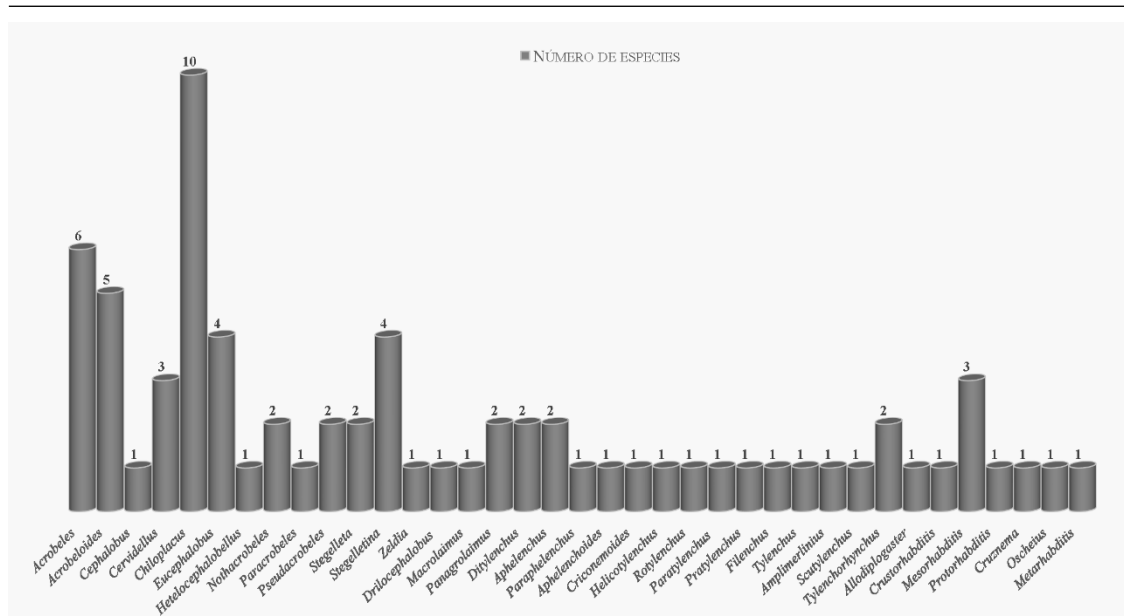
Gráfica 4. Abundancia en número de ejemplares de cada especie encontrada.

En cuanto a la **diversidad** de especies, la familia con mayor diversidad ha sido la familia Cephalobidae con 42 especies (Gráfica 5).



Gráfica 5. Número de especies halladas agrupadas por familias.

Finalmente, el género más diverso en cuanto al número de especies encontradas ha sido el género *Chiloplacus*, encontrándose 10 especies pertenecientes a él, seguido de los géneros *Acrobeles* y *Acrobeloides* con seis y cinco especies cada uno (Gráfica 6).



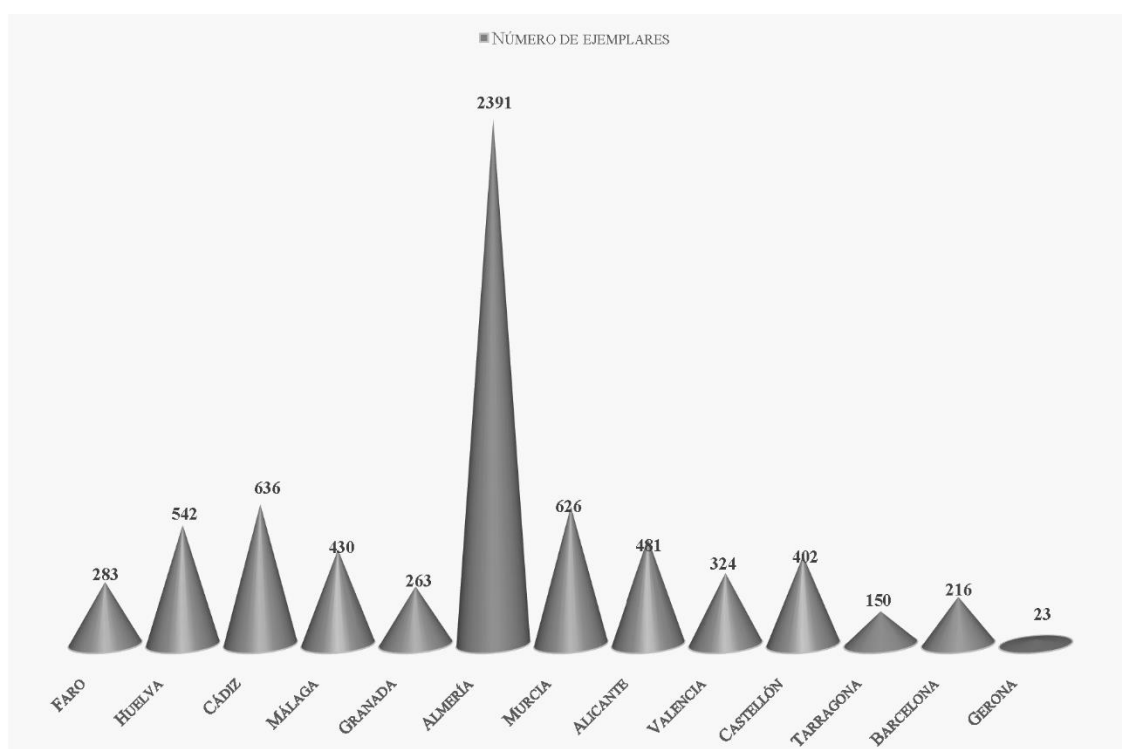
Gráfica 6. Número de especies halladas en cada una de los géneros encontrados.

En cuanto a la **distribución**, en la Tabla 1 se muestran los resultados obtenidos en cuanto a presencia o ausencia de las especies encontradas a lo largo de las provincias estudiadas. Aquí se observa que la provincia con mayor cantidad de ejemplares ha sido Almería, encontrándose 2391 individuos (Gráfica 7), del mismo modo que la provincia de Almería es la que presenta un mayor número de especies, con un total de 46 especies (Gráfica 8). Gerona ha resultado ser la provincia con menor número de ejemplares y de especies, encontrándose 23 individuos de siete especies.

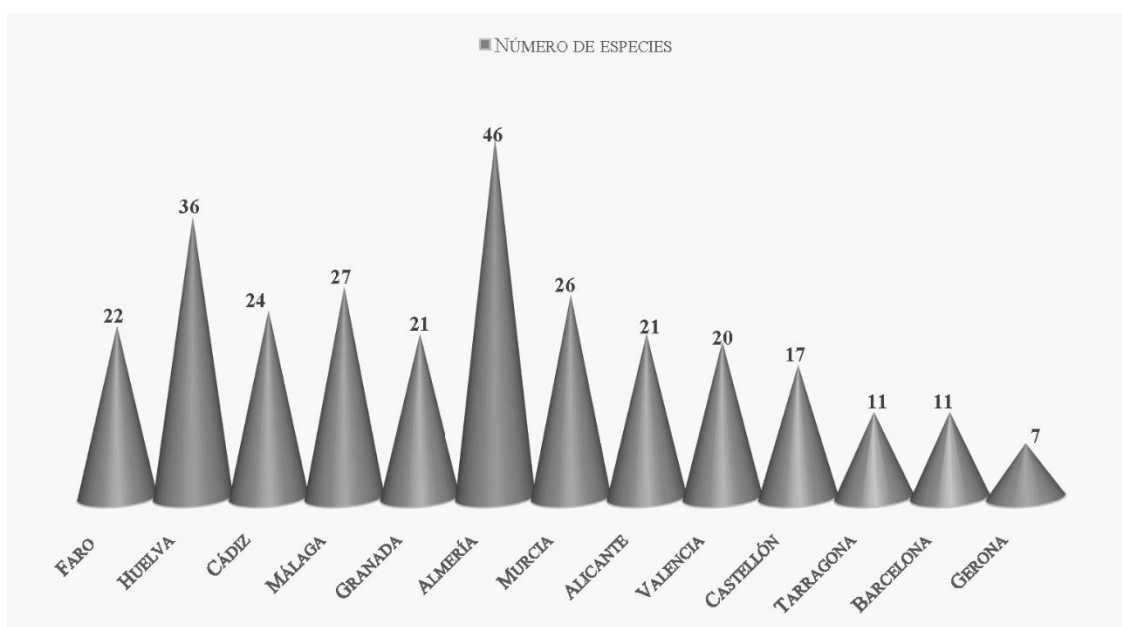
Tabla 1. Ausencia y presencia de especies en las provincias estudiadas.

