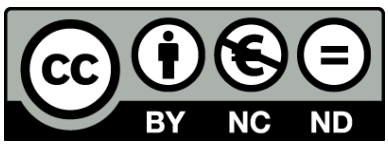
UNIVERSITAT DE BARCELONA

Revisión de la biología y ecología de la familia Brachylaimidae Joyeux et Foley, 1930 (Trematoda: Digenea) con especial énfasis en las especies parásitas de mamíferos

Isabel de Montoliu Sanllehy



Aquesta tesi doctoral està subjecta a la llicència ***Reconeixement- NoComercial – SenseObraDerivada 4.0. Espanya de Creative Commons***.

Esta tesis doctoral está sujeta a la licencia ***Reconocimiento - NoComercial – SinObraDerivada 4.0. España de Creative*** **Commons**.

This doctoral thesis is licensed under the ***Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivs 4.0. Spain License***.

UNIVERSIDAD DE BARCELONA

FACULTAD DE BIOLOGIA

TESIS DOCTORAL

REALIZADA EN EL DEPARTAMENTO DE PARASITOLOGIA DE LA FACULTAD DE FARMACIA DE LA UNIVERSIDAD DE BARCELONA (Dir.: Prof. Dr. JAIME GALLEGO BERENGUER)

REVISION DE LA BIOLOGIA Y ECOLOGIA DE LA FAMILIA BRACHYLAIMIDAE JOYEUX ET FOLEY, 1930 (TREMATODA: DIGENEA)

CON ESPECIAL ENFASIS EN LAS ESPECIES PARASITAS DE MAMIFEROS

por

ISABEL DE MONTOLIU SANLLEHY

Director

Prof. Dr. SANTIAGO MAS COMA

CATEDRATICO Y DIRECTOR DEL DEPARTAMENTO DE PARASITOLOGIA

FACULTAD DE FARMACIA DE LA UNIVERSIDAD DE VALENCIA

Barcelona, Mayo de 1984

BIBLIOTECA DE LA UNIVERSITAT DE BARCELONA

0700184102

Este trabajo ha sido realizado en el Departamento de Parasitología de la Facultad de Farmacia de la Universidad de Barcelona (Director: Prof. Dr. JAIME GALLEGO BERENGUER), bajo la dirección del Catedrático Prof. Dr. SANTIAGO MAS COMA.

INDICE

MATERIAS Pag.

PREFACIO 13

INTRODUCCION 19

CAPITULO PRIMERO: MATERIAL Y METODOS

1.- MATERIAL Y METODOS 27
1.1.- MATERIAL 27
1.1.1.- MATERIAL PARASITOLOGICO 27
1.1.1.1.- MATERIALES RECOLECTADO EN LA NATURALEZA 27
1.1.1.1.1.- ESPOROCISTOS 27
1.1.1.1.2.- CERCARIAS 29
1.1.1.1.3.- METACERCARIAS 30
1.1.1.1.4.- ADULTOS 32
1.1.1.2.- MATERIALES OBTENIDOS EXPERIMENTALMENTE 34
1.1.1.2.1.- ESPOROCISTOS 34
1.1.1.2.2.- CERCARIAS 35
1.1.1.2.3.- METACERCARIAS 35
1.1.1.2.4.- ADULTOS 37
1.1.2.- ESPECIES HOSPEDADORAS ESTUDIADAS 38
1.1.2.1.- HOSPEDADORES INTERMEDIARIOS: GASTEROPODOS 39
1.1.2.1.1.- FAMILIA HELICIDAE 41
A) OTALA (OTALA) PUNCTATA (MULLER, 1774) 41
B) EOBANIA VERMICULATA (MULLER, 1774) 42
C) THEBA PISANA (MULLER, 1774) 44
D) CEPAEA HORTENSIS (MULLER, 1774) 45
E) HELIX (CRYPTOMPHALUS) ASPERSA MULLER, 1774 48
F) EUOMPHALIA STRIGELLA (DRAPARNAUD, 1801) 50
G) CARACOLLINA LENTICULA (FERUSSAC, 1821) 52
H) CERNUELLA (CERNUELLA) VIRGATA (DA COSTA, 1778) .. 53
I) TROCHOIDEA (XEROPLEXA) CAROLI (DOHRN ET HEYNEMANN, 1862) 56

J) TROCHOIDEA (XEROPLEXA) EBUSITANA (HIDALGO, 1869) 57

K) COCHLICELLA CONOIDEA (DRAPARNAUD, 1801) 58

1.1.2.1.2.- FAMILIA SUBULINIDAE 59

A) RUMINA DECOLLATA (LINNAEUS, 1758) 59

1.1.2.1.3.- FAMILIA MILACIDAE 61

A) MILAX GAGATES (DRAPARNAUD, 1801) 61

1.1.2.2.- HOSPEDADORES DEFINITIVOS: MICROMAMIFEROS 63

1.1.2.2.1.- INSECTIVOROS 64

A) ERINACEUS (AETHECHINUS) ALGIRUS CF. VAGANS THOMAS, 1901 65

B) SOREX ARANEUS LINNAEUS, 1758 68

C) SOREX MINUTUS LINNAEUS, 1766 71

D) NEOMYS FODIENS PENNANT, 1771 76

E) CROCIDURA RUSSULA HERMANN, 1780 77

1.1.2.2.2.- ROEDORES 81

A) ELIOMYS QUERCINUS OPHIUSAE THOMAS, 1925 81

B) RATTUS RATTUS LINNAEUS, 1758 85

C) MUS MUSCULUS LINNAEUS, 1758 90

D) APODEMUS SYLVATICUS FRUMENTARIAE SANS-COMA ET KAHMANN, 1977 93

1.2.- METODOLOGIA 97

1.2.1.- TECNICAS MASTOZOOLOGICAS 97

1.2.1.1.- RECOLECCION DE MICROMAMIFEROS 97

1.2.1.2.- MANTENIMIENTO DE MICROMAMIFEROS EN EL LABORATORIO 98

1.2.2.- TECNICAS MALACOLOGICAS 98

1.2.2.1.- RECOLECCION DE GASTEROPODOS TERRESTRES 99

1.2.2.2.- MANTENIMIENTO DE GASTEROPODOS EN EL LABORATORIO 99

1.2.3.- TECNICAS HELMINTOLOGICAS 101

1.2.3.1.- TECNICAS MICROSCOPICAS GENERALES 101

1.2.3.1.1.- FIJACION Y CONSERVACION 101

1.2.3.1.2.- COLORACION DE MATERIAL FIJADO 102

1.2.3.1.3.- MONTAJE 104

1.2.3.1.4.- METODOS DE ESTUDIO AL MICROSCOPIO 104

a) Estudio de los organismos in vivo 105

b) Estudio de los organismos fijados y montados in toto 105

1.2.3.1.5.- TECNICAS MORFOMETRICAS 106

1.2.3.2.- TECNICAS ESPECIFICAS EN EL ESTUDIO DE LOS DISTINTOS ESTADIOS EVOLUTIVOS 110

1.2.3.2.1.- ESTUDIO DE ESPOROCISTOS 110

A) DISECCION Y EXTRACCION 110

B) FIJACION, COLORACION Y MONTAJE 111

1.2.3.2.2.- ESTUDIO DE CERCARIAS 112

A) DETECCION DE LOS PULMONADOS EMISORES 112

B) AISLAMIENTO DE CERCARIAS 113

C) FIJACION, COLORACION Y MONTAJE 113

D) COLORACIONES VITALES 114

E) PREPARACIONES DE QUETOTAXIA 115

a) Breve comentario sobre su interés general ... 115

b) Técnica de impregnación y montaje 116

c) Observación al microscopio 118

1.2.3.2.3.- ESTUDIO DE METACERCARIAS 118

A) DISECCION Y EXTRACCION 119

B) FIJACION, COLORACION Y MONTAJE 120

C) PREPARACIONES DE QUETOTAXIA 120

1.2.3.2.4.- ESTUDIO DE ADULTOS 121

A) DISECCION Y EXTRACCION 121

B) FIJACION, COLORACION Y MONTAJE 123

1.2.4.- TECNICAS EXPERIMENTALES DE INFESTACION 124

1.2.4.1.- INFESTACION DEL PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO CON HUEVOS 125

1.2.4.2.- INFESTACION DEL SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO CON CERCARIAS 126

1.2.4.3.- INFESTACION DEL HOSPEDADOR DEFINITIVO CON METACERCARIAS 127

1.2.4.3.1.- METODO USUAL EMPLEADO 128

1.2.4.3.2.- METODOS ESPECIALES UTILIZADOS EN EL CASO DE DOLLFUSINUS FRONTALIS 129

1.2.4.3.2.1.- EXPERIENCIAS DE INFESTACION EN RATON 129

A) INFESTACION A NIVEL BUCAL (EXPERIENCIA TIPO I) 129

B) INFESTACION A NIVEL ESTOMACAL 130

a) Con metacercarias libres previa neutralización del pH estomacal (EXPERIENCIA TIPO II) 130

b) Con metacercarias libres sin previa neutralización del pH estomacal (EXPERIENCIA TIPO III) 131

c) Con metacercarias libres previa ligadura de píloro (EXPERIENCIA TIPO IV) 131

d) Con metacercarias administradas junto con el órgano del caracol al que parasitan (EXPERIENCIA TIPO V) 131

C) INFESTACION A NIVEL INTESTINAL 132

a) Vía directa en disección in vivo con infestación a nivel de íleon distal tras ligadura de píloro y zona prececal (EXPERIENCIA TIPO VI) 132

b) En intestino delgado aislado y mantenido in vitro (EXPERIENCIA TIPO VII) 132

D) INFESTACION INTRAPERITONEAL (EXPERIENCIA TIPO VIII) 133

1.2.4.3.2.2.- EXPERIENCIAS DE INFESTACION EN RATA 133

A) INFESTACION A NIVEL BUCAL (EXPERIENCIA TIPO IX) 133

B) INFESTACION A NIVEL ESTOMACAL PREVIA NEUTRALIZACION DEL PH GASTRICO (EXPERIENCIA TIPO X) 133

C) INFESTACION A NIVEL ESTOMACAL SIN PREVIA NEUTRALIZACION DEL PH GASTRICO (EXPERIENCIA TIPO XI) 133

CAPITULO SEGUNDO: CONOCIMIENTOS ACTUALES SOBRE BIOLOGIA Y ECOLOGIA DE BRACHYLAIMIDAE

2.- CONOCIMIENTOS ACTUALES SOBRE BIOLOGIA Y ECOLOGIA DE BRACHYLAIMIDAE 135

2.1.- LA FAMILIA BRACHYLAIMIDAE JOYEUX ET FOLEY, 1930 135

2.1.1.- SISTEMATICA Y TAXONOMIA 136

2.1.2.- ESPECTRO DE HOSPEDADORES DEFINITIVOS 138

2.1.3.- DISTRIBUCION GEOGRAFICA 139

2.1.4.- BIOLOGIA Y ECOLOGIA 140

2.1.4.1.- CICLOS EVOLUTIVOS CONOCIDOS EN LA FAMILIA BRACHYLAIMIDAE 143

2.1.4.1.1.- ESPECIES DEL GENERO BRACHYLAIMA DUJARDIN, 1843 143

A) BRACHYLAIMA FUSCATUM (RUDOLPHI, 1819) 144

B) BRACHYLAIMA FULVUS DUJARDIN, 1843 146

C) BRACHYLAIMA (= POSTHARMOSTOMUM) HELICIS (LEIDY, 1847) 147

D) BRACHYLAIMA (= POSTHARMOSTOMUM) CONMUTATUM (DIESING, 1858) 149

E) BRACHYLAIMA SPINOSULUM (HOFFMANN, 1899) 150

F) BRACHYLAIMA AEQUANS (LOOSS, 1899) 151

G) BRACHYLAIMA (= POSTHARMOSTOMUM) GALLINUM (WITEMBERG, 1923) 151

H) BRACHYLAIMA NICOLLI (WITEMBERG, 1925) 153

I) BRACHYLAIMA VIRGINIANA (DICKERSON, 1930) 154

J) BRACHYLAIMA (= ENTOSIPHONUS) THOMPSONI (SINITSIN, 1931) 156

K) BRACHYLAIMA RHOMBOIDEUM (SINITSIN, 1931) 157

L) BRACHYLAIMA (= ECTOSIPHONUS) OVATUS (SINITSIN, 1931) 158

M) BRACHYLAIMA (= POSTHARMOSTOMUM) LARUEI (MC INTOSH, 1934) 159

N) BRACHYLAIMA (= GLAPHYROSTOMUM) MC INTOSHI (KRULL, 1935) 160

O) BRACHYLAIMA SUIS (BALOZET, 1936) 160

P) BRACHYLAIMA OESOPHAGEI SHALDYBIN, 1953 162

Q) BRACHYLAIMA MICROTI KRUIDENIER ET GALLICCHIO, 1959 163

R) BRACHYLAIMA ANTECHINI PEISLEY ET HOWELL, 1975 164

S) BRACHYLAIMA SPP. 165

a) Brachylaima sp. sensu Dollfus, Callot et Desportes, 1935 165

b) Brachylaima sp. sensu Dollfus, 1938, 1946; sensu Pavlov, 1946 166

c) Brachylaima sp. sensu Simon-Vicente, 1955 a, b 166

d) Brachylaima sp. sensu Cragg, Foster et Vincent, 1957; sensu Foster, 1958 a, b 167

e) Brachylaima sp. sensu Timon-David, 1954, 1959 168

f) Brachylaima sp. sensu Timon-David et Gouzon, 1961 169

g) Brachylaima sp. sensu Canaris, 1963 a 169

h) Brachylaima (= Postharmostomum) sp. sensu Canaris, 1963 b 170

i) Brachylaima sp. sensu Gatha, 1965 170

j) Brachylaima sp. sensu Timon-David et Timon-David, 1967 170

k) Brachylaima sp. sensu Jourdane, 1970 171

2.1.4.1.2.- ESPECIES DEL GENERO SCAPHIOSTOMUM BRAUN, 1901 171

A) SCAPHIOSTOMUM PANCREATICUM MC INTOSH, 1934 172

2.1.4.2.- CICLOS EVOLUTIVOS CONOCIDOS EN LA SUBFAMILIA PANOPISTINAE 173

2.1.4.2.1.- ESPECIES DEL GENERO PANOPISTUS SINITSIN, 1931 173

A) PANOPISTUS PRICEI SINITSIN, 1931 174

2.1.4.2.2.- ESPECIES DEL GENERO PSEUDOLEUCOCHLORIDIUM POJMANSKA, 1959 175

A) PSEUDOLEUCOCHLORIDIUM SORICIS (SOLTYS, 1952) 176

2.1.4.2.3.- ESPECIES DEL GENERO DOLLFUSINUS BIOCCA ET FERRETTI, 1958 177

A) DOLLFUSINUS FRONTALIS BIOCCA ET FERRETTI, 1958 178

CAPITULO TERCERO: NUEVAS APORTACIONES SOBRE LA BIOLOGIA Y ECOLOGIA DE ESPECIES DE LA FAMILIA BRACHYLAIMIDAE

3.- NUEVAS APORTACIONES SOBRE LA BIOLOGIA Y ECOLOGIA DE ESPECIES DE LA FAMILIA BRACHYLAIMIDAE 181

3.1.- BRACHYLAIMA RUMINAE N. SP. 181

3.1.1.- BIOLOGIA DEL CICLO 182

3.1.1.1.- ESQUEMA GENERAL DEL CICLO 182

3.1.1.2.- EVOLUCION EN EL PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO 184
3.1.1.2.1.- RECEPTIVIDAD DE LOS GASTEROPODOS 184
A) POR INFESTACION NATURAL 185
B) POR INFESTACION EXPERIMENTAL 189
3.1.1.2.2.- INGESTION DEL HUEVO Y MIRACIDIO 194
3.1.1.2.3.- ESPOROCISTOS 195
A) LOCALIZACION 196
B) EVOLUCION 196
C) MORFOLOGIA 197
3.1.1.2.4.- CERCARIAS 204
A) MORFOLOGIA Y ANATOMIA 204
B) APARATO EXCRETOR 205
C) QUETOTAXIA 209
D) EMISION 210
E) COMPORTAMIENTO EN LIBERTAD 224
3.1.1.3.- EVOLUCION EN EL SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO 225
3.1.1.3.1.- RECEPTIVIDAD DE LOS GASTEROPODOS 225
A) POR INFESTACION NATURAL 225
B) POR INFESTACION EXPERIMENTAL 227
3.1.1.3.2.- METACERCARIAS 232
A) VIA SEGUIDA Y LOCALIZACION 232
B) EVOLUCION MORFO-ANATOMICA 233
a) A nivel renal 234
b) A nivel de glándulas pédeas 244
C) MORFOLOGIA Y ANATOMIA DEL ESTADIO INFESTANTE ... 249
D) QUETOTAXIA 259
3.1.1.4.- EVOLUCION EN EL HOSPEDADOR DEFINITIVO 260
3.1.1.4.1.- RECEPTIVIDAD DE LOS HOSPEDADORES DEFINITIVOS 260
A) POR INFESTACION NATURAL 260
B) POR INFESTACION EXPERIMENTAL 263
3.1.1.4.2.- ADULTOS 267
A) MIGRACION Y MICROHABITAT FINAL 267
B) EVOLUCION MORFO-ANATOMICA EN EL MICROHABITAT FINAL 268
C) MORFOLOGIA Y ANATOMIA DEL ADULTO 279

D) VARIABILIDAD MORFO-ANATOMICA EXPERIMENTAL DEL ADULTO 284

3.1.2.- ECOLOGIA DEL CICLO 293

3.1.2.1.- MODALIDADES DEL CICLO EN LA NATURALEZA 294

3.1.2.1.1.- CARACTERIZACION DE LA ISLA DE FORMENTERA 296

3.1.2.1.2.- ENCLAVES INSULARES PROSPECTADOS 301

3.1.2.1.3.- PORCENTAJES DE INFESTACION DETECTADOS 308

3.1.2.2.- EVOLUCION DEL CICLO EN FORMENTERA 309

3.1.2.2.1.- FACTORES CONDICIONANTES PARTICULARES 309

A) A NIVEL DE FASE LIBRE DE HUEVO 312

B) A NIVEL DE PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO 313

C) A NIVEL DE FASE LIBRE DE CERCARIA 313

D) A NIVEL DE SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO 315

E) A NIVEL DE HOSPEDADOR DEFINITIVO 316

3.1.2.2.2.- FACTORES CONDICIONANTES GENERALES 318

3.1.3.- DISCUSION Y CONCLUSIONES 320

3.1.3.1.- DISCUSION 320

A) CLASIFICACION SISTEMATICA 321

B) COMPARACION DE RESULTADOS 325

C) ESPECIFICIDAD Y ESPECTRO DE HOSPEDADORES 328

D) DISTRIBUCION GEOGRAFICA 330

3.1.3.2.- CONCLUSIONES 330

3.2.- BRACHYLAIMA SPP. 334

3.2.1.- BRACHYLAIMA SP. I 335

3.2.1.1.- BIOLOGIA DEL CICLO 335

3.2.1.1.1.- ESQUEMA GENERAL DEL CICLO 335

3.2.1.1.2.- EVOLUCION EN EL PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO ... 337

3.2.1.1.3.- EVOLUCION EN EL SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO 349

3.2.1.1.4.- EVOLUCION EN EL HOSPEDADOR DEFINITIVO 354

3.2.1.2.- ECOLOGIA DEL CICLO 356

3.2.2.- BRACHYLAIMA SP. II 358

3.2.2.1.- BIOLOGIA DEL CICLO 358

3.2.2.1.1.- ESQUEMA GENERAL DEL CICLO 358

3.2.2.1.2.- EVOLUCION EN EL PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO ... 360

3.2.2.1.3.- EVOLUCION EN EL SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO 371
3.2.2.1.4.- EVOLUCION EN EL HOSPEDADOR DEFINITIVO 371
3.2.2.2.- ECOLOGIA DEL CICLO 372
3.2.3.- BRACHYLAIMA SP. III 372
3.2.3.1.- BIOLOGIA DEL CICLO 373
3.2.3.1.1.- ESQUEMA GENERAL DEL CICLO 373
3.2.3.1.2.- EVOLUCION EN EL PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO ... 373
3.2.3.1.3.- EVOLUCION EN EL SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO 375
3.2.3.1.4.- EVOLUCION EN EL HOSPEDADOR DEFINITIVO 378
3.2.3.2.- ECOLOGIA DEL CICLO 380
3.2.4.- DISCUSION Y CONCLUSIONES 380
3.2.4.1.- DISCUSION 380
3.2.4.2.- CONCLUSIONES 382
3.3.- PSEUDOLEUCOCHLORIDIUM PERICARDICUM N. SP. 383
3.3.1.- BIOLOGIA DEL CICLO 383
3.3.1.1.- ESQUEMA GENERAL DEL CICLO 384
3.3.1.2.- EVOLUCION EN EL PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO 386
3.3.1.2.1.- RECEPTIVIDAD DE LOS GASTEROPODOS 386
3.3.1.2.2.- INGESTION DEL HUEVO Y MIRACIDIO 387
3.3.1.2.3.- ESPOROCISTOS 387
A) LOCALIZACION 388
B) MORFOLOGIA 388
3.3.1.2.4.- CERCARIAS 395
A) MORFOLOGIA Y ANATOMIA 395
B) APARATO EXCRETOR 396
C) QUETOTAXIA 400
D) EMISION 401
E) COMPORTAMIENTO EN LIBERTAD 412
3.3.1.3.- EVOLUCION EN EL SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO 413
3.3.1.3.1.- RECEPTIVIDAD DE LOS GASTEROPODOS 413
A) POR INFESTACION NATURAL 413
B) POR INFESTACION EXPERIMENTAL 414
3.3.1.3.2.- METACERCARIAS 416

A) VIA SEGUIDA Y LOCALIZACION 416
B) EVOLUCION MORFO-ANATOMICA 417
C) MORFOLOGIA Y ANATOMIA DEL ESTADIO INFESTANTE 426
D) QUETOTAXIA 430
3.3.1.4.- EVOLUCION EN EL HOSPEDADOR DEFINITIVO 435
3.3.1.4.1.- RECEPTIVIDAD DE LOS HOSPEDADORES DEFINITIVOS 436
A) POR INFESTACION NATURAL 436
B) POR INFESTACION EXPERIMENTAL 437
3.3.1.4.2.- ADULTOS 438
A) MIGRACION Y MICROHABITAT FINAL 438
B) MORFOLOGIA Y ANATOMIA DEL ADULTO 438
3.3.2.- ECOLOGIA DEL CICLO 447
3.3.2.1.- MODALIDADES DEL CICLO EN LA NATURALEZA 447
3.3.2.1.1.- CARACTERIZACION DE LAS REGIONES PROSPECTADAS 449
A) PIRINEO ORIENTAL 450
a) Caracterización general 450
b) La Cerdaña 452
B) EL MACIZO DEL MONTSENY 455
C) LAS MONTAÑAS DE PRADES 458
3.3.2.1.2.- ENCLAVES PROSPECTADOS 459
3.3.2.1.3.- PORCENTAJES DE INFESTACION DETECTADOS 461
3.3.2.2.- EVOLUCION DEL CICLO EN EL PIRINEO ORIENTAL 465
3.3.2.2.1.- FACTORES CONDICIONANTES PARTICULARES 465
A) A NIVEL DE FASE LIBRE DE HUEVO 467
B) A NIVEL DE PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO 467
C) A NIVEL DE FASE LIBRE DE CERCARIA 468
D) A NIVEL DE SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO 469
E) A NIVEL DE HOSPEDADOR DEFINITIVO 472
3.3.2.2.2.- FACTORES CONDICIONANTES GENERALES 474
3.3.3.- DISCUSION Y CONCLUSIONES 475
3.3.3.1.- DISCUSION 476
A) CLASIFICACION SISTEMATICA 476
B) COMPARACION DE RESULTADOS 478
C) ESPECIFICIDAD Y ESPECTRO DE HOSPEDADORES 483

D) DISTRIBUCION GEOGRAFICA 483
3.3.3.2.- CONCLUSIONES 484
3.4.- DOLLFUSINUS FRONTALIS BIOCCA ET FERRETTI, 1958 488
3.4.1.- BIOLOGIA DEL CICLO 488
3.4.1.1.- ESQUEMA GENERAL DEL CICLO 488
3.4.1.2.- EVOLUCION EN EL PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO 489
3.4.1.2.1.- RECEPTIVIDAD DE LOS GASTEROPODOS 491
A) POR INFESTACION NATURAL 491
B) POR INFESTACION EXPERIMENTAL 496
3.4.1.2.2.- INGESTION DEL HUEVO Y MIRACIDIO 497
3.4.1.2.3.- ESPOROCISTOS 498
A) LOCALIZACION 498
B) MORFOLOGIA 499
3.4.1.2.4.- CERCARIAS 499
A) MORFOLOGIA Y ANATOMIA 506
B) APARATO EXCRETOR 506
C) QUETOTAXIA 510
D) EMISION 511
E) COMPORTAMIENTO EN LIBERTAD 522
3.4.1.3.- EVOLUCION EN EL SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO 523
3.4.1.3.1.- RECEPTIVIDAD DE LOS GASTEROPODOS 524
A) POR INFESTACION NATURAL 524
B) POR INFESTACION EXPERIMENTAL 528
3.4.1.3.2.- METACERCARIAS 531
A) VIA SEGUIDA Y LOCALIZACION 531
B) EVOLUCION MORFO-ANATOMICA EN CONDICIONES EXPERIMENTALES 532
C) EVOLUCION MORFO-ANATOMICA EN LA NATURALEZA 537
D) MORFOLOGIA Y ANATOMIA DEL ESTADIO INFESTANTE ... 544
E) QUETOTAXIA 550
3.4.1.4.- EVOLUCION EN EL HOSPEDADOR DEFINITIVO 555
3.4.1.4.1.- RECEPTIVIDAD DE LOS HOSPEDADORES DEFINITIVOS 555
A) POR INFESTACION NATURAL 555
B) POR INFESTACION EXPERIMENTAL 558
3.4.1.4.2.- ADULTOS 563

A) MIGRACION Y MICROHABITAT FINAL 563
B) EVOLUCION MORFO-ANATOMICA EN EL MICROHABITAT FINAL 566
C) MORFOLOGIA Y ANATOMIA DEL ADULTO 572
3.4.2.- ECOLOGIA DEL CICLO 580
3.4.2.1.- MODALIDADES DEL CICLO EN LA NATURALEZA 581
3.4.2.1.1.- CARACTERIZACION DE LA ISLA DE FORMENTERA 582
3.4.2.1.2.- ENCLAVES INSULARES PROSPECTADOS 583
3.4.2.1.3.- PORCENTAJES DE INFESTACION DETECTADOS 583
3.4.2.2.- EVOLUCION DEL CICLO EN FORMENTERA 587
3.4.2.2.1.- FACTORES CONDICIONANTES PARTICULARES 587
A) A NIVEL DE FASE LIBRE DE HUEVO 587
B) A NIVEL DE PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO 588
C) A NIVEL DE FASE LIBRE DE CERCARIA 590
D) A NIVEL DE SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO 591
E) A NIVEL DE HOSPEDADOR DEFINITIVO 593
3.4.2.2.2.- FACTORES CONDICIONANTES GENERALES 595
3.4.3.- DISCUSION Y CONCLUSIONES 598
3.4.3.1.- DISCUSION 598
A) COMPARACION DE RESULTADOS 598
B) CLASIFICACION SISTEMATICA 602
C) ESPECIFICIDAD Y ESPECTRO DE HOSPEDADORES 605
D) DISTRIBUCION GEOGRAFICA 608
3.4.3.2.- CONCLUSIONES 610

CAPITULO CUARTO: DISCUSION GLOBAL Y CONCLUSIONES GENERALES

4.- DISCUSION GLOBAL Y CONCLUSIONES GENERALES 616
4.1.- DISCUSION GLOBAL 616
4.2.- CONCLUSIONES GENERALES 623

BIBLIOGRAFIA 635

PREFACIO

El escrito que a continuación exponemos es el fruto de varios años de trabajo durante los cuales hemos recibido la ayuda y colaboración de numerosas personas, tanto en las etapas de estudio experimental y de campo como en las fases posterior de elaboración y discusión de datos y ulterior de redacción final. Es un grato deber el proceder a patentizar nuestro agradecimiento a todos aquellos que con su contribución y aportaciones han permitido la elaboración de la presente obra.

Nuestra gratitud se refiere en primer lugar al Catedrático Prof. Dr. SANTIAGO MAS COMA, Director del Departamento de Parasitología de la Facultad de Farmacia de la Universidad de Valencia, no sólo por haber aceptado

la dirección de esta Tesis Doctoral, sino por ser quién un día nos introdujera en el inquietante mundo del parasitismo y más concretamente de los Trematodos Digénidos. Su experiencia y entusiasmo científicos, su constancia y sus inestimables consejos han constituido un apoyo intelectual y moral del cual hemos tenido la suerte de no carecer durante la larga duración del trabajo en ningún momento. Por todo ello queremos expresarle aquí nuestro más sincero agradecimiento y nuestro deseo de poder continuar bajo su dirección científica.

Igual reconocimiento es extensible al Catedrático Prof. Dr. JAIME GALLEGO BERENGUER, Director del Departamento de Parasitología de la Facultad de Farmacia de la Universidad de Barcelona, a quién debemos el haber aceptado en su momento acoger en el seno del Departamento que dirige una nueva línea de investigación sobre ciclos biológicos de Trematodos Digénidos parásitos de Micromamíferos y los consecuentes problemas tanto técnicos como económicos que ello plantea. Por su experiencia, apoyo incondicional e interés en procurarnos una plaza para investigación y espacio para nuestros experimentos le quedamos profundamente agradecidos.

El Catedrático Prof. Dr. RAMON MARGALEZ LOPEZ, Director del Departamento de Ecología de la Facultad de Biología de la Universidad de Barcelona, ha aceptado amablemente actuar como Ponente de la presente Tesis Doctoral. Que la gratitud por este honor y la gran admiración que le profesamos encuentren aquí fiel reflejo escrito.

Es un orgullo asimismo el deber de expresar nuestro agradecimiento al Prof. Dr. HERMAN KAHMANN, de la Universidad de München (Alemania). El fué quién en principio nos despertara el interés por la biología de los Digénidos parásitos del lirón careto en la isla de Formentera. En las largas conversaciones que con él tuvimos ocasión de tener en München surgió el proyecto de investigación que hoy viene a constituir nuestra Tesis Doctoral. La amplia información que nos proporcionó a lo largo de las numerosas expediciones efectuadas conjuntamente a la isla de Formentera sobre la ecología del lirón careto y demás Micromamíferos de dicha isla habría de sernos muy valiosa con posterioridad en el momento de analizar la biología y ecología de los Brachyláimidos formentereños estudiados.

Tenemos la suerte también de poder exteriorizar nuestro reconocimiento al Prof. Dr. CLAUDE COMBES, Director del Departamento de Biología Animal del Centro Universitario de Perpignan (Francia), quién amable y desinteresadamente ha querido poner a nuestra disposición el Departamento que dirige en las continuas visitas que le hemos efectuado. Queremos aprovechar esta ocasión para manifestarle nuestra profunda admiración por su gran obra parasitológica y en particular en el campo de los Monogénidos y Digénidos.

Capítulo aparte merecen dos miembros del mismo Departamento. Nos referimos al Prof. Dr. JOSEPH JOURDANE, Maître de Recherche au CNRS, y al Dr. ANDRE THERON. Debemos al Dr. JOURDANE gran parte de nuestros conocimientos experimentales sobre ciclos biológicos de Trematodos, así como también la cepa de Pseudoleucochloridium procedente del Pirineo Oriental francés y los conocimientos iniciales sobre el ciclo biológico de dicho Digénido. Al Dr. THERON le debemos las sugerencias tanto técnicas y experimentales como analíticas relacionadas con la problemática de la emisión cercariana.

Tampoco debemos olvidar al Dr. CLAUDE VAUCHER, Director del Departamento de Invertebrados del Museo de Historia Natural de Ginebra (Suiza), a quién debemos la cesión de materiales sobre Brachyláimidos para estudios comparativos, así como también al Prof. Dr. FRANTISEK TENORA, Director de la Cátedra de Zoología de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Brno (Checoslovaquia), asimismo por la cesión de preparaciones y por aportarnos, en sus visitas a Barcelona, su gran experiencia en el campo de los Helmintos de Roedores y concretamente en la compleja problemática en que actualmente se encuentra sumida la sistemática de los Digénidos del género Brachylaima.

Al Catedrático Prof. Dr. EDUARDO GOÑALONS SINTES, Director del Departamento de Fisiología Animal de la Facultad de Farmacia de la Universidad de Valencia, debemos la gran ayuda recibida en cuanto a técnicas experimentales de infestación llevadas a cabo en la misma isla de Formentera para la dilucidación de la migración de Dollfusinus frontalis en el hospedador definitivo. Que estas líneas sirvan para recordar los gratos momentos de la expedición conjunta.

Asimismo, nos es muy grato poder agradecer aquí la colaboración del Dr. JOSE MARIA SELVA VALLESPINOSA, Profesor Adjunto del Departamento de Parasi-

tología de la Facultad de Farmacia de la Universidad de Barcelona, de cuya experiencia en la infestación de roedores nos hemos beneficiado en diversas ocasiones.

Con el Prof. Agr. Dr. VALENTIN SANS COMA, Director del Departamento de Zoología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Málaga, y al Dr. JOAQUIN GOSALBEZ NOGUERA, Profesor Adjunto de la Cátedra de Zoología (Vertebrados) de la Facultad de Biología de la Universidad de Barcelona, hemos compartido varias expediciones por tierras catalanas y procurado asimilar lo más posible de sus extensos conocimientos sobre Micromamíferos. Que ambos reciban aquí nuestro agradecimiento por su ayuda en la obtención y determinación de los Insectívoros y Roedores hospedadores definitivos estudiados.

Debemos agradecer sinceramente la amabilidad con que la Dra. YOLANDA MANGA GONZALEZ del Departamento de Parasitología de la Facultad de Veterinaria de la Universidad de León y el Dr. C. ALTIMIRA del Museo de Zoología de Barcelona se prestaran a determinar en calidad de especialistas los distintos Gasterópodos terrestres que hemos recolectado en la isla de Formentera.