ESPECIES ENCONTRADAS	PROVINCIAS ESTUDIADAS												
	Faro	Huelva	Cádiz	Málaga	Granada	Almería	Murcia	Alicante	Valencia	Castellón	Tarragona	Barcelona	Gerona
<i>Acrobeles (Seleborca) aenigmaticus</i> Abolafia, Shokoohi, Du Preez y Fourie, 2019		X					X	X	X				
<i>Acrobeles (Acrobeles) bushmanicus</i> Heyns, 1969			X			X			X				
<i>Acrobeles (Acrobeles) ciliatus</i> von Linstow, 1877		X	X	X		X	X	X	X	X		X	
<i>Acrobeles (Seleborca) complexus</i> Thorne, 1925	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	
<i>Acrobeles (Acrobeles) cylindricus</i> Ivanova, 1968				X		X	X	X	X	X	X	X	
<i>Acrobeles (Acrobeles) singulus</i> Heyns, 1969						X							
<i>Acrobelloides arenicola</i> Abolafia y Peña-Santiago, 2002			X				X		X				
<i>Acrobelloides bodenheimeri</i> Steiner, 1936	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Acrobelloides nanus</i> de Man, 1880	X	X	X	X	X	X	X	X					
<i>Acrobelloides tricornis</i> (Thorne, 1925) Thorne, 1937					X								
<i>Acrobelloides</i> sp.							X		X				X
<i>Cephalobus persegnis</i> Bastian, 1865	X	X	X										
<i>Cervidellus alutus</i> (Siddiqi, 1993) Shahina y De Ley, 1997		X		X		X	X		X	X			
<i>Cervidellus neftasiensis</i> Bostrom, 1986				X	X	X			X				
<i>Cervidellus vexilliger</i> (de Man, 1880) Thorne, 1937		X			X	X		X					
<i>Chilopacus bise1ualis</i> (Micoletzky, 1916) Thorne, 1937		X	X			X							
<i>Chilopacus demani</i> (Thorne, 1925) Thorne, 1937	X	X			X	X	X		X				
<i>Chilopacus insularis</i> Orselli y Vinciguerra, 2002		X				X	X	X		X	X		
<i>Chilopacus magnus</i> Rashid y Heyns, 1990	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	
<i>Chilopacus membranifer</i> Holovachov, Boström, Mundo-Ocampo y Villenave, 2008					X		X						
<i>Chilopacus minimus</i> (Thorne, 1925) Andrásy, 1959			X						X				
<i>Chilopacus mysteriosus</i> Abolafia y Peña-Santiago, 2018							X						
<i>Chilopacus symmetricus</i> (Thorne, 1925) Thorne, 1937						X							
<i>Chilopacus tenuis</i> Rashid y Heyns, 1990	X	X				X							
<i>Chilopacus trilineatus</i> Steiner, 1940	X											X	
<i>Eucephalobus compsus</i> (Steiner, 1935) Thorne, 1937										X			
<i>Eucephalobus hooperi</i> Marinari-Palmisano, 1967	X	X		X		X							X
<i>Eucephalobus mucronatus</i> (Kozloska y Roguska-Wasilewska, 1963) Andrásy, 1967	X	X	X	X	X		X		X	X			
<i>Eucephalobus striatus</i> (Bastian, 1865) Thorne, 1937											X		
<i>Heterocephalobellus magnificus</i> (Andrásy, 1987) De Ley, Siddiqi y Boström, 1993		X				X							
<i>Nothacrobeles lanceolatus</i> Abolafia y Peña-Santiago, 2003		X	X	X		X	X	X		X	X	X	
<i>Nothacrobeles nanocarpus</i> De Ley, De Ley, Baldwin, Mundo-Ocampo y Nadler, 1999						X		X					
<i>Paracrobeles psammophilus</i> Navarro y Lluch, 1999				X		X		X	X	X			
<i>Pseudacrobeles elongatus</i> de Man, 1880				X		X							
<i>Pseudacrobeles unguiculis</i> Abolafia, Liébanas y Peña-Santiago, 2002	X	X			X	X			X				X
<i>Stegelletta incisa</i> (Thorne, 1937) Thorne, 1938	X	X	X			X			X				
<i>Stegelletta ophioglossa</i> Andrásy, 1967		X		X		X		X					

<i>Stegelletina devimucronata</i> (Sumenkova, 1964) Bostrom y De Ley, 1996				X	X	X	X	X	X					
<i>Stegelletina pygmaea</i> Abolafia y Peña-Santiago, 2003						X				X				
<i>Stegelletina salinaria</i> Abolafia y Peña-Santiago, 2003						X				X				
<i>Stegelletina similis</i> Thorne, 1925					X									
<i>Zeldia punctata</i> (Thorne, 1925) Thorne, 1937		X		X		X		X			X			
<i>Drilocephalobus moldavicus</i> Lisetskaya, 1968				X		X		X		X				
<i>Macrolaimus crucis</i> Maupas, 1900		X			X	X	X	X						
<i>Panagrolaimus rigidus</i> (Schneider, 1866) Thorne, 1937	X	X	X	X	X	X	X	X				X		X
<i>Panagrolaimus superbus</i> Fuchs, 1930	X	X	X	X	X	X	X	X		X				
<i>Ditylenchus myceliophagus</i> Goodey, 1958						X		X						
<i>Ditylenchus</i> sp.		X	X	X		X	X							
<i>Aphelenchus avenae</i> Bastian, 1865						X		X						
<i>Aphelenchus</i> sp.	X	X	X	X	X	X	X				X	X	X	
<i>Paraphelenchus</i> sp.	X	X	X	X		X				X				
<i>Aphelenchoides</i> sp.	X	X	X	X	X	X	X			X				
<i>Criconeimoides ihlathum</i> van der Berg y Tiedt, 2001										X				
<i>Helichotylenchus</i> sp.				X		X				X				
<i>Rotylenchus</i> sp.						X					X			
<i>Paratylenchus (Gracilacus)</i> sp.									X					
<i>Pratylenchus</i> sp.						X				X				
<i>Filenchus</i> sp.	X									X				X
<i>Tylenchus</i> sp.	X	X	X	X	X	X	X					X		X
<i>Amplimerlinius</i> sp.										X				
<i>Scutylenchus tessellatus</i> (Goodey, 1952) Siddiqi, 1979		X	X			X				X				
<i>Tylenchorhynchus aduncus</i> De Guiran, 1967									X					
<i>Tylenchorhynchus</i> sp.			X							X				X
<i>Allodiplogaster colobocerca</i> (Andrássy, 1964) Kanzaki, Ragsdale y Giblin-Davis, 2014		X					X							
<i>Crustorhabditis transita</i> Sudhaus, 2011			X		X		X			X		X		
<i>Mesorhabditis carmenae</i> Abolafia y Peña-Santiago, 2009	X	X					X			X				
<i>Mesorhabditis minuta</i> Boström, 1991		X	X	X	X	X					X	X		
<i>Mesorhabditis</i> sp.	X				X									
<i>Protorhabditis</i> sp.			X							X	X	X		
<i>Cruzema tripartitum</i> (Linstow, 1906), Zullini, 1982										X				
<i>Oscheius (Dolichorhabditis) tipulae</i> (Lam y Webster, 1971) Andrássy, 2005	X				X					X				
<i>Metarhabditis blumi</i> (Sudhaus, 1974) Sudhaus, 2011											X			
TOTAL	22	36	24	27	21	46	26	21	20	17	11	11	7	



Gráfica 7. Número de ejemplares obtenidos por provincias.