Una inestimable ayuda para nosotros habría de representar la colaboración recibida durante gran parte de la duración de este trabajo por parte de Dña. MERCEDES GRACENEA ZUGARRAMURDI, Profesor Ayudante del Departamento de Parasitología de la Facultad de Farmacia de la Universidad de Barcelona. Que estas líneas sirvan de recuerdo a las numerosas horas compartidas en el Laboratorio.

Nuestro reconocimiento por la colaboración técnica recibida es extensible a Dña. MARGARITA COLLS DESVILAR y Dña. MARIA LUISA BRAVO RODRIGUEZ, ambas otrora alumnas internas de nuestro Departamento, así como también a Mademoiselle M.T. ALMERAS, del Departamento de Biología Animal del Centro Universitario de Perpignan.

Quisiéramos hacer referencia también a todos los Profesores Ayudantes miembros del equipo de Helmintología del Departamento, Dr. CARLOS FELIU JOSE, D. JOSE MARIA ROCAMORA RAMONET y D. FRANCISCO ROSET DE LA IGLESIA, así como también a todos los demás miembros del Laboratorio que hubieron de soportar nuestras largas experiencias y problemas consiguientes.

Nuestra gratitud se extiende también a aquellos miembros del Departamen-

to de Parasitología de la Facultad de Farmacia de la Universidad de Valencia, de los cuales hemos recibido ayuda en la última etapa de nuestros estudios y cuyas líneas de investigación se hallan íntimamente relacionadas con la de la presente Tesis Doctoral. Cabe citar en este sentido a l Prof. Ayd. D. JOSE GUILLERMO ESTEBAN SANCHIS con sus estudios sobre la Helmintofauna de Micromamíferos de las Baleares, Dña. MARIA ADELA VALERO ALEIXANDRE con su revisión sistemática de la familia Brachylaimidae, Dña. MARIA DOLORES BARGUES CASTELLO con sus estudios larvarios de la misma familia de Digénidos, y a D. FRANCISCO VALVERDE GARCIA a quién compite el estudio histopatológico de la parasitación de Gasterópodos terrestres por los mismos Trematodos.

Nos es grato reflejar nuestro agradecimiento a D. CARLOS FUSTE RICH, dibujante científico profesional de Barcelona, quién, con su ayuda técnica en la confección de los numerosos dibujos y esquemas, ha hecho posible, ya no sólo que este escrito vea la luz mucho más pronto, sino que ha contribuido decisivamente en la buena marcha y adecuada exposición de esta Tesis Doctoral.

Y para finalizar debemos decir que carecemos de palabras suficientes como para agradecer en toda su extensión la colaboración de D. ANTONIO REGUEIRO, miembro de nuestro Departamento. Sin su aportación técnica completamente desinteresada hubiese sido imposible el desarrollo del gran número de experiencias realizadas. Que por el mucho tiempo perdido en la construcción de los necesarios habitáculos para los distintos hospedadores encuentre aquí mi más sincero reconocimiento.

A ellos, y a todos los que de una forma u otra hayan contribuido a la elaboración de la presente obra, deseamos manifestarles nuestro profundo agradecimiento.

INTRODUCCION

INTRODUCCION

Muchos son los autores que han abordado en sus escritos las cuestiones del origen, evolución y filogenia de los Trematodos de la Clase Digenea e incluso intentando reflejar sus conclusiones en la taxonomía y sistemática de este grupo de Platelmintos. Por sólo citar los trabajos de los últimos años cabe mencionar a BAYLIS (1938), MANTER (1957), LA RUE (1957), WRIGHT (1960), HEYNEMAN (1960), BAER & JOYEUX (1961), CAMERON (1964), LLEWELLYN (1965), JAMES & BOWERS (1967), GINETSINKAYA (1968, 1971), BAER (1971), WRIGHT (1971), RICHARD (1971), ROHDE (1971, 1972), PEARSON (1972), CABLE (1974), NIEWIADOMSKA (1974), ODENING (1974), BAYSSADE-DUFOUR (1979), GIBSON (1981), COMBES (1982), MAILLARD (1982) y finalmente MACKIEWICZ (1982). Los problemas residen evidentemente en la lógica ausencia total de restos fósiles, por lo que todas las conclusiones de los autores no dejarán siempre de ser hipotéticas y encuadrarse dentro de la especulación. En este sentido, un análisis comparado de los trabajos anteriormente citados viene a mostrar que las mayores dificultades estriban en dilucidar qué elementos del ciclo biológico y qué caracteres de los distintos estadíos evolutivos cabe considerar como primitivos y cuáles como modernos. Así, por ejemplo, si bien la mayoría de los dichos escritos se inclinan por otorgar un mayor valor filogenético a los estadíos larvarios, y entre ellos preferentemente al estadío de cercaria, que al estadío adulto, la reciente revisión de GIBSON (1981) viene a sugerir todo lo contrario, estimando a la cercaria como una adquisición reciente para facilitar la transmisión, poniendo en duda también la validez de otros estadíos larvarios como indicadores filogenéticos e interpretando al estadío adulto como el descendiente directo del adulto ovíparo original y al cual, consecuentemente, cabe conferir el mayor significado filogenético.

De todos modos, lo que resalta de modo inmediato es la unanimidad de opiniones en relacionar el origen de los Digénidos con los Moluscos. Ello se basa, en primer lugar, en el hecho de que casi todos los ciclos biológicos conocidos de especies de Digenea ostentan Moluscos, en su inmensa mayoría Gasterópodos, como primeros hospedadores intermediarios y, en segundo lugar, en el hecho de la en general mayor especificidad mostrada por las especies de Digenea para con sus Moluscos primeros hospedadores intermediarios que para con

sus Invertebrados y Vertebrados segundos (y terceros) hospedadores intermediarios y hospedadores definitivos. Así, los Trematodos fueron originalmente parásitos de Moluscos que conquistaron a los Vertebrados mucho más tarde.

En cuanto a la adquisición de los Vertebrados en el ciclo evolutivo de los Trematodos, e independientemente del hecho de que esta inclusión del Vertebrado se efectuase por depredación de un protoadulto de vida libre (Trematodo adulto original, semejante al estadío actual de cercaria y precursor de los actuales adultos) por parte del Vertebrado o que ello tuviese lugar simplemente por la depredación del Molusco, hospedador original de un protoadulto parásito, por parte del Vertebrado (lo que implica una adquisición posterior del estadío de cercaria), se admite en general que el primer hospedador Vertebrado tuvo que ser un pez primitivo del grupo de los Teleósteos. La infestación de los peces por los Trematodos sería, pues, relativamente reciente y habría tenido lugar probablemente en el momento en que los Teleósteos sufrían su evolución explosiva, lo que les habría de permitir llegar a colonizar numerosos nichos ecológicos acuáticos, para posteriormente, y con la adquisición del estadío de metacercaria (estadío capaz de transformarse en adulto sin metamorfosis complicadas), verse posibilitada la invasión de los Vertebrados terrestres. La evolución ecológica, más que la fisiológica, de estos últimos es lo que permite explicarse la distribución de los Trematodos adultos que cabe observar en sus hospedadores en la actualidad.

En general se admite, pues, que el origen de los Digénidos debe buscarse en Moluscos y en el medio acuático, debiéndose estimar el tipo de ciclo con intervención de dos hospedadores (molusco-pez) como el más primitivo. En realidad, si se analiza los ciclos evolutivos actualmente conocidos en Digenea es de destacar inmediatamente el hecho de que la mayoría de ciclos vitales son totalmente o parcialmente acuáticos, tratándose siempre en este último caso de parcialmente acuáticos de ciclos en los que las primeras fases larvarias evolucionan siempre en un Molusco acuático y la cercaria asimismo en dicho medio líquido, siendo a nivel de los últimos estadíos de metacercaria y adulto cuando tiene lugar el tránsito al medio terrestre. Son muy pocos los Digénidos que en su evolución han colonizado el medio terrestre incluso a nivel de primer hospedador intermediario y de cercaria y, consecuentemente en todas las fases del ciclo biológico. Teniendo en cuenta además la clasificación sistemática

de estos pocos grupos de Digénidos, cabe concluir que la conquista total del medio terrestre por los Trematodos ha tenido lugar de modo independiente en los distintos grupos, todos ellos mostrando el común denominador, indudablemente lógico, de la utilización de Moluscos Gasterópodos Pulmonados terrestres del Orden Stylommatophora como primeros hospedadores intermediarios.

Tres son las familias de Digénidos que han llegado a colonizar el medio terrestre a todos los niveles evolutivos de su ciclo biológico y cuyos representantes cabe encontrar a nivel de adulto con mayor frecuencia en los Vertebrados superiores terrestres, Mamíferos y Aves. Estas tres familias de gran interés son concretamente los Dicrocoeliidae Odhner, 1910 (Plagiorchiata: Dicrocoelioidea), los Leucochloridiidae Dollfus, 1934 y los Brachylaimidae Joyeux et Foley, 1930 (Brachylaimata: Brachylaimoidea). Los Dicrocélidos son Digénidos de ciclo triheteroxeno, actuando un caracol terrestre de primer hospedador intermediario albergante de esporocistos y cercarias, un artrópodo terrestre como segundo hospedador intermediario albergante de metacercarias enquistadas, y Mamíferos y Aves como hospedadores definitivos albergantes de los estadíos adultos siempre paraentéricos (extradigestivos como hepáticos, pancreáticos, etc.). Los Leucochlorídidos son en cambio diheteroxenos, presentando un caracol terrestre como único hospedador intermediario albergante de todos los estadíos larvarios (esporocistos, cercarias y metacercarias no enquistadas) y exclusivamente Aves como hospedadores definitivos albergantes de los adultos siempre parásitos intestinales. Los Brachyláimidos por su parte son triheteroxenos, ostentando un caracol terrestre como primer hospedador intermediario albergante de esporocistos y cercarias, otro caracol terrestres como segundo hospedador intermediario albergante de metacercarias no enquistadas (se ha citado algunos casos de metacercarias enquistadas, pero el material quístico nunca es de naturaleza parasitaria sino resultante de la reacción del hospedador), y finalmente Mamíferos y Aves como albergantes de los estadíos adultos siempre parásitos del tracto digestivo (esófago, estómago e intestino), conductos de órganos y vísceras adyacentes (hígado, páncreas) e incluso raramente cavidades relacionadas (senos frontales, fosas nasales).

Los conocimientos bionómicos sobre estas tres familias de Digénidos son claramente insuficientes. Unicamente en el caso de los Leucochlorídidos, gracias a los numerosos trabajos de POJMANSKA (véase referencias bibliográficas

en la Tesis Doctoral de BAKKE, 1981) y en especial a la reciente revisión de BAKKE (1981), cabe decir que nuestros conocimientos son suficientes como para comprender su naturaleza de modo global y plasmar sus características morfo-anatómicas, biológicas, ecológicas y evolutivas en una configuración sistemática adecuada.

En el caso de los Dicrocélidos, todo intento de revisión y comprensión se enfrenta con dos problemas esenciales que son la gran variabilidad intraespecífica de los adultos y el escaso número de ciclos biológicos conocidos. Respecto a la primera cuestión, el problema es tan grande que incluso la distinción entre géneros plantea a veces innumerables problemas al basarse en caracteres de los adultos que ostentan una amplia y bien reconocida variabilidad (véase por ejemplo las distintas clasificaciones propuestas por ODENING, 1964 y YAMAGUTI, 1971). Respecto al segundo punto, los conocimientos sobre el ciclo evolutivo son tan insuficientes que aún hoy en día se sigue incluyendo dentro de una sola y misma familia de los Dicrocélidos, especies de Digénidos que presentan cercarias con cola corta y rudimentaria (cercarias microcercas) y otras especies que presentan cercarias con cola larga no bifurcada (cercarias "vitrina") (véase YAMAGUTI, 1971, 1975). A nuestro entender es evidente que unas y otras especies diferenciables por su morfotipo cercariano han de ser separadas sistemáticamente en dos familias distintas, pero no olvidamos tampoco que ello no es aún viable por cuanto la mayoría de géneros y especies no podrían ser clasificados al desconocerse por completo su morfología cercariana. Unicamente en el caso de una especie de gran interés veterinario como es Dicrocoelium dendriticum (Rudolphi, 1819) cabe observar como los estudios sobre su ciclo evolutivo y biología de sus distintos estadíos son lo suficientemente numerosos y avanzados (véase por ejemplo ALUNDA, 1982).

El caso de los Brachyláimidos es en parte similar al de los Dicrocélidos. Sin embargo, aquí la problemática que se plantea a nivel de adultos no estriba esencialmente en la variabilidad morfo-anatómica intraespecífica que cabe detectar, sino más bien en las marcadas convergencias morfológicas que muestran las distintas especies, hasta tal punto que a veces resulta difícil encontrar aquellos caracteres que nos permiten diferenciar entre unas y otras especies, por ser con frecuencia muy similares. No obstante, en lo que se refiere a los ciclos evolutivos, los Brachyláimidos incluyen distintos géneros

que, salvo algunas raras excepciones, comprenden siempre alguna o varias especies cuya biología es más o menos conocida, de tal manera que cabe decir que sus representantes constituyen una unidad familiar bien uniforme y coherente (véase MAS-COMA & GALLEGO, 1975 a). En conclusión, pues, en el caso de los Brachyláimidos los conocimientos son escasos, pero no tanto como para que un intento de revisión de la familia a todos los niveles no sea viable a relativamente corto plazo. Este fué precisamente el motivo que indujo al Prof. Dr. S. MAS-COMA a iniciar, en su día en el Departamento de Parasitología de la Facultad de Farmacia de la Universidad de Barcelona y más tarde en el Departamento de Parasitología de la Facultad de Farmacia de la Universidad de Valencia, una línea de investigación que comprende en la actualidad trabajos de índole diversa destinados a proporcionar la base suficiente y necesaria para poder llevar a cabo la antedicha revisión de la familia. De un modo más concreto, los aludidos estudios actualmente en desarrollo versan sobre los siguientes aspectos: a) morfo-anatomía de los adultos, sistemática, evolución y filogenia; b) ciclos evolutivos y morfo-anatomía de los estadios larvarios; c) ecología general de los ciclos; d) evolución a nivel de hospedadores intermediarios, concretamente dilucidación de las generaciones de esporocistos, cercariogénesis, vias de salida y entrada seguidas por las cercarias, y degeneración de esporocistos; e) cronobiología de la emisión cercariana; f) naturaleza y evolución del aparato sensorial a lo largo de los distintos estadíos larvarios y adulto, mediante microscopía óptica (preparaciones de quetotaxia), de barrido y electrónica; g) histopatologías inducidas a nivel de moluscos primer y segundos hospedadores intermediarios; h) reaccciones inmunológicas desencadenadas en los moluscos hospedadores intermediarios; i) espermatogénesis y ovogénesis en adultos; j) cultivo <u>in vitro</u> de adultos a partir de metacercarias.

La presente obra es la primera de las monografías en cuestión que ve la luz. Su finalidad es la de contribuir al conocimiento de la biología y ecología de los Digénidos representantes de la familia Brachylaimidae, mediante el estudio detallado del ciclo vital y de la evolución de los estadíos larvarios y adulto de distintas especies parásitas de Mamíferos (Insectívoros y Roedores) y la revisión de cuantos datos sobre biología y ecología de Brachyláimidos cabe encontrar en la literatura publicada hasta la fecha.

Para ello hemos procedido a efectuar la exposición del tratado siguiendo una división en cuatro grandes capítulos.

El primer capítulo lo hemos destinado a la exposición detallada de los materiales analizados y de los métodos y técnicas empleados en el estudio. En el primer subcapítulo escindimos el tratado del material según se trate de materiales parasitológicos, estadíos larvarios y adultos, o de materiales hospedadores, Gasterópodos hospedadores intermediarios y Micromamíferos hospedadores definitivos. La exposición de la metodología se escinde en distintos apartados referentes a las técnicas mastozoológicas, malacológicas, helmintológicas y experimentales de infestación.

El segundo capítulo versa sobre los antecedentes, concretamente los conocimientos actuales sobre biología y ecología de Brachylaimidae existentes en la bibliografía. Tras una introducción general sobre la familia en lo que se refiere a sistemática y taxonomía, espectro de hospedadores definitivos, distribución geográfica y biología y ecología, se lleva a cabo una revisión resumida de los distintos ciclos evolutivos conocidos en especies de las subfamilias Brachylaiminae Joyeux et Foley, 1930 y Panopistinae Yamaguti, 1958. Dicha revisión tiene por fin establecer la base de comparación necesaria para entender y asimilar la extensión y transcendencia de nuestras aportaciones personales y para poder realizar la correspondiente discusión global y extraer las conclusiones finales generales.

El tercer capítulo concierne a la exposición de nuestros trabajos parasitológicos, llevados a cabo tanto en la Naturaleza como experimentalmente en el Laboratorio, y que constituyen nuevas aportaciones sobre la biología y ecología de especies de la familia Brachylaimidae. Este extenso capítulo se ha dividido en cuatro grandes subcapítulos que comprenden los tratados individualizados de los ciclos evolutivos dilucidados de las especies Brachylaima ruminae n. sp., Brachylaima spp. (que incluye Brachylaima sp. I, Brachylaima sp. II y Brachylaima sp. III), Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. y finalmente Dollfusinus frontalis. Cada uno de estos ciclos evolutivos es expuesto en tres grandes apartados referentes a la biología, incluyendo la evolución en cada uno de los tres hospedadores del ciclo, a la ecología y por último una discusión individualizada sobre la clasificación sistemática de la especie estudiada, comparación de resultados, especificidad y espectro de hos-

pedadores y distribución geográfica de la misma, para añadir finalmente las correspondientes conclusiones del estudio del ciclo evolutivo en cuestión.

Finalizamos esta monografía mediante un cuarto y último capítulo que a modo de colofón va destinado a efectuar la discusión global de los trabajos efectuados y su comparación con los antecedentes bibliográficos y a exponer las conclusiones generales finales.

CAPITULO PRIMERO

MATERIAL Y METODOS

1.- MATERIAL Y METODOS

1.1.- MATERIAL

Se distinguirá en este apartado entre el material propiamente parasitológico y el material constituido por los hospedadores de los Trematodos estudiados, tanto intermediarios como definitivos.

1.1.1.- MATERIAL PARASITOLOGICO

El material parasitológico incluye todas aquellas formas parásitas, tanto larvarias como adultas, que han sido estudiadas en la dilucidación de los ciclos biológicos de Trematodos pertenecientes a la familia Brachylaimidae.

Hablaremos aquí de material recolectado en la Naturaleza y de material obtenido experimentalmente.

1.1.1.1.- MATERIALES RECOLECTADOS EN LA NATURALEZA

Se indicará en este apartado todas aquellas formas parásitas estudiadas en el Laboratorio las cuales se hallaban parasitando al hospedador correspondiente en el momento de la captura de este último en la Naturaleza. Se detallará en cada caso a que género de Brachyláimido pertenece, así como la especie del hospedador junto a su lugar de captura.

1.1.1.1.1.- ESPOROCISTOS

Los esporocistos constituyen el segundo estadío larvario en la evolución de los ciclos biológicos de Brachyláimidos, siendo el miracidio el primero.

Esta forma larvaria se halla parasitando al primer hospedador intermediario, que junto al segundo hospedador intermediario y hospedador definitivo componen la base para el desarrollo de ciclos biológicos triheteroxenos,

propios de los Brachyláimidos.

Los primeros hospedadores intermediarios que albergan los esporocistos de los distintos géneros pertenecientes a la familia Brachylaimidae los constituyen Gasterópodos Pulmonados terrestres. La localización interna de los esporocistos en los Gasterópodos es fundamentalmente el hepatopáncreas o glándula digestiva, pudiéndose alcanzar la gónada y el tracto digestivo en casos de una infestación masiva.

Se indica a continuación cuales son los géneros y especies de la familia de Digénidos en estudio en los que se ha analizado el estadío larvario de esporocisto. Se especifica, asimismo, las especies de Gasterópodos que actúan como primeros hospedadores intermediarios en cada caso y la localidad de donde proceden.

BRACHYLAIMA RUMINAE N. SP.

Esporocistos encontrados en Gasterópodos recolectados en la isla de Formentera (Islas Pitiusas), perteneciendo a la siguiente especie:

- Rumina decollata (Linnaeus, 1758)

BRACHYLAIMA SP. I

Esporocistos encontrados en Gasterópodos recolectados en la isla de Formentera, perteneciendo a la siguiente especie:

- Theba pisana (Müller, 1774)

BRACHYLAIMA SP. II

Esporocistos encontrados en Gasterópodos recolectados en la isla de Formentera, perteneciendo a la siguiente especie:

- Theba pisana (Müller, 1774)

BRACHYLAIMA SP. III

Esporocistos encontrados en Gasterópodos recolectados en la isla de For-

mentera, perteneciendo a la siguiente especie:

- Otala (Otala) punctata (Müller, 1774)

PSEUDOLEUCOCHLORIDIUM PERICARDICUM N. SP.

Esporocistos encontrados en Gasterópodos recolectados en el Pirineo Oriental, concretamente en la población francesa de Estavar, muy próxima a Llivia (La Cerdaña), y que pertenecen a la siguiente especie:

- Cepaea hortensis (Müller, 1774)

DOLLFUSINUS FRONTALIS BIOCCA ET FERRETTI, 1958

Esporocistos encontrados en Gasterópodos recolectados en la isla de Formentera, perteneciendo a las siguientes especies:

- Trochoidea (Xeroplexa) caroli (Dohrn et Heynemann, 1862)
- Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana (Hidalgo, 1869)

1.1.1.1.2.- CERCARIAS

Los esporocistos cuando son maduros contienen en su interior las cercarias completamente formadas, las cuales salen por sus propios medios del interior del Gasterópodo hospedador de esporocistos al medio externo. Una vez libres, reptan por el sustrato en busca de un segundo hospedador intermediario en unas condiciones de humedad adecuadas.

Las cercarias constituyen el único estadío evolutivo en los ciclos de Trematodos Brachyláimidos que posee una fase de vida libre y actúa previamente a la infestación del segundo hospedador intermediario.

Las especies de Brachyláimidos en las que se ha estudiado la fase larvaria de cercaria son las mismas que las indicadas en el apartado anterior con respecto a los esporocistos. Asimismo, los Pulmonados emisores de cercarias, a partir de los cuales se ha obtenido el material necesario en cada caso para el estudio del estadío evolutivo de cercaria, coinciden evidentemente con aquellas detalladas en el apartado anterior.

1.1.1.1.3.- METACERCARIAS

Las cercarias, una vez han contactado con el segundo hospedador intermediario, penetran en él parasitándolo y evolucionando hasta metacercaria infestante. En el caso de los Brachyláimidos, pueden actuar como segundos hospedadores intermediarios distintas especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres en el transcurso del ciclo de una misma especie de Digénido, incluyendo la especie que actúa como primer intermediario.

La localización de las metacercarias de Brachyláimidos en el segundo hospedador la constituye la glándula renal y la cavidad pericárdica principalmente. También pueden encontrarse en las glándulas pédeas y glándulas salivares con menor frecuencia e incluso pueden aparecer en el pie en forma enquistada.

A continuación se indica aquellas especies de Brachyláimidos en las que se ha estudiado la forma larvaria de metacercaria así como los hospedadores que intervienen en cada caso como segundos intermediarios junto con el lugar de captura.

BRACHYLAIMA RUMINAE N. SP.

Las metacercarias de esta especie se hallan parasitando principalmente el riñón del Gasterópodo hospedador intermediario aunque también, con menor frecuencia, las glándulas pédeas.

Los Gasterópodos que albergaban metacercarias de esta especie han sido recolectados en la isla de Formentera y pertenecen a las siguientes especies:

- Rumina decollata (Linnaeus, 1758)
- Milax gagates (Draparnaud, 1801)

BRACHYLAIMA SPP. (SP. I, SP. II, SP. III)

Al igual que en la especie anterior las metacercarias parasitan el riñón y glándulas pédeas del Gasterópodo segundo hospedador intermediario.

Los Gasterópodos albergantes de metacercarias de Brachylaima Spp. han sido recolectados en la isla de Formentera y pertenecen a las siguientes especies:

- Otala (Otala) punctata (Müller, 1774)
- Eobania vermiculata (Müller, 1774)
- Theba pisana (Müller, 1774)
- Caracollina lenticula (Férussac, 1821)
- Cernuella (Cernuella) virgata (Da Costa, 1778)
- Trochoidea (Xeroplexa) caroli (Dohrn et Heynemann, 1862)
- Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana (Hidalgo, 1869)
- Cochlicella conoidea (Draparnaud, 1801)

PSEUDOLEUCOCHLORIDIUM PERICARDICUM N. SP.

Las metacercarias de esta especie se hallan parasitando la cavidad pericárdica de los Gasterópodos segundos hospedadores intermediarios.

Los Gasterópodos que albergaban metacercarias de esta especie han sido recolectados en el Pirineo Oriental, concretamente en la población francesa de Estavar próxima a Llivia (La Cerdaña), y pertenecen a las siguientes especies:

- Cepaea hortensis (Müller, 1774)
- Euomphalia strigella (Draparnaud, 1801)

DOLLFUSINUS FRONTALIS BIOCCA ET FERRETTI, 1958

Las metacercarias de este Digénido se encuentran parasitando la cavidad pericárdica de los Gasterópodos segundos hospedadores intermediarios.

Los Gasterópodos albergantes de metacercarias de esta especie han sido recolectados en la isla de Formentera y pertenecen a las siguientes especies:

- Trochoidea (Xeroplexa) caroli (Dohrn et Heynemann, 1862)
- Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana (Hidalgo, 1869)
- Cernuella (Cernuella) virgata (Da Costa, 1778)
- Eobania vermiculata (Müller, 1774)
- Milax gagates (Draparnaud, 1801)

1.1.1.1.4.- ADULTOS

Los hospedadores definitivos adquieren las formas adultas de los Trematodos por ingestión del caracol segundo hospedador intermediario parasitado por metacercarias infestantes. Estas metacercarias evolucionan a adultos grávidos una vez establecidas en el órgano del hospedador que constituye su microhábitat habitual. La mayoría de los adultos de las especies de Trematodos pertenecientes a la familia Brachylaimidae tienen como localización final el tracto digestivo, y glándulas anejas al mismo, del hospedador, y excepcionalmente las fosas nasales y senos frontales del mismo.

En el caso que nos ocupa estos hospedadores definitivos son Micromamíferos (Insectívoros y Roedores).

Las especies de Brachyláimidos en las que se ha estudiado sus formas adultas, recolectadas en la Naturaleza, quedan expuestas a continuación, así como las especies de Micromamíferos hospedadores definitivos y los lugares de procedencia.

BRACHYLAIMA RUMINAE N. SP.

Los adultos de esta especie se encuentran parasitando el intestino delgado del hospedador definitivo y siempre a nivel duodenal del mismo.

Los Micromamíferos detectados como hospedadores definitivos de este Digénido han sido recolectados en la isla de Formentera y pertenecen a las siguientes especies:

- Eliomys quercinus ophiusae Thomas, 1925
- Rattus rattus Linnaeus, 1758
- Mus musculus Linnaeus, 1758

BRACHYLAIMA SPP. (SP. I, SP. II, SP. III)

Los adultos de estas especies se hallan parasitando el intestino delgado a nivel duodenal del hospedador definitivo.

Los Micromamíferos detectados como hospedadores definitivos de estos Di-

génidos han sido recolectados en la isla de Formentera y pertenecen a las siguientes especies:

- Eliomys quercinus ophiusae Thomas, 1925
- Rattus rattus Linnaeus, 1758
- Mus musculus Linnaeus, 1758

PSEUDOLEUCOCHLORIDIUM PERICARDICUM N. SP.

Los adultos de esta especie parasitan el intestino grueso de los Micromamíferos hospedadores definitivos.

Los Micromamíferos que han sido detectados como hospedadores definitivos de esta especie han sido capturados en diferentes enclaves de la Región Catalana y pertenecen a las siguientes especies:

- Sorex araneus Linnaeus, 1758
- Sorex minutus Linnaeus, 1776
- Neomys fodiens Pennant, 1771
- Crocidura russula Hermann, 1780

DOLLFUSINUS FRONTALIS BIOCCA ET FERRETTI, 1958

Los adultos de esta especie ocupan dentro del hospedador definitivo un microhábitat muy particular, concretamente las fosas nasales y los senos frontales (este último sólo en el caso del erizo).

Los Micromamíferos detectados como hospedadores definitivos de esta especie han sido capturados en la isla de Formentera y pertenecen a las especies siguientes:

- Erinaceus (Aethechinus) algirus cf. vagans Thomas, 1901
- Eliomys quercinus ophiusae Thomas, 1925
- Rattus rattus Linnaeus, 1758

1.1.1.2.- MATERIALES OBTENIDOS EXPERIMENTALMENTE

Incluiremos en estos materiales todas aquellas formas parásitas, tanto larvarias como adultas, que han sido conseguidas por infestación experimental de los distintos hospedadores en el Laboratorio.

Se indicará, asimismo, a que especie de Brachyláimido pertenecen estas formas parásitas y en que especies de hospedadores infestados experimentalmente se han desarrollado.

1.1.1.2.1.- ESPOROCISTOS

Para conseguir esporocistos experimentales de cualquier especie de Brachyláimido se ha de proceder a la infestación experimental de aquellas especies de Gasterópodos Pulmonados que se cree pueden actuar como primer hospedador intermediario. La técnica de infestación consiste en hacer que el caracol ingiera los huevos del Trematodo que han sido obtenidos de formas adultas grávidas del parásito. Estas técnicas de infestación experimental serán comentadas con detalle en el apartado correspondiente al capítulo de metodología.

En concreto, se logró aislar esporocistos experimentales en el hepatopáncreas de una sóla de las especies de Brachyláimidos estudiadas que se comenta a continuación.

BRACHYLAIMA RUMINAE N. SP.

Se ha conseguido aislar esporocistos experimentales de este Digénido en el hepatopáncreas de la especie de Gasterópodo Pulmonado siguiente:

- Rumina decollata: fueron utilizados ejemplares procedentes de la isla de Formentera, de Estartit (Costa Catalana) y crías nacidas y mantenidas en el Laboratorio descendientes a su vez de caracoles de Formentera.

1.1.1.2.2.- CERCARIAS

Las cercarias experimentales de Digénidos Brachyláimidos han sido obtenidas a partir de esporocistos, asimismo experimentales, maduros y emisores de cercarias. El Gasterópodo que ha sido infestado experimentalmente, mediante huevos del Digénido, alberga estos esporocistos productores de cercarias.

Las especies de Brachyláimidos en los que se ha conseguido aislar y analizar cercarias experimentales son las mismas pues que aquellas en las que se obtuvo esporocistos experimentales. En nuestro caso sólo se consiguió este fin en una sola especie de Brachyláimido ya detallada en el apartado anterior.

1.1.1.2.3.- METACERCARIAS

En la obtención de metacercarias experimentales, el punto de partida lo constituye el poseer de antemano un caracol emisor de cercarias, pudiéndo ser estas últimas de infestación natural o experimental.

Mediante técnicas de infestación concretas, que serán detalladas más adelante, se intenta ensayar la infestación en distintas especies de Gasterópodos, posibles hospedadores intermediarios, a partir de las cercarias emitidas por los caracoles emisores que constituyen el punto de partida. Los Gasterópodos que logran desarrollar en su organismo la forma parásita de metacercaria demuestran su capacidad para actuar como segundos hospedadores intermediarios de aquella especie de Trematodo que se esté estudiando.

Las especies de Brachyláimidos en las que se ha estudiado la forma larvaria de metacercaria conseguida experimentalente así como las especies de Gasterópodos infestados experimentalmente por la misma serán detalladas a continuación.

BRACHYLAIMA RUMINAE N. SP.

A partir de cercarias emitidas por Gasterópodos de la especie Rumina decollata procedentes de la isla de Formentera, donde ya se hallaban parasitados por esporocistos de este Digénido, se consiguió aislar metacercarias in-

festantes en el riñón y glándulas pédeas de las especies de Gasterópodos siguientes:

- Rumina decollata: ejemplares nacidos y criados en el Laboratorio descendientes de ejemplares procedentes de la isla de Formentera;
- Otala (Otala) punctata: ejemplares procedentes de la isla de Formentera;
- Eobania vermiculata: ejemplares procedentes de la isla de Formentera;
- Theba pisana: ejemplares procedentes de Formentera;
- Trochoidea (Xeroplexa) caroli: ejemplares procedentes de Formentera.

BRACHYLAIMA SP. III

El Gasterópodo Pulmonado emisor de cercarias punto de partida del ensayo de infestación fué un ejemplar de la especie Otala (Otala) punctata procedente de Formentera donde se hallaba ya parasitado por esporocistos de este Digénido.

Se consiguió aislar metacercarias infestantes en el riñón de la siguiente especie de Gasterópodo:

- Helix (Cryptomphalus) aspersa Müller, 1774: ejemplares nacidos y criados en el Laboratorio descendientes de ejemplares procedentes de los alrededores de Barcelona ciudad.

PSEUDOLEUCOCHLORIDIUM PERICARDICUM N. SP.

A partir de cercarias emitidas por Gasterópodos de la especie Cepaea hortensis procedentes de Estavar (La Cerdaña, Pirineo Oriental), donde ya se hallaban parasitados por esporocistos, se consiguió aislar metacercarias experimentalmente inmaduras en la cavidad pericárdica de la siguiente especie de Gasterópodo:

- Cepaea hortensis: ejemplares procedentes de Estavar (La Cerdaña, Pirineo Oriental).

DOLLFUSINUS FRONTALIS BIOCCA ET FERRETTI, 1958

Las especies de Gasterópodos emisores de cercarias que constituyeron el punto de partida del ensayo de infestación fueron Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana, recolectadas en la isla de Formentera donde se hallaban ya parasitadas por esporocistos del Digénido.

Se consiguió aislar metacercarias infestantes experimentales en la cavidad pericárdica de la especie de Gasterópodo siguiente:

- Helix (Cryptomphalus) aspersa: ejemplares nacidos y criados en el Laboratorio, descendientes de ejemplares procedentes de los alrededores de Barcelona ciudad.