Gráfica 8. Número de especies obtenidas por provincias.

CAPÍTULO 10

Study of the nematode communities from sand coastal dunes in Spain

SUMMARY – Nematodes are a large and diversified zoological group with a wide global distribution, being able even to be present in habitats with extreme conditions. Although coastal dunes can be considered as an adverse environment for these animals, numerous species are discovered on there, being bacteriophages the most abundant. In general, these small animals present some morphological characteristics which provide them a high adaptability to these habitats and to reach a wide distribution. In this study, coastal sand dunes belonging to the south and the east of the Iberian Peninsula have been studied in order to know the nematofauna of these habitats. Thus, 42 coastal dunes from 12 provinces of Spain and one district of Portugal were examined. A total of 127 species of nematodes has been found, belonging to eight orders. The results show that the most numerous species belonging to the order Rhabditida (56.7%), the most of them to the family Cephalobidae with 42 species, while the order with lower presence has been Isolaimiida with only one species. Thus, the abundance analyses shows that the nematofauna of this ecosystem is mostly constituted by bacteriophages (83.5%). Omnivores, hyphal feeders and plant feeders account for 8.7%, 4.5% and 4.4%, respectively, while predators, alga feeders and substrate ingester account for less than 1%. A list of the found species is included.

Ruiz-Cuenca, A.N., Abolafia, J. 2023. Prevalence and Distribution of Nematodes from Coastal Sand Dunes in the Iberian Peninsula. *Coasts*, 3: 263-279. DOI: 10.3390/coasts3030016.

SECCIÓN III



DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

DISCUSIÓN

1. SOBRE LA TAXONOMÍA DE LAS ESPECIES ENCONTRADAS

1.1. SOBRE EL GÉNERO *MACROLAIMUS*

La especie encontrada en dunas costeras de España perteneciente al género *Macrolaimus*, *M. crucis* (véase Capítulo 1), presenta importantes diferencias respecto a otras especies del mismo género, *M. ruehmi* y *M. canadensis*, halladas en ambientes húmedos procedentes de otros países europeos. Mientras que estas dos últimas especies han resultado ser morfológicamente muy parecidas, compartiendo caracteres apomórficos, *M. crucis* presenta varias diferencias que pueden ser considerados caracteres plesiomórficos. Así, podemos diferenciar que la longitud del saco postvulvar en las dos especies foráneas es 1.0-1.8 veces la anchura del cuerpo y está bien desarrollado, mientras que en la especie de España es muy reducido o casi ausente, y que el número de papilas precloacales en los machos, en las especies *M. canadensis* y *M. ruehmi* es de dos pares, mientras que en *M. crucis* es de tres pares. Varios trabajos determinan que el número de papilas genitales se va reduciendo en el linaje de las especies (Osche, 1958; Chabaud y Petter, 1961), por lo que se puede concluir que *Macrolaimus crucis*, podría considerarse una especie ancestral, mientras que *M. canadensis* y *M. ruehmi* podrían considerarse especies derivadas.

Respecto a otros géneros de la subfamilia Macrolaiminae, se observa que *Diastolaimus*, género muy similar a *Macrolaimus*, no muestran un parentesco directo. Estos dos géneros comparten la variabilidad en cuanto al número de papilas precloacales en los machos y presentan caracteres apomórficos con respecto a otros géneros de la familia Chambersiellidae, como el género *Geraldus*.

Además, con respecto a los géneros mencionados anteriormente, *Macrolaimus* presenta otro carácter apomórfico, como lo es la reducción del sistema genital femenino, como indicaron Chitwood y Chitwood (1950) y Lorenzen (1978, 1981), manteniéndose dos ramas (didélfico) en *Diastolaimus* y *Geraldus* mientras se reduce a una sola rama (monodélfico) en *Macrolaimus*. Así, se podría considerar al género *Macrolaimus* un grupo derivado con respecto a los géneros *Diastolaimus*, *Geraldus*. Todo esto debe corroborarse en posteriores estudios moleculares (véase apartado 1.4).

1.2. SOBRE EL GÉNERO *PARACROBELES*

En este trabajo se ha llevado a cabo el estudio de dos especies de este género, *Paracrobeles laterellus* procedente de Botswana y *P. psammophilus* encontrada en dunas costeras de la península ibérica (véanse capítulos 2 y 5, respectivamente).

Tras un primer estudio de la especie *P. laterellus*, ésta mostró una clara relación con otras especies del género como *P. kelsodunensis* y *P. mojavicus*, presentando dos procesos axilares en la axila primaria, a diferencia de *P. deserticola* y *P. psammophilus*, que presentan solo uno. Otra clara diferencia resulta ser la morfología de la espícula, muy gruesa y robusta en las primeras dos especies, y claramente más delgadas en las dos últimas especies. Desafortunadamente, no se pudo estudiar en profundidad la relación evolutiva entre las especies africanas y las especies europeas.

Posteriormente, tras el estudio de la especie *P. psammophilus* encontrada en la misma localización de la población tipo en la Dehesa de El Saler, en Valencia (Navarro y Lluch, 1999), y la revisión de ejemplares de *P. psammophilus* de dunas de Italia (Orselli y Vinciguerra, 2002), se confirmó que este género presenta dos patrones morfológicos distintos, quedando dividido en dos grupos (véase Figura 4, Capítulo 5):

a) El grupo-*laterellus* con tres especies (*P. kelsodunensis*, *P. laterellus* y *P. mojavicus*), caracterizado por poseer en su región labial, dos procesos axilares, tanto en la axila primaria como en la secundaria, y, por poseer en los machos, espículas cortas y robustas (probablemente siendo este, un carácter pleisiomórfico).

b) El grupo-*psammophilus* con dos especies (*P. deserticola* y *P. psammophilus*), caracterizado por poseer en su región labial un proceso guarda en la axila primaria y dos procesos guarda en la axila secundaria, y, por poseer en los machos espículas delgadas y alargadas (probablemente un carácter apomórfico).

En relación a otros géneros, se comprobó que la especie *Nothacrobeles hebetocaudatus* posee región labial similar a la región labial del grupo-*psammophilus* y que, además, ambos géneros, aparecen relacionados en estudios moleculares previos (Abolafia *et al.* 2014). A su vez, la morfología de *N. hebetocaudatus*, también concuerda con la especie descrita por Khera (1967), *Acrobelinema cornis* la cual fue transferida al género *Chiloplacus* por De Ley (1997), no estando muy clara su posición en ese momento. Finalmente, en el presente trabajo, se transfiere esta especie al género *Nothacrobeles*, quedando así posicionada como *Nothacrobeles cornis* n. comb.

Finalmente, las especies *Cervidellus cancellatus*, *C. rarus* y *C. sonorensis*, las cuales tienen una morfología intermedia entre *Paracrobeles* y *Nothacrobeles* y, además, aparecen relacionadas a dichos géneros en los estudios moleculares realizados (véase Figura 5, Capítulo 5), se transfieren al género *Nothacrobeles*, quedando posicionadas como *N. cancellatus* n. comb. (= *C. cancellatus*), *N. rarus* n. comb. (= *C. rarus*) y *N. sonorensis* n. comb. (= *C. sonorensis*).

1.3. SOBRE EL GÉNERO *EUCEPHALOBUS*

En el estudio sobre el género *Eucephalobus* (véase Capítulo 3), se han estudiado las diferencias morfológicas de tres especies del género, con cola larga, *E. compsus* procedente de California y dunas costeras de España, *E. hooperi*, también procedente de dunas costeras de España y *E. panaxi* de Vietnam, que frecuentemente son confundidas con la especie *E. oxyuroides* (Abolafia y Peña-Santiago, 2020), estableciéndose así, las diferencias entre ellas para facilitar su identificación, basándose éstas principalmente en la anchura de la región labial, la forma del extremo de la cola y la forma del saco postvulvar en la hembra (véase Figura 1, Capítulo 3).

Así, *Eucephalobus compsus* se encuentra y redescrive por segunda vez en California, haciendo posible su correcta identificación en España, donde se describe por primera vez, habiendo sido la primera descripción de esta especie algo incompleta (Steiner, 1935). Gracias también a esta nueva redescrición de *E. compsus*, se determina que las especies nombradas como *E. oxyuroides* en el proyecto de Konza Prairie (Mullin y Power, 2001), están erróneamente identificadas, coincidiendo morfológicamente y morfométricamente con *E. compsus*.

E. hooperi, encontrada en dunas costeras de España, por su parte, muestra algo de variabilidad en la forma de la cola, pero coincide perfectamente con la población tipo (Marinari-Palmisano, 1967) y otras descripciones (Abolafia y Peña-Santiago, 2002a; Bohra y Sultana, 2010; Amirzadi *et al.*, 2013; Kim *et al.*, 2017, descrita como *E. oxyuroides*; Kim *et al.*, 2018).

En cuanto a *E. panaxi*, encontrada en Vietnam, también es redescrita por primera vez desde su primera identificación en Rusia (Mukhina, 1990), encontrándose diferencias entre ambas descripciones, posiblemente debido a una mala interpretación en el trabajo de Mukhina (1990).

En relación a otros géneros, también se determinan las diferencias de estas especies con respecto a *Pseudacrobeles unguicolis*, especie también de cola larga, que fácilmente puede ser confundida con ellas, pero que están claramente diferenciadas morfológica y molecularmente (véase Figuras 6–8, Capítulo 3).

1.4. SOBRE EL GÉNERO *DIASTOLAIMUS*

El trabajo llevado a cabo sobre *Diastolaimus*, a pesar de que este género no ha sido hallado en dunas costeras de España, ha sido necesario para aclarar su taxonomía y su posición filogenética con respecto al género *Macrolaimus*, previamente hallado en el presente estudio. Así, se proporciona el listado actualizado de las especies de este género, proponiendo a *D. mexicanus* como nuevo sinónimo de *D. grossus*, así como las claves de identificación de las especies de este género (véase Capítulo 4).

Como se comentaba anteriormente (véase apartado 1.1), el género *Diastolaimus* y *Macrolaimus* comparten características morfológicas muy similares, como por ejemplo la variabilidad en el número de papilas precloacales en los machos (véase Figura 5, Capítulo 4) carácter posiblemente apomórfico con respecto a otros géneros de la familia Chambersiellidae. Sin embargo, el género *Diastolaimus* presenta estructuras corporales que pueden considerarse rasgos pleisiomórficos con respecto a *Macrolaimus*. Así, tras varios intentos de posicionar dicho género en la posición adecuada (Nadler *et al.*, 2006; De Ley y Blaxter, 2004; Holovachov *et al.*, 2015), tras el presente estudio filogenético se decide transferir el género *Diastolaimus*, a la subfamilia Chambersiellinae junto con el taxon Cephalobomorpha compartiendo ambos caracteres pleisiomórficos y quedando el género *Macrolaimus* solo, dentro de la subfamilia Macrolaiminae, apareciendo junto a los panagrolaímidos con los cuales comparte caracteres apomórficos (véase Figura 4 en el Capítulo 4).

1.5. SOBRE EL GÉNERO *ACROBELES*

Tras el estudio morfológico de cuatro especies del género *Acrobeles*, así como molecular de una de ellas, *A. aenigmaticus* y *A. complexus*, con cutícula doble y *A. ciliatus* *A. cylindricus* con cutícula simple, se observan claras diferencias entre estos dos grupos de especies (véase Capítulo 6). Además, tras revisar su morfología, se propone una nueva nomenclatura más acorde y exhaustiva para nombrar las partes de las probolas.

Morfológicamente, la principal diferencia entre dichos grupos radica en la presencia de cutícula simple (grupo *ciliatus*) vs cutícula doble (grupo *complexus*). Así, entre otras diferencias (véase Figura 1, Capítulo 6), en las especies con cutícula simple se distingue una longitud total del cuerpo menor que en las especies de cutícula doble. También se observa una clara diferencia en las pinnas de las probolas de dichos grupos, siendo alargadas y puntiagudas en el grupo *ciliatus* y redondeadas en el grupo *complexus*, así como la ausencia, vs presencia, de poros cuticulares y la posición anterior del poro excretor en el grupo *ciliatus*, más posterior en el grupo *complexus*.

Además, molecularmente, estas especies, aparecen claramente separadas en dos grupos monofiléticos, tanto en el presente estudio (véase Figura 5 y 6, Capítulo 6) como en estudios previos (Nadler *et al.*, 2006, Mehdizadeh *et al.*, 2013; Abolafia *et al.*, 2014; Abolafia *et al.*, 2019; Abolafia y Peña-Santiago, 2020).

Finalmente, y aunque se podrían separar estos dos grupos en dos géneros diferentes, como propuso Andrásy (1985, 2005), se decide no hacerlo por varias razones. Entre ellas, la presencia de algunas especies con cutícula intermedia (*Acrobeles andalusicus*, *A. sparsus* y *A. undulatus*), provisionalmente incluidas en el grupo-*ciliatus*, así como por la falta de estudios moleculares en la mayoría de especies de este género. Por lo tanto, se decide recuperar la separación en dos grupos, siendo considerados como dos subgéneros diferenciados, *Acrobeles* para el grupo *ciliatus* con 21 especies y *Seleborca* para el grupo *complexus* con 13 especies, manteniendo el nombre propuesto por Andrásy (1985, 2005) (véase la lista de especies del Capítulo 6).

En cuando a la caracterización de estas especies, se describe el macho de *A. cylindricus* por primera vez.

1.6. SOBRE LA ESPECIE *NOTHACROBELES LANCEOLATUS*

El estudio de la especie *Nothacrobeles lanceolatus* (véase Capítulo 7), cuya morfología se caracteriza por presentar el extremo de la cola en forma de lanza (véase Figuras 2 y 3, Capítulo 7), muestra que esta especie exhibe algunas diferencias morfológicas con respecto a la población tipo (Abolafia y Peña-Santiago, 2003) que, resumidamente, se centran, en un mayor tamaño en los especímenes estudiados en el presente trabajo, con respecto a la población tipo, considerando dichas diferencias como posible variabilidad geográfica.