1.1.1.2.4.- ADULTOS

Los adultos de algunas de las especies de Brachyláimidos estudiadas han sido aislados de Micromamíferos que habían sido infestados experimentalmente mediante metacercarias infestantes de dichas especies que a su vez provenían, en su mayoría, también de infestaciones experimentales de Gasterópodos mediante cercarias.

Se ha llevado a cabo intentos de infestación de distintas especies de Micromamíferos, según técnicas que se detallarán posteriormente en su apartado correspondiente, con metacercarias de todos los Digénidos estudiados. En concreto, se logró aislar adultos experimentales en las especies que se indican a continuación.

BRACHYLAIMA RUMINAE N. SP.

A partir de metacercarias infestantes obtenidas experimentalmente en Gasterópodos de la especie Rumina decollata (ejemplares nacidos y criados en el Laboratorio descendientes de caracoles de Formentera, así como ejemplares

procedentes de Estartit) se consiguió aislar experimentalmente individuos adultos de este Digénido en el duodeno de las siguientes especies de Micromamíferos:

- Eliomys quercinus ophiusae: ejemplares procedentes de la isla de Formentera;
- Rattus rattus: ejemplares albinos de Laboratorio;
- Mus musculus: ejemplares procedentes de una cepa salvaje mantenida en el Laboratorio.

BRACHYLAIMA SP. I

A partir de metacercarias infestantes obtenidas experimentalmente en caracoles de la especie Otala (Otala) punctata (ejemplares procedentes de la isla de Formentera) se infestó experimentalmente con éxito, consiguiéndose la fase de adulto a nivel duodenal del hospedador definitivo, la siguiente especie de Micromamífero:

- Mus musculus: ejemplares procedentes de una cepa salvaje mantenida en el Laboratorio.

BRACHYLAIMA SP. III

En este caso se partió de metacercarias infestantes obtenidas experimentalmente en el Gasterópodo Helix (Cryptomphalus) aspersa (ejemplares nacidos y criados en el Laboratorio descendientes de caracoles de los alrededores de Barcelona ciudad). Se obtuvo individuos adultos, por infestación experimental del hospedador definitivo, en la siguiente especie de Micromamífero:

- Mus musculus: ejemplares procedentes de una cepa salvaje mantenida en el Laboratorio.

1.1.2.- ESPECIES HOSPEDADORAS ESTUDIADAS

A continuación se pasa a exponer las características principales de los

distintos hospedadores que intervienen en los ciclos evolutivos de todas las especies de Brachyláimidos analizadas en el presente estudio, con el fin de proporcionar unos conocimientos imprescindibles para poder comprender mejor los condicionantes que ellos representan en la evolución de los Digénidos estudiados.

Se incluye en este apartado todas aquellas especies posibles hospedadoras que pueden actuar en la Naturaleza como tales en el desarrollo de los distintos ciclos analizados, así como aquellas otras especies que son capaces de desempeñar el papel de hospedador de una forma experimental en el Laboratorio.

Según la naturaleza de los hospedadores distinguiremos por un lado los Gasterópodos Pulmonados terrestres, que constituyen los primeros y segundos hospedadores intermediarios en la evolución de los ciclos de especies de Brachyláimidos en general, y, por otro lado, los Micromamíferos que a su vez actúan como hospedadores definitivos habituales en Digénidos de la familia Brachylaimidae.

1.1.2.1.- HOSPEDADORES INTERMEDIARIOS: GASTEROPODOS

Los primeros y segundos hospedadores intermediarios en los ciclos evolutivos de Brachyláimidos son siempre Moluscos de la Clase Gastropoda, Subclase Pulmonata, Orden Stylommatophora, todos ellos terrestres.

Las especies que en nuestro trabajo han sido estudiadas tanto en la Naturaleza como en el Laboratorio se distribuyen sistemáticamente del siguiente modo:

O. Stylommatophora
  Fam. Helicidae
    Subfam. Helicinae
      Tribu Heliceae
        Gen. Otala Schuhmacher, 1817
          Otala (Otala) punctata (Müller, 1774)
        Gen. Eobania Hesse, 1973
          Eobania vermiculata (Müller, 1774)

Gen. Theba Risso, 1826

Theba pisana (Müller, 1774)

Gen. Cepaea Held, 1837

Cepaea hortensis (Müller, 1774)

Gen. Helix Linnaeus, 1758

Helix (Cryptomphalus) aspersa Müller, 1774

Subfam. Hygromiinae

Gen. Euomphalia Westerlund, 1889

Euomphalia strigella (Draparnaud, 1801)

Subfam. Helicodontinae

Gen. Caracollina Beck, 1837

Caracollina lenticula (Férussac, 1821)

Subfam. Helicellinae

Tribu Helicelleae

Gen. Cernuella Schlüter, 1838

Cernuella (Cernuella) virgata (Da Costa, 1778)

Gen. Trochoidea T. Brown, 1827

Trochoidea (Xeroplexa) caroli (Dohrn et Heynemann, 1862)

Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana (Hidalgo, 1869)

Subfam. Cochlicellinae

Gen. Cochlicella Férussac, 1821

Cochlicella conoidea (Draparnaud, 1801)

Fam. Subulinidae

Subfam. Rumininae

Gen. Rumina Risso, 1826

Rumina decollata (Linnaeus, 1758)

Fam. Milacidae

Subfam. Milacinae

Gen. Milax Gray, 1855

Milax gagates (Draparnaud, 1801)

La clasificación que acabamos de apuntar sigue las grandes directrices marcadas dentro del grupo malacológico en cuestión por GIUSTI (1970), FORCART (1976) y ZILCH (1959/60).

1.1.2.1.1.- FAMILIA HELICIDAE

Las especies de Helícidos que pasamos a tratar a continuación son las siguientes:

A) OTALA (OTALA) PUNCTATA (MÜLLER, 1774)

MATERIAL ANALIZADO

Formentera (Islas Pitiusas:

- *Ca'n Campanich:* 9 ejemplares, octubre 1978; 9 ejemplares, octubre 1981;
- *Ca'n Carlos:* 18 ejemplares, octubre 1978; 9 ejemplares, octubre 1981;
- *Ca'n Campanich + Ca'n Carlos:* 10 ejemplares, octubre 1976; 23 ejemplares, octubre 1979.

Se trata de un Helícido de gran tamaño provisto de una concha muy dura, deprimida y globulosa, algo convexa por la parte superior y abombada por la parte inferior. Presenta la concha de cinco a seis vueltas poco convexas de crecimiento bastante regular, la última hinchada y descendiente. La boca es muy oblícua, oblonga transversalmente, con labio reforzado blanco y boca de castaño a castaño muy oscuro en su interior. El peristoma no es contínuo y presenta unos bordes reunidos por un callo. El ombligo es nulo y la sutura poco marcada.

La concha presenta una coloración grisácea o castaña, con pequeñas pintas blancas y generalmente con cuatro bandas o más, dos por la parte superior y dos por la parte inferior de color castaño oscuro, generalmente incipientes, subiendo hasta la mitad de la última vuelta.

Es una especie propia del Levante español, llegando hasta Rosellón y el Norte de Africa, prefiriendo la costa y los lugares secos. Vive sobre el tronco de los árboles, parras o sobre los muros en seco. Se trata de un Gasterópodo muy común en todas las Baleares (GASULL, 1965). En estas islas sus dimensiones oscilan entre 28-39 mm de diámetro y 19-25 mm de altura.

En Formentera está extendida por toda la isla, si bien no es una especie

muy frecuente (GASULL, 1965). En las otras islas de las Baleares también es citada además por AGUILAR-AMAT (1933), BOFILL i POCH & AGUILAR-AMAT (1924), JAECKEL (1952, 1954) y JAECKEL & PLATE (1964).

B) EOBANIA VERMICULATA (MÜLLER, 1774)

MATERIAL ANALIZADO

Formentera (Islas Pitiusas):

- *Ca'n Campanich:* 34 ejemplares, octubre 1978; 39 ejemplares, octubre 1981;
- *Ca'n Carlos:* 3 ejemplares, octubre 1975; 50 ejemplares, octubre 1976; 19 ejemplares, octubre 1978; 17 ejemplares, octubre 1981;
- *Ca'n Campanich + Ca'n Carlos:* 55 ejemplares, octubre 1979.

Esta especie presenta una concha sólida, globulosa, de espira deprimida, muy convexa por encima e hinchada por debajo. Presenta de cinco a seis vueltas bastante convexas, de crecimiento regular, la última grande y redondeada; suturas medianas salvo la última bien marcada. La boca es muy oblícua, ovalada transversalmente, blanca interiormente, con peristoma discontínuo, con labio blanco fuerte y un refuerzo en el lado columelar. El ombligo está cubierto enteramente.

La concha es opaca y está finamente estriada, especialmente en la parte superior. La coloración de la misma es variable, de leonado a castaño oscuro, en cinco bandas, tres superiores y dos inferiores. Las bandas superiores están fuertemente todas unidas, aunque a veces lo están sólo algunas. Las bandas inferiores desaparecen en ocasiones.

Se trata de una especie de tamaño relativamente grande dentro de los Helícidos, oscilando en el diámetro de 21 a 33 mm y en la altura de 16 a 26 mm.

Eobania vermiculata es una especie circummediterránea muy común y abundante en las Baleares. Puede presentar una ecología de límites más bien amplio, habitando en campos, jardines y tierras cultivadas. En Italia ha sido citada en el Archipiélago Toscano por SACCHI (1957) y GIUSTI (1970).

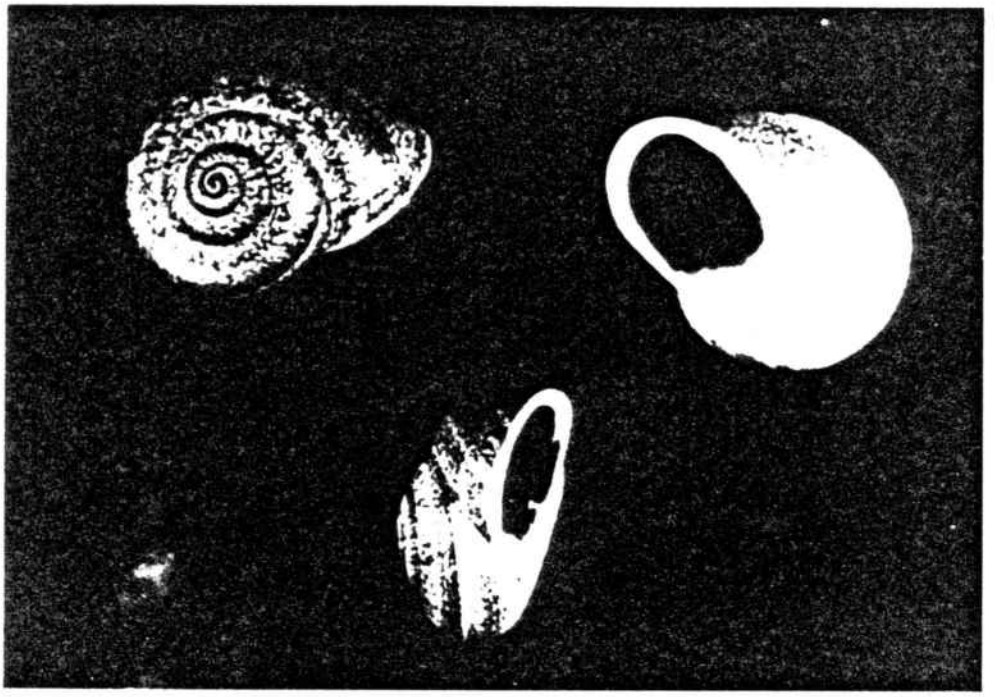


Fig. 1.- Otala (Otala) punctata: ejemplares procedentes de la isla de Formentera. x

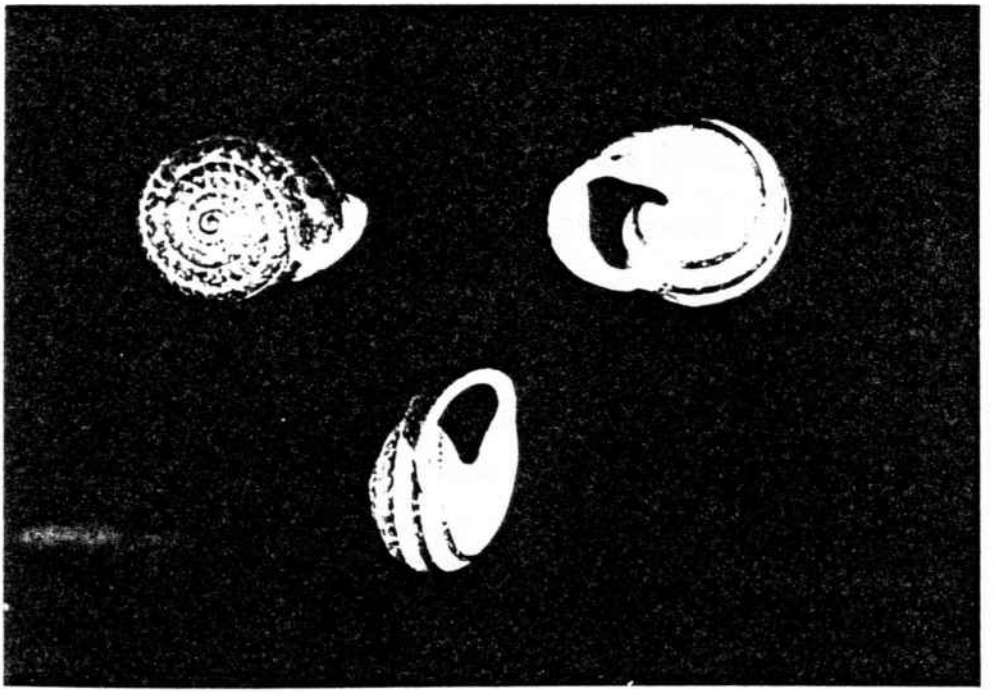


Fig. 2.- Eobania vermiculata: ejemplares procedentes de la isla de Formentera. x 1,5.

Siguiendo el criterio de GASULL (1965), en las Baleares se extiende junto a otra especie de Helícido, Trochoidea (Xeroplexa) caroli, por zonas de garriga, zonas de monte bajo o matorral, muy seco, con poca elevación sobre el nivel del mar, muy uniformes de flora y poca tierra vegetal.

En la isla de Formentera se encuentra distribuida por toda la isla. Se la puede hallar preferentemente bajo grandes piedras, generalmente en número escaso debajo de cada piedra, sobre todo junto a muros de piedras rodeando a campos de cultivo.

Esta especie ha sido citada en las Baleares por GASULL (1965), BOFILL i POCH & AGUILAR-AMAT (1924), AGUILAR-AMAT (1933), JAECKEL (1952, 1954) y SACCHI (1954) entre otros. SACCHI (1957) y GIUSTI (1970) la encuentran en el Archipiélago Toscano (Italia) y efectúan un estudio completo sobre su genitalia.

C) THEBA PISANA (MÜLLER, 1774)

MATERIAL ANALIZADO.

Formentera (Islas Pitiusas):

- *Ca'n Campanich:* 18 ejemplares, octubre 1976; 391 ejemplares, octubre 1978; 640 ejemplares, octubre 1981;
- *Ca'n Carlos:* 161 ejemplares, octubre 1978;
- *Ca'n Campanich + Ca'n Carlos:* 510 ejemplares, octubre 1979;
- *Es Caló:* 29 ejemplares, octubre 1981;
- *Ca'n Marí:* 75 ejemplares, octubre 1975; 207 ejemplares, octubre 1976; 1 ejemplar, octubre 1978.

Este Helícido presenta una concha ventruda, semisólida, con seis vueltas de crecimiento regular, hinchadas, con marcada sutura, siendo la última redondeada. La abertura es casi recta, redondeada-ovalada, con peristoma sencillo, un poco reflejo junto al ombligo y con reborde interior rosado. El ombligo es muy pequeño. Las vueltas apicales son lisas y presentan una fina estriación irregular que cubre toda la concha.

La concha es brillante y de coloración variable, de blanca a marfil amarillento, y con gran variedad de dibujo en forma de rayas espirales o fajas, sustituidas éstas a veces por flamulaciones y otras veces interrumpidas. Sus dimensiones oscilan entre 16-23 mm de diámetro y 12-17,5 mm de altura.

El animal está provisto de una mandíbula con numerosas costillas aplanadas; pene corto, hinchado, con epifalo y un flagelo corto; sin músculo retractor; glándulas de mucus en número de tres pares; más abajo en la vaina está inserto un saco ciego que no contiene dardo, aunque aparentemente representa un saco (HAAS, 1929).

Se trata de una especie común en toda la costa ibero-atlántica hasta las islas Británicas y extendida por todo el Mediterráneo. Es muy frecuente en las Baleares, viviendo en los cultivos y ambientes rurales, sobre los árboles y muros, colonizando también las regiones dunícolas y las playas (GASULL, 1965). En estas zonas arenosas presenta una superficie maleada irregular con las conchas desprovistas de conquiolina por la corrosión de la misma arena. Son formas muy resistentes.

En la isla de Formentera cabe encontrarla por todas partes, tanto en biotopos húmedos, debajo de las grandes piedras o en la vegetación, como en playas y dunas adosada a Gramíneas.

En las Islas Baleares ha sido detectada y estudiada esta especie por BOFILL i POCH & AGUILAR-AMAT (1924), AGUILAR-AMAT (1933), JAECKEL (1952, 1954), SACCHI (1954) y GASULL (1965) entre otros.

GITTENBERGER, BACKHUYS & RIPKEN (1970) detectan y estudian esta especie en Holanda.

D) CEPAEA HORTENSIS (MÜLLER, 1774)

MATERIAL ANALIZADO

Pirineo Oriental:

- *Estavar (La Cerdaña):* 150 ejemplares, 5.VIII.1979; 237 ejemplares, 9.IX.1981.

Esta especie presenta una concha muy globulosa, con el ombligo completamente cerrado en los individuos adultos. La concha consta de cinco vueltas muy convexas de crecimiento rápido, siendo la última vuelta muy grande y redondeada en la periferia y bastante descendiente hacia la abertura. La sutura es bastante profunda y el ápice es obtuso y liso. La boca es transversalmente ovalada y oblícua. El peristoma es discontínuo, algo reflejado, con un fuerte labio interno casi siempre blanco, reforzado sobre todo en su parte basal y en el borde columelar que recubre el ombligo.

La concha es fina y brillante y está finamente estriada. La coloración de la misma es muy variable: el fondo generalmente es amarillo, a veces parduzco o verdoso, mientras que ejemplares que tienen la concha delgada, algunas veces son anaranjados.

Los ejemplares que tienen un color uniforme son muy comunes, pero a menudo la concha está adornada con 1 a 5 fajas pardas, negras o hialinas en caso de individuos albinos. El peristoma se muestra generalmente blanco y más raramente rosado o castaño. Sus dimensiones suelen oscilar entre 15-25 mm de diámetro y 12-22 mm de altura.

El animal presenta en su mayoría, una coloración gris verdosa. La mandíbula está provista de 2-4 costillas que sobresalen de los bordes y la rádula presenta el diente central unicuspidado.

El aparato genital consta de un par de glándulas multifidas que se dividen cada una en 3-5 ramas fusiformes,ensanchadas en su extremidad libre; el saco del dardo conteniendo un dardo cuya base es claviforme y en su extremo lleva cuatro varillas longitudinales, colocadas simétricamente y rectas; el pene es corto, el epifalo muchas veces es más largo y está provisto de un flagelo muy esbelto, el cual es más largo que el pene y el epifalo juntos; la glándula del albumen es estrecha, larga y en forma de lengua; la bolsa copulatriz es redondeada, pequeña y con un largo conducto seminal provisto de un divertículo rudimentario (ADAM, 1960).

Los huevos tienen una forma ovalada y un diámetro de unos 3 mm. La cubierta externa es opaca y de naturaleza calcárea. Estos huevos son puestos en verano y otoño y se desarrollan en 2 ó 3 semanas. Los jóvenes pasan a adultos hacia el final de su primer año.

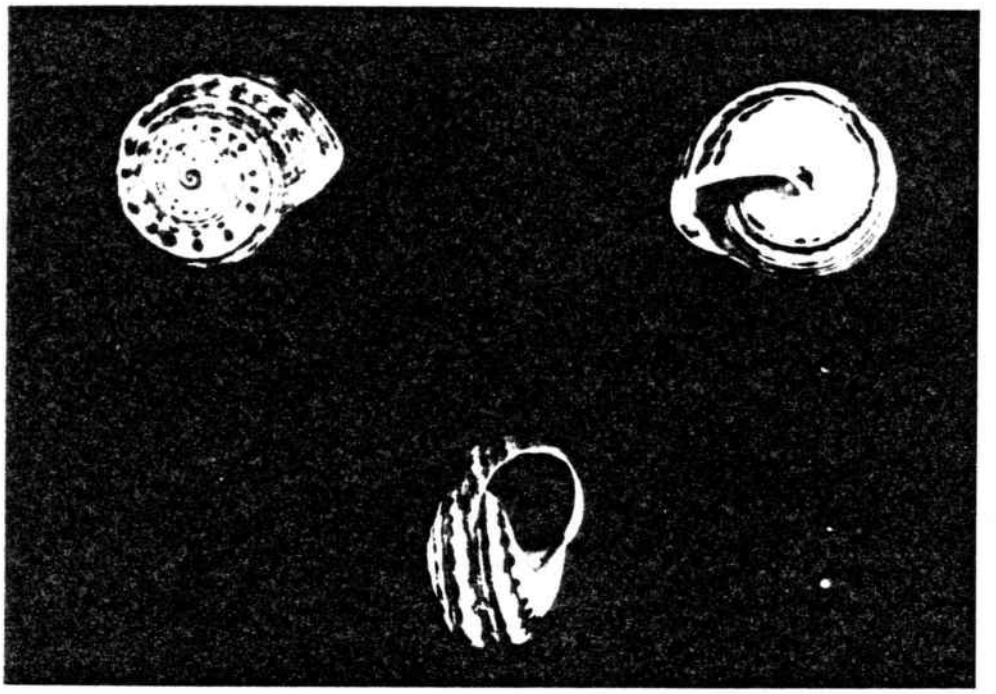


Fig. 3.- Theba pisana: ejemplares procedentes de la isla de Formentera. x 1,7.

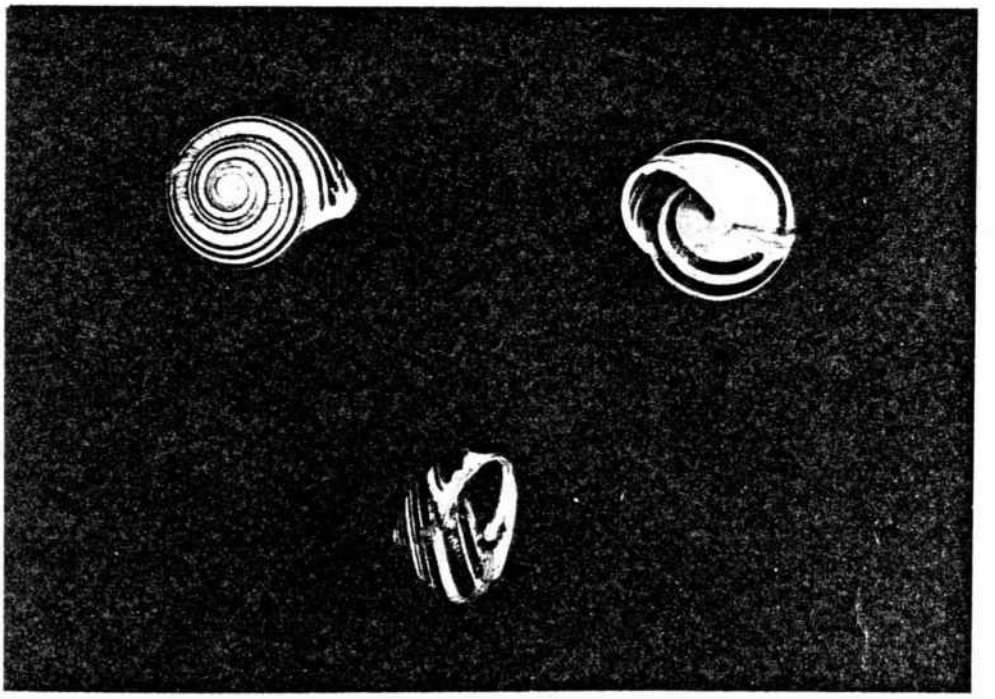


Fig. 4.- Cepaea hortensis: ejemplares procedentes de Estavar (Pirineo Oriental). x 1,2.

Se puede hallar a esta especie en biotopos húmedos, bosques claros y arbustos, siendo menos común su presencia en lugares cultivados.

Se trata de una especie herbívora muy generalizada en Europa Central y Septentrional. Según ZILCH & JAECKEL (1960) también se extiende por América del Norte y en Islandia. Su presencia es muy común en los Países Bajos, sobre todo en el Sur de Limburgo, así como en el Gran Ducado de Luxemburgo en donde esta especie causa grandes destrozos en los viñedos (ADAM, 1960). También es común en Gran Bretaña y Francia, habiendo sido señalada y comprobada en la vertiente francesa del Pirineo Oriental. En lo que se refiere a España, y concretamente en Cataluña, no se conoce hasta ahora ejemplares anatómicamente comprobados, pero su existencia parece muy probable pues esta especie ha sido citada en Aix-les-Thermes, vertiente francesa del Pirineo Oriental (HAAS, 1929). Es precisamente en el Pirineo Oriental francés donde JOURDANE (1970) señala la superposición del área de distribución de este Pulmonado con la de la Rosácea Spiraea ulmaria (L.) planta que le proporciona lo esencial en su nutrición. Así, este Molusco fitófago se alimenta de las hojas verdes, encontrándose pues usualmente sobre los órganos vegetativos de la citada Rosácea.

E) HELIX (CRYPTOMPHALUS) ASPERSA MÜLLER, 1774

MATERIAL ANALIZADO

Laboratorio: se ha utilizado crías nacidas y mantenidas en el Laboratorio descendientes de ejemplares capturados en los alrededores de Barcelona ciudad, para ensayos experimentales de infestación en el Laboratorio.

La concha de este Gasterópodo es globulosa y presenta una espira generalmente poco saliente por encima de la última vuelta. El ombligo está casi completamente cerrado por el borde columelar del peristoma en los individuos adultos. La espira de la concha consta de cinco vueltas poco convexas por la parte superior y bien redondeadas por la parte inferior, de crecimiento rápido, siendo la última grande, redondeada en su periferia y ligeramente descendien-

te hacia la abertura. La sutura es poco profunda, el ápice obtuso y liso y la abertura subcircular u ovalada oblícua. El peristoma es discontínuo, unidos los dos bordes por una delgada callosidad blanca, y está ligeramente reflejado y reforzado con un engrosamiento blanco, sobre todo en la zona de la columela.

La concha es de una textura sólida y presenta una escultura poco marcada y es de color castaño amarillento. Con frecuencia se la encuentra adornada con 1-5 bandas castañas o violáceas que se interrumpen irregularmente. Sus dimensiones oscilan entre 22-35 mm de diámetro y 23-35 mm de altura.

El animal es de color gris negruzco. La mandíbula consta de 6-12 costillas salientes. El aparato genital está provisto de un par de glándulas multifidas muy ramificadas, presentando cada una hasta 40 ramas; un saco del dardo conteniendo un dardo ligeramente curvo y con cuatro (a veces dos) aristas, de corte obtuso, mostrando los intersticios una serie de pequeñas costillas transversales; un pene compacto y un epifalo más fino provisto de un largo y delgado flagelo; una bolsa copulatriz pequeña, redondeada, con un largo canal seminal el cual lleva un gran divertículo mucho más largo que el canal mismo (ADAM, 1960).

Los huevos son globulosos, de un diámetro de 4-5 mm y son puestos en verano y se desarrollan en 2-4 semanas. Los jóvenes pasan a adultos al inicio de su segundo año.

Este Helícido suele habitar lugares cultivados y jardines. En otoño el animal cierra su concha por medio de un epifragma grisáceo, bastante sólido pero no calcáreo, y se dispone a hibernar.

Presenta una dispersión geográfica mediterránea y europea occidental. Su distribución geográfica por los distintos países de esta área puede hallarse en los estudios de ZILCH & JAECKEL (1960). Baste con decir aquí que es una especie muy común en Francia e Inglaterra y que ha sido introducida en Africa del Sur, en América y en Australia. Su distribución parece estar determinada por la temperatura y por su predilección por los lugares cultivados (ADAM, 1960).

En nuestro caso concreto, hemos utilizado sólamente crías de esta especie, nacidas en el Laboratorio a partir de ejemplares capturados en Barcelona,

con fines únicamente experimentales, es decir para efectuar ensayos de infestación en el Laboratorio.

F) EUOMPHALIA STRIGELLA (DRAPARNAUD, 1801)

MATERIAL ANALIZADO

Pirineo Oriental:

- *Estavar:* 4 ejemplares, 5.VIII.1979; 70 ejemplares, 9.IX.1981.

Esta especie presenta una concha deprimida-globulosa y un ombligo mediano, no ensanchado exteriormente en forma de embudo. Consta dicha concha de seis vueltas poco convexas, la última redondeada que desciende distintamente en la parte anterior. La sutura es profunda y la abertura es oblícua, lunar y oblongo-redondeada. El peristoma es agudo, con un fuerte labio interno de color blanco-rojo y translúcido. Presenta el borde columelar reflejado hacia el ombligo.

La concha es bastante sólida, estriada, de color de cuerno claro con una faja blanca. Sus dimensiones suelen oscilar entre 10-18 mm de diámetro y 9-12 mm de altura.

El animal presenta una mandíbula arqueada, blanda y provista de costillas finas y poco salientes, sobresaliendo apenas de los bordes.

En el aparato genital, es característico el pene que va provisto de un flagelo corto y el epifalo en el que está inserto el retractor. Consta a su vez de uno o varios sacos del dardo.

Este Pulmonado vive en lugares sombríos debajo de las hierbas y presenta una distribución geográfica abarcando típicamente el centro de Europa, si bien se extiende incluso por el Este hasta los Urales, Mar Negro y Mar Caspio, y hacia el Oeste hasta los mismos Pirineos. No cabe extenderse aquí en cuanto a la particularización de países en los que ha sido citada esta especie de Gasterópodo, para lo cual cabe referirse a la obra de ZILCH & JAECKEL (1960). Según HAAS (1929) en Cataluña se ha señalado en los altos valles de los dos Nogueras y del Segre, en el litoral de la provincia de Gerona y en la cuenca baja del Llobregat.

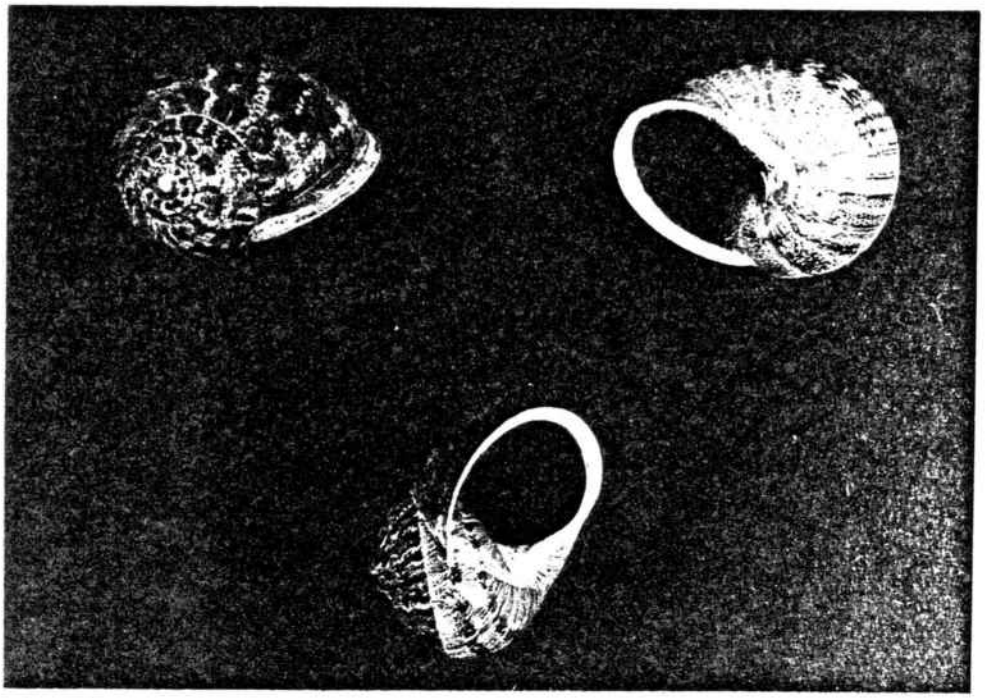


Fig. 5.- Helix (Cryptomphalus) aspersa: ejemplares procedentes de las proximidades de Barcelona capital. Especie utilizada en el Laboratorio en ensayos de infestación experimentales. x 1.

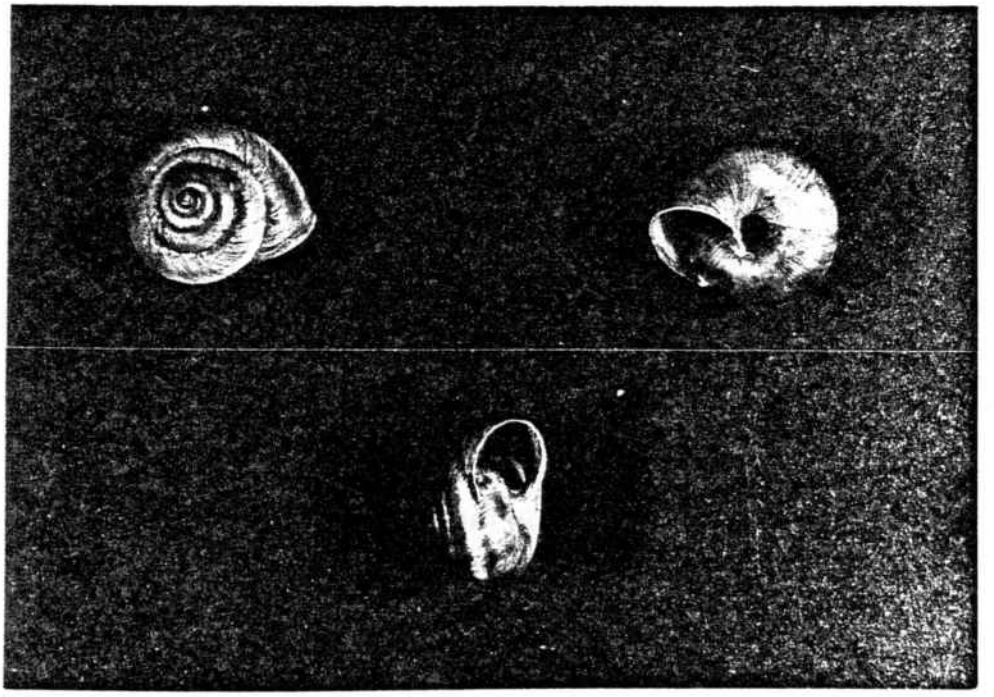


Fig. 6.- Euomphalia strigella: ejemplares procedentes de Esvar (Pirineo Oriental). x 1,6.

En lo que se refiere al Pirineo Oriental, JOURDANE (1970) observa como la distribución geográfica de este Helícido se superpone a la de la Rosácea Spiraea ulmaria, anteriormente citada en la caracterización de otro Helícido, Cepaea hortensis. Tal y como describe este autor, los Pulmonados de la especie Euomphalia strigella son detritívoros, constituyendo su nutrición de desechos orgánicos esencialmente de restos de hojas muertas, precisamente de Spiraea ulmaria. Ello se halla relacionado con el hecho de que este Pulmonado se encuentre sobre la superficie del suelo, entre las hojas caidas de dicha planta.

G) CARACOLLINA LENTICULA (FÉRUSSAC, 1821)

MATERIAL ANALIZADO

Formentera (Islas Pitiusas):

- *Ca'n Campanich:* 35 ejemplares, octubre 1978; 63 ejemplares, octubre 1981;
- *Ca'n Carlos:* 28 ejemplares, octubre 1981;
- *Ca'n Campanich + Ca'n Carlos:* 80 ejemplares, octubre 1979;
- *Es Caló:* 4 ejemplares, octubre 1981.

Esta especie presenta una concha lenticular. La espira consta de cinco vueltas deprimidas pero con sutura bien distinta, de crecimiento regular, la última aquillada y sólo un tercio más ancha que la penúltima. El ombligo es grande y abierto. La boca es oblícua y presenta un ángulo externo superior y es redondeada por debajo. El peristoma es algo reflejo en el borde inferior y casi cortante en el superior, con un labio interior algo rojizo y reforzado.

La concha es algo córnea y su coloración es uniforme a base de un pardo claro. El epifragma es blanco y consistente. Sus dimensiones oscilan entre 7-8,5 mm de diámetro y 3-4 mm de altura.

Se trata de una especie de amplia dispersión mediterránea. GIUSTI (1970) la cita en el Archipiélago Toscano (Italia) y BOFILL i POCH & AGUILAR-AMAT (1924), JAECKEL (1952, 1954) y GASULL (1965) entre otros la citan en las Baleares.

Según GASULL (1965), esta especie presenta unos caracteres y tamaños muy constantes y es muy común en todo el Archipiélago Balear, desapareciendo sólo en la parte alta de las sierras.

En cuanto a los biotopos que ocupa esta especie, se la puede encontrar debajo de las piedras y en la hojarasca, debajo de troncos muertos, etc. en lugares secos. De acuerdo con GASULL (1965) esta especie obedece al término de ruderal, es decir, que vive preferentemente en un ambiente artificial creado por el hombre alrededor de las poblaciones, debajo de los montones de derribos, o vertederos. Especie muy antropófila y de ecología peculiar.

H) CERNUELLA (CERNUELLA) VIRGATA (DA COSTA, 1778)

MATERIAL ANALIZADO

Formentera (Islas Pitiusas):

- *Ca'n Campanich:* 80 ejemplares, octubre 1978; 886 ejemplares, octubre 1981;
- *Ca'n Carlos:* 30 ejemplares, octubre 1978;
- *Ca'n Campanich + Ca'n Carlos:* 410 ejemplares, octubre 1979;
- *Es Caló:* 4 ejemplares, octubre 1981.

Este Gasterópodo posee una concha de forma variable, globulosa-cónica o más o menos deprimida; la espira tanto puede emerger claramente como quedar más o menos escondida por la última vuelta. El ombligo es estrecho, parcialmente recubierto por el borde columelar reflejado del peristoma. La espira presenta seis vueltas convexas de crecimiento rápido, redondeadas en la periferia, descendiendo la última, a veces, ligeramente hacia la abertura. La sutura es bien patente y el ápice bastante cónico y liso. La abertura es subcircular u ovalada transversalmente. El peristoma es dicontínuo, con el borde columelar ligeramente reflejado sobre el ombligo, y está reforzado por un reborde interno rosado.

La concha es bastante sólida, poco brillante y con fina y apretada estriación irregular. La coloración de la misma es variable, blanquecina o ligeramente castaña, y generalmente acompañada de una larga banda negruzca su-

praperiférica y varias bandas más estrechas subperiféricas, o bien de flamulaciones esparcidas por la parte superior.

Se trata de una especie muy variable en tamaño, forma y coloración aún en ejemplares de la misma colonia, de aquí la diversidad de denominaciones y descripciones que ha merecido esta especie. Sus dimensiones oscilan entre 8-10 mm de diámetro y 3,5-6 mm de altura.

El animal es blanco grisáceo por debajo y más o menos negruzco por su dorso. La mandíbula presenta 6-10 costillas. El aparato genital consta de: 2-4 glándulas multifidas divididas cada una en 4-5 ramas; pene corto con un epifalo relativamente mucho más estrecho y un flagelo muy pequeño; saco del dardo grande, conteniendo un dardo provisto en su punta de dos alas laterales; a veces un saco del dardo accesorio, desprovisto de dardo; bolsa copulatriz alargada con un largo canal seminal que se abre en el oviducto antes de la entrada de las glándulas multifidas (ADAM, 1960).

Este Gasterópodo habita lo mismo en huertos; sobre muros de piedra, troncos de árbol, hierbas, etc. que en las regiones secas y esteparias, faltando sólo en la región de bosque; no obstante, podemos indicar su preferencia por biotopos secos y soleados, pudiéndolo encontrar incluso en la arena.

Esta especie es muy común en toda Europa Occidental, extendiéndose hasta Inglaterra y Centro Europa, y muy frecuente en las orillas occidentales del Mediterráneo. Según GASULL (1965), se puede decir que junto con Theba pisana, constituyen las especies más frecuentes y abundantes en las Islas Baleares. El mismo autor encuadra a este Gasterópodo dentro del grupo mediterráneo, entendiendo como tal a una especie propia y muy generalizada en todas las orillas del Mediterráneo, propia de su clima templado y seco y casi siempre localizada a sus orillas.

Entre otros autores que citan esta especie en las Baleares podemos citar a DOHRN & HEYNEMANN (1862), BOFILL i POCH & AGUILAR-AMAT (1924), SACCHI (1954) y JAECKEL (1952, 1954).

Los autores GITTENBERGER, BACKHUYS & RIPKEN (1970) la señalan y estudian en Holanda.

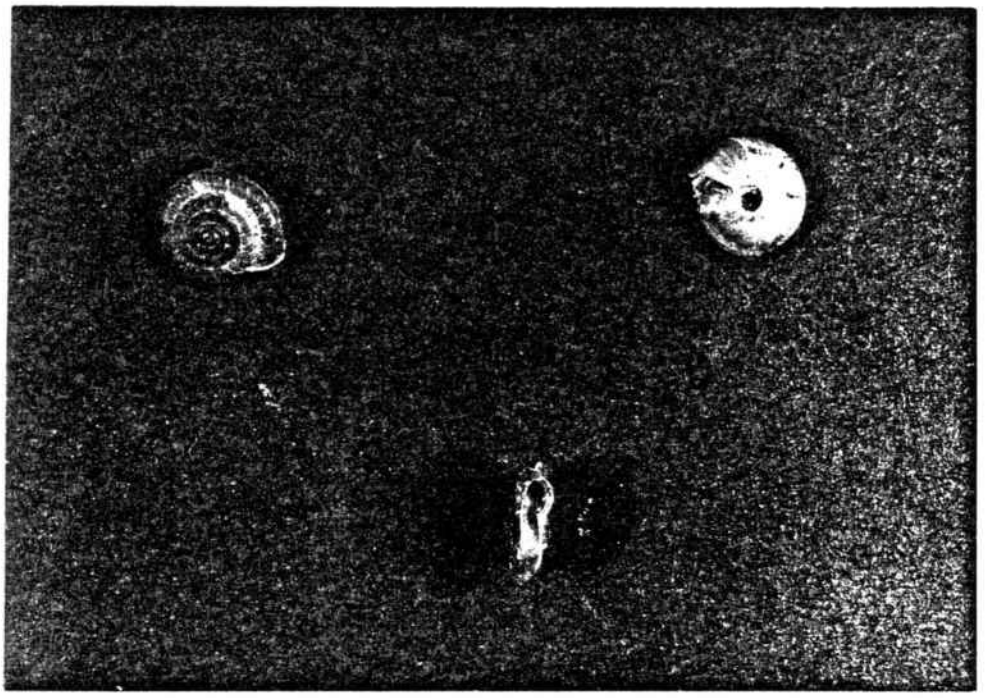


Fig. 7.- Caracollina lenticula: ejemplares procedentes de la isla de Formentera. x 2,2.

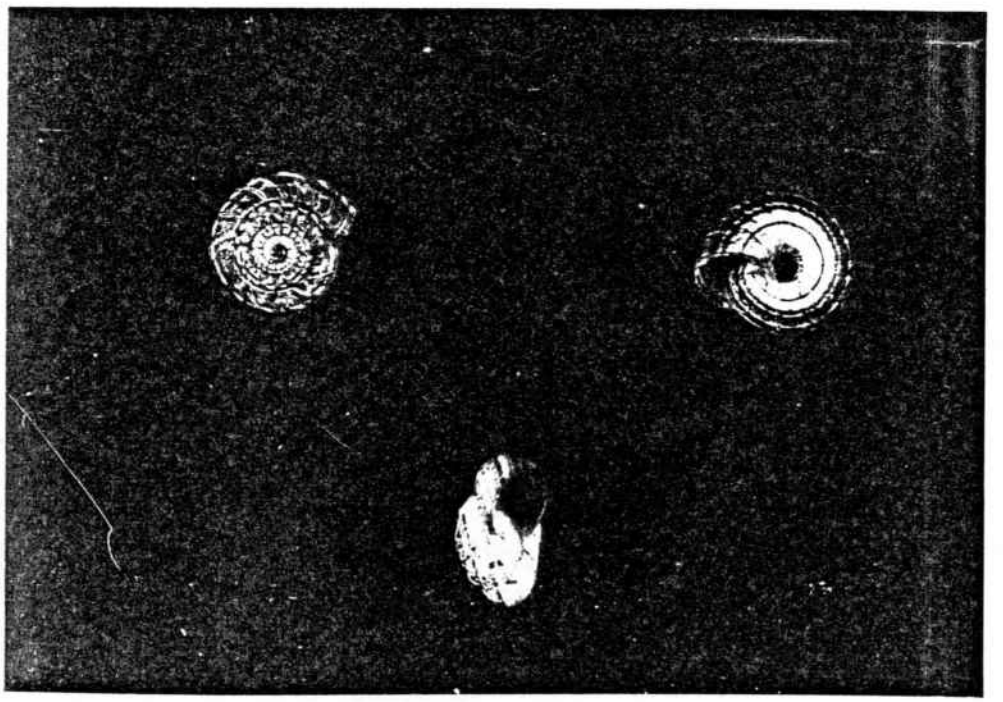


Fig. 8.- Cernuella (Cernuella) virgata: ejemplares procedentes de la isla de Formentera. x 1,9.

I) TROCHOIDEA (XEROPLEXA) CAROLI (DOHRN ET HEYNEMANN, 1862)

MATERIAL ANALIZADO

Formentera (Islas Pitiusas)

- *Ca'n Campanich:* 1 ejemplar, octubre 1976; 38 ejemplares, octubre 1978; 174 ejemplares, octubre, 1981;
- *Ca'n Carlos:* 19 ejemplares, octubre 1976; 8 ejemplares, octubre 1978; 50 ejemplares, octubre, 1981;
- *Ca'n Campanich + Ca'n Carlos;* 246 ejemplares, octubre 1979;
- *Es Caló:* 18 ejemplares, octubre 1978.

Este Gasterópodo presenta una concha globulosa con la espira deprimida y muy obtusa de cinco vueltas y media de lento crecimiento, siendo la última mucho más ancha y redonda. La sutura está poco marcada y el ombligo es muy pequeño, casi perforado. La abertura es oblícua, muy redondeada, con el peristoma recto, abierto y con el lado externo cubriendo un poco el ombligo.

La coloración de la concha es variable, flamulada de castaño y presentando a menudo de una a cuatro bandas en su parte externo-inferior, generalmente muy pigmentada. La concha, asimismo, presenta una fina costulación casi no visible a simple vista. El tamaño es también veriable pero bastante constante dentro de una misma colonia. El diámetro puede oscilar entre 7-11 mm y la altura entre 4,5-8 mm (GASULL, 1964).

Trochoidea (Xeroplexa) caroli constituye un endemismo del Archipiélago Balear (GASULL, 1964). Se halla localizado en las islas de Ibiza y Formentera, cubriendo junto con la especie Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana Hidalgo, 1869, desde el Sur, toda la isla de Formentera y toda la isla de Ibiza hasta llegar al río Santa Eulalia cuya fosa tectónica constituye su frontera Norte, pero que durante el cuaternario también pobló hasta la costa norte de Ibiza, es decir, localidades actualmente pobladas por Trochoidea (Xeroplexa) ortizi Gasull, 1963. La especie en cuestión es muy abundante y ha sido detectada como fósil en el Cuaternario.

Según GASULL (1965), es frecuente encontrar a este Gasterópodo en los biotopos característicos de: garriga (zona de matorral o de bosque bajo muy

seco, a poca altura sobre el nivel del mar, en grandes extensiones muy uniformes de flora y poca tierra vegetal), pinar (zona cuberta de pinos, puede extenderse hasta cierta altura en suelo cubierto de materia vegetal en los lugares de poca pendiente), encinar y zona esteparia (generalmente a orillas del mar, con vegetación herbácea pobre, aflorando la roca calcárea, muy seco, sobre las rocas y totalmente expuesto al sol). De todos modos, es interesante remarcar que esta forma resistente es posible encontrarla algunas veces también debajo de las piedras.

En las Islas Baleares ha sido citada entre otros autores por DOHRN & HEYNEMANN (1862), BOFILL i POCH & AGUILAR-AMAT (1924) y JAECKEL (1952, 1954).

J) TROCHOIDEA (XEROPLEXA) EBUSITANA (HIDALGO, 1869)

MATERIAL ANALIZADO

Formentera (Islas Pitiusas):

- *Ca'n Campanich:* 9 ejemplares, octubre 1978; 54 ejemplares, octubre 1981;
- *Ca'n Carlos:* 5 ejemplares, octubre 1981;
- *Ca'n Campanich + Ca'n Carlos:* 20 ejemplares, octubre 1979.

Este Hélícido presenta una concha con una espira muy aplanada, con el vértice muy obtuso casi plano, constando de cinco a cinco vueltas y media, siendo la última bien redonda y la única en la que la sutura es visible. El ombligo es perspectivo dejando ver la totalidad de la columnilla. La boca es oblícua, redonda-ovalada con peristoma interior blanco.

La concha muestra una coloración flamulada castaño con una a tres bandas exterior inferiores y una costulación muy fina, visible bajo la lupa. Sus dimensiones oscilan entre 11-15 mm de diámetro y 6-7 mm de altura.

Esta especie de Gasterópodo constituye un endemismo del Archipiélago Balear (GASULL, 1964). Especie muy común en todas las islas Pitiusas, presentando la misma área de dispersión que Trochoidea (Xeroplexa) caroli, así como habitando los mismos biotopos y asociaciones biológicas que ésta.

En las islas Baleares ha sido citada por HIDALGO (1869), BOFILL i POCH

& AGUILAR-AMAT (1924) y JAECKEL (1952, 1954).

K) COCHLICELLA CONOIDEA (DRAPARNAUD, 1801)

MATERIAL ANALIZADO

Formentera (Islas Pitiusas):

- *Ca'n Campanich:* 5 ejemplares, octubre 1976; 20 ejemplares, octubre 1978; 53 ejemplares, octubre 1981;
- *Ca'n Carlos:* 15 ejemplares, octubre 1978;
- *Ca'n Campanich + Ca'n Carlos:* 60 ejemplares, octubre 1979;
- *Ca'n Marí:* 40 ejemplares, octubre 1978.

Esta especie presenta una concha globulosa conoidea. La espira consta de cinco a seis vueltas convexas de crecimiento regular, la última muy hinchada dando lugar a un ombligo muy pequeño. La abertura es redondeada, poco oblícua. El peristoma es recto sencillo con los bordes convergentes y algo reflejado el borde columelar.

La concha muestra una fina e irregular estriación. Su coloración es bien blanco uniforme, o bien con una o varias fajas castañas contínuas que en raros ejemplares se convierten en flamulaciones. Su tamaño es bastante constante, oscilando sus dimensiones entre 5-6 mm de diámetro y 6-8 mm de altura.

Se puede encuadrar a esta especie (GASULL, 1965; GIUSTI, 1970) dentro del grupo mediterráneo, es decir, entendiendo como tal a una especie propia y muy generalizada en todas las orillas del Mar Mediterráneo, propia de su clima templado y seco y casi siempre localizada a sus orillas.

Cochlicella conoidea es una especie propia de lugares secos, dunas y terrenos salobres, expuestos al sol. Según GASULL (1965), esta especie obedece al término de psammícola, es decir, que vive preferentemente en zonas arenosas, retrodunas, playas interiores, etc., muy abatidas por el viento, apareciendo incluso colonias de formas resistentes.

Esta especie ha sido citada en las Islas Baleares además por BOFILL i POCH & AGUILAR-AMAT (1924) y JAECKEL (1952, 1954) entre otros.

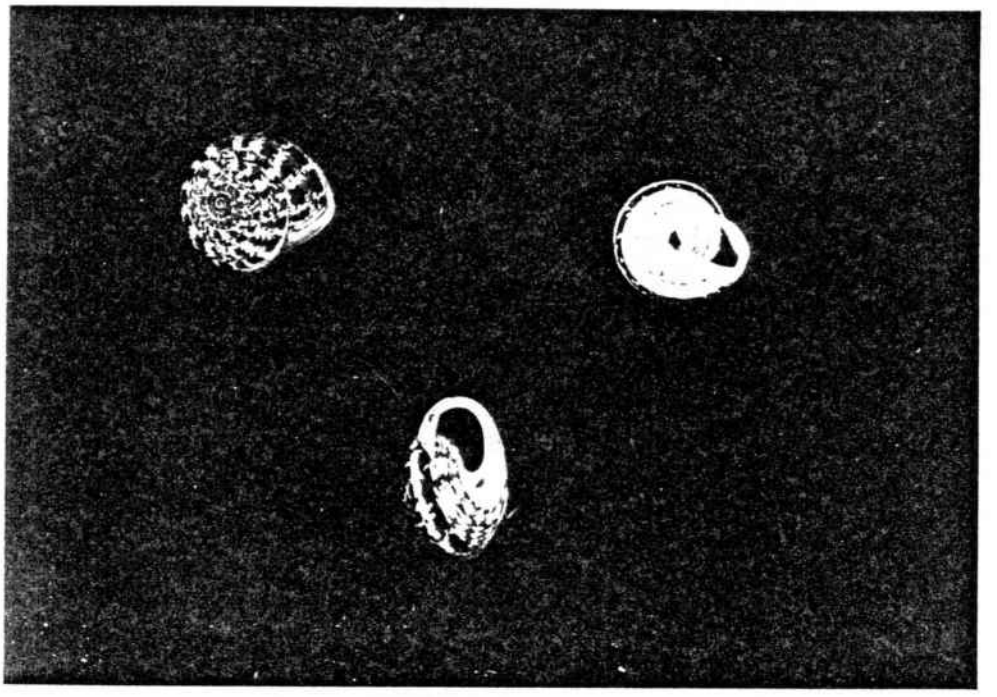


Fig. 9 A).- Trochoidea (Xeroplexa) caroli: ejemplares procedentes de la isla de Formentera.x 2.

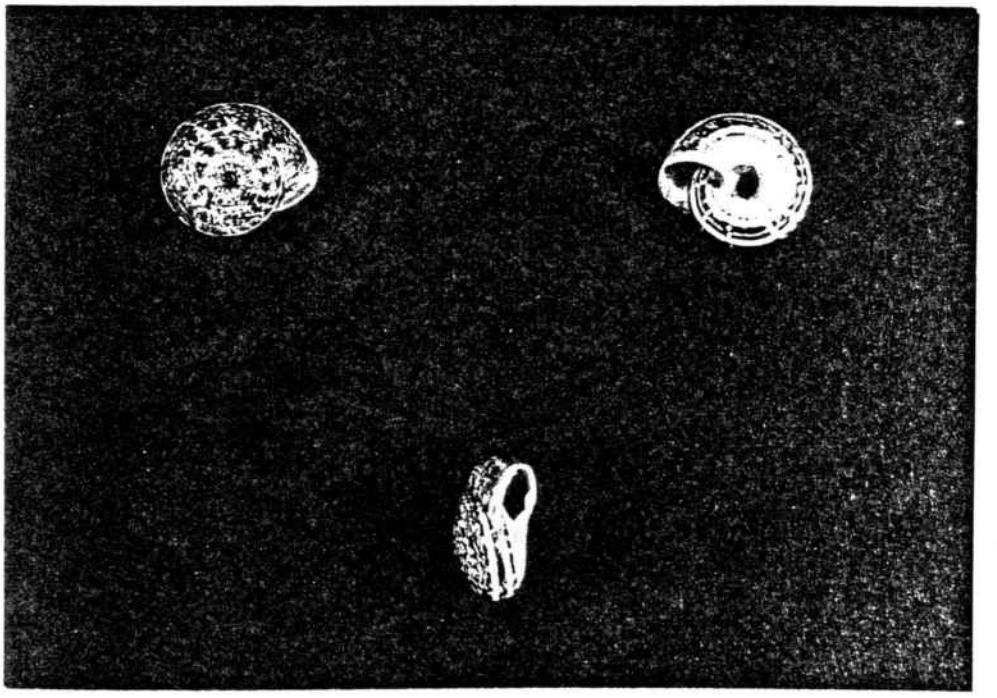


Fig. 9 B).- Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana: ejemplares procedentes de la isla de Formentera. x 1,5.

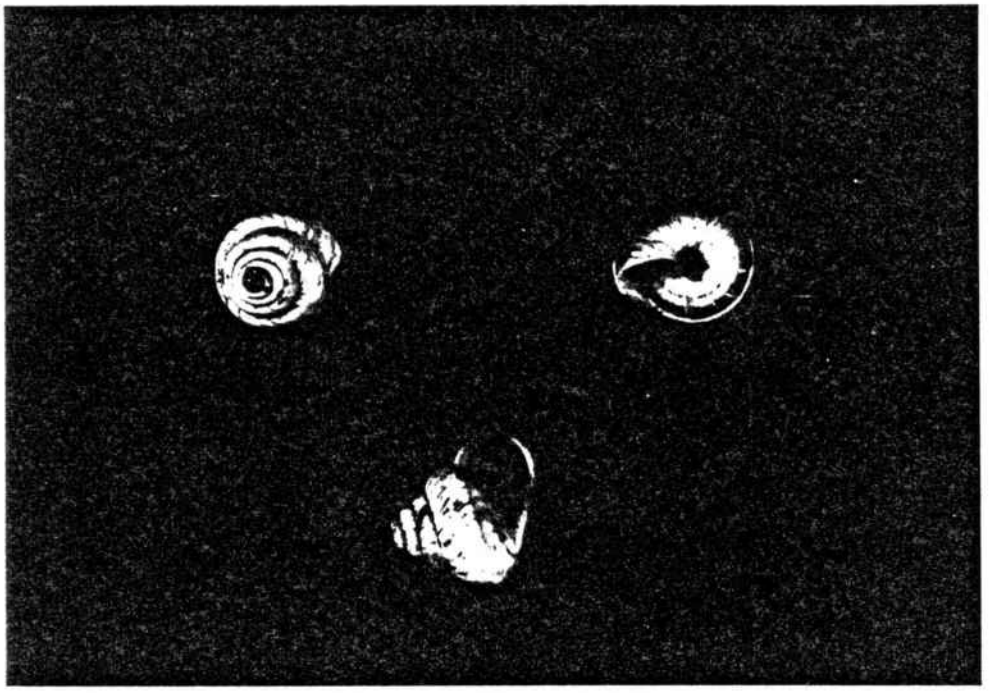


Fig. 10.- Cochlicella conoidea: ejemplares procedentes de la isla de Formentera. x 3.

1.1.2.1.2.- FAMILIA SUBULINIDAE

Una sóla especie de esta familia ha sido estudiada, la cual pasamos a exponer a continuación.

A) RUMINA DECOLLATA (LINNAEUS, 1758)

MATERIAL ANALIZADO

Formentera (Islas Pitiusas):

- *Ca'n Campanich:* 6 ejemplares, octubre 1975; 20 ejemplares, octubre 1976; 39 ejemplares, octubre 1978; 160 ejemplares, octubre 1979; 449 ejemplares, octubre 1981;

Laboratorio: se ha utilizado crías nacidas y mantenidas en el Laboratorio descendientes de ejemplares de Formentera así como ejemplares procedentes de Estartit para ensayos experimentales de infestación en el Laboratorio.

La concha de esta especie presenta una forma cónica-cilíndrica o con tendencia a fusiforme, truncada por el ápice en los adultos, quedándose con

sólo cuatro a cinco vueltas poco hinchadas, de crecimiento regular y con sutura distinta pero no profunda; en los individuos jóvenes el ápice es redondo y liso. El ombligo se presenta en forma de rendija. La boca es ovalada y está ligeramente inclinada. El peristoma es liso y cortante, presentando algunos individuos un reborde interior.

La concha es generalmente sólida, algunas veces córneo-transparente, de color amarillo sucio a castaño. Presenta una escultura en general poco visible y a veces casi lisa. Las dimensiones oscilan entre 10-12 mm de diámetro y 22-30 mm de altura.

Se trata de una especie circummediterránea, muy frecuente y de amplia ecología (GASULL, 1963; GIUSTI; 1970). En las Baleares se presenta abundantemente en todas las islas e incluso en islotes, faltando sólo en regiones de bosque a bastante altura sobre el nivel del mar (BOFILL i POCH & AGUILAR-AMAT, 1924; JAECKEL, 1952,1954).

Este Pulmonado presenta frecuentemente unos casos de gigantismo observables según GASULL (1963) en todas las Baleares, preferentemente en Ibiza. Mezclados en las colonias de ejemplares de talla normal se encuentran los de talla gigante (alturas de hasta 40 mm) en una misma comunidad, debajo de una misma piedra. Estos ejemplares gigantes tienen la concha muy sólida, no cilíndrocónica sino marcadamente fusiforme, con fuerte escultura y peristoma con labios reforzados y reborde interior, que se cierra sobre el lado columelar redondeando toda la boca. En algunos de estos ejemplares gigantes el interior de la boca es blanco brillante o anacarado.

En cuanto a los biotopos ocupados por esta especie, Rumina decollata se presenta preferentemente en garriga (matorrales; bosque bajo, seco; a poca altura sobre el nivel del mar; em grandes extensiones uniformes de flora), confinándose en el hábitat secundario, el constituido por la protección de grandes piedras contra el calor solar. También se localiza en cultivos de regadío y por tanto en zonas de humedad regularmente regadas (GASULL 1965).

En el caso concreto de Formentera, esta especie se encuentra extendida por toda la isla, presentándose sobre todo en hábitats húmedos, bajo grandes piedras rodeadas de vegetación tipo Gramíneas y en muros de piedra, conviviendo con otras especies de Helícidos.

1.1.2.1.3.- FAMILIA MILACIDAE

Una sóla especie de esta familia ha sido estudiada, la cual pasamos a exponer a continuación.

A) MILAX GAGATES (DRAPARNAUD, 1801)

MATERIAL ANALIZADO

Formentera (Islas Pitiusas):

- *Ca'n Campanich:* 8 ejemplares, octubre 1978; 24 ejemplares, octubre 1979; 26 ejemplares, octubre 1981.

Se trata de un animal alargado, semicilíndrico, presentando una carena medio-dorsal que se extiende desde el escudo hasta la extremidad posterior. Los tubérculos de la piel son poco salientes y los surcos longitudinales relativamente marcados. El escudo mide casi un tercio de la longitud total del animal extendido y se halla dividido en dos partes, la anterior finamente granulosa y la posterior a veces ligeramente arrugada concéntricamente. El pneumostoma se encuentra a la derecha, tras el nivel ecuatorial del escudo, más o menos al nivel de los dos tercios de su longitud. El orificio genital se localiza delante del pneumostoma. El atrio genital se halla provisto de un órgano corniforme, adornado de dos hileras de pequeños tubérculos. La bolsa copulatriz es piriforme. La limacela es ovalada con el núcleo medio-posterior, convexa por encima y por debajo.

La parte dorsal del animal tiene una coloración más o menos gris negruzca, siendo el escudo generalmente un poco más claro y la cresta más oscura. La cara ventral es más clara. El mucus es blanquecino. Las dimensiones de esta especie oscilan entre 50-60 mm de longitud, cuando el animal está extendido, siendo la anchura media de unos 5 mm (ADAM, 1960).

Los huevos, de un diámetro de 3 mm, son puestos sobre todo en otoño. Los animales pasan a ser adultos al año y medio.

Se trata de una especie omnívora, pero se nutre principalmente de vegetales.

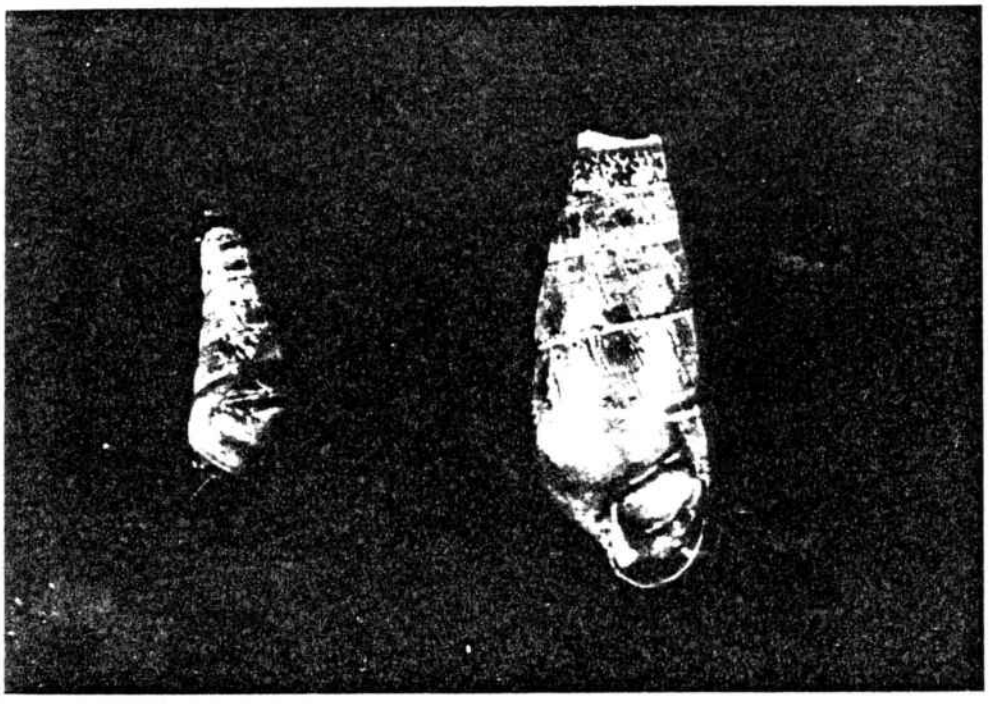


Fig. 11.- Rumina decollata: ejemplares joven y adulto procedentes de la isla de Formentera mostrando respectivamente la concha entera y típicamente truncada por el ápice. x 2,4.

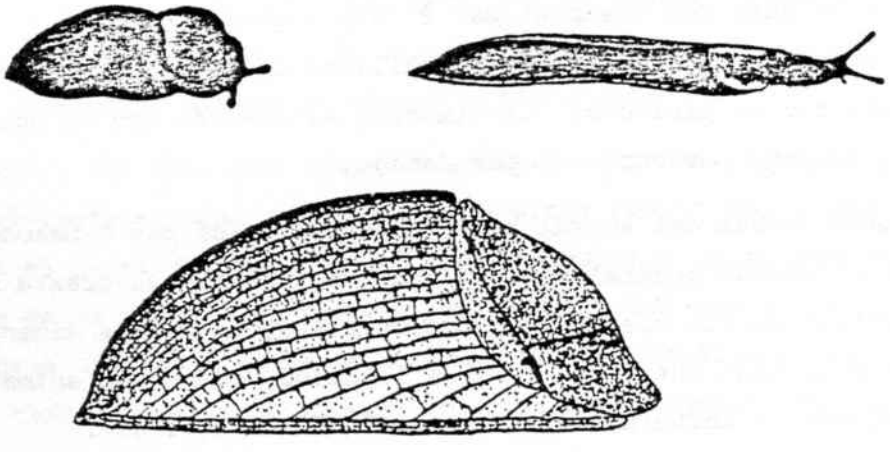


Fig. 12.- Milax gagates: esquemas mostrando individuos en distintos estados de contracción.

En lo que se refiere a su distribución geográfica, este limaco se halla presente en los países mediterráneos y de la Europa Occidental, concretamente en la Península Ibérica, Francia, Irlanda, Bélgica y el Sur de los Países Bajos, habiendo sido introducido en América, Africa del Sur, Nueva Zelanda, Australia, etc. (ADAM, 1960).