Esta especie, previamente descrita en dunas costeras del Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar (Almería) por Abolafia y Peña-Santiago (2003a), además de haber sido encontrada de nuevo en la población tipo, se describe en un amplio número de dunas costeras a lo largo de litoral atlántico-mediterráneo, aumentando así su distribución (véase Figura 1, Capítulo 7), pudiendo considerar esta especie como indicadora de ambientes xéricos como lo son las dunas costeras.

Además, se aportan datos moleculares sobre esta especie (véase Figuras 6 y 7, del Capítulo 7), hasta ahora no conocidos, mostrando que esta especie muestra relación con otras especies del mismo género como *N. triniglarus*, apareciendo juntas en el mismo clado, mientras que, con otras especies del mismo género, con las que no comparte tantas similitudes morfológicas (véase Figura 7 del Capítulo 7) aparecen bastantes alejadas en el árbol filogenético.

Según esto, se puede concluir que el género *Nothacrobeles* es claramente polifilético (véase Discusión del Capítulo 7), siendo necesarios más estudios moleculares en más especies del género para corroborarlo.

1.7. SOBRE EL GÉNERO *CRUSTORHABDITIS*

El género *Crustorhabditis*, es por primera vez descrito en la península ibérica, encontrando en dunas costeras, la especie *Crustorhabditis transita* (véase Capítulo 8) caracterizado por la fusión de las espículas y el número de papilas genitales en el macho (10 pares incluyendo el fasmidio).

Esta especie, coincide morfológicamente con descripciones previas, siendo morfométricamente algo más pequeña (Gerlach, 1953 de Chile; Schuurmans-Stekhoven, 1943 de Alemania; Osche, 1954 de Italia; Sudhaus, 1974a, b de Alemania y Kenia, respectivamente) (véase Tabla 2 del Capítulo 8).

Tras los análisis comparativos de los estudios filogenéticos y morfológicos llevados a cabo en el presente estudio (véase Discusión del Capítulo 8), se considera que Bursillinae y Parasitorhabditinae no muestran grandes diferencias morfológicas ni moleculares con respecto a Mesorhabditinae, por lo que ambas subfamilias se consideran sinónimas de esta última. Además, se mantienen los géneros *Bursilla*, con bursa reducida, y *Mesorhabditis*, con bursa bien desarrollada, como géneros válidos separados, como había propuesto Andrásy (1983, 1984, 2005). En consecuencia de esto, una de las especies descritas recientemente, *Mesorhabditis denticulatus*, se transfiere al género

Bursilla como *B. denticulata* (Mahboob y Jahan, 2021) n. comb. al mantener caracteres propios de este último género.

Finalmente, se aporta el listado de especies actualizado del género *Crustorhabditis* y se elaboran unas claves para la identificación de las especies de este género.

1.8. SOBRE LOS TILENCOMORFOS ESTUDIADOS

Tres de las especies halladas, *Aphelenchus avenae*, *Ditylenchus myceliophagus* y *Tylenchorhynchus aduncus* dentro del infraorden Tylenchomorpha, han sido estudiadas en profundidad (véase Capítulo 9). De ellas, solo dos se han estudiado molecularmente y, tras elaborar los correspondientes árboles filogenéticos basados en fragmentos 18S y 28S del ADNr, se ha podido comprobar su posición filogenética, la cual coincide con el estudio filogenético propuesto por De Ley y Blaxter (2002, 2004), confirmando así su posición dentro de tres de las superfamilias propuestas por estos autores.

Con el estudio morfológico de estas especies, se ha podido comprobar que algunas de ellas, descritas recientemente, fueron identificadas erróneamente. Así, *Aphelenchus assamensis* descrita por Bina Chanu *et al.* (2016), la cual está caracterizada por tener dos incisuras en el campo lateral, macho con bursa y espículas robustas con manubrio dirigido anteriormente y presencia de rostrum ventral, concuerda con las características propias del género *Aphelenchoides*, por lo que se transfiere esta especie a dicho género quedando nombrada como *A. assamensis* (Bina Chanu, Mohilal Meitei y Shah, 2016) n. comb. Por otro lado, la especie *Aphelenchoides dhanachandi*, descrita por Bina Chanu *et al.* (2012), caracterizado por tener región labial redondeada y claramente separada del resto del cuerpo por una constricción, presencia de estile largo, metacarpus muy desarrollado y cola conoidea alargada, coincide con el género *Potensaphelenchus* recientemente descrito por Gu, Liu, Abolafia y Pedram (2021), es transferida a este último género como *P. dhanachandi* (Bina Chanu, Mohilal y Shah, 2012) n. comb.

1.9. NUEVAS CITAS PARA LA PENÍNSULA IBÉRICA

Del total de especies halladas en este estudio, ocho son nuevas citas para la península ibérica: *Allodiplogaster colobocerca*, *Cervidellus alutus*, *Chiloplacus bisexualis*, *Criconemoides ihlathum*, *Crustorhabditis transita*, *Eucephalobus compsus*, *Scutylenchus tessellatus* y *Stegelleta incisa*.

2. SOBRE LA ABUNDANCIA, DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES ENCONTRADAS.

En cuanto a la **abundancia**, los resultados muestran que el orden Rhabditida ha resultado ser el taxon con mayor número de especies (56.7%) e individuos (85.9%) en el total de ejemplares encontrados (véase Capítulo 10). Este resultado coincide con la hipótesis inicial de este trabajo, considerando a los rhabdítidos como un grupo de nematodos con un amplio espectro ecológico (Andrássy, 2005; Abolafia *et al.*, 2011), encontrándose en todo tipo de suelos, y más concretamente en ecosistemas adversos, como pueden ser consideradas las dunas costeras. Se puede considerar que las especies que componen este orden son estrategias “r” u organismos oportunistas que pueden adaptarse a los diferentes cambios que se producen en el medio (Bongers, 1990; Johnson *et al.*, 1974).

Dentro del orden Rhabditida, la familia Cephalobidae ha resultado ser la más abundante (74%), pudiendo esto deberse a las adaptaciones evolutivas y morfológicas de esta familia, como la presencia de una gruesa cutícula en su morfología (Abolafia *et al.*, 2011). Así pues, el género *Acrobeles*, perteneciente a esta familia, resulta ser el género predominante de este estudio en cuanto a abundancia de individuos (26%) y, de entre sus especies, *A. complexus* resulta ser la especie más abundante en este estudio (19%). Sin embargo, no se concluye que esta especie pueda ser considerada como indicadora de estos hábitats debido a su amplia distribución, siendo descrita a lo largo de todo tipo de ambientes, entre ellos zonas húmedas (Abolafia y Peña-Santiago, 2004).

Seguidamente, la especie *Nothacrobeles lanceolatus* ha sido la segunda especie más abundante en este trabajo constituyendo el 16% del total de las especies encontradas dentro del orden Rhabditida. Respecto a esta especie, ha aparecido en casi todas las dunas examinadas, pudiendo ser considerada como propia de estos hábitats.

Otras especies frecuentes son *Acrobeloides bodenheimeri*, *Panagrolaimus rigidus* y *Chiloplacus magnus*, las cuales representan un 13%, 11% y 6%, respectivamente. De ellas, *C. magnus* puede ser considerada como especies propias de ambientes xéricos.

En cuanto a las familias menos abundantes están Paratylenchidae, Criconematidae, Pratylenchidae, Neodiplogasteridae y Osstellidae. En ellas cabe mencionar el caso de *Allodiplogaster colobocerca* (Neodiplogasteridae), una nueva cita en la península ibérica, inicialmente citada en dunas costeras de Nueva Zelanda (Yeates, 1969). En cuanto a las familias de tilencomorfos, se considera que han aparecido pocas

especies debido a que no se ha realizado un estudio exhaustivo de las raíces de la vegetación asociada a las dunas estudiadas.