En lo que concierne a las Baleares y de acuerdo con GASULL & VAN REGTEREN ALTENA (1969) se halla en Mallorca, Menorca e Ibiza, además de en Formentera.

El limaco en cuestión constituye un Gasterópodo terrestre frecuente en jardines y parques, en donde cabe encontrarlo bajo las hojas muertas. En Formentera se le puede hallar con relativa frecuencia, preferentemente en enclaves húmedos en los que cabe localizarlo en general bajo grandes piedras situadas siempre en zona umbría, al abrigo del sol y bajo las cuales suelen presentarse en parejas o bien en número superior.

1.1.2.2.- HOSPEDADORES DEFINITIVOS: MICROMAMIFEROS

Los hospedadores definitivos de los ciclos evolutivos de Brachyláimidos son Vertebrados pertenecientes exclusivamente a Aves y Mamíferos. En nuestro caso concreto, los ciclos evolutivos estudiados ostentan como hospedadores definitivos Micromamíferos, esto es, Mamíferos pertenecientes a los Ordenes Insectivora y Rodentia.

Las especies que en nuestros trabajos han sido estudiadas tanto en la Naturaleza como en el Laboratorio se distribuyen sistemáticamente del siguiente modo:

O. Insectivora
  Fam. Erinaceidae
    Gen. Erinaceus Linnaeus, 1758
      Erinaceus (Aethechinus) algirus cf. vagans Thomas, 1901
  Fam. Soricidae
    Subfam. Soricinae
      Gen. Sorex Linnaeus, 1758

Sorex araneus Linnaeus, 1758

Sorex minutus Linnaeus, 1766

Gen. Neomys Kaup, 1829

Neomys fodiens Pennant, 1771

Subfam. Crocidurinae

Gen. Crocidura Wagler, 1932

Crocidura russula Hermann, 1780

O. Rodentia

Fam. Gliridae

Gen. Eliomys Wagner, 1840

Eliomys quercinus ophiusae Thomas, 1925

Fam. Muridae

Gen. Mus Linnaeus, 1758

Mus musculus Linnaeus, 1758

Gen. Rattus Fischer, 1803

Rattus rattus Linnaeus, 1758

Gen. Apodemus Kaup, 1829

Apodemus sylvaticus frumentariae Sans-Coma et Kahmann, 1977

A continuación pasamos a exponer sucintamente aquellas breves nociones bionómicas sobre cada una de las especies de Micromamíferos citadas que habrán de constituir la base necesaria para comprender la biología y ecología de los distintos ciclos evolutivos de Brachyláimidos estudiados en la presente obra.

1.1.2.2.1.- INSECTIVOROS

Las especies de Insectívoros que pasamos a tratar a continuación son las siguientes:

A) ERINACEUS (AETHECHINUS) ALGIRUS CF. VAGANS THOMAS, 1901

MATERIAL ANALIZADO

Formentera (Islas Pitiusas):

- *La Mola:* 1 ♀ y 1 ♂, 20.V.1975; 7 ♀♀ y 6 ♂♂, 24.X.1975;
- *San Fernando:* 2 ♀♀ y 1 ♂, 22.V.1975; 3 ♀♀ y 1 ♂, 23.V.1975; 3 ♀♀, 24.V.1975; 7 ♀♀ y 8 ♂♂, 23.X.1975;
- *Km 4 de La Sabina:* 3 ♀♀ y 1 ♂, 19.V.1975.

El erizo que puebla la isla de Formentera, a diferencia del que habita por casi todo el continente europeo (Erinaceus europaeus Linnaeus, 1758) es una forma de la especie africana.

El zoólogo inglés THOMAS (1901) fué el descubridor de la presencia de dicha especie en las islas de Mallorca y Menorca, descubriéndola como una subespecie propia a la que denominó Erinaceus algirus vagans. Frente a las formas del continente africano se caracteriza por ser de tamaño ligeramente más pequeño y por tener el pelaje de coloración más clara.

Posteriormente a la descripción de THOMAS (loc. cit.), diversos autores denominan a los erizos de las islas Baleares como pertenecientes a dicha subespecie, e incluso han querido incluir también los ejemplares del este de la Península Ibérica y del sur de Francia, aunque esta cuestión no ha sido resuelta satisfactoriamente. Recientemente KAHMANN & VESMANIS (1978) han estudiado el erizo de Formentera y han podido observar que si bien es idéntico a la forma de Mallorca en cuanto a las medidas, no presenta la coloración blanquecina del pelaje que caracteriza a ésta. En la isla de Malta se encuentra otra subespecie, Erinaceus algirus fallax, de medidas realmente superiores que a juicio de MALEC & STORCH (1972) es de introducción reciente. En algunas islas del Mediterráneo Occidental, tales como Chipre, y en las regiones continentales cercanas vive una tercera especie de erizo, Erinaceus roumanicus Barrett-Hamilton, 1900.

Particularmente, ALCOVER (1979), piensa que el erizo de las Baleares es una especie de introducción reciente. El hecho de que sean considerados un alimento exquisito y no hayan sido encontrados en los yacimientos talayóticos, implica que durante aquella época todavía no vivían en las Baleares.

De las Pitiusas no tenemos ningún dato al respecto pero se dice (VERICAD

& BALCELLS, 1965; COMPTE SART, 1966) que los erizos que actualmente viven en Formentera provienen de una introducción muy reciente. Según dicen, antes había existido el erizo en dicha isla pero se había extinguido debido a la caza a la cual se veía sometido. Esto es factible pensarlo si tenemos en cuenta que un hombre, con ayuda de un perro cazador de erizos, puede coger en una sóla noche una cantidad considerable.

El erizo posee un cuerpo de unos 20-25 cm de longitud en estado adulto, con la cola muy pequeña, de 2-3 cm. Los ejemplares más grandes pueden llegar a pesar 650 g. Tiene el dorso, desde la cabeza hasta la proximidad de la cola, cubierto de espinas de unos 2 cm de longitud, si bien totalmente blancas o formando una mancha a modo de anillo en el centro.

En las Baleares el erizo vive sobre todo en las garrigas y pinares y en algún frondoso encinar.

En general, según MAS-COMA (1976), en Formentera se halla extendido por toda la isla, mostrando sus densidades poblacionales más considerables en los alrededores de San Fernando y en la planicie de La Mola. No resulta difícil hallarlo al anochecer en los numerosos campos de cultivo existentes en la isla, e incluso, según palabras de los campesinos del lugar, dicho animal representa un serio problema en La Mola dada su apetencia por higos y pollos, originando estimables estragos en razón de su gran número.

Su régimen alimenticio es omnívoro lo cual le permite adaptarse perfectamente a la pobreza de ofrecimientos nutritivos que típicamente se da en islas pequeñas. En general, se basa en los caracoles, escolopendras, algunos insectos y cochinillas de humedad, e incluso seguramente también comerá algunos pequeños Vertebrados (culebras, dragones, ranas) y basuras.

El ciclo biológico del erizo africano en las islas Baleares es prácticamente desconocido. Los datos que tenemos de su reproducción parecen indicarnos que en julio-agosto hay una época de nacimientos de crías (Ibiza: 29.VIII. 1962 - VERICAD & BALCELLS, 1965; Cabrera: 31.VII.1973 - ALCOVER, inédito), si bien KAHMANN & VESMANIS (1978) encuentran dos embriones en una hembra de Formentera, capturada en octubre y ALCOVER (inédito) posee ejemplares bastante jóvenes capturados en diciembre en Sóller. El número de crías observado hasta ahora en el erizo africano, oscila de 1 a 3; los pequeños nacen con la piel rosada, sin pelos, y poseen unas púas blancas y blandas muy pequeñas que más

Fig. 13.- Erinaceus (Aethechinus) algirus cf. vagans: esquema mostrando la morfología general del erizo moruno.

Fig. 14.- Erinaceus (Aethechinus) algirus cf. vagans: fotografía mostrando un ejemplar adulto.

adelante, hacia un mes aproximadamente, pierden para adquirir las púas definitivas. Nacen ciegos y suelen tardar dos semanas en abrir los ojos. En cautividad es frecuente que las hembras intenten comerse a sus crías acabadas de nacer aunque estén bien alimentadas. En dicha cautividad también es frecuente poder escuchar los sonidos que emiten, que son ásperos y de baja tonalidad. En plena naturaleza es más difícil oirlos.

El peor enemigo que tienen los erizos en las islas Baleares es el hombre. Antiguamente, actualmente con menor frecuencia, los cazaban con ayuda de perros para comérselos después. Hay que mencionar que si bien estos tipos de caza en islas grandes no afectan demasiado a sus poblaciones, en las pequeñas, como en el caso que tratamos, puede realmente conducir al exterminio de la especie.

Actualmente, la caza ha dejado paso a otro enemigo producto de la civilización: los coches. Todas las carreteras de las Baleares están llenas de erizos aplastados. No sabemos cuantos mueren así cada año. En Dinamarca, por ejemplo, se ha calculado que cada año mueren 120.000 erizos.

Por otra parte, si bien los adultos son prácticamente inmunes a los depredadores, los jóvenes cuando todavía no han adquirido su cubierta de púas pueden ser presa de Carnívoros. Analizando egagrópilas de lechuza, ALCOVER (1979) ha encontrado restos de erizo en un par de ocasiones. Se trataba siempre de animales muy jóvenes.

El erizo europeo es en ocasiones atacado por la rata (PODOUSCHKA, 1971) y es lógico suponer que las relaciones entre la rata y el erizo de nuestras islas sean del mismo cariz.

B) SOREX ARANEUS LINNAEUS, 1758

MATERIAL ANALIZADO

Pirineo Oriental:

- *Son del Pí:* 1 indet., 30.X.1977; 1 indet., 31.X.1977;
- *Torre de Capdella:* 1 indet., 8.XII.1976;
- *La Molina:* 1 ♀, 17.VIII.1976; 2 indet., 31.X.1976;

- *Queralbs:* 2 ♀♀ y 1 ♂, 29.XII.1973; 2 ♀♀ y 1 ♂, 30.XII.1973; 3 ♀♀ y 1 ♂, 31.XII.1973; 6 ♀♀, 1.I.1974; 3 ♀♀ y 3 ♂♂, 2.I.1974; 3 ♂♂, 3.I.1974; 1 indet., 2.XI.1974; 1 ♀ y 1 ♂, 5.I.1975; 3 ♀♀, 3.I.1976; 3 ♂♂, 6.I.1976; 3 ♀♀, 25.I.1976; 1 indet., 31.III.1976.

La musaraña colicuadrada presenta como dimensiones clásicas las siguientes: longitud cabeza-cuerpo de 70-87 mm; la cola es relativamente corta, de 35-45 mm; el pie posterior de 11-13 mm; el peso varía entre 3,5-14 g, pero normalmente está comprendido entre 6 y 10 g. LOPEZ-FUSTER (1983) pone de manifiesto la existencia de variaciones en las dimensiones corporales de Sorex araneus, relacionadas con la edad y la época del año. El mismo autor detecta que, en el Nordeste Ibérico, la musaraña colicuadrada no sufre reducción invernal en la medida CC y que el peso sufre oscilaciones notables durante todo el año: aumenta hasta otoño, disminuye en invierno y vuelve a aumentar a partir de la siguiente primavera.

En cuanto a la cráneo y odontometría, LOPEZ-FUSTER (1983) detecta una gran variabilidad intraespecífica en los ejemplares del Nordeste Ibérico. Se insinúa una disminución del tamaño craneano y mandibular en dirección Este-Oeste en el área investigada.

El pelaje es generalmente tricolor, con las partes superiores de color pardo a pardo negruzco, los flancos generalmente de un pardo más claro y las partes inferiores de un color gris claro. La cola es, en general, bicolor, de pelos cortos, a veces casi desnuda (LYNEBORG, 1972).

En el Nordeste Ibérico los Sorex araneus juveniles presentan un pelaje en cuya coloración destacan los tintes marronáceos, tanto en la cara dorsal como en la ventral; este pelaje es sustituido por el de invierno, más largo y oscuro, en el que predominan tonos grisáceos, especialmente en la región ventral; el pelaje de verano se asemeja al juvenil, aunque es algo más oscuro; en ningún caso se ha observado el pelaje tricolor (LOPEZ-FUSTER, 1983).

Los exhaustivos estudios sobre el cambio de pelaje que han sido realizados hasta la fecha (véase LOPEZ-FUSTER, 1983), constituyen la base de los conocimientos actuales sobre el momento de aparición, duración y secuencia de la muda en Sorex araneus. A lo largo de la vida del animal se suceden por

lo menos dos cambios de pelaje, el de otoño y el de primavera. Según LOPEZ-FUSTER (1983), en el Nordeste Ibérico la muda otoñal se inicia en octubre, de forma bastante sincronizada entre los animales de una misma población. El mismo autor no detecta diferencias entre ambos sexos respecto a la iniciación de la muda.

Todavía no se dispone de ningún criterio concluyente para evaluar la edad de los ejemplares de Sorex araneus. En este sentido, resulta indicativo el estado del pelaje, el tamaño del animal, su peso y su desgaste dentario. Las dimensiones corporales y el peso ayudan a tal cometido.

La musaraña colicuadrada no suele llegar a los dos años de vida. Su reproducción debe de tener lugar probablemente de primavera a otoño con un máximo en verano. Los individuos nacidos en este período de tiempo suelen alcanzar la madurez sexual no en el mismo año, sino al año siguiente y su vida se prolonga hasta finales del mismo (MAS-COMA, 1976; LOPEZ-FUSTER, 1983). La experiencia indica que los animales que se captura en invierno suelen ser individuos subadultos, sexualmente inactivos y con desgaste dentario reducido así como pesos no superiores a 8 g.

La gestación dura de 13 a 19 días y la hembra puede volver a estar grávida poco tiempo después del último parto. En el Nordeste Ibérico las hembras tienen dos camadas en su vida, en algunos casos hasta tres.

La musaraña colicuadrada es activa noche y día y en todos los períodos del año. Ingiere durante todo el día una cantidad enorme de alimento que consiste principalmente en larvas, insectos, caracoles, gusanos, ranas y otros pequeños Invertebrados. Se ayuda en reconocer a su presa sobre todo gracias al oido, olfato y órganos táctiles los cuales los tiene muy desarrollados, lo que no sucede con la vista. A su vez, las musarañas son presa de muchos Carnívoros, de mochuelos y aves de rapiña.

Esta especie no muestra requerimientos demasiado estrictos en lo que concierne a los hábitats que ocupa. Vive en cualquier parte, tanto en zonas pantanosas como en zonas secas, en los prados como en los bosques, sobre todo en lugares con abundante vegetación (LYNEBORG, 1972). En el Nordeste Ibérico esta especie se encuentra en hábitats de elevada humedad, encontrándose tanto en bosques caducifolios como en bosques mixtos y de coníferas; vive bajo el

matorral, próximo a cursos de agua y también en muros de piedra, generalmente cubiertos por una densa vegetación (LOPEZ-FUSTER, 1983). Según SPITZENBERGER & STEINER (1967), los biotopos óptimos para Sorex araneus dependen no de sus características particulares sino de las condiciones climáticas generales de toda la región ocupada por la especie.

Su área de distribución se extiende por toda Europa, faltando únicamente en Irlanda (LYNEBORG, 1972), incluyendo la Península Ibérica (CABRERA, 1914; NIETHAMMER, 1956; VERICAD, 1970). El área de distribución conocida en Cataluña de esta especie comprende la región pirenaica y parte de la región oriental húmeda.

En general, el territorio ocupado por la musaraña colicuadrada en Cataluña queda circunscrito a determinados dominios de vegetación de tipo boreoalpino y eurosiberiano, sin penetrar aparentemente en la región de características mediterráneas.

La primera cita de la musaraña colicuadrada en Cataluña se debe a CABRERA (1914) al referirse a un ejemplar procedente de la Seu d'Urgell, que diagnosticó como Sorex araneus pyrenaicus. Posteriormente, se refirió la presencia de la especie en la región oriental húmeda de los Pirineos por parte de AGUILAR-AMAT (1933), CLARAMUNT, GOSALBEZ & SANS-COMA (1975) y SANS-COMA (1979). Recientemente se ha detectado su presencia en el Macizo del Montseny por GOSALBEZ, LOPEZ-FUSTER, BOADA & SANS-COMA (1981). No ha sido detectado, sin embargo, en las Montañas de Prades.

C) SOREX MINUTUS LINNAEUS, 1766

MATERIAL ANALIZADO

Pirineo Oriental:

- *Arrós:* 2 indet., 20.X.1980;
- *Son del Pi:* 1 indet., 20.VIII.1979; 1 ♀, 31.X.1977;
- *Torre de Capdella:* 1 indet., 8.XII.1977;
- *La Molina:* 1 ♀, 6.XII.1976;

- *Queralbs:* 1 ♀ y 2 ♂♂, 30.XII.1973; 3 ♂♂, 1.I.1974; 1 ♀, 2.I.1974; 1 ♀ y 4 ♂♂, 3.I.1974; 1 ♀, 3.I.1976; 1 ♂, 4.I.1976; 1 ♀, 24.I. 1976; 1 ♀; 25.I.1976; 1 ♂, 31.III.1976; 1 indet., 31.III. 1976; 1 ♀, 1.VIII.1976;

Macizo del Montseny:

- *Viladrau:* 1 ♀, 2.XI.1975; 3 ♀♀ y 1 ♀, 29.XI.1975.

La musaraña enana, Sorex minutus, presenta las dimensiones siguientes: longitud cabeza-cuerpo entre 43-60 mm; la cola es relativamente larga, de 31-46 mm y está cubierta de pelos más densos y largos que la musaraña colicuadrada; el pie posterior mide entre 9,5-11 mm; el peso oscila entre 2,5-6 g. Los rasgos de las orejas, el hocico y puntas de los dientes son semejantes a los de la especie anterior. El peso está sometido a unas variaciones estacionales similares en ritmo, pero todavía más acusadas, ante todo en lo que respecta a la disminución invernal.

Sorex minutus, según LOPEZ-FUSTER (1983), muestra una gran variabilidad cráneo y odontométrica a nivel interpoblacional (intermuestral) en el Nordeste Ibérico. Según GOSALBEZ (1976) las dimensiones craneanas de los Sorex minutus de Prades son mayores que en los animales de los Pirineos; los valores hallados en los cráneos encontrados en el Montseny son intermedios. Parece existir pues un aumento de talla desde el Pirineo a Prades. En lo que a Europa se refiere cabe añadir que según los datos que se posee en la actualidad, la musaraña Sorex minutus parece estar sometida a una variación gradual, clinal, de tamaño en Europa, que se manifiesta a través de un aumento de talla de Este a Oeste (MAS-COMA, 1976).

Esta especie presenta el pelaje de la espalda con una coloración uniforme en un tono grisáceo, la cual se extiende hasta los costados y sin ninguna zona de demarcación entre la espalda y la parte ventral y siendo esta última de un tono un poco más claro.

Las musarañas enanas del Nordeste Ibérico tienen una coloración más clara que la de las centroeuropeas. Concretamente, en comparación con ejemplares de Bayern, son más claros y mates, tanto en lo que respecta a sus pelajes de verano (juvenil y de adulto) como a su pelaje de invierno (LOPEZ-FUSTER, 1983).

A lo largo de la vida del animal se suceden por lo menos dos mudas, una corta en otoño y otra más larga e irregular en primavera. En la muda de otoño, el pelaje juvenil es reemplazado por el de invierno, más oscuro y largo. (LOPEZ-FUSTER, 1983).

La determinación de la edad en Sorex minutus es tan subjetiva y sigue la misma metodología que en Sorex araneus. El desgaste dentario resulta también en este caso el criterio más adecuado. Las dimensiones y el peso ayudan a tal cometido.

La musaraña enana tiene una duración de vida y unos períodos de actividad reproductiva semejantes a los de la musaraña colicuadrada. Por ello resultan prácticamente válidas todas las consideraciones efectuadas al respecto en el capítulo dedicado a Sorex araneus.

En general, las costumbres de esta especie son las mismas que las de Sorex araneus, pero con alguna notable diferencia. Por ejemplo, la musaraña enana, comparada con la musaraña colicuadrada, tiene una mayor alternancia de períodos de actividad y de reposo durante el día. Probablemente también existen diferencias en orden a la selección del alimento, si bien probablemente los elementos constitutivos de su dieta alimenticia deben ser esencialmente los mismos que en Sorex araneus.

Esta especie prefiere en general terrenos secos y bien protegidos como son zonas de arbustos y vegetación alta; raramente se la halla en el interior del bosque. En Queralbs habita los muros de piedra cercanos a los arroyos, en lugares con abundante cobertura vegetal y de elevada humedad (MAS-COMA, 1976). Aquí debe mencionarse que, en general, los mastozoólogos especialistas se habían decantado por suponer que en aquellos lugares en donde se daba Sorex araneus, no se presentaba Sorex minutus, estimándose una convivencia competitiva que conducía a un dominio absoluto del más fuerte. Respecto a esta mención, según estudios llevados a cabo por MAS-COMA (1976) y LOPEZ-FUSTER (1983), sobresale el hecho de que en el Pirineo es posible cazar las dos especies en trampas no más distantes de 20 cm y con una frecuencia tal que lleva a pensar que la convivencia de las dos especies en un mismo biotopo de algún determinado lugar es un hecho real.

En cuanto a su distribución geográfica, Sorex minutus se encuentra en to-

da Europa, a excepción de Córcega, Cerdeña, Sicilia y en las otras islas mediterráneas. También se encuentra en la Península Escandinava, salvo la costa del Océano Artico y se extiende al Este hasta el Océano Pacífico (LYNEBORG , 1972). En Europa alcanza el centro de la Península Ibérica como territorio más occidental.

La presencia de Sorex minutus en la Península Ibérica se desconocía con anterioridad al trabajo, sobre Micromamíferos del Norte de España, realizado por NIETHAMMER (1964).

En Cataluña, la musaraña enana se extiende preferentemente por la región oriental húmeda de los Pirineos (CLARAMUNT, GOSALBEZ & SANS-COMA, 1975), si bien se ha detectado la existencia de núcleos poblacionales del mismo animal asimismo en el Montseny (SANS-COMA, PALACIOS & GOSALBEZ, 1971) y Montañas de Prades (AYARZAGUEÑA, GARZON, CASTROVIEJO, IBAÑEZ & PALACIOS, 1975; GOSALBEZ, 1976; SANS-COMA, 1979; GOSALBEZ, LOPEZ-FUSTER, FONS & SANS-COMA, 1980, 1982). GRABULOSA SANTOS & FELIX FRANQUESA (1981) también la citan en la región húmeda de Cataluña.

Para una mayor información sobre distribución geográfica y sistématica de Sorex minutus véase la monografía recientemente presentada por LOPEZ-FUSTER (1983). El mismo autor señala que en el Nordeste Ibérico Sorex minutus no compite con Sorex araneus, siendo ambas especies simpátricas y en muchos lugares sintópicas.

La coexistencia de Sorex araneus y Sorex minutus, en la mayor parte de sus respectivas áreas de distribución y la afinidad de sus requerimientos ambientales, suscita la temática de su posible competencia interespecífica. Las diferencias ecológicas de ambas especies se manifiestan básicamente en la densidad de población, la amplitud del territorio y en la preferencia de hábitats. La captura de ambas especies en un mismo microhábitat (Queralbs), y la semejanza de sus áreas de distribución parecen indicar la reducida, o incluso nula, competencia que existe entre Sorex minutus y Sorex araneus (LOPEZ-FUSTER, 1983).

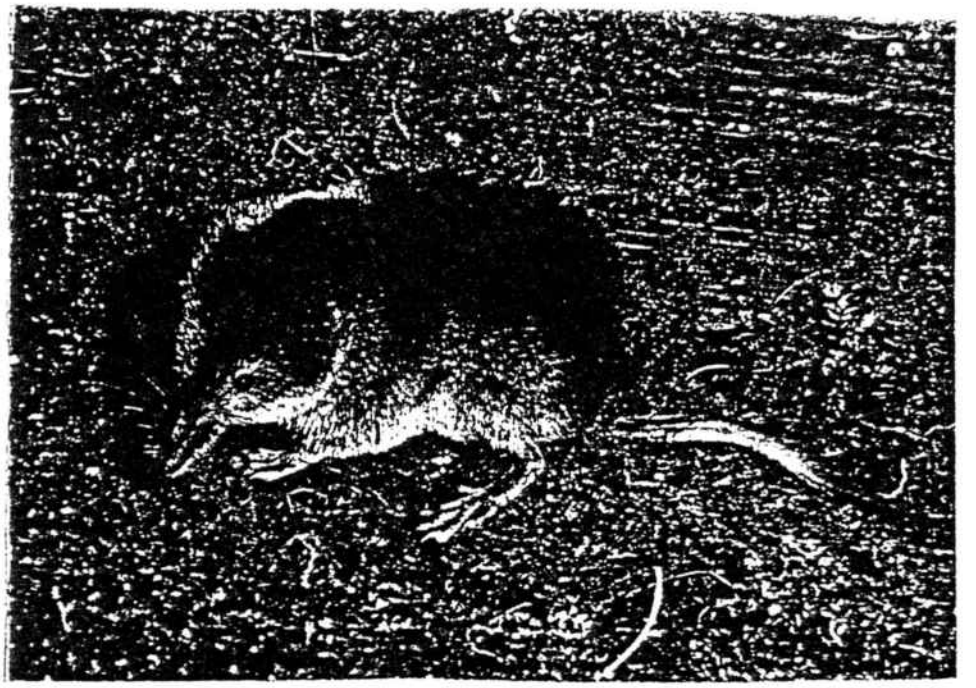


Fig. 15.- Sorex araneus: fotografía mostrando un ejemplar adulto en la Naturaleza.

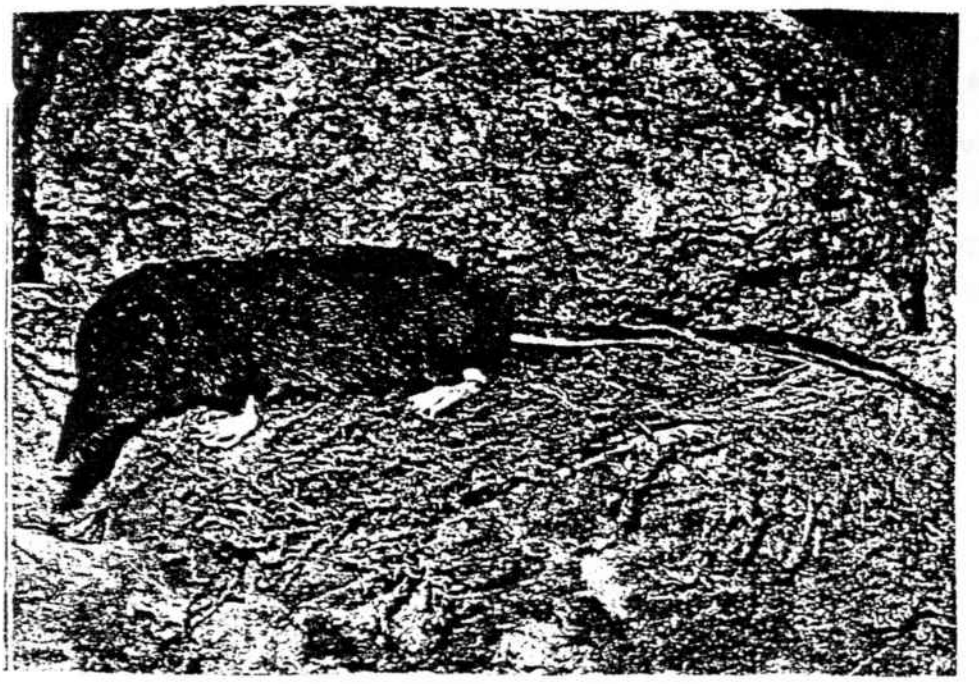


Fig. 16.- Sorex minutus: fotografía mostrando un ejemplar adulto en la Naturaleza.

D) NEOMYS FODIENS PENNNANT, 1771

MATERIAL ANALIZADO

Pirineo Oriental:

- *Arrós:* 4 indet., 19.X.1980; 5 indet., 20.X.1980;
- *La Molina:* 2 indet., 7.XII.1976;
- *Queralbs :* 1 ♂, 2.I.1974; 1 ♀, 5.I.1976; 2 ♀♀, 6.I.1976; 1 ♀, 30.I. 1976; 1 indet., 1.VIII.1976.

Esta especie ha sido estudiada muy a fondo en los últimos años en toda Europa debido a presentar una helmintofauna francamente especial. Sus dimensiones son las siguientes: la longitud cabeza-cuerpo varía entre 72-96 mm; la cola entre 47-77 mm; el pie posterior entre 16-20 mm; el peso entre 10-23 g.

Las partes superiores del animal son de color pizarra muy oscuro, a veces casi negras. Las partes inferiores son generalmente blancas, con una separación neta del color del dorso, pero a veces se da el caso de que puede ser ventralmente de un color gris o de un tono tan oscuro que el animal parece casi de color uniforme. El color de la cola es uniforme, con dos franjas de pelos de color gris plateado en su parte inferior (LYNEBORG, 1972).

Vive sobre todo en las orillas de lagos, ríos, estanques, a condición de que sus aguas sean suficientemente limpias. Es una especie activa día y noche. Esta especie nada muy a menudo, se sumerge con frecuencia y nada y anda sobre el fondo y en medio de la vegetación acuática donde busca alimento que consiste sobre todo en insectos acuáticos, larvas, gusanos, babosas y caracoles, pequeños peces, ranas y otros animales. Las presas las paraliza mediante una secreción venenosa que tiene en una glándula salivar. En abril o mayo prepara el terreno, apenas bajo la superficie, un nido compacto de musgos, hierbas, raíces y troncos de árboles, en donde la hembra da a luz un número de crías que oscila de 3 a 8 después de una gestación aproximada de 24 días. Cada hembra alumbra de 2 a 3 veces en el curso de un sólo verano y los jóvenes no se vuelven sexualmente maduros hasta el verano próximo.

Esta especie está muy vinculada a los bordes de agua. Vive generalmente cerca de corrientes lentas. Por ello se la conoce también con el sobrenombre de musaraña acuática.

Se distribuye geográficamente en toda Europa, excepto en Islandia, Irlanda, la mayor parte de la Península Ibérica, gran parte de los Balcanes y en varias islas mediterráneas; hacia el Norte vive en toda Escandinavia a excepción de la zona costera del Océano Artico; hacia el Este se extiende hasta el Pacífico, pasando por el Asia Septentrional (LYNEBORG, 1972).

En la Península Ibérica se la ha podido hallar en Vascongadas y en Cataluña. AGUILAR-AMAT (1924) le atribuye un área de distribución que va desde el Pirineo hasta el Vallés y por todo el Macizo del Montseny, pasando por la región oriental húmeda, si bien, como ya indicaron CLARAMUNT, GOSALBEZ & SANS-COMA (1975), las identificaciones de AGUILAR-AMAT (loc. cit.) fueron erróneas (probablemente confusión con Neomys anomalus), por lo que de acuerdo con estos últimos autores, casi se puede asegurar que Neomys fodiens se halla restringido en Cataluña a la región pirenaica y algunas localidades del Pre-Pirineo (MAS-COMA, 1976).

E) CROCIDURA RUSSULA HERMANN, 1780

MATERIAL ANALIZADO

Pirineo y Pre-Pirineo Orientales:

- *Torre de Capdella:* 1 indet., 8.XII.1976;
- *Queralbs:* 1 ♀, 31.XII.1973;
- *La Nou:* 4 indet., 3.VIII.1977;
- *Oliana:* 1 ♀, 18.VII.1977;

Macizo del Montseny y zonas adyacentes:

- *Viladrau:* 1 ♀, 30.XII.1975;
- *Rio Tordera:* 2 indet., 8.V.1977;
- *Breda:* 2 indet., 16.I.1977; 1 indet., 15.I.1977;
- *Torelló:* 1 ♂, 20.III.1977;
- *Aiguafreda:* 1 ♂, 1.I.1976; 1 ♂, 2.I.1976; 1 ♀ y 1 ♂, 30.I.1976;
- *Tona:* 1 ♀ y 1 ♂, 27.XII.1974; 1 ♀ y 1 ♂, 28.XII.1974; 1 ♂, 30.XII.1974; 2 indet., 14.XI.1976;

Montañas de Prades:

- *Prades:* 1 ♂, 25.III.1975; 1 ♀ y 4 ♂♂, 26.III.1975; 2 ♀♀, 27.III.1975.

La musaraña común, Crocidura russula, es una especie relativamente grande. Presenta las siguientes dimensiones generales: la longitud cabeza-cuerpo puede oscilar entre 64-95 mm; la cola entre 40-50 mm ; el pie posterior entre 11-14 mm y el peso oscila desde 6 hasta 12 g.

Según REY & REY (1974) las dimensiones de Crocidura russula experimentan un profundo y gradual descenso hacia el Sur de la Península Ibérica. LOPEZ-FUSTER (1983) confirma la existencia en el Nordeste Ibérico de una variación clinal que se manifiesta por una disminución de tamaño en dirección Norte-Sur y Oeste-Este.

La coloración constituye uno de los principales rasgos fisionómicos en los que se fundamenta la diferenciación taxonómica de Crocidura russula a nivel intraespecífico. SANS-COMA, GOMEZ & GOSALBEZ (1976) detectan que, en general, los especímenes del Nordeste Ibérico apenas difieren de los centroeuropeos, pertenecientes a la forma nominal Crocidura russula russula y que además distan de presentar una coloración semejante a la aludida por CABRERA (1907) para la forma pulchra.

En el Nordeste Ibérico, los juveniles de Crocidura russula presentan un pelaje en cuya coloración dorsal y ventral destacan los tintes grisáceos. El pelaje de verano muestra una coloración marrón en el dorso y en los flancos; el vientre al principio gris va adquiriendo paulatinamente tintes marronáceos. En los pelajes de invierno el dorso muestra una coloración grisácea más oscura que la de verano, con reflejos plateados (LOPEZ-FUSTER, 1983).

En cuanto al cambio de pelaje, según LOPEZ-FUSTER (1983), cabe deducir que a lo largo de la vida del animal se suceden por lo menos cuatro mudas, bien diferenciadas, que darán lugar a la aparición de pelajes de verano e invierno sucesivamente.

Uno de los problemas que se presenta en los Sorícidos cuando se trata de llevar a cabo un análisis de la estructura de la población reside en la determinación de la edad, al menos relativa, de los ejemplares de captura. Generalmente, se suele recurrir al desgaste de sus estructuras dentarias (SAINT-GI-

RONS, 1965; GOMEZ & SANS-COMA, 1976). El aspecto y densidad del pelaje también puede constituir un dato significativo.

El ciclo vital de Crocidura russula es tan breve que prácticamente cada año es sustituida por entero toda la población por una nueva generación. En ejemplares capturados en el Delta del Ebro por LOPEZ-FUSTER (1983), los individuos nacidos en las primeras camadas del año adquieren la madurez sexual el mismo año de su nacimiento; el número de camadas, a lo largo del ciclo reproductor, varía en función de la edad relativa de las hembras; las hembras pueden tener en el transcurso de su vida un total de 7 camadas.

La musaraña común es un animal de costumbres sobre todo nocturnas, bastante más que las especies del género Sorex (MAS-COMA, 1976), pero no es tan rápida en sus movimientos como éstas. Excava sus galerias en el terreno pero usa también los sistemas subterráneos de los topos.

Vive predominantemente en lugares libres y espaciosos como son bordes de bosques, jardines, setos, muros de piedra, zonas con arbustos y también en praderas secas. Aunque todas las musarañas entran en las viviendas, esta especie lo hace más frecuentemente que ninguna otra.

Se conoce que la musaraña común se alimenta preferentemente de Insectos y Gasterópodos (FONS, 1972). Uno de sus alimentos preferidos en cautividad lo constituyen las larvas de Tenebrio, pero además se nutre de grillos, mantis y xilocopas. También se conoce casos de canibalismo y su carnivoridad alcanza en ocasiones cotas elevadas, incluso frente a presas que le superan en tamaño, como son las salamandras y las lagartijas.

Crocidura russula presenta una repartición zoogeográfica paleártica. Sin embargo, la delimitación exacta de su área dista de estar precisada, debido a la problemática que plantea actualmente el género Crocidura a nivel taxonómico (LOPEZ-FUSTER, 1983).

Esta especie se distribuye por la mayor parte de las regiones mediterráneas, en Europa Central y en Rusia Meridional, sin que se haya citado su presencia en las Islas Británicas y Norte de Europa (Dinamarca y Países Escandinavos) ni tampoco en Rusia Oriental (LYNEBORG, 1972).

La musaraña común es el Sorícido más frecuente en toda la Península Ibérica y también concretamente en la región catalana. La problemática que encie-

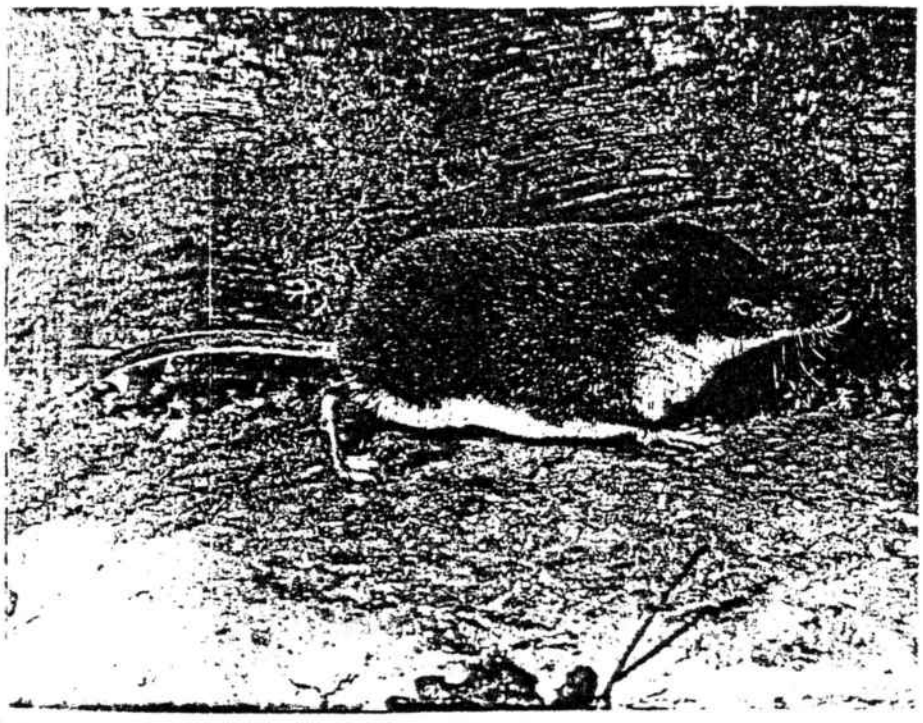


Fig. 17.- Neomys fodiens: fotografía mostrando un ejemplar adulto en la Naturaleza.

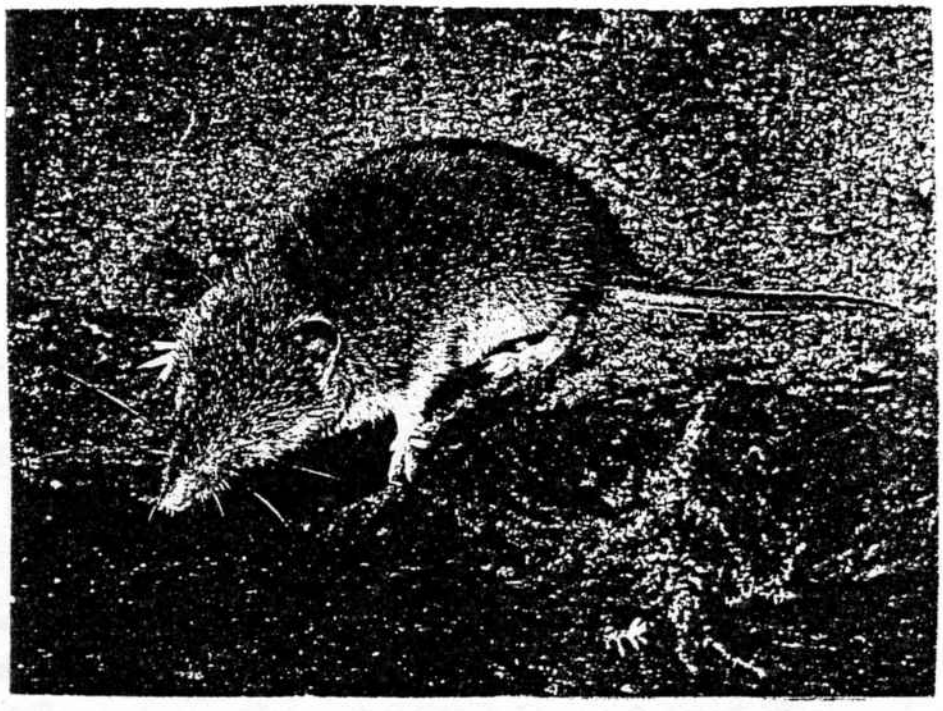


Fig. 18.- Crocidura russula: fotografía mostrando un ejemplar adulto en la Naturaleza.

rra dicha especie a nivel de su diversificación subespecífica en la Península ha sido motivo de múltiples estudios (véase LOPEZ-FUSTER, 1983).

En Cataluña se distribuye habitualmente por la zona mediterránea y su existencia por la zona pirenaica, según CLARAMUNT, GOSALBEZ & SANS-COMA (1975), está limitada fundamentalmente por factores que, a última instancia, dependen de la altitud, indicando que Crocidura russula se extiende dentro del área pirenaica hasta el estadío montañoso e incluso se ha verificado su presencia en el Valle de Arán (1.100 m de altitud). Otros trabajos referentes a su distribución en la región catalana son los de SANS-COMA & MARGALEF (1974), GOMEZ & SANS-COMA (1976), SANS-COMA, GOMEZ & GOSALBEZ (1976) y LOPEZ-FUSTER (1983).

1.1.2.2.2.- ROEDORES

Las especies de Roedores que pasamos a tratar a continuación son las siguientes:

A) ELIOMYS QUERCINUS OPHIUSAE THOMAS, 1925

MATERIAL ANALIZADO

Formentera (Islas Pitiusas):

- *La Mola:* 1 ♀ y 3 ○○, 23.V.1975; 1 ○, 22.X.1975; 1 ♀ y 1 ○, 23.X.1975; 1 ○, 2.IV.1977; 1 ○, 3.IV.1977; 1 ○, 6.IV.1977; 1 ♀ y 1 ○, 4.X.1979; 2 ○○, 6.X.1979;
- *Ca'n Campanich:* 1 ○, 17.X.1974; 1 ♀, 22.X.1974; 1 ○, 21.X.1975;
- *Ca'n Carlos:* 2 ♀♀ y 1 ♂, 10.X.1974; 3 ♂♂, 11.X.1974; 1 ♀, 12.X.1974; 1 ♀ y 2 ♂♂, 13.X.1974; 1 ♀ y 1 ♂, 14.X.1974; 2 ♀♀ y 2 ♂♂, 15.X.1974; 1 ♀ y 1 ♂, 16.X.1974; 1 ♂, 17.X.1974; 2 ♂♂, 18.X.1974; 4 ♀♀, 19.X.1974; 5 ♂♂, 17.V.1975; 2 ♂♂, 19.V.1975; 2 ♀♀ y 4 ○○, 18.X.1975; 6 ♀♀ y 5 ♂♂, 19.X.1975; 1 ♂, 20.X.1975; 3 ♀♀ y 1 ♂, 3.IV.1977; 2 ♀♀ y 4 ♂♂, 4.IV.1977; 2 ♀♀, 3 ♂♂ y 1 indet., 5.IV.1977;

- *Es Caló:* 1 ♂, 19.V.1975; 2 ♂♂, 3.IV.1977; 2 ♀♀, 5.IV.1977;
- *Ca'n Marí:* 1 ♀ y 3 ♂♂, 26.V.1975;
- *Playa Mitjorn:* 2 ♀♀ y 1 ♂, 21.X.1974;
- *San Fernando:* 1 ♀, 25.X.1975;
- *Las Salinas:* 1 ♀ 1 ♂, 24.V.1975;
- *Cala Sahona:* 7 ♀♀, 20.X.1974; 1 ♀, 3.IV.1977;
- *Km 4 de La Sabina:* 1 ♂, 19.V.1975; 1 ♂, 22.V.1975;
- *Ca'n Rocavella:* 1 ♂, 24.V.1975.

El lirón careto, Eliomys quercinus Linnaeus, 1766, ha sido el Glírido que ha acaparado más la atención de los especialistas hasta la fecha. En todo el mundo se han descrito muchas subespecies de lirones. El conjunto se distribuye en tres grupos naturales basados en la coloración de la cola (ALCOVER, 1979):

- grupo melanurus: que comprende formas que viven en las zonas más orientales del Africa mediterránea de Israel;
- grupo quercinus: que comprende formas de la Europa Central, Septentrional y el Norte de la Península Ibérica;
- grupo lusitanicus: que comprende formas del Sur de la Península Ibérica, Italia, Sicilia, Córcega, Cerdeña, etc.

El lirón de Formentera es la subespecie del lirón de mayor talla que se conoce en el mundo (ALCOVER,1979). THOMAS (1925) dispone de 3 ejemplares con los que describe la subespecie ophiusae. VERICAD & BALCELLS (1965) estudiaron 6 ejemplares y COMPTE SART (1966) uno sólo. El primer estudio crítico con material considerable es el de KAHMANN (1970) con 16 ejemplares. Más adelante, KAHMANN & LAU (1972) al disponer de 55 ejemplares, efectúan ya un primer sondeo sobre la etología y el "status" ecológico de este animal en la isla, trabajo al cual añaden ciertas consideraciones más tarde KAHMANN & THOMS (1974). Por último KAHMANN & THOMS (1977) estudian el crecimiento y edad de dicho animal en comparación con las demás formas o subespecies de lirón careto conocidas.

La forma insular del lirón de Formentera es descrita por THOMAS (1925) como Eliomys ophiusae y ratificada por PETTER (1961) como especie afín a Eliomys lusitanicus Reuvens, 1890. VERICAD & BALCELLS (1965) parecen sumarse a la opinión de considerar esta forma insular a nivel específico. Sin embargo, KAHMANN (1970) prefiere describirla a nivel subespecífico, añadiendo que sus características morfométricas se salen del cuadro general de las subespecies del lirón careto conocidas de Centro y Sur Europa. Evidentemente resultará prematura la consideración a nivel específico mientras no se demuestre la imposibilidad de interfecundación. Ensayos efectuados al respecto (KAHMANN, com. per. en MAS-COMA, 1976) no han porporcionado dato alguno, por cuanto el lirón de Formentera termina por devorar a su pariente continental en virtud de su mayor tamaño y ferocidad.

Se sale del objeto del presente trabajo referirse aquí extensamente a la morfología y etología de dicho animal en la isla a la vista de los complejos trabajos de KAHMANN (1970) y KAHMANN & LAU (1972) y KAHMANN & THOMS (1974, 1977). Cabe remarcar aquí que su talla es muy superior a la del lirón continental (CC: hasta 180 mm; peso: hasta 200 g) y que su edad puede estimarse de modo similar que con el lirón continental, a través de su evolución dental principalmente (KAHMANN & STAUDENMAYER, 1968).

En la Naturaleza, los lirones suelen salir al atardecer y prolongar su actividad hasta el alba, aunque se tienen datos de su actividad durante las horas de sol (ALCOVER, 1979).

Su alimentación es más carnívora que vegetariana y presenta notables variaciones estacionales, siendo más carnívora en primavera y verano (ALCOVER, 1979). Los resultados obtenidos por KAHMANN & LAU (1972) del análisis de 40 contenidos estomacales del lirón de Formentera muestran un 100% de Gasterópodos Pulmonados, 7,5% de Isópodos, 60% de arañas, 17,5% de milpies, 27,5% de cienpies, 90% de escarabajos, 52,2% de hormigas, 32,5% de larvas, 92,5 % de lagartijas, 5% de murciélagos, 67,5% de Roedores (ratón de campo y ratón casero) y un 22% de restos vegetales.

El período de reproducción del lirón en Europa Central finaliza normalmente hacia el mes de julio. En la zona mediterránea se encuentran hembras embarazadas hacia el principio de invierno. Tienen tiempo de reproducción en julio y agosto en la isla de Mallorca, en donde se capturó seis hembras adul-

tas en octubre (KAHMANN & ALCOVER, 1974) que estaban en actividad reproductora (embarazadas o amamantando a sus crías). Suelen tener de 5-7 crías en cada parto y puede que se reproduzca dos veces por temporada de cría (ALCOVER, 1979).

El lirón de Formentera presenta un letargo poco profundo. Así, dos lirones mallorquinos trasladados a Munich presentaban actividad normal y los lirones alemanes colocados en las mismas condiciones presentaban sueño invernal (ALCOVER, 1979).

Parece ser que el lirón posee una distribución ligada al Oleo-Ceratonion el cual incluye garrigas, olivos, matas y pinares costeros. En este biotopo el lirón es muy abundante y presenta a veces densidades poblacionales muy elevadas. A diferencia de lo que sucede en el continente, el lirón de las islas de Mallorca y Menorca hace su vida en las ramas de las matas y olivos (KAHMANN & ALCOVER, 1974). Estos nidos, que llegan a medir unos 20 cm de diámetro, están construidos a base de musgos, pelos de conejo y plumas de aves. Normalmente el lirón construye en los nidos de Aves abandonados. Los nidos más grandes suelen estar ocupados por hembras con sus crías (ALCOVER,1979).

En la isla de Formentera, este Glírido se halla extendido por toda la isla poblando toda clase de hábitats. En ciertos parajes alcanzan densidades poblacionales muy notables (Ca'n Carlos, Cala Sahona, La Mola y Playa Mitjorn de la cual parece ser que se va retirando debido a la invasión turística), mostrando preferencia por los muros de piedra lindantes con campos de cultivo y vegetación arbustiva incluso en las playas, lugares en donde construye sus nidos. En ciertos biotopos, como los muros de piedra de La Mola convive estrechamente con Rattus rattus, hecho único al parecer en el continente (MASCOMA, 1976). Sobre la interacción de las dos especies en el mismo hábitat han hablado suficientemente KAHMANN & LAU (1972) Y KAHMANN & THOMS (1974), con un sondeo sobre el número de colas rotas como reflejo de los enfrentamientos entre ambas especies entre otras observaciones.

Como ya hemos mencionado anteriormente, el dominio ecológico del lirón es evidente en toda la isla, convirtiéndose incluso en algunas zonas en peridoméstico. Incluso se había hablado en 1970 de una plaga en Formentera por este animal y la conveniencia de emprender una campaña contra el mismo. Sobre estos hechos se pronunciaron KAHMANN & THOMS (1974) de un modo definiti-

vo al hacer hincapié en los cuatro puntos que se exponen a continuación : 1.- hasta el momento no cabe hablar de una tal "invasión"; 2.- un incremento de la densidad poblacional del lirón sólo es apreciable donde ha habido un aumento considerable de las instalaciones turísticas, con la consiguiente facilitación de la vida del animal; 3.- los daños causados en los cultivos de la isla son inapreciables (excepto en La Mola); 4.- una exterminación con resultados positivos podría tener como consecuencia inmediata el incremento de la densidad poblacional de Rattus rattus, lo cual constituiría una nueva plaga.

Los principales depredadores de los lirones de las islas de Mallorca y Menorca son las lechuzas. En la isla de Formentera también se encuentran en gran proporción entre las presas de la lechuza. Sin embargo, podemos afirmar que en esta isla el enemigo principal es el hombre (ALCOVER, 1979).

Esta especie se encuentra solamente en las islas de Mallorca, Menorca y Formentera. En los trabajos del zoólogo CABRERA (1904, 1914), está incluida también en la isla de Cabrera pero las últimas investigaciones realizadas para comprobar esta mención evidencian que el lirón careto jamás ha existido en dicha isla, de tal manera que se puede asegurar que esta mención es errónea.

Dicha especie no se encuentra actualmente en Ibiza, aunque COLOM (1964) diga lo contrario en su obra. Recientemente se obtuvo materiales muy antiguos de Micromamíferos de Ibiza, entre los cuales se encontraban restos óseos de esta especie, por lo que resulta evidente que esta especie se extinguió en tiempos remotos sin que en la actualidad se pueda explicar bien las causas de su desaparición. Se sospecha que han tomado parte diversos competidores (Rattus rattus y Apodemus sylvaticus) y depredadores (Geneta geneta y Martes martes).

B) RATTUS RATTUS LINNAEUS, 1758

MATERIAL ANALIZADO

Formentera (Islas Pitiusas):

- *La Mola:* 2 ♀♀ y 2 ♂♂, 23.V.1975; 1 ♀, 18.X.1975; 1 ♂, 19.X.1975; 1 ♀, 23.X.1975; 3 ♂♂, 4.X.1979;

- *Ca'n Campanich:* 1 ♀, 17.X.1974; 2 ♂♂, 22.X.1975; 1 ♀, 23.X.1975;
- *Ca'n Carlos:* 1 ♂, 16.X.1974; 2 ♂♂, 19.V.1975; 1 ♀ y 2 ♂♂, 17.X.1975; 1 ♀, 19.X.1975; 1 ♂, 20.X.1975; 2 ♀♀, 24.X.1975; 1 ♀ y 3 ♂♂, 1.IV.1977; 3 ♀♀ y 2 ♂♂, 2.IV.1977; 2 ♀♀, 4.IV.1977; 2 ♀♀, 5.IV.1977;
- *Es Caló:* 1 ♂, 5.IV.1977;
- *Ca'n Marí:* 1 ♀, 26.X.1975;
- *Playa Mitjorn:* 1 ♂, 12.X.1974;
- *Cala Sahona:* 2 ♂♂, 20.X.1974; 2 ♀♀ y 1 ♂, 23.X.1975;
- *Cap Berberia:* 2 ♂♂, 18.V.1975;
- *Km 4 de La Sabina:* 1 ♂, 22.V.1975.

Laboratorio: ejemplares albinos de Laboratorio utilizados para ensayos de infestación experimental.

Todas las especies de Rattus pertenecen a la familia Muridae y por lo tanto van a tener caracteres comunes. Los más importantes son: hocico puntiagudo; labio superior hendido; cola medianamente larga o muy larga, con muy poco pelo y anillos muy patentes; 4 dedos en las patas anteriores y 5 en las posteriores; sin hibernación.

Como caracteres diferenciales entre las dos especies de rata, Rattus rattus y Rattus norvegicus, podemos decir, según la clave de clasificación de CABRERA (1914), que la primera presenta una cola más larga que la cabeza y el cuerpo juntos y, la oreja, si se echa hacia adelante llega hasta el ojo, mientras que en la segunda sucede lo contrario. Según ALCOVER (1979), otro carácter diferencial entre las dos especies es la medida del pie posterior que en el caso de la "rata negra", Rattus rattus, es menor de 40 mm, mientras que en la "rata de ciudad", Rattus norvegicus, es mayor de 40 mm.

La "rata negra" tiene una coloración castaña o negruzca en su parte dorsal y grisácea en la parte ventral.

Los ejemplares adultos de esta especie tienen unos 18-20 cm de longitud cabeza-cuerpo. La cola también tiene esta longitud o todavía mayor. Llegan a pesar hasta 200 g los ejemplares más grandes. Tienen las orejas grandes y des-

nudas. Presentan dimorfismo sexual en el tamaño, siendo las hembras un poco más pequeñas que los machos (ALCOVER, 1979).

El régimen alimenticio de la rata en evidentemente omnívoro. Parece, no obstante, que tiene una gran predilección por los granos de cereales. En algunas ocasiones no desecha carroña.

Puede reproducirse varias veces al año. Tiene de 3 a 5 partos anuales, en cada uno de los cuales da a luz de 5 a 10 crías. La gestación dura unos 21 días (ALCOVER, 1979).

Cabe encontrar a esta especie en biotopos diversos, si bien es verdad que habita tambíen en las ciudades, en donde compite con la otra especie de "rata traginera", la "rata traginera de ciudad" o Rattus norvegicus, dando lugar a un desdoblamiento de los nichos ecológicos. Así, la "rata de ciudad" domina básicamente en los ambientes más húmedos, siendo la que se encuentra en los sótanos, alcantarillas, etc., de donde ha desplazado a la "rata negra" que inicialmente ocupaba estos lugares. Esta última especie ocupa en la ciudad las buhardillas, tejados, etc.

Originaria del Asia Sud-Oriental, la rata campestre está destribuida por toda Europa y tan sólo ocupa pequeños focos en Inglaterra, Islandia, Dinamarca y Países Nórdicos. Actualmente, en la Península Ibérica, se da como existentes las siguientes formas de "rata negra": Rattus rattus rattus Linnaeus, 1758; Rattus rattus frugivorus Rafinesque, 1814; y Rattus rattus alexandrinus Demarest, 1819.

Como ya apunta MAS-COMA (1976), constituye la especie de Roedor colonizador de islas por excelencia, adquiriendo censos muy notables debido a su facilidad reproductiva, si bien, como indica ALCOVER (1979) se trata de una especie que tiene numerosos depredadores: pequeños carnívoros (ginetas, martas, mustelas y otros), aves de presa e incluso, en ocasiones, puede ser atacada y devorada por su competidora la "rata de ciudad" o Rattus norvegicus. También es importante añadir como principal enemigo al hombre.

En las regiones más salvajes ocupa un lugar ecológico bastante parecido al del lirón careto con el cual compite. KAHMANN & LAU (1972) han publicado datos muy curiosos que demuestran que en las islas donde el lirón es grande, la población de ratas grises presenta los individuos más pequeños, como su-

cede en la isla de Formentera o de Lepari. En cambio, en los lugares donde el lirón es de tamaño normal o pequeño, la rata gris se hace grande, como por ejemplo en la isla de Menorca. Seguramente el ataque indiscriminado a una de estas dos especies debe de beneficiar a la otra. En la isla de Formentera ya en diversas ocasiones se ha deseado eliminar al lirón. Si se llegara a efectuar, la rata gris ocuparía seguramente su lugar. Hemos de tener en cuenta que esta rata es más prolífera y antropófila que el lirón.

En la isla de Mallorca ambas especies conviven sin que aparezca interacción alguna. Esto es debido a que existe un desdoblamiento de los hábitats ecológicos, inicialmente muy semejantes, los cuales se han diferenciado después de convivir durante mucho tiempo (ALCOVER, 1979).

En los terrenos habitados por las dos especies, los lirones ocupan un estado de altitud superior al ocupado por la rata. Esta es la razón por la que en las Baleares se encuentran los nidos de los lirones en los árboles , desplazamiento debido al dominio de la rata en el suelo (ALCOVER, 1979).

Rattus rattus se halla en Formentera extendido por toda la isla de forma completamente libre, llegando a poblar los lugares más inhóspitos. Por el contrario Rattus norvegicus parece encontrarse confinado a reducidos enclaves humanos como puertos. Las referencias existentes son más bien escasas. VERICAD & BALCELLS (1965) enumeran un sólo cráneo en las salinas de la isla y añaden su posible existencia en Espalmador, donde MAS-COMA (1976) confirma su presencia. No obstante el aporte más exhaustivo se debe a KAHMANN (1970), que lo cita en más lugares. Posteriormente dicho autor conjuntamente con LAU-THOMS se ha referido en dos escritos (1972 y 1974) al Múrido en cuestión, si bien limitándose a la problemática planteada en la cohabitación de la rata y el lirón careto en los mismos biotopos.

MAS-COMA (1976) en base a un considerable número de individuos capturados, indica que si bien se trata de un animal extendido por toda la isla, en ningún paraje o biotopo se muestra como formando parte de núcleos poblacionales considerables.

Fig. 19.- Eliomys quercinus: fotografía mostrando un ejemplar adulto en la Naturaleza.

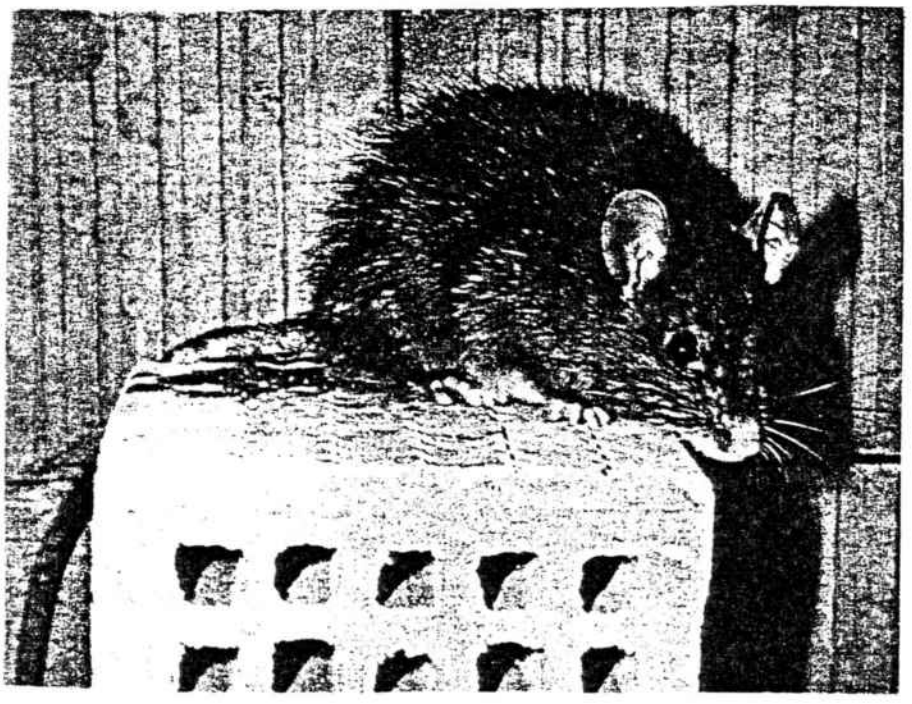


Fig. 20.- Rattus rattus: fotografía mostrando un ejemplar adulto en la Naturaleza.

C) MUS MUSCULUS LINNAEUS, 1758

MATERIAL ANALIZADO

Formentera (Islas Pitiusas):

- *La Mola:* 1 ♀ y 1 ♂, 5.X.1979;
- *Ca'n Campanich:* 1 ♂, 17.X.1974; 1 ♂, 22.V.1975; 1 ♂, 21.X.1975; 1 ♀, 23.X.1975;
- *Ca'n Carlos:* 1 ♂, 18.X.1974; 1 ♂, 21.X.1975;
- *Es Caló:* 1 ♂, 3.IV.1977;
- *Ca'n Pep Mayans:* 3 indet., 23.III.1978.

Laboratorio: ejemplares procedentes de una cepa salvaje mantenida en el Laboratorio, utilizados para ensayos experimentales de infestación.

En la Península Ibérica CABRERA (1914) citó a dos representantes del género Mus: Mus musculus brevirostris Waterhouse, 1873 y Mus spicilegus Petenyi, 1882 con dos subespecies, Mus spicilegus hispanicus Miller, 1909 y Mus spicilegus lusitanicus Miller, 1909.

En realidad las dos formas, hispanicus y lusitanicus, atribuidas por CABRERA a Mus spicilegus, corresponden a la forma salvaje Mus musculus spretus Lataste, 1883 (ELLERMANN & MORRISON-SCOTT, 1966), la cual recientemente ha sido elevada a rango de especie (véase BRITTON, PASTEUR & THALER, 1976; BRITTON & THALER, 1978; etc.).

Según NIETHAMMER (1956), en la Península Ibérica se presentan tres subespecies de Mus musculus:

- la forma salvaje de Mus musculus spretus;
- las formas comensales Mus musculus brevirostris y Mus musculus domesticus.

Mus musculus spretus se distingue de los otros dos por su cola manifiestamente más corta que la cabeza y el cuerpo juntos (Mus spicilegus según CABRERA, loc. cit.). Asimismo, se caracteriza por la clara franja de separación entre la coloración dorsal y ventral. La descripción expuesta por NIETHAMMER está basada en la dada por SCHWARZ & SCHWARZ (1943).

Las formas comensales, domesticus y brevirostris, presentan colas de

longitud relativamente elevada. SCHWARZ & SCHWARZ (loc. cit.) diferencian a domesticus de brevirostris por tener aquél el dorso más oscuro, el vientre con "Grannenhare"(pelos más gruesos con las puntas negras), los dedos tan sólo con las falanges de color blanco, carecer de franja lateral y poseer cola unicolor, marrón oscura.

A pesar de ello, NIETHAMMER (1956) apunta la dificultad que supone en muchos casos el diagnóstico de brevirostris, por cuanto que esta especie se solapa a veces con domesticus y en otras no se presenta tal comensal, mezclándose entonces con spretus a quién se puede llegar a parecer por su coloración.

La clasificacíon subespecífica expuesta por SCHWARZ & SCHWARZ (1943), basada en la coloración de los animales, algunas medidas corporales y la longitud relativa de la cola, ha venido siendo aceptada hasta la actualidad y tan sólo ha sido modificada en algunos aspectos por ZIMMERMANN (1949).

En el caso de todas las formas de Mus, el pie posterior no sobrepasa los 19 mm; el peso va de 10 a 24 g; la longitud cabeza-cuerpo oscila entre 7,5 y 10,3 cm; la cola presenta 150-200 anillos.

A pesar de que se trata de un animal esencialmente nocturno, puede ser activo durante el día en algunos hábitats. Según MAS-COMA (1976) en Formentera y en el paraje denominado Ca'n Carlos, las capturas de la especie Mus musculus se realizó durante el día y nunca se capturó la especie durante la noche. Sugiere el mismo autor que, debido a la abundancia en la zona de especies de mayor tamaño (Eliomys, Rattus), el ratón casero procura quizás la alimentación durante el día para evitar enfrentamientos con los otros pequeños Mamíferos de etologías similares en el lugar.

La dieta del ratón es esencialmente vegetariana, aunque no desecha la ingestión de insectos, practicando incluso el canibalismo. En cepas criadas en el Laboratorio se ha podido comprobar este fenómeno.

En el Laboratorio son muy fáciles de cuidar. Con sólo pan seco y agua viven sin ningún problema. A pesar de su cautividad ensayan de un modo contínuo su agilidad y sentido del equilibrio, trepando y haciendo auténticos ejercicios por la jaula.

En el interior de las casas los ratones domésticos comensales se repro-

ducen prácticamente a lo largo de todo el año. Las formas comensales que viven en estado salvaje parece que no se reproducen durante el invierno, cosa que también ocurre con la forma salvaje spretus. El número de crías por parto es muy variable y depende, entre otros factores, de la temperatura y de las disponibilidades alimenticias. Se dan cifras de 4 a 13 crías por parto (ALCOVER, 1979).

En cuanto a la determinación de la edad, a pesar de la gran variedad de estudios que se han hecho al respecto, hay que reconocer que la única manera de saber de forma precisa la edad de un individuo es criándolo en el Laboratorio. Tan sólo tiene el inconveniente de que los animales no están sometidos a las mismas condiciones (climáticas, competitivas, depredadoras, etc.) que en su hábitat natural.

En lo que respecta al cambio de pelaje cabe decir aquí que está directamente relacionado con la edad del animal, aunque a partir del segundo cambio no puede ser descartada la influencia que puede ejercer el ambiente sobre el momento de su aparición, no sobre su secuencia (LOPEZ-FUSTER, 1972).

En cuanto a la distribución geográfica, Mus musculus spicilegus se presenta al Oeste del Volga, en el Sur y Centro de Rusia, en Bulgaria, Rumanía y Hungría (SCHWARZ & SCHWARZ, 1943; ELLERMANN & MORRISON-SCOTT, 1966).

Mus musculus es una especie cosmopolita. NIETHAMMER (1956) considera que la forma brevirostris se presenta en el Sur y la forma domesticus en el Centro y Norte de la Península Ibérica. Sin embargo, más adelante indica que tanto el Sur de España como las islas Baleares son regiones de tránsito entre domesticus y brevirostris, si se atiende a la presencia o no de "Grannenhare" en la región ventral.

El ratón casero, Mus musculus, fué citado por primera vez en Formentera por VERICAD & BALCELLS (1965) al capturar un joven ejemplar en el faro de La Mola. Estos autores lo incluyen en la subespecie brevirostris. Más tarde sólo MAS-COMA (1976) vuelve a hacer referencia a la presencia del ratón en la isla. Tal y como remarca dicho autor muy poco puede escribirse sobre la presencia de este Roedor en la isla. Al parecer, y teniendo en cuenta las prospecciones de este último autor, esta especie debe hallarse confinada principalmente a reductos y despojos humanos, sin extenderse de un modo propiamente libre.