En cuanto a los grupos tróficos (véase Capítulo 10), los nematodos bacteriófagos (Rhabditida y Plectida) han resultado ser el grupo más abundante (83.5%), coincidiendo así con trabajos previos sobre nematodos en dunas costeras donde los bacteriófagos constituyen la mayoría de las especies encontradas (Goralczyk, 1998; Costa *et al.*, 2012; Medeiros *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2007). Por otro lado, los grupos tróficos menos frecuentes y abundantes han sido los alguívoros, iliófagos (o animales que se alimentan del sustrato) y los depredadores, apareciendo en menos de un 1% con respecto al resto de grupos tróficos, quizás por una menor adaptabilidad a la xericidad de las dunas costeras.

Respecto a la **diversidad** de las especies encontradas dentro del orden Rhabditida, la familia con mayor diversidad de especies ha sido la familia Cephalobidae, con 42 especies, perteneciendo así el 58% de las especies encontradas a esta familia. El género *Chiloplacus*, también perteneciente a esta familia ha resultado ser el más diverso de este estudio, apareciendo diez especies. De este modo, como se puede comprobar (véase Tabla 1 de Antecedentes), las especies de este género son encontradas con frecuencia en dunas costeras, mostrándose cuatro de ellas (*C. insularis*, *C. magnus*, *C. mystrius* y *C. tenuis*) usualmente en zonas xéricas tanto ibéricas como en otros países. Por otro lado, otras familias halladas (Osstellidae, Chambersiellidae, Paraphelenchidae, Aphelenchoididae, Criconematidae, Paratylenchidae, Pratylenchidae, Neodiplogasteridae, Protorhabditidae) aparecen escasamente representadas, encontrándose una sola especie dentro de cada una de ellas.

En cuanto a la **distribución**, los resultados han mostrado un número muy elevado de individuos y especies en las dunas costeras muestradas de la provincia de Almería coincidiendo así con los estudios realizados previamente por Abolafia y Peña Santiago (véase Apartado 2 y Tabla 1 de Antecedentes) en la península ibérica, concretamente en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar (Almería), pudiéndose considerar este lugar idóneo para los rabdítidos. En cuanto a las provincias con menor número de ejemplares y especies, las dunas muestradas de Gerona resultan ser la menos pobladas. Esto puede deberse a que el área de muestreo presenta unas condiciones ambientales de mayor humedad (Capel-Molina, 1982), encontrándose un número muy reducido de rabdítidos y un número más elevado de otros órdenes, especialmente doriláimidos y monhistéridos.

Por otro lado, los resultados han mostrado especies que podrían considerarse propias de este tipo de ambientes, apareciendo anteriormente, en dunas costeras u otros ambientes xéricos:

- *Acrobeles bushmanicus*, descrita por primera vez en zonas xéricas de Namibia (Heyns, 1969) y posteriormente encontrada en dunas costeras de España (Abolafia y Peña-Santiago, 2016).

- *Acrobeles ciliatus*, *A. complexus* y *A. singulus*, a pesar de tener un rango más amplio de distribución, son especies que han aparecido con frecuencia en dunas costeras (Abolafia y Peña-Santiago, 2004; Rashid *et al.*, 1990; Boström, 1992; Yeates, 1967).

- *Acrobelloides arenicola* también encontrada previamente en dunas costeras de España (Abolafia y Peña-Santiago, 2002b).

- Del género *Chiloplacus*, *C. insularis* fue encontrada previamente en dunas de Italia (Orselli y Vinciguerra, 2002) y posteriormente encontrada en dunas costeras de España (Abolafia y Peña-Santiago, 2017), mientras que *C. magnus*, también una especie con una distribución amplia, ha sido encontrada previamente y en repetidas ocasiones en dunas costeras (Rashid y Heyns, 1990; Abolafia y Peña-Santiago, 2003b, 2017). *C. membranifer*, también se encontró en dunas costeras de España (Abolafia y Peña-Santiago, 2018). *C. mysteriosus* descrita previamente también en dunas costeras de España (Abolafia y Peña-Santiago, 2018) y *C. tenuis* fue hallada en dunas costeras de Namibia (Rashid y Heyns, 1990).

- *Heterocephalobellus magnificus*, a pesar de no ser una especie exclusiva de dunas costeras, también han aparecido en ellas (Abolafia y Peña-Santiago, 2016).

- *Nothacrobeles lanceolatus*, la cual se describió como un posible endemismo del sur peninsular (Abolafia y Peña-Santiago, 2003a), aumenta su distribución a otras regiones españolas.

- *Nothacrobeles nanocorpus*, también había aparecido anteriormente en dunas costeras de España (Abolafia y Peña-Santiago, 2016).

- *Paracrobeles psammophilus*, fue inicialmente descubierta en dunas costeras de Valencia (Navarro y Lluch, 1999), mientras que sus siguientes apariciones también han seguido siendo en dunas costeras de Italia y de España (Orselli y Vinciguerra, 2002; Abolafia y Peña-Santiago, 2016).

- *Stegelleta ophioglossa*, también descrita en dunas costeras de Italia y Portugal (Orselli y Vinciguerra, 2002; Abolafia y Peña-Santiago, 2016).

- *Stegelletina devimucronata*, también apareció ya en dunas costeras de España, al igual que *Stegelletina salinaria* (Abolafia y Peña-Santiago, 2003c) que también fue descubierta y por primera vez descrita en dunas costeras de España.

- *Zeldia punctata* es una especie bastante frecuente en dunas costeras, habiéndose encontrado en dunas costeras en tres países (Boström, 1992; Yeates, 1967; Abolafia y Peña-Santiago, 2003).

- *Panagrolaimus superbus*, una especie ampliamente distribuida por todo el mundo, también había aparecido con anterioridad en dunas costeras de España (Abolafia y Peña-Santiago, 2006).

- *Macrolaimus crucis*, también había sido descrita en dunas costeras en España (Abolafia y Peña-Santiago, 2014).

- *Mesorhabditis carmenae* fue encontrada únicamente en dunas costeras del sudeste peninsular (Abolafia y Peña-Santiago, 2009), por lo que podría considerarse actualmente como endemismo de esta zona.

CONCLUSIONES

Tras el estudio de 42 dunas costeras del litoral atlántico-mediterráneo de la península ibérica se han obtenido las siguientes conclusiones:

Primera. El estudio de dunas costeras del sur y este de la península ibérica revela la existencia de 72 especies del orden Rhabditida pertenecientes a 37 géneros y 18 familias. A su vez, el orden Rhabditida es el más frecuente respecto a otros órdenes.

Segunda. La familia Cephalobidae es la más abundante con 42 especies, pudiendo ser, por tanto, la que se encuentra mejor adaptada a este tipo de ambientes xéricos.

Tercera. La especie más abundante en número de individuos corresponde con *Acrobeles complexus*, perteneciente a la familia Cephalobidae.

Cuarta. *Macrolaimus crucis*, una especie propia de ambientes xéricos, posee caracteres morfológicos distintivos respecto a otras especies del género procedentes de ambientes húmedos.

Quinta. Las especies del género *Eucephalobus* con cola conoidea-alargada, hasta el momento fácilmente confundibles, se pueden distinguir por la anchura de la región labial, la forma del saco uterino postvulval y el mucrón de la cola.

Sexta. El género *Paracrobeles* contiene dos grupos de especies bien diferenciadas respecto a la morfología de la región labial y de las espículas.

Séptima. El género *Acrobeles* contiene dos grupos claramente diferenciados tanto morfológica como molecularmente, por lo que se proponen dos subgéneros separados, *Acrobeles* y *Seleborca*, para cada uno de ellos.