En nuestro caso, se dispuso, para efectuar ensayos experimentales de infestación, de una cepa de ratones caseros originada a partir de ejemplares capturados en la misma ciudad de Barcelona y pertenecientes a la subespecie domesticus. La cepa en cuestión viene siendo mantenida en el estabulario del Laboratorio desde hace ya varios años.

D) APODEMUS SYLVATICUS FRUMENTARIAE SANS-COMA ET KAHMANN, 1977

MATERIAL ANALIZADO

Formentera (Islas Pitiusas):

- *La Mola:* 1 ♀, 4.X.1979; 1 ♀ y 1 ♂, 5.X.1979;
- *Ca'n Campanich:* 1 ♂, 22.X.1974; 1 ♀ y 1 ♂, 22.V.1975; 1 ♀, 1.IV.1977;
- *Ca'n Carlos:* 1 ♂, 13.X.1974; 1 ♀, 17.X.1974; 1 ♀, 18.X.1974; 1 ♂, 20.X.1975;
- *Es Caló:* 1 ♂, 19.V.1975; 1 ♀, 21.V.1975; 1 ♀ y 3 ♂♂, 4.IV.1977;
- *Playa Mitjorn:* 2 ♂♂, 12.X.1974; 1 ♂, 17.X.1974; 1 ♂, 18.X.1974; 1 ♂, 19.X.1974; 1 ♀ y 1 ♂, 22.X.1974; 2 ♂♂, 17.V.1975; 1 ♀, 18.V.1975; 2 ♂♂, 19.V.1975; 1 ♀, 20.V.1975; 1 ♀ y 1 ♂, 21.V.1975; 1 ♂, 25.X.1976;
- *San Francisco:* 1 ♀, 4.X.1979;
- *Cala Sahona:* 1 ♂, 3.IV.1977.

El ratón de campo, Apodemus sylvaticus, es un animal de talla superior a la del ratón doméstico e inferior al de las ratas tragineras (Rattus rattus y Rattus norvegicus). Presenta, aproximadamente, una longitud cabeza-cuerpo de 10 cm. Se caracteriza por su coloración parduzco-amarillenta de las partes superiores de su pelaje, mientras que las inferiores son blanquecinas. Sus pabellones auditivos son proporcionalmente grandes, así como sus pies posteriores. Posee unos ojos saltones, lo que la da un aspecto de viveza que no presenta ninguno de los otros Múridos.

En el Nordeste Ibérico, el ratón de campo está representado por la forma

subespecífica denominada Apodemus sylvaticus dichrurus Rafinesque, 1814 (GOSALBEZ & CLARAMUNT, 1974). En la Península Ibérica vive además la subespecie Apodemus sylvaticus callipides Cabrera, 1907, que se diferencia del anterior por la posesión de un pelaje de tono más claro. Es obvio que deberían revisarse a fondo estas dos formas, ya que es dudoso su mantenimiento como tales, basado en un carácter tan dependiente de factores ambientales como es el color del pelaje. Recientemente, SANS-COMA & KAHMANN (1977) han descrito la subespecie en cuestión analizada, Apodemus sylvaticus frumentariae, en la isla de Formentera; ALCOVER (1977), por su parte, ha hecho lo propio con la subespecie de la isla de Ibiza, denominándola Apodemus sylvaticus eivissensis. Ambas subespecies de las dos islas Pitiusas, se caracterizan por su gran tamaño y por su coloración más oscura y pálida (sobre todo en Apodemus sylvaticus frumentariae). Concretamente, la especie de ratón de campo que vive en Ibiza es una de las formas de mayor tamaño; por lo menos la más grande de esta especie que se conoce en el mundo.

Tal y como menciona ALCOVER (1977), en el ratón de campo existe una cierta relación entre el cambio de pelaje y el ambiente.

Apodemus sylvaticus es un animal sobre todo nocturno. Corre en zig-zag por el terreno y trepa y nada con gran facilidad. Es bastante sociable. Excava sus propias galerías, generalmente con dos entradas, con cámaras para el nido y para almacenar el alimento.

Posee una dieta alimenticia de tipo omnívoro, con preferencia de índole vegetariana. Presenta notables cambios estacionales de alimentación y principalmente en primavera y verano como gusanos, insectos, etc. También se ha podido constatar casos de canibalismo. Es de fácil mantenimiento en el Laboratorio dado que suele aceptar cualquier tipo de alimento, generalmente rico en polisacáridos.

El ratón de campo da a luz de dos a tres veces al año, con una media de 5 crías cada parto (ALCOVER, 1979). La gestación dura 25 días y las crías salen del nido a las dos semanas, siendo completamente autónomas al mes.

Los testículos de los machos reflejan muy bien el estado sexual de sus propietarios y durante las temporadas de actividad sexual se hinchan, pasando de posición abdominal a escrotal.

La determinación de la edad en Apodemus, se suele efectuar atendiendo al criterio de FELTEN (1952), que considera cinco clases de edad , basadas en el desgaste de los molares. En algunos casos se utiliza también algunas medidas craneales (LCB y longitud mandibular), sin olvidar la variablilidad genética y las diferencias de tipo alimenticio entre poblaciones.

El ratón de campo se encuentra prácticamente en biotopos de tipo muy diverso, si bien se puede decir que no es muy abundante en las albuferas y en los escondrijos más elevados de las montañas. En el caso concreto de Formentera, si bien la especie está extendida por gran parte de la isla,parece encontrarse limitada en pequeños núcleos poblacionales (Playa Mitjorn), encontrándose ejemplares desperdigados por biotopos diversos.

En lo que respecta a la distribución de Apodemus sylvaticus, podemos señalar que actualmente se encuentra en las islas de Mallorca, Menorca, Ibiza y Formentera. Esta especie también vivió en la isla de Cabrera, pero en la actualidad, ya no se la encuentra. La introducción del ratón de campo en una determinada isla por acción del hombre, seguida de su extinción, es un hecho que de acuerdo con la bibliografía que conocemos, se ha dado en las islas de Malta (STORCH, 1970), Quios (KOCK, 1974) y Cabrera (ALCOVER, 1977).

La presencia del ratón de campo en Formentera había quedado sin confirmación hasta que KAHMANN (1970) y más tarde MAS-COMA (1976) la demuestran. Con anterioridad sólo se disponía de las observaciones de VERICAD & BALCELLS (1965). Más adelante, KAHMANN & LAU (1972) relatan su presencia de modo indirecto al hallar restos de Apodemus y Mus en algunos contenidos estomacales de 40 lirones estudiados (MAS-COMA, 1976).

Según ALCOVER (1979), Apodemus sylvaticus presenta una distribución geográfica bastante amplia, encontrándose por toda Europa, incluso hasta el Norte de la Península Escandinava. También se encuentra en las regiones más septentrionales de Africa.

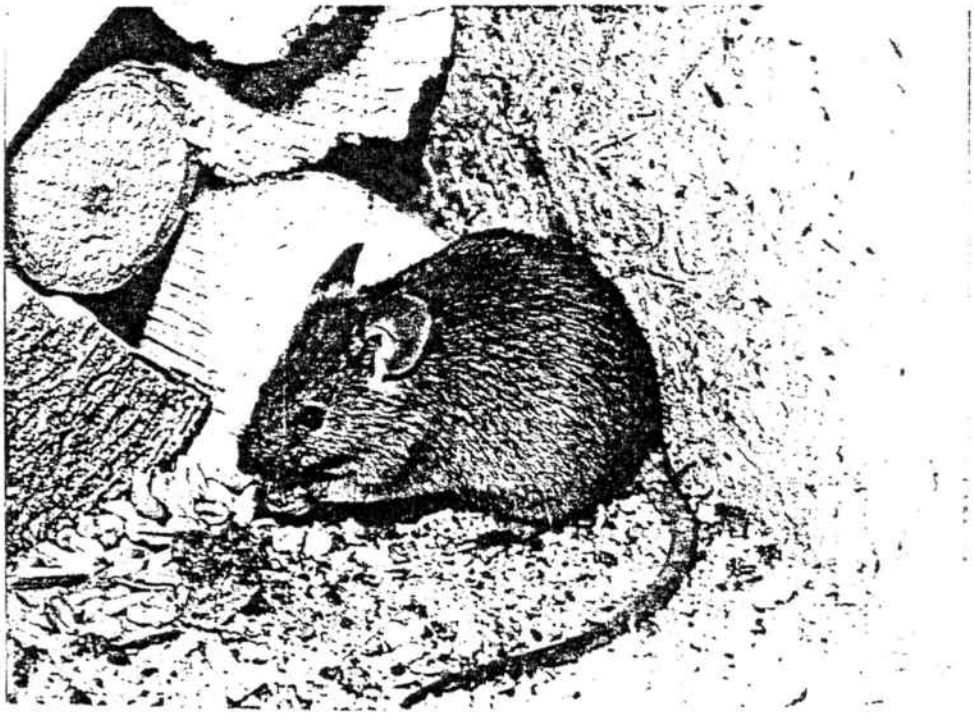


Fig. 21.- Mus musculus: fotografía mostrando un ejemplar adulto en la Naturaleza.

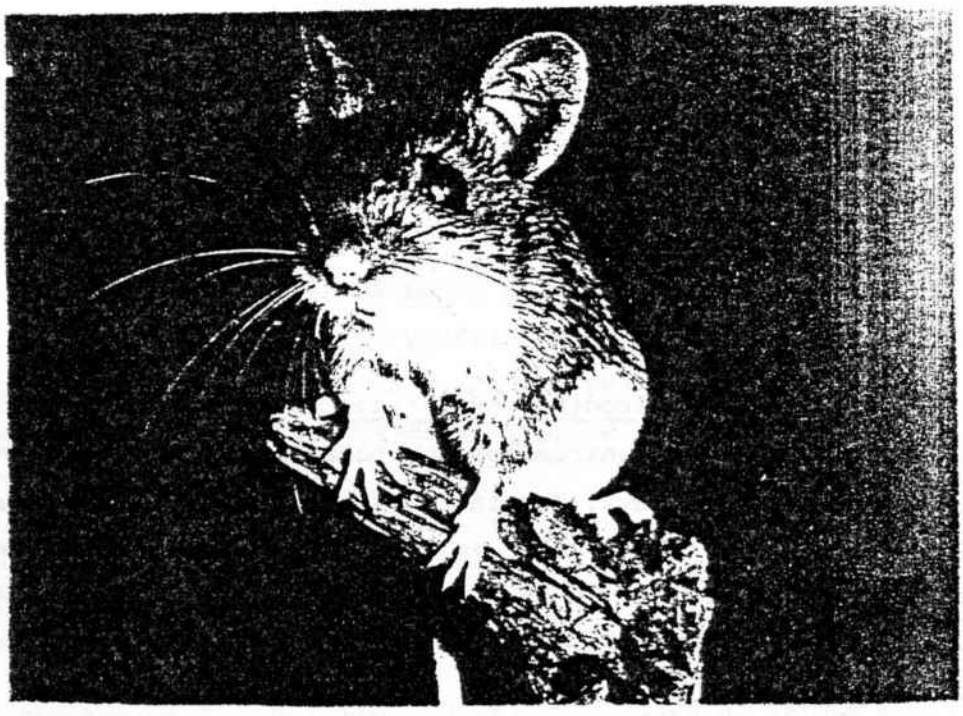


Fig. 22.- Apodemus sylvaticus: fotografía mostrando un adulto en la Naturaleza.

1.2.- METODOLOGIA

Se resume en este apartado las distintas técnicas empleadas en este estudio, entre las que distinguiremos técnicas mastozoológicas y malacológicas, helmintológicas y de infestación experimental.

1.2.1.- TECNICAS MASTOZOOLOGICAS

Estas técnicas consisten en la captura en la Naturaleza de Micromamíferos, como hospedadores definitivos de Brachyláimidos, y su posible mantenimiento en el Laboratorio.

1.2.1.1.- RECOLECCION DE MICROMAMIFEROS

La captura de pequeños Mamíferos requiere unos conocimientos estimables sobre la naturaleza de los mismos y sobre todo de sus costumbres. Resulta por ello necesario la colaboración de mastozoólogos especialistas.

La captura de los animales se realiza con trampas que según su construcción nos darán el animal vivo o muerto (cepos). Los cepos utilizados han sido trampas rateras corrientes, con base de madera y de distinto tamaño en función de las dimensiones de la especie a capturar. Como cebo se ha usado en la mayoría de las ocasiones pan seco embebido en aceite y queso. En días lluviosos o de mal tiempo se ha preferido utilizar como cebo carne de cerdo, para evitar que la lluvia humedezca el pan dejando de ser un cebo ideal.

El procedimiento seguido en esta captura de animales mediante trampas de muerto es el corrientemente utilizado por todos los especialistas (véase MASCOMA, 1976).

Para la realización experimental de ciclos evolutivos de Trematodos en el Laboratorio resulta imprescindible el disponer de los hospedadores definitivos vivos en cautividad. En nuestro caso concreto se procedió a capturar vivos, en la isla de Formentera, ejemplares del lirón careto, Eliomys quercinus ophiusae, mediante el uso de trampas de vivo apropiadas. Por otra parte

se dispuso de una cepa de ratones, Mus musculus, adaptada al Laboratorio, a partir de ratones comensales capturados vivos en la Facultad de Biología de la Universidad, en la misma ciudad de Barcelona.

1.2.1.2.- MANTENIMIENTO DE MICROMAMIFEROS EN EL LABORATORIO

La manutención en cautividad de los lirones de Formentera se realizó en jaulas apropiadas (mínimo 80x40x40 cm), en las cuales se había adecuado una pequeña caja o habitáculo a modo de nido. Tanto jaula como nido iban recubiertos en su fondo por suficiente cantidad de viruta de madera.

Los lirones eran nutridos diariamente alternando frutos distintos (manzanas, peras, naranjas) con un producto sintético especial de la casa NIDO (Vigornido) sin olvidar proporcionar diariamente la suficiente agua natural. A pesar de haberlos dispuesto en las jaulas por parejas, no se consiguió hacerlos criar. De todos modos, algunas de las hembras capturadas en Formentera se hallaban preñadas, dando a luz en el Laboratorio hasta un total de 12 crías, por lo que se dispuso también de lirones no infestados (a diferencia de los capturados en la Naturaleza, en los cuales la seguridad de no estar infestados, en lo que se refiere a Brachyláimidos, sólo se consigue tras un largo período de tiempo en el Laboratorio).

Para infestaciones experimentales del hospedador definitivo, se ha utilizado también una cepa de ratones de Mus musculus no albinos, ya anteriormente aludida, que se mantiene en el Laboratorio desde hace ya varios años. Las jaulas en las que se encuentran son las mismas que se utilizan para ratones albinos de laboratorio, consistiendo la alimentación también en pienso especial, pan seco y agua.

1.2.2.- TECNICAS MALACOLOGICAS

Describiremos aquí las técnicas empleadas en la captura en la Naturaleza de los Gasterópodos Pulmonados terrestres, como hospedadores intermediarios de Brachyláimidos, así como su posible mantenimiento en el Laboratorio.

1.2.2.1.- RECOLECCION DE GASTEROPODOS TERRESTRES

La recolección de los Gasterópodos terrestres, ya citados en su apartado correspondiente, se efectuó con ocasión de distintas expediciones llevadas a cabo a los diferentes lugares de prospección. Los caracoles procedentes de Formentera fueron recolectados en su totalidad en los meses de octubre de distintos años. Se eligió aquellos enclaves de la isla cuyos Micromamíferos habían mostrado unos porcentajes de infestación por Trematodos más elevados, concretamente los siguientes: Ca'n Campanich y Ca'n Carlos.

Los Pulmonados que provenían del Pirineo, fueron recolectados en verano y concretamente en la localidad francesa de Estavar, de situación muy próxima a Llivia (La Cerdaña). Los caracoles fueron recogidos en un biotopo umbrío a la vera de un río y con ortigas como vegetación más abundante.

Para el traslado de los caracoles se utilizaron unas cajas de plástico que tenían las tapas perforadas. Dentro de ellas se colocó algo de tierra, hojas secas y musgo del mismo sitio en donde se había capturado a los Gasterópodos.

Además de estos dos lugares de prospección ya citados, se recolectó caracoles de la especie Rumina decollata en Estartit (Costa Catalana) con fines únicamente de hacerlos criar en el Laboratorio y obtener una cepa para posibles estudios de infestación experimental. Asismismo, se capturó Gasterópodos de la especie Helix (Cryptomphalus) aspersa en los alrededores de Barcelona ciudad con el mismo fin que en la especie anterior.

1.2.2.2.- MANTENIMIENTO DE GASTEROPODOS EN EL LABORATORIO

Para la conservación de los caracoles en el Laboratorio se dispuso de cajas de madera de distintos tamaños, constituidas únicamente por fondo y paredes, siendo el techo una simple malla de plástico que garantiza la apropiada ventilación e iluminación.

En el interior de las cajas se adecuó convenientemente pequeños biotopos mediante tierra orgánica de un espesor de 3-4 cm enriquecida con carbonato cálcico mezclado con arena para facilitar el drenaje. Sobre esta base se co-

locó una capa de musgo para contribuir al mantenimiento de la humedad. Para proporcionar cobijo y también humedad, se dispuso piedras preferentemente cóncavas sobre el musgo y la tierra, reproduciendo así la situación en la Naturaleza.

El alimento se les suministró diariamente, consistiendo éste en hojas frescas de lechuga, escarola o col. Dado que estos Invertebrados necesitan beber agua no debe olvidarse colocar en cada una de las cajas un pequeño recipiente con agua natural.

Para mantener la humedad y evitar así el aletargamiento de los caracoles, las cajas eran rociadas diariamente con agua natural, preferentemente al atardecer. La excesiva retención de agua se evita situando las cajas en una estantería metálica que deje libre el fondo de las mismas, permitiendo la salida del exceso de agua.

Posteriormente, se sustituyó estas cajas de madera por otras de plástico en cuyas tapaderas se había practicado orificios para permitir una buena ventilación. Al igual que en las de madera se dispuso en su interior tierra orgánica, musgos y piedras. En estas cajas, la humedad se mantiene durante un período de tiempo mayor y se evita la putrefacción del fondo de las cajas de madera, que aparece tras un tiempo más o menos prolongado del uso de las mismas.

Los Gasterópodos fueron aislados en cajas distintas según especies y lugares de recolección. Para aislar los caracoles infestados en distintos períodos se utilizó preferentemente las cajas de pequeñas dimensiones.

Todas las cajas con caracoles iban provistas de la correspondiente etiqueta, indicando la especie contenida, número de ejemplares, lugar de recolección y, en su caso, la experiencia que con ellos se había realizado.

Se dispuso, además, de una cámara de climatización, modelo SUPER, cuya temperatura puede oscilar entre 0 y 50 ºC, que permitía controlar la temperatura y la iluminación. En ella se mantuvo las cajas de caracoles procedentes de lugares donde la temperatura era inferior a la del Laboratorio. Asimismo, se dispuso, en época estival a los caracoles de lugares más templados para evitar las altas temperaturas que se alcanzan en el mes de agosto con el consiguiente peligro para el buen mantenimiento de los caracoles.

Esta cámara fué utilizada con fines experimentales en aquellas experiencias de índole cronobiológica, en el estudio de la emisión cercariana, que requieren cambios de fotoperíodo y temperatura.

1.2.3.- TECNICAS HELMINTOLOGICAS

Se incluye en este apartado tanto las técnicas generales empleadas para el estudio microscópico como las técnicas específicas que se utilizaron para el estudio de los distintos estadíos evolutivos.

1.2.3.1.- TECNICAS MICROSCOPICAS GENERALES

Hablaremos aquí de las técnicas empleadas para el estudio microscópico tanto de las formas larvarias como adultas de los Digénidos en estudio.

1.2.3.1.1.- FIJACION Y CONSERVACION

Debe distinguirese aquí entre la fijación que se efectúa sobre formas parásitas obtenidas vivas y las formas parásitas que han sido fijadas simultáneamente con el órgano en que se encontraban.

El primer caso afecta a todas las formas parásitas, tanto larvarias como adultas. Una ventaja considerable de obtener los helmintos vivos es la de poder efectuar una fijación idónea según la clase de helmintos. Así, los Trematodos deben ser fijados en BOUIN entre portaobjetos y cubreobjetos. Para ello se deposita el verme en vivo, mediante una pipeta o pincel, en una pequeña gota de agua en el portaobjetos. Se coloca una gota de líquido de BOUIN en la cara inferior de un cubreobjetos y se deja caer éste encima del Trematodo, cuidando al binocular de efectuar la fijación en un momento en que el verme no se halle ladeado. Caso de que tenga lugar una fijación en posición ladeada del ejemplar, si se opera con rapidez puede enderezarse convenientemente mediante unos toques adecuados y certeros del cubreobjetos en la dirección necesaria mediante una fina aguja enmangada. El Trematodo debe permanecer entre porta-

objetos y cubreobjetos unos 20 minutos aproximadamente; luego se levanta el cubreobjetos y se traslada el parásito con un pincel a una cápsula de Petri con BOUIN en la que permanecerá unos 30 minutos más o menos. Finalmente se le lleva a alcohol de 70º, en el cual conviene efectuar diversos pases o lavados hasta que el verme pierda por completo la coloración amarilla proporcionada por el fijador. En el caso de las cercarias y debido a las dificultades que entraña el llevar a cabo la fijación anteriormente explicada, dado su pequeño tamaño, no cabe otro remedio que recurrir a veces a una simple fijación directa, a ser posible en caliente.

En el caso de los parásitos que han sido fijados in situ, en alcohol de 70º o formol al 4%, se incluye también todas las formas parásitas, tanto larvarias como adultas. En cuanto a los adultos, es conveniente una refijación de los vermes con formol o BOUIN, tras lavado en agua destilada, para así conseguir una mejor disposición del parásito en vistas a su ulterior tinción y montaje. El objetivo, en cambio, de fijar las formas larvarias simultáneamente con el órgano en que se encontraban es el de efectuar posteriormente cortes histológicos. Para ello, el caracol hospedador intermediario era desprovisto de su concha y sumergido en su totalidad, sin separar los distintos órganos, en líquido de BOUIN.

Los fijadores utilizados han sido pues:

- Formol al 4% en agua
- Alcohol de 70º
- BOUIN, cuya fórmula es:

  Solución acuosa saturada de ácido pícrico 75p
  Formol al 40% 25p
  Acido acético glacial 5p

En cuanto a la conservación de todo el material se ha utilizado como conservador siempre el alcohol de 70º.

1.2.3.1.2.- COLORACION DE MATERIAL FIJADO

La ventaja principal que ofrecen estas tinciones es la obtención de pre-

paraciones permanentes, imprescindibles en el estudio que se ha llevado a cabo.

Se ha utilizado como colorante únicamente el Carmín Borácico Alcohólico de GRENACHER, propio para teñir Trematodos. Se ha empleado tanto para formas larvarias (esporocistos, cercarias y metacercarias) como para formas adultas.

La fórmula del colorante es la siguiente: se mezcla 100 cc de una solución acuosa de Bórax al 4% con 2 ó 3 g de Carmín nº 40; se hierve suavemente durante 30 minutos y luego se añade igual volumen de alcohol de 70º; se deja reposar 24 horas y finalmente se filtra.

El material a teñir debe permanecer en el colorante durante 24 horas. En el caso de hallarse los helmintos en alcohol de 70º, no es necesario efectuar lavado alguno; sí es aconsejable realizarlo en cambio si se encuentran en formol (unos 15 minutos en agua destilada).

Tras la tinción se efectúa la diferenciación en alcohol clorhídrico. Para ello se extrae los vermes del colorante y se les traslada a alcohol de 70º, al cual se va añadiendo lenta y meticulosamente, gota a gota, ácido clorhídrico comercial. La operación debe seguirse bajo la lupa binocular, tanto con luz superior como con iluminación inferior para obtener una buena diferenciación. Esta suele coincidir con la observación de una tonalidad rosada en el parásito con luz superior, a la vez de apreciarse una buena distinción por transparencia de las estructuras con luz inferior. Una diferenciación excesiva impide el buen resalte y obliga a una nueva tinción. La duración de esta operación varía según el grosor y tamaño del verme. Así también , para formas adultas del Trematodo se puede emplear ácido clorhídrico concentrado, en cambio para las formas larvarias es suficiente utilizar ácido clohídrico 1N. En muchos casos de cercarias no hará falta efectuar una diferenciación pues si han sido fijadas entre portaobjetos y cubreobjetos sus cuerpos quedan ya muy transparentes.

Después de la diferenciación se introduce los vermes en una capsulita con alcohol de 70º, donde deberán permanecer unos 10 minutos. A continuación se procede a los pasos previos al montaje.

1.2.3.1.3.- MONTAJE

Para todos los montajes de preparaciones permanentes de material fijado y teñido se ha utilizado el medio de montaje universal, el Bálsamo de Canadá. Esta resina se vende ya preparada y ha sido siempre la más empleada por solidificarse muy rápidamente y proporcionar preparaciones de vida casi indefinida.

El empleo del Bálsamo de Canadá como medio de montaje requiere una previa deshidratación del material, pues el Bálsamo mo es soluble en agua. Para el montaje de formas parásitas, tanto larvarias como adultas, se ha utilizado para efectuar los pasos de la deshidratación una serie de capsulitas pequeñas de Petri y un pincel, o una pipeta si el material es de reducidas dimensiones, para trasladar los helmintos de una a otra. Tras la diferenciación debe permanecer el verme unos 10 minutos en alcohol de 70º; luego pasará sucesivamente 5 minutos en alcohol de 95º, 5 más en alcohol de 100º, 5 en alcohol butílico y finalmente 5 en xilol, terminándose con ello la serie de pasos de la cadena de deshidratación, pudiéndose reducir los tiempos empleados en cada caso para las formas larvarias. Por último se procede al montaje entre portaobjetos y cubreobjetos con el menor contenido posible de Bálsamo del Canadá, para evitar así un grueso excesivo entre verme y cubreobjetos que pudiese impedir el uso de un objetivo de gran aumento.

1.2.3.1.4.- METODOS DE ESTUDIO AL MICROSCOPIO

Los microscopios empleados para el presente estudio han sido:

- Microscopio AMPLIVAL de Zeiss (Jena): utilizado exclusivamente para estudio directo en óptica normal y mediciones.
- Microscopio WILD M-20 provisto de dispositivo de dibujo para observación binocular: utilizado especialmente para dibujo y visualización de la quetotaxia de cercarias.
- Microscopio ZETOPAN de Reichert provisto de dispositivo de fotografía: utilizado en iluminación y contraste de fases, tanto para observación directa como para fotografía (película utilizada: Kodak Ektachrome ET 135-36 de 160 ASA y 23 DIN para diapositivas en color; y Kodak Plus-X-Pan PX 135-36 de 125 ASA y 22 DIN para fotografías en blanco y negro.

Los organismos han sido estudiados microscópicamente tanto in vivo como fijados y montados in toto.

a) Estudio de los organismos in vivo

El estudio de los Trematodos in vivo es imprescindible a nivel de cercaria y metacercaria para la observación de determinadas estructuras difícilmente visibles, y en algunos casos completamente invisibles, en ejemplares previamente fijados.

Para la observación in vivo basta con colocar el verme entre portaobjetos y cubreobjetos, bien con suero fisiológico, bien con agua natural, cuidando siempre que la preparación no se seque durante el estudio. Para facilitar la observación de las estructuras internas resulta altamente efectiva la aplicación de una ligera presión sobre el cubreobjetos mediante una aguja enmangada, con lo cual se puede conseguir un aplastamiento idóneo para el estudio de la morfología del aparato excretor. En estos casos la utilización de un dispositivo de contraste de fases facilita enormemente la observación en cuestión.

Como es lógico, la vida de estas preparaciones es muy limitada ya que el organismo resiste poco tiempo el aplastamiento. Cabe añadir aquí el interés en prolongar en lo posible los instantes previos a la muerte del Digénido, ya que en este corto período de tiempo es en el que se visualiza de un modo más evidente la morfología del aparato excretor.

En ciertos casos, si el organismo no ha sido muy maltratado y sigue manteniendo la vida, es posible todavía su recuperación con fines a fijación y ulterior montaje del mismo.

En determinadas ocasiones cabe recurrir a coloraciones vitales para así resaltar las estructuras cuyo estudio se pretende, como veremos más adelante en el caso concreto de las cercarias.

b) Estudio de los organismos fijados y montados in toto

Las preparaciones de material fijado y montado in toto presentan la ven-

taja de ser permanentes, es decir, de duración indefinida. Asimismo, permiten la realización de mediciones sin ningún tipo de dificultades, cosa que no sucede cuando se opera con material vivo. De todos modos no debe olvidarse el indudable efecto que sobre las dimensiones del material desarrolla toda fijación.

En el estudio microscópico de preparaciones permanentes podemos distinguir en nuestro caso dos tipos:

- ejemplares fijados, teñidos y montados, para cuyo estudio se ha aplicado iluminación normal;
- cercarias y metacercarias impregnadas con Nitrato de Plata cuyo estudio se ha efectuado preferentemente con dispositivo de contraste de fases.

1.2.3.1.5.- TECNICAS MORFOMETRICAS

Se ha realizado mediciones al microscopio tanto en material vivo como en material fijado y montado in toto. El primer caso afecta sólamente a cercarias en cuanto que en el segundo caso se ve incluido cualquier estadío evolutivo del parásito. La ventaja de las preparaciones permanentes es que permiten la realización de mediciones sin ningún tipo de dificultades, cosa que no sucede cuando se opera con material vivo, sin olvidar el indudable efecto que sobre las dimensiones del material desarrolla toda fijación.

Todas las medidas efectuadas han sido tomadas siempre en un mismo microscopio (ver apartado anterior) con la ayuda de un micrómetro ocular que previamente había sido calibrado para dicho microscopio.

En el caso de los Digénidos interesa hacer todas las posibles mediciones que nos puedan servir para efectuar interpretaciones sobre distintos fenómenos o caracteres biológicos como son la variabilidad, el crecimiento y desarrollo evolutivo del Trematodo. La morfometría de los Brachyláimidos, tanto del estadío adulto como de los estadíos larvarios, se ha basado en tomar en μ las siguientes mediciones:

Longitud corporal: distancia entre los dos puntos más extremos del verme.

Esta distancia debe tomarse siempre pasando por el eje bilateral del Trematodo aunque sea necesario hacerlo en dos o más operaciones. De esta manera se consigue una exactitud mayor a la hora de efectuar las superficies corporales.

Anchura corporal máxima: se toma la distancia sobre el eje perpendicular al de la longitud y por donde el verme es más ancho.

Ventosa oral (Ø máximo x Ø opuesto): las dimensiones de la ventosa vienen dadas por dos parámetros, diámetro máximo y diámetro opuesto. El interés de coger dos diámetros que sean perpendiculares reside en que a la hora de efectuar superficies, se puede aplicar la fórmula de la superficie de una elipse en el caso de las ventosas que no forman una circunferencia perfecta.

Ventosa ventral (Ø máximo x Ø opuesto): se aplica para medir el acetábulo los mismos parámetros que para la ventosa ventral, diámetro máximo por diámetro opuesto.

Distancia entre ventosas: es la distancia que une el margen posterior de la ventosa oral con el margen anterior del acetábulo. Otros autores prefieren tomar esta distancia entre los dos centros de las dos ventosas, pero creemos que es una medida más inexacta en cuanto que los centros de las ventosas se toman a ojo.

Faringe (long. x anch. máx.): su dimensión viene determinada por dos parámetros, su longitud, que coincide con el eje bilateral del verme, y su anchura máxima sobre el eje transversal.

Ovario (Ø máximo x Ø opuesto): se procede igual que para las ventosas, ya que las gónadas son más o menos esféricas.

Testículo I (Ø máximo x Ø opuesto): es el testículo anterior y se mide igual que las ventosas.

Testículo II (Ø máximo x Ø opuesto): es el testículo posterior. Los parámetros son los mismos que para las ventosas.

Bolsa del cirro (long. x anch. máx.): para estimar la longitud de la bolsa se procede igual que para la longitud corporal.

Cirro (long. x anch. máx.): sólo se mide la parte del cirro que está evaginada.

Primordio genital (Ø máximo x Ø opuesto): se mide igual que las ventosas.

Huevos (long. x anch. máx.): su dimensión viene determinada por dos parámetros, su longitud y su anchura máxima. Se escoge para medir aquellos huevos que son ya maduros, es decir, que no estén localizados en el principio del útero, donde todavía no tienen su forma oval totalmente definida. Tambíen hay que evitar elegir entre los huevos que se disponen al final del útero o metratermo, cerca del poro genital, pues son los que están deformados por oxidación. Para una mejor valoración de la variabilidad de las dimensiones de las dimensiones de los huevos, es aconsejable medir en cada ejemplar de Trematodo por lo menos un par de huevos.

Distancia Acetábulo-Testículo I: es la distancia que une el margen posterior del acetábulo con el margen anterior del primer testículo. Esta medida da una idea del crecimiento de la parte posterior del verme.

A partir de estas mediciones descritas, se puede elaborar superficies expresadas en μ^2 y relaciones entre ellas útiles para una mejor interpretación del desarrollo evolutivo y crecimiento de los Brachyláimidos en cuestión. Las efectuadas para este estudio se exponen a continuación.

Superficie corporal: para calcular esta superficie se emplea la fórmula del área de una elipse que se ajusta, si no exactamente, para medir la superficie corporal del verme. El área de una elipse viene dada por la fórmula

$$S = \pi \cdot r_1 \cdot r_2$$

que aplicada a la superficie corporal sería

$$\text{Sup. corp.} = \pi \cdot \frac{\text{Longitud corporal}}{2} \cdot \frac{\text{Anchura máxima}}{2}$$

Superficie de la Ventosa oral: al igual que la anterior se aplica la fórmula del área de la elipse, que quedaría en

$$\text{Sup. VO} = \pi \cdot \frac{\text{Ø máximo VO}}{2} \cdot \frac{\text{Ø opuesto VO}}{2}$$

Los dos radios, r_1 y r_2, equivaldrían a los diámetros máximo y opuesto dividido por 2 respectivamente. En el caso de que los dos diámetros fueran iguales se aplicaría la fórmula de la superficie de un círculo: πr^2.