Octava. *Nothacrobeles lanceolatus* es una de las especies más frecuente y abundante en las dunas costeras, ampliándose su distribución por casi todas las dunas estudiadas.

Novena. Las dunas de la provincia de Almería son las que presentan una mayor diversidad de especies, con 46 especies en total.

REFERENCIAS

- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2002a. Nematodos del orden Rhabditida de Andalucía Oriental. El género *Eucephalobus* Steiner, 1936. *Graellsia* 58, 59–78.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2002b. Nematodes of the order Rhabditida from Andalucía Oriental, Spain. The genus *Acrobeloides* (Cobb, 1924) Thorne, 1937 with description of *A. arenicola* sp. n. and a key to its species. *Journal of Nematode Morphology and Systematics*, 2, 107–130.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2003a. Nematodes of the order Rhabditida from Andalucía Oriental, Spain. The genera *Nothacrobeles* Allen & Noffsinger, 1971 and *Zeldia* Thorne, 1925. *Journal of Nematology*, 35: 233–243.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2003b. Nematodes of the order Rhabditida from Andalucía Oriental, Spain. The genus *Chiloplacus* Thorne, 1937, with description of *C. maginensis* sp. n. and a key to species. *Nematology*, 5: 243–274.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2003c. Nematodes of the order Rhabditida from Andalucía Oriental, Spain. The genus *Stegelletina* Andrassy, 1984, with description of two new species. *Russian Journal of Nematology*, 11: 37–53.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2004. Nematodes of the order Rhabditida from Andalucía Oriental, Spain. The genus *Acrobeles* von Linstow, 1877 with description of *A. andalusicus* sp. n. and a key to species. *Journal Nematode Morphology and Systematics*, 6: 103–128.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2009. Nematodes of the order Rhabditida from Andalucía, Spain. The family Mesorhabditidae, with description of *Mesorhabditis carmenae* sp. n. *Journal Nematode Morphology and Systematics*, 12: 41–64.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2011. Description of *Distolabrellus magnivulvatus* sp. n. (Nematoda, Rhabditida, Mesorhabditidae) from Iberian Peninsula, the second species of a rare genus. *Zootaxa*, 2804: 56–64.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2014. Redescription of *Macrolaimus crucis* Maupas, 1900 (Nematoda: Rhabditida: Chambersiellidae) from Spain, with scanning electron microscopy study and a compendium of the genus. *Journal of Natural History*, 48: 257–273.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2016. Some rare species of cephalobids (Nematoda: Rhabditida: Cephalobidae) from Southern Iberian Peninsula. *Journal of Natural History*, 50: 557–581.

- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2017. On the identity of *Chiloplacus magnus* Rashid & Heyns, 1990 and *C. insularis* Orselli & Vinciguerra, 2002 (Rhabditida: Cephalobidae), two confusable species. *Nematology*, 19: 1017–1034.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2018. On the identity of *Chiloplacus subtenuis* Rashid & Heyns, 1990 and *C. tenuis* Rashid & Heyns, 1990 (Rhabditida: Cephalobidae), with description of *C. mysteriosus* sp. n. *Nematology*, 20: 49–66.
- ABOLAFIA, J. & PEÑA-SANTIAGO, R. 2020. On the identity of *Eucephalobus oxyuroides* (de Man, 1876) Steiner, 1936, (Rhabditida, Cephalobidae) with an updated taxonomy of the genus and notes about its phylogeny. *Journal of Nematology*, 52: 1–20.
- ABOLAFIA, J., DIVSALAR, N., PANAH, H. & SHOKOOHI, E. 2014. Description of *Paracrobeles deserticola* sp. n. and *Nothacrobeles hebetocaudatus* sp. n. (Nematoda: Rhabditida: Cephalobidae) from Iran and the phylogenetic relationships of these two species. *Zootaxa*, 3827: 1–19.
- ABOLAFIA, J., GUERRERO RODRÍGUEZ, P. & PEÑA SANTIAGO, R. 2011. Fauna Ibérica, vol. 34. Nematoda, Rhabditida. CSIC.
- ABOLAFIA, J., SHOKOOHI, E., DU PREEZ, G. & FOURIE, H. 2019. Description of *Acrobeles aenigmaticus* sp. n. (Rhabditida: Cephalobidae), an unusual species with a poorly developed vulva, from the Kalahari Desert (Ngamiland, Botswana). *Nematology*, 21: 319–332.
- AMIRZADI, N., SHOKOOHI, E. & ABOLAFIA, J. 2013. Description of nine species of the family Cephalobidae (Nematoda, Rhabditida) and morphometric analysis in the genus *Acrobeles* von Linstow, 1877. *Acta Zoologica Bulgarica*, 65: 3–26.
- ANDRÁSSY, I. 1983. “A taxonomic review of the suborder Rhabditina (Nematoda: Secernentia)”. In the series: l’Office de la Recherche Scientifique et Technique outre-mer (eds.), Paris, 240 pp.
- ANDRÁSSY, I. 1984. *Klasse Nematoda (Ordnungen Monhysterida, Desmoscolecida, Araeolaimida, Chromadorida, Rhabditida)*. Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas, No. 9. Akademie Verlag, Berlin, Deutschland, 509 pp.
- ANDRÁSSY, I. 1985. A dozen new nematode species from Hungary. *Opuscula Zoologica Budapestensis*, 19: 3–39.
- ANDRÁSSY, I. 2005. *Free-living nematodes of Hungary (Nematoda errantia)*. Vol 1. In the series: C. Csuzdi and S. Mahunka (eds.). *Pedozoologica Hungarica*, No. 3. Hungarian Natural History Museum, Budapest: 518 pp.

- BINA CHANU, L., MOHILAL, N., & SHAH, M.M. 2012. Two new species of *Aphelenchoides* (Nematoda: Aphelenchida: Aphelenchoidea: Aphelenchidae) from Manipur, India. *Biologia*, 67: 530–534. <https://doi.org/10.2478/s11756-012-0042-9>
- BINA-CHANU, L., MOHILAL MEITEI, N., & SHAH, M.M. 2016. *Aphelenchus assamensis* sp. nov. (Nematoda: Aphlenechida: Aphelenchoidea: Aphelenchidae) from Assam, North East India. *Journal Parasitic Deseases*, 41: 571–577. <https://doi.org/10.1007/s12639-016-0853-7>
- BOHRA, P. & SULTANA, R. 2010. Eleven species of saprophagous nematodes as new recor from Rajasthan. *Records of the Zoological Survey of India* 110 (part 4), 9–17.
- BONGERS, T. 1990. The Maturity Index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 83: 14–19.
- BOSTRÖM, S. 1992. Some Cephalobidae (Nematoda: Rhabditida) from Crete, Greece. *Fundamental and applied Nematology*, 15: 289-295.
- CAPEL-MOLINA, J.J. 1982. *La aridez en la Península Ibérica*. En: Homenaje almeriense al botánico Rufino Sagredo. Instituto de Estudios Almerienses, Almería, 193 pp.
- CHABAUD, A.G. & PETTER, A. 1961. Nématodes du genre *Acuaria* de la Faune de France. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 36: 409–424.
- CHITWOOD, B.G. & CHITWOOD, M.B. 1950. *An introduction to nematology*. Baltimore, MD, USA, Monumental Printing Company, 213 pp.
- COSTA, S.R., KERRY, B.R., BARDGETT, R.D. & DAVIES, K.G. 2002. Interactions between nematodes and their microbial enemies in coastal sand dunes. *Oecologia*, 170: 1053–1066.
- DE LEY, P. 1997. The current state of affairs in identification and diagnosis of the genera of the family Cephalobidae (Nematoda: Rhabditida). *Mededelingen Faculteit Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Wetenschappen*, 62: 657–673.
- DE LEY, P. & BLAXTER, M.L. 2002. *Systematics position and phylogeny*. En: Lee D.L. (ed.). *The Biology of Nematodes*. Taylor & Francis, Academic Press, London, 1–30 pp.
- DE LEY, P. & BLAXTER, M. 2004. A new system for Nematoda: combining morphological characters with molecular trees, and translating clades into ranks and taxa. In: Cook R and Hunt DJ (eds). *Nematology Monographs and Perspectives*, vol. 2. Brill, Leiden, 633–653.

- GERLACH, S. A. 1953. Freilebende marine Nematoden aus dem Küstengrundwasser und aus dem Brackwasser der chilenischen Küste. *Lunds Universitets Arsskript*, 49: 1–37.
- GORALCZYK, K. 1998. Nematodes in a coastal dune succession: indicators of soil properties? *Applied Soil Ecology*, 9: 465–469.
- GU, J., LIU, L., ABOLAFIA, J., & PEDRAM, M. 2021. A revision of the taxonomy of *Aphelenchoides stammeri* Körner, 1954 (Rhabditida: Aphelenchoididae) and proposal for a new genus. *Nematology*, 23: 215–228. <https://doi.org/10.1163/15685411-bja10039>
- HEYNS, J. 1969. Three new species of *Acrobeles* von Linstow, 1877 (Nematoda) from Southern Africa. *Phytophylactica*, 1: 19–24.
- HOLOVACHOV, O., CAMP, L. & NADLER, S. 2015. Sensitivity of ribosomal RNA character sampling in the phylogeny of Rhabditida. *Journal of Nematology*, 47: 337–355.
- JOHNSON, S.R., FERRIS, J.M. & FERRIS, V.R. 1974. Nematode community structure of forest woodlots: III. Ordinations of taxonomic groups and biomass. *Journal of Nematology*, 6: 118–126.
- KHERA, S. 1967. *Acrobelinema cornis* n. g., n. sp., sub-family Acrobelinae Thorne from rhizosphere of millets from India. *Indian Journal of Helminthology*, 19: 159–163.
- KIM, T., BAE, Y.J. & PARK, J.K. 2017. First Record of *Eucephalobus oxyuroides* (Nematoda: Rhabditida: Cephalobidae) from South Korea. *Animal Systematics, Evolution and Diversity*, 33: 256–261.
- KIM, T., KIM, J. & PARK, J.K. 2018. First report of two Cephalobidae species (Nematoda: Cephalobomorpha) in South Korea. *Animal Systematics, Evolution and Diversity*, 34: 181–189.
- LORENZEN, S. 1978. New and known gonadal characters in free-living nematodes and the phylogenetic implications. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 16: 108–115.
- LORENZEN, S. 1981. Entwurf eines phylogenetischen Systems der freilebenden Nematoden. *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven, Supplement*, 7: 1–472.
- MAHBOOB, M. & JAHAN, R. 2021. A new and a known species of the genus *Mesorhabditis* (Osche, 1952) Dougherty, 1953 associated with the larva of longhorn beetle (Cerambycidae) and ground beetle (Scarabaeidae). *Archives of phytopathology and plant protection* (online).

- MARINARI-PALMISANO, A. 1967. Contributo alla conoscenza di alcuni nematode dei generi *Rhabditoides*, *Eucephalobus*, *Heterocephalobus*. *Redia*, 50: 289–308.
- MEDEIROS, H., CASTRO RUBENS, G.R., MACÊI GUIMARÃES, I., SALES JÚNIOR, R. & FERNANDES OLIVERA, O. 2008. Estrutura trófica e composição da nematofauna em um ecossistema costeiro de duna. *Caatinga*, 2: 102–112.
- MEHDIZADEH, S., SHOKOOHI, E. & ABOLAFIA, J. 2013. Morphology, molecular characterization and systematic position of some known species of cephalobid nematodes (Rhabditida, Cephalobidae) from Iran. *Journal of Nematode Morphological Systematics*, 16: 143–160.
- MUKHINA, T.I. 1990. [A new species of the genus *Eucephalobus* (Nematoda, Cephalobidae) from Ginseng] in Russian. *Zoologicheskij Zhurnal*, 69: 130–134.
- MULLIN, P. & POWERS, T.O. 2001. *Nematodes identifications from Konza Prairie. Species list*. Available at: [http:// www.konza.ksu.edu/biodiversity/ksbdrpnet.html](http://www.konza.ksu.edu/biodiversity/ksbdrpnet.html)
- NADLER, S. A., DE LEY, P., MUNDO-OCAMPO, M., SMYTHE, A. B., STOCK, P., BUMBARGER, D., ADAMS, B. J., DE LEY, I.T., HOLOVACHOV, O. & BALDWIN, J.G. 2006. Phylogeny of Cephalobina (Nematoda): Molecular evidence for recurrent evolution of probolae and incongruence with traditional classifications. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 696–711.
- NAVARRO, P. & LLUNCH, J. 1999. *Paracrobeles psammophilus* sp. n. (Nematoda: Cephalobidae) from El Saler, Valencia (Spain). *Journal of Zoology*, 249: 469–493.
- OSCHE, G. 1954. Ein Beitrag zur Kenntnis mariner *Rhabditis*-Arten. *Zoologischer Anzeiger*, 152: 242–251.
- OSCHE, G. 1958. Beiträge zur Morphologie, Ökologie, und Phylogenie der Ascaridoidea. Parallelen in der Evolution von Parasit und Wirt. *Zeitschrift für Parasitenkunde*, 18: 479–492.
- ORSELLI, L. & VINCIGUERRA, M.T. 2002. Nematodes from Italian sand dunes. 6. Two new and three rare species of Cephalobidae (Nematoda). *Nematologia mediterranea*, 30: 211–220.
- RASHID, F. & HEYNS, J. 1990. *Chiloplacus* and *Macrolaimellus* species from South West Africa/Namibia (Nematoda: Cephalobidae). *Phytophylactica*, 22: 189–199.
- RASHID, F., HEYNS, J. & COOMANS, A. 1990. *Paracrobeles* and *Acrobeles* species from south west Africa/Namibia with description of a new *Acrobeles* species (Nematoda: Cephalobidae). *Phytophylactica*, 22: 41–49.

- SCHUURMANS-STEKHOVEN, J. H. 1943. Freilebende marine Nematoden des Mittelmeeres. *Zoologische Jahrbücher (Systematik)*, 76: 323–380.
- SUDHAUS, W. 1974a. Nematoden (insbesondere Rhabditiden) des Strandanwurfs und ihre Beziehungen zu Krebsen. *Faunistisch-Ökologisch Mitteilungen*, 4: 365–400.
- SUDHAUS, W. 1974b. Zur Systematik, Verbreitung, Ökologie und Biologie neuer und wenig bekannter Rhabditiden (Nematoden) 2. Teil. Part II. *Zoologische Jahrbücher (Systematik)*, 101: 365–400.
- STEINER, G. 1935. Opuscula miscellanea nematologica, II. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 2: 104–122.
- YEATES, G.W. 1967. Studies on nematodes from dune sands. 5. Acrobelinae. *New Zealand Journal of Science*, 10: 527–547
- YEATES, G.W. 1969. Three new Rhabditida (Nematoda) from New Zealand dune sands. *Nematologica*, 15: 115–121.
- ZHANG, X.K., LLANG, W.J., JIANG, D.M. & JIANG, S.W. 2007. Soil nematode community structure in a Chinese sand dune system. *Parasitological Intestine of S.A.S., Helminthologia*, 44: 204–2007.