Superficie de la Ventosa ventral: se procede igual que para la ventosa oral

$$\text{Sup. VV} = \pi \cdot \frac{\text{Ø máximo VV}}{2} \cdot \frac{\text{Ø opuesto VV}}{2}$$

Relación entre Ventosas (VO/VV): es el resultado de dividir la superficie de la ventosa oral por la superficie de la ventosa ventral. Expresado en una fórmula quedaría

$$\text{VO/VV} = \frac{\pi \cdot \frac{\text{Ø máx. VO}}{2} \cdot \frac{\text{Ø opuesto VO}}{2}}{\pi \cdot \frac{\text{Ø máx. VV}}{2} \cdot \frac{\text{Ø opuesto VV}}{2}} = \frac{\text{Ø máx. VO} \cdot \text{Ø opuesto VO}}{\text{Ø máx. VV} \cdot \text{Ø opuesto VV}}$$

El valor de esta relación, en el caso de los Brachyláimidos, oscila entre 0 y 2, siendo un carácter constante a nivel de especie y por tanto muy útil para las determinaciones específicas. Esta relación puede variar, sin embargo, dentro de una misma especie, al pasar el Trematodo de uno a otro estadío evolutivo.

Situación del Acetábulo (VO-VV/long.): esta situación viene dada por la división de la distancia entre ventosas respecto a la longitud corporal del verme

$$\frac{\text{VO-VV}}{\text{Long. corp.}} = \frac{\text{Distancia entre ventosas}}{\text{Longitud corporal}}$$

Este carácter proporciona información sobre el crecimiento de la parte posterior del verme (del acetábulo para abajo) con respecto al resto del cuerpo.

Situación de las Gónadas (VV-TI/long.): esta situación viene dada por la división de la distancia entre acetábulo y primer testículo respecto a la longitud corporal del verme

$$\frac{\text{VV-TI}}{\text{Long. corp.}} = \frac{\text{Distancia entre acetábulo y primer testículo}}{\text{Longitud corporal}}$$

Este carácter proporciona, como en el caso anterior, información directa (antes indirecta) sobre el crecimiento de la posterior del verme con respecto al resto del cuerpo.

1.2.3.2.- TECNICAS ESPECIFICAS EN EL ESTUDIO DE LOS DISTINTOS ESTADIOS EVOLUTIVOS

Este apartado incluye todas aquellas técnicas empleadas específicamente para el estudio por separado de los distintos estadíos evolutivos de los Brachyláimidos analizados.

1.2.3.2.1.- ESTUDIO DE ESPOROCISTOS

El estudio de los esporocistos requiere su aislamiento del hospedador intermediario por medio de la disección, para así poder efectuar posteriormente técnicas propias de estudio al microscopio.

A) DISECCION Y EXTRACCION

Para dicho propósito ha sido utilizada una lupa binocular NIKON (Steoroscopic microscope model SMZ-6) provista de "zoom", lo cual facilita mucho la labor.

En la búsqueda de esporocistos, así como de otras formas larvarias, se procede a la disección de los posibles hospedadores intermediarios, que en el caso de los Brachyláimidos son Gasterópodos terrestres.

Hay que señalar que todas las disecciones de Gasterópodos han sido efectuadas con animales vivos, es decir, sin que hayan sido fijados previamente a la disección, hecho vital para una fácil obtención y separación de los esporocistos o cualquier otra forma larvaria.

Para diseccionar el caracol se le quita previamente la concha y se le coloca en una cápsula de Petri con suero fisiológico. Bajo la lupa binocular y con el material de disección necesario se separa los órganos y se los aisla en otras cápsulas de Petri también con suero. Según la forma larvaria que se quiera encontrar miraremos preferentemente uno u otro órgano. Para buscar esporocistos se ha de mirar la glándula digestiva o hepatopáncreas, hábitat habitual en Brachyláimidos. Los esporocistos se presentan bajo un aspecto ramificado de color blanquecino y dotados de un ligero movimiento y se hallan insertos entre los "acini" del hepatopáncreas.

La extracción completa de los esporocistos del hepatopáncreas resulta ser una labor dificultosa debido a la fragilidad que presentan las membranas del esporocisto. Es necesario vigilar la operación bajo la lupa binocular y con la ayuda de agujas enmangadas bien finas. Si los esporocistos son maduros se podrá observar en su interior cercarias bien formadas.

B) FIJACION, COLORACION Y MONTAJE

Para la fijación de los esporocistos se ha empleado la técnica ya explicada anteriormente en el apartado correspondiente a técnicas microscópicas generales. La mayoría de los esporocistos se han fijado in vivo con el líquido fijador de BOUIN entre portaobjetos y cubreobjetos si bien algunos fueron fijados directamente en alcohol de 70º. Con la idea de efectuar posteriormente cortes histológicos se procedió también a fijar el órgano parasitado en su integridad e incluso todo el caracol desprovisto de su concha.

Para la coloración de los esporocistos sólo se ha empleado el Carmín Bórácico Alcohólico de GRENACHER propio para teñir Trematodos. La técnica segui-

da queda patente en el apartado 1.2.3.1.2 correspondiente a técnicas microscópicas generales. No se ha efectuado tinciones in vivo, todos los esporocistos habían sido fijados con anterioridad.

La técnica de montaje de esporocistos utilizada es también la general para todos los estadíos evolutivos de los Trematodos, es decir, utilizando el Bálsamo de Canadá como medio de montaje. La técnica queda detallada en el apartado 1.2.3.1.3. Las preparaciones así montadas están dispuestas para su estudio al microscopio.

1.2.3.2.2.- ESTUDIO DE CERCARIAS

Las cercarias constituyen un estadío larvario interesante en su estudio por la particularidad de presentar una fase de vida libre en los ciclos de los Brachyláimidos. Para su estudio han sido aplicadas técnicas muy específicas así como técnicas generalizadas.

A) DETECCION DE LOS PULMONADOS EMISORES

Las cercarias se pueden buscar sin tener que abrir al Gasterópodo, basta con detectar los posibles Pulmonados emisores de cercarias.

Los Gasterópodos recolectados, presuntos portadores de cercarias, son dispuestos, individualmente, en pequeñas cápsulas de Petri cuyo fondo se cubre con una fina película de agua natural al efecto de proporcionar el sustrato y la humedad necesaria para facilitar la emergencia de cercarias.

Tras mantener a los caracoles en las anteriores condiciones durante un período de tiempo prudencial, se observa la cápsula bajo la lupa binocular cuidando de someter a observación la totalidad de la misma. Si el caracol se halla infestado con esporocistos maduros, al encontrarse en un médio húmedo, las cercarias saldrán libremente al exterior.

Las cercarias son transparentes y fácilmente visibles por su movimiento de reptación si bien pueden permanecer inmóviles adoptando el aspecto de una gotita de agua.

Los caracoles que han sido detectados como emisores de cercarias deben ser aislados de los demás Gasterópodos no emisores para evitar de esta manera una posible infestación por las cercarias de estos últimos. Asimismo, los caracoles emisores son separados entre sí en cajas individuales a la espera de ser utilizados para efectuar estudios en el Laboratorio.

Hay que señalar la conveniencia de volver a examinar los caracoles que en un primer examen resultaron no emisores de cercarias transcurrido un cierto intérvalo de tiempo con el fin de asegurar el resultado.

B) AISLAMIENTO DE CERCARIAS

Para el aislamiento de las cercarias basta con disponer de un caracol emisor en una pequeña cápsula de Petri, tal y como se ha dicho anteriormente. Las cercarias esparcidas por el agua pueden ser recogidas sin problemas por medio de una fina pipeta.

Esta simple operación permite aislar el número que se quiera de cercarias con fines a utilizarlas en las distintas técnicas helmintológicas de microscopio como son la fijación, coloración, montaje y quetotaxia. Ello permite, asimismo, el contaje de las cercarias emitidas por unidad de tiempo, y, por tanto, la posibilidad del estudio de la cronobiología de la emisión.

C) FIJACION, COLORACION Y MONTAJE

La técnica de fijación de cercarias es la indicada ya en capítulos anteriores sobre técnicas de microscopio generalizadas, es decir, a base de utilizar el líquido fijador de BOUIN para fijaciones entre portaobjetos y cubreobjetos. Debido a las dificultades que entraña el llevar a cabo dicha fijación, dado el pequeño tamaño de las cercarias, no cabe otro remedio que recurrir a veces a una simple fijación directa, a ser posible en caliente.

En cuanto a la coloración y montaje de las cercarias se ha utilizado como colorante el Carmín Borácico Alcohólico de GRENACHER, para material ya fijado, y cono medio de montaje el Bálsamo del Canadá, cuyas técnicas se han explicado con anterioridad en los capítulos 1.2.3.1.2 y 1.2.3.1.3, correspon-

dientes a técnicas microscópicas generales.

D) COLORACIONES VITALES

El objeto de utilizar un colorante vital es el de demostrar la existencia real de diversos elementos morfológicos y poder desestimar así la posibilidad de que se trate de artefactos de fijación. En el caso de las cercarias es recomendable la utilización de tinciones vitales para la observación de estructuras difícilmente apreciables en material fijado.

Se elegirá uno u otro colorante vital según las estructuras que se pretenda resaltar.

En el presente trabajo han sido efectuadas coloraciones vitales para el estudio in vivo de cercarias, siguiendo las indicaciones de LANGERON (1949). Los colorantes vitales recomendados por este autor para el estudio de las cercarias son los siguientes:

- Rojo Neutro: es el principal colorante del vacuoma celular y es además el menos tóxico. Recomendado para el estudio de glándulas.
- Verde de Metileno: da una excelente coloración vital del aparato excretor.
- Fucsina Básica: muestra bien las células flamígeras del aparato excretor.
- Acido Cresólico: diluido en suero.

Se empleará estos colorantes vitales en mayor o menor dilución según la naturaleza de las cercarias a estudiar.

Se ha utilizado en el presente trabajo sólo los dos primeros colorantes, Rojo Neutro y Verde de Metileno, ambos en soluciones diluidas al 0,005% en agua destilada, obteniéndose mejores resultados con el primero.

Con ambos colorantes se ha procedido del mismo modo: se vierte el colorante en una pequeña capsulita de Petri o pocillo donde, con la ayuda de una pipeta, se introduce las cercarias a estudiar. Con una pipeta succionamos un

poco de este líquido colorante junto con algunas cercarias y lo depositamos sobre un portaobjetos, luego se coloca con cuidado el cubreobjetos y la preparación está lista para la observación. Se deberá evitar que mientras se observe microscópicamente se deseque la preparación, añadiendo con la pipeta solución colorante por los bordes del cubreobjetos cuando sea necesario. Las cercarias en este estado tienen un tiempo limitado de vida, que debe ser aprovechado al máximo, dado que tras su muerte se pierde la visualización de las estructuras internas.

En el caso concreto de las cercarias estudiadas, la utilización del Rojo Neutro había de ser el método mejor para el estudio de las glándulas de penetración, si bien cabe añadir que dichas glándulas persistían ofreciendo dificultades de observación.

E) PREPARACIONES DE QUETOTAXIA

En el presente trabajo se ha procedido a efectuar impregnaciones con Nitrato de Plata para el estudio quetotáxico de cercarias.

Las preparaciones de quetotaxia constituyen una técnica cuya finalidad es evidenciar el aparato sensorial, muy relacionado con el sistema nervioso.

Se incluye en este apartado un breve comentario sobre el interés general de la quetotaxia así como el desarrollo de la técnica de impregnación y la observación al microscopio de las preparaciones.

a) Breve comentario sobre su interés general

La importancia de la quetotaxia (de cercarias) reside en su gran aportación de conocimientos sobre la sistemática y la filogenia de los Trematodos, como bien demuestran RICHARD (1971) y BAYSSADE-DUFOUR (1978).

Tal y como resaltan dichas autoras, los Digénidos eran primitivamente parásitos de Moluscos que se han adaptado secundariamente a los Vertebrados; conviene pues dirigirse a las formas larvarias más que a los adultos para fundar su sistemática y su filogenia. La morfología de las cercarias es en grado

sumo adaptativa y sensible a convergencias. Conociendo la importancia sistemática del aparato sensorial en los Invertebrados, es interesante explotarla comparativamente para el estudio sistemático de los Trematodos. El aparato sensorial está directamente relacionado con el sistema nervioso, menos sensible a convergencias y a los fenómenos adaptativos.

b) Técnica de impregnación y montaje

Para el estudio de las papilas sensoriales (órganos táctiles de las larvas de Monogénidos y Digénidos) hemos utilizado la técnica de impregnación con NO_3Ag según COMBES, BAYSSADE-DUFOUR & CASSONE (1976), de realización mucho más simple que la utilizada por RICHARD (1971).

Los pasos a realizar en la técnica en cuestión son los que se expone a continuación. Con una pipeta fina se dispone varias cercarias vivas en un pequeño pocillo, de una bandeja de plástico conteniendo múltiples pocillos, y se llena de agua destilada. Antes de proceder a la impregnación se efectúa varios lavados con agua destilada para asegurarse de que no haya ninguna impureza. En tales lavados las cercarias no son trasladadas, sino que por medio de pipetas se va llenando y vaciando sucesivamente el pocillo de agua. Tras el último lavado se retira con una pipeta el agua del pocillo dejando el mínimo posible (sin que se llegue a secar). Luego se echa unas gotas de solución de Nitrato de Plata al 3-5%, con una pipeta exclusiva para el Nitrato, y se expone el recipiente de 5 a 10 minutos a la luz solar o bajo una lámpara de rayos ultravioletas. Después, con la misma pipeta, se retira el Nitrato de Plata y con otra pipeta limpia se llena de nuevo el pocillo con agua destilada. A continuación se vuelve a efectuar lavados sucesivos con agua destilada, en número suficiente, de igual forma a como se ha realizado previamente. Es conveniente en estos lavados ir cambiando de pipetas para así asegurarse bien de que el Nitrato sea totalmente eliminado. A continuación se procede al montaje de las cercarias.

En estos casos de impregnaciones el medio de montaje de elección es la Goma de Cloral de FAURE debido principalmente a la mayor simplicidad del tratamiento previo. Esta goma es miscible en agua y por tanto no requiere una deshidratación previa del material en caso de hallarse éste en agua destilada.

Su fórmula es la siguiente:

Agua destilada 50cc
Hidrato de cloral 50g
Glicerina 20cc
Goma arábiga 30g

Se disuelve el cloral en frío, se añade la glicerina y se mezcla bien; luego se introduce la goma arábiga en una pequeña bolsa formada por gasas.

A continuación de los últimos lavados con agua destilada de las cercarias impregnadas, que eliminan todo resto de Nitrato, se procede directamente al montaje de las cercarias en Goma de Cloral de FAURE. Se retira el agua del último lavado y con una pipeta se traslada las cercarias, en un mínimo de agua, sobre un portaobjetos y con la Goma de Cloral se rodea a las mismas. Antes de colocar el cubreobjetos se debe esperar unos segundos para que se mezcle bien la goma con las cercarias. Para el montaje, cabe también la posibilidad de utilizar la Goma de Cloral añadiéndole una cantidad apropiada de Lactofenol. Generalmente basta con verter unas pocas gotas a un frasquito de no más de 50 cc que contiene la Goma de Cloral. El Lactofenol actúa favorablemente, haciendo que las cercarias queden bien extendidas y clarificándolas; sin embargo, presenta el inconveniente de que es corrosivo, con lo cual la duración de las preparaciones no es tan prolongada. Las preparaciones obtenidas por uno u otro sistema requieren un sellado con una laca cualquiera. Antes de sellar se debe esperar a que la goma se haya secado ligeramente y entonces se procede al lacado. Como la preparación no estará todavía completamente seca, para que el cubreobjetos no se desplace al sellar se pondrá cuatro gotas de laca en las correspondientes cuatro esquinas del cubreobjetos con antelación. Conviene efectuar un segundo sellado un par de días después.

Todos los pasos efectuados en esta técnica han de ser vigilados bajo la lupa binocular para no perder ninguna cercaria.

La solución de NO_3Ag empleada con mayor frecuencia es al 5%, pero también es posible utilizar una solución al 3% y comparar los resultados. También es interesante ir probando diferentes tiempos en la exposición solar o rayos ultravioletas hasta obtener los mejores resultados.

c) Observación al microscopio

Para la observación microscópica de las preparaciones de quetotaxia de cercarias se ha empleado especialmente los microscopios WILD M-20 y ZETOPAN de Reichert. El más utilizado ha sido el primero por el hecho de que las cercarias no se oscurecían tanto, por efectos de la fuerte intensidad de luz del microscopio, como en el segundo durante un estudio prolongado de la quetotaxia de las cercarias. Hay que añadir además que el microscopio WILD M-20 va provisto de un dispositivo de dibujos para observación binocular que facilita la posibilidad de obtener rápidos esquemas de las quetotaxias de las cercarias.

Las cercarias impregnadas, examinadas al microscopio aparecen claras, casi blancas, sobre fondo amarillo. Según la calidad de las impregnaciones, las papilas sensoriales, teniendo la misma localización, pueden adquirir aspectos muy diferentes. Si la impregnación ha resultado buena, las papilas se presentan bajo la forma de un pequeño círculo marrón de 1,5 a 1,8 µ de diámetro, en cuyo centro se halla un punto igualmente marrón que es el corte óptico del cilio. Los contornos de los orificios de las glándulas de penetración se colorean igualmente, si bien no son circulares en general y están desprovistos de punto central. En cuanto a más información sobre el aspecto de las impregnaciones y dificultades que se puedan encontrar véase RICHARD (1971) y BAYSSADE - DUFOUR (1978).

Para la nomenclatura de las papilas, RICHARD (1971) propone una cercaria hipotética en la que las papilas están dispuestas según unos seis ejes longitudinales (dos ventrales, dos laterales y dos dorsales) correspondientes a los ejes nerviosos y según unos paralelos transversales correspondientes a las comisuras. Desde la parte anterior hacia la posterior, RICHARD sitúa cuatro círculos transversales para la zona cefálica, tres para la zona preacetabular, uno para la zona media o acetabular, tres para la zona postacetabular, once para el tronco caudal y once para cada furca. Sobre el acetábulo las papilas se disponen en círculos concéntricos. La cercaria hipotética se aproxima mucho a las cercarias del género Schistosoma.

1.2.3.2.3.- ESTUDIO DE METACERCARIAS

Para el estudio de metacercarias se procede siguiendo los mismos pasos

generales utilizados para el estudio de los demás estadíos larvarios además de la utilización de las técnicas propias para el estudio de metacercarias.

A) DISECCION Y EXTRACCION

Las metacercarias de los Brachyláimidos no poseen vida libre sino que son parásitos de Gasterópodos que actúan como segundos hospedadores intermediarios. La búsqueda de metacercarias se efectuará, pues, por medio de la disección del caracol, posible hospedador intermediario.

Esta disección se efectúa del mismo modo ya expuesto en el apartado de disección y extracción de esporocistos. Una vez separados los órganos del caracol en sendas cápsulas de Petri con suero fisiológico se procede a la búsqueda, bajo la lupa binocular, de las posibles formas parásitas que puedan albergar.

Las metacercarias habrá que buscarlas, en el caso de Brachyláimidos, en el riñón, cavidad pericárdica y glándulas pédeas principalmente, si bien es preciso no desechar ninguna parte del caracol puesto que se conoce casos en los que las metacercarias han sido encontradas en forma enquistada en el pie, por ejemplo, (véase TIMON-DAVID, 1959).

Las metacercarias albergadas en la cavidad pericárdica son perfectamente visibles a la lupa simplemente por transparencia de la pared de la cavidad. Debido a que el riñón y la cavidad pericárdica se hallan estrechamente unidos y es casi imposible separarlos sin dañarlos, se extraerá primeramente las metacercarias de la cavidad pericárdica por medio de un simple desgarro de la pared de la misma, con la ayuda de un par de agujas enmangadas finas. Las metacercarias ahí alojadas salen libremente, en su mayoría, e invaden el suero de la cápsula. Con la ayuda de un pincel se logra desprender aquellas metacercarias que gracias a sus ventosas están adheridas a las paredes externas del corazón.

El riñón, que se habrá de procurar mantener intacto para evitar la fusión de metacercarias de distinto hábitat, se disecciona a su vez con la ayuda también de dos agujas enmangadas en una capsulita diferente a la ante-

rior. Las metacercarias que parasitan el riñón se esparcen libremente por la cápsula junto a las glándulas excretoras, quedando alguna adherida a las paredes del riñón que con la ayuda del pincel se desprende fácilmente.

Para extraer las metacercarias que parasitan las glándulas pédeas, productoras de moco, se disecciona sagitalmente el pie del caracol que ha sido separado previamente de la cabeza. Las dos mitades del pie son observadas a la lupa en búsqueda de las metacercarias, las cuales se hallan envueltas por la mucosidad que segregan las glándulas.

Las metacercarias se aislan por medio de una pipeta Pasteur en diferentes cápsulas de Petri con suero fisiológico según su hábitat, donde se guardarán hasta el momento de utilizarlas para su posterior observación al microscopio.

B) FIJACION, COLORACION Y MONTAJE

Las metacercarias se han fijado, coloreado y montado utilizando únicamente las técnicas generales para ello, ya expuestas con anterioridad en el apartado 1.2.3.1.

La fijación se efectúa con el líquido fijador de BOUIN entre portaobjetos y cubreobjetos, operando siempre con material in vivo. El colorante empleado ha sido el Carmín Borácico Alcohólico de GRENACHER y como medio de montaje el Bálsamo del Canadá.

C) PREPARACIONES DE QUETOTAXIA

Se ha realizado preparaciones de quetotaxia con metacercarias de algunas de las especies de Brachyláimidos estudiadas.

Las impregnaciones de las papilas sensoriales para su estudio quetotáxico constituye una técnica prácticamente empleada sólo en cercarias por ser éstas las que presentan unas quetotaxias específicas de gran interés a la hora de las determinaciones específicas. Sin embargo, las metacercarias también ofrecen una marcada quetotaxia mucho más compleja que la de las cercarias en

el sentido de que las papilas son mucho más numerosas aunque menores en tamaño.

La quetotaxia de las metacercarias de Digénidos está poco estudiada en la actualidad pero ofrece un campo de estudio y grandes posibilidades futuros.

La técnica de las impregnaciones con NO_3Ag al 3-5% de las metacercarias es exactamente la empleada para las impregnaciones de quetotaxia de cercarias. Asimismo, el medio de montaje de las preparaciones de quetotaxia de metacercarias es también la Goma de Cloral de FAURE.

Estudiadas al microscopio las metacercarias ofrecen el mismo aspecto general que las cercarias impregnadas, mostrándose las papilas muy parecidas sólo que de menor tamaño.

1.2.3.2.4.- ESTUDIO DE ADULTOS

Al igual que todos los demás estadíos, el estudio de las formas parásitas adultas de los Brachyláimidos analizados requiere una serie de procesos previos a la observación microscópica: disección y extracción, fijación, coloración y montaje.

A) DISECCION Y EXTRACCION

En la búsqueda de formas adultas de helmintos se tiene que recurrir a la disección de los hospedadores definitivos que las puedan albergar. En el caso que nos ocupa, estos hospedadores definitivos son Micromamíferos (Insectívoros y Roedores).

Una vez diseccionado el animal se procede a la extracción de todos sus órganos y vísceras. Hay que poner especial cuidado en conseguir el tracto digestivo entero, es decir, esófago, estómago, intestino delgado, intestino grueso y ciego, ya que constituyen el habitáculo de la mayoría de los Trematodos de la familia Brachylaimidae, así como las glándulas anejas al sistema digestivo. No hay que olvidar tampoco el estudio de la zona compuesta por las fosas nasales y los senos frontales, la cual constituye el microhábitat del adul-

to de Dollfusinus frontalis.

Con los diferentes órganos extraidos del Micromamífero que ha sido diseccionado se puede seguir dos caminos:

a) Efectuar el estudio parasitológico inmediato de los órganos extraidos.

b) Efectuar la fijación de los órganos enteros, bien sea por separado o junto al esqueleto del animal, mediante un líquido fijador adecuado, para su posterior estudio en el Laboratorio.

a) Este camino seguido es el óptimo, consiguiéndose resultados idóneos. Presenta el problema de precisar de instrumental y condiciones adecuadas en el campo o en un lugar próximo al hábitat de cepeo. Si se dispone de medios para hacerlo es preferible realizar la disección de órganos tras la captura. El problema de falta de medios desaparece, por supuesto, en el caso en que el animal diseccionado proceda de una cepa infestada experimentalmente en el Laboratorio.

Los órganos serán colocados en cápsulas de Petri cuadriculadas conteniendo suero fisiológico. Bajo la lupa se procede a la búsqueda de los helmintos que pueda haber. Se consigue de este modo una fácil extracción de los helmintos parásitos aún vivos, evitándose riesgos de rotura al salir los helmintos por sí solos al ir efectuando cortes en el órgano y también el riesgo de contracción que se presenta frecuentemente cuando la fijación de vermes y órganos es simultánea. Este método permite además la observación de las evoluciones del parásito en vivo, así como el lugar concreto en que se halla fijado al evitarse la migración post-mortem de los vermes. Quizás la ventaja más considerable sea la de poder efectuar una fijación idónea según la clase de helmintos.

Hay que hacer resaltar que la búsqueda de formas adultas en fosas nasales y senos frontales se hábra de efectuar siempre por este camino para evitar la pérdida de las mismas. Ambas cavidades constituyen un habitáculo que está casi en contacto directo con el exterior, por lo que una fijación de la cabeza o animal entero provocaría probablemente la migración post-mortem del verme hacia el exterior que traería consigo la pérdida de los Trematodos.

b) Este segundo camino presenta la ventaja de ser un método rápido en el campo, permitiendo su realización en cualquier lugar y proporcionando la posibilidad de tomar gran número de muestras en poco tiempo. Sin embargo, presenta algunos inconvenientes. Así, por ejemplo, la disección de las vísceras resulta más dificultosa y a veces es casi imposible extraer enteros los helmintos intrahísticos. Otro inconveniente es la mala extensión con que se han fijado los helmintos. Esta fijación defectuosa es debida, entre otras cosas, a los obstáculos que encuentra el líquido fijador hasta llegar al parásito. Por esta razón debe realizarse siempre cortes externos en los órganos, para con ello facilitar la penetración y mejor fijación de órgano y parásito.

Siguiendo este camino se introducirá los órganos y vísceras recien extraidos del animal en frascos conteniendo, bien formol al 4% en agua, bien alcohol de 70º, ambos calentados previamente a 60-80 ºC para evitar la contracción de los Platelmintos que puedan hallarse en dichos órganos. Ambos líquidos fijadores actúan al mismo tiempo como conservadores. Los frascos van acompañados de la consiguiente etiqueta con el número, género y especie de Micromamífero y órgano guardado y localidad de captura.

Es posible también, aunque no tan aconsejable, fijar el Micromamífero entero, esto es, sin haberle extraido los órganos y las vísceras. Basta practicar un corte en canal de ano a cuello y guardarlo directamente en alcohol de 70º o formol al 4%. Cada animal llevará adosada una etiqueta indicando el número, especie y localidad de captura. Este método sólo es recomendable cuando se conoce a fondo la helmintofauna de las diferentes especies de Micromamíferos de la zona debido a la confusión a que conducen, en cuanto a microhábitat definitivo, las migraciones post-mortem que efectúan los helmintos.

El estudio de los distintos órganos se efectúa en el Laboratorio igualmente con lupa binocular, cápsulas de Petri cuadriculadas e instrumental adecuado. En este caso es fácil que pase desapercibido algún ejemplar, sobre todo de pequeño tamaño, debido a su falta de movilidad. Los vermes extraidos y separados son conservados en alcohol de 70º, en frascos con su etiqueta correspondiente.

B) FIJACION, COLORACION Y MONTAJE

En cuanto a la fijación de los adultos se debe distinguir entre las fi-

jaciones que se efectúa sobre formas adultas del parásito obtenidas vivas y las que han sido fijadas simultáneamente con el órgano en que se encontraban.

En el primer caso la fijación de formas adultas de Trematodos se realiza con el líquido fijador de BOUIN entre portaobjetos y cubreobjetos, la cual constituye la fijación idónea para Trematodos y cuya técnica quedó bien reflejada en el apartado correspondiente a Técnicas microscópicas generales.

En el caso de que los adultos hayan sido fijados in situ, es conveniente intentar una refijación de los vermes con formol o BOUIN, tal y como se remarcó ya en el apartado de Técnicas microscópicas generales. De esta manera se consigue una mejor disposición del parásito en vistas a su ulterior tinción y montaje.

La tinción, en ambos casos, se ha realizado utilizando únicamente el colorante Carmín Borácico Alcohólico de GRENACHER, siguiendo la técnica expuesta, asimismo, en el apartado correspondiente a coloraciones generales. Las formas adultas que han sido refijadas no se tiñen tan bien como las que han sido fijadas vivas y es recomendable dejarlas en colorante más de 24 horas, pero no más de 72 horas.

El medio de montaje utilizado para montar los adultos de los Trematodos ha sido el Bálsamo del Canadá a partir de la técnica ya expuesta en apartados anteriores.

1.2.4.- TECNICAS EXPERIMENTALES DE INFESTACION

El estudio experimental de un ciclo evolutivo en el Laboratorio requiere la infestación experimental de los diferentes hospedadores que intervienen en dicho ciclo mediante técnicas varias. En el caso concreto de Digénidos triheteroxenos, como el que nos ocupa, serán por tanto tres las infestaciones a realizar, según se trate del primer o segundo hospedador intermediario o del hospedador definitivo.

A continuación se expone las distintas técnicas empleadas en cada uno de estos casos, siguiendo el orden según el cual se ha llevado a cabo los estudio experimentales de los ciclos realizados en el Laboratorio.

1.2.4.1.- INFESTACION DEL PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO CON HUEVOS

Tal como es sabido, la infestación del primer hospedador en los Brachyláimidos tiene lugar en general por ingestión de huevos maduros por el Gasterópodo. En el Laboratorio, para la obtención de los huevos debe disponerse de los consiguientes Trematodos adultos grávidos, que deberán ser extraidos previamente del hospedador definitivo.

Según el Trematodo que queramos encontrar en el Micromamífero se mirará uno u otro órgano del hospedador ya diseccionado. En el caso de los Brachyláimidos interesará mirar con especial atención principalmente el tracto digestivo. De entre los Trematodos encontrados se escogerá, para esta experiencia, aquellos que estén vivos y muestren un estado de gravidez. Estos son separados en una cápsula de Petri conteniendo suero fisiológico. En dicha cápsula se procede, mediante la utilización de dos finas agujas enmangadas, a la dilaceración de los Digénidos con el fin de liberar sus huevos. Se puede seguir dos caminos para conseguir que estos huevos sean comidos por los caracoles cuya función de primeros intermediarios se quiera comprobar. Uno de ellos sería depositar los huevos, que han sido recogidos con una fina pipeta, sobre un papel de filtro embebido en agua natural dispuesto en un cristalizador. En este cristalizador es donde se introducirá los caracoles posibles primeros hospedadores para que por medio de ingestión del papel de filtro traguen a su vez los huevos ahí depositados. El otro camino posible a seguir es utilizar hojas de lechuga como soporte para los huevos en vez de papel de filtro. Para que los huevos se adhieran a la lechuga se los mezclará, con anterioridad, con una solución acuosa de Alginato Sódico en polvo, el cual posee un sabor dulce y actúa como de pegamento. Primeramente se efectúa la mezcla, en una capsulita de Petri, de una cierta cantidad de Alginato con sólo unas pocas gotas de agua natural para conseguir una especie de pasta que no sea muy líquida. Seguidamente se depositan los huevos, con una pipeta, sobre esta pasta donde deben quedar bien mezclados, removiendo con ayuda de un pincel. Con este mismo pincel se untará la hoja de lechuga con la mezcla de esta pasta y los huevos, los cuales quedarán bien adheridos.

Habida cuenta que la ingestión de los huevos tiene lugar simultáneamente con la ingestión del papel de filtro u hoja de lechuga por los Gasterópodos, resulta aconsejable que los Pulmonados en cuestión hayan permanecido previa-

mente dos o más días sin probar alimento. Tampoco debe olvidarse la imprescindible comprobación previa de que estos caracoles no sean ya emisores de cercarias.

Mediante esta técnica resulta factible también dilucidar qué especies de Pulmonados constituyen el espectro de primeros hospedadores intermediarios de los Digénidos en cuestión.

1.2.4.2.- INFESTACION DEL SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO CON CERCARIAS

Para este fin debe posibilitarse el acceso de las cercarias emitidas por el caracol primer hospedador a los caracoles que actuarán como segundos hospedadores. Para ello debe disponerse inicialmente, por un lado del Gasterópodo emisor y por el otro de aquellos caracoles cuyo posible cometido como segundos hospedadores se quiere comprobar. No debe olvidarse en este punto que en estos últimos debe haberse constatado previamente la no emisión de cercarias.

El proceso de infestación consiste en colocar juntos en un cristalizador de dimensiones adecuadas al caracol emisor y a los otros. El cristalizador irá dispuesto de un papel de filtro bien empapado de agua natural y deberá cubrir todo el fondo del cristalizador. La finalidad de dicho papel de filtro es doble. Por un lado proporciona la humedad necesaria para la emisión de cercarias, humedad cuya manutención se consigue tapando el cristalizador; debe puntualizarse aquí la conveniencia de no cerrar herméticamente el cristalizador para que se pueda así renovar el aire. Asimismo, también es posible prescindir de la tapa del cristalizador y colocar en su lugar una malla de plástico debidamente adaptada para que no escapen los caracoles. Esta último sistema requiere, sin embargo, una constante vigilancia del cristalizador, rociando el papel de filtro antes de que se llegue a secar. El papel de filtro, por otro lado, proporciona la base necesaria para la reptación de las cercarias, imprescindible en su traslado hasta su contacto con el segundo hospedador.

El tiempo que deberán permanecer en contacto el caracol emisor con los posibles segundos hospedadores puede oscilar entre 24 horas y 5 días como máximo. Se ha comprobado que cuanto más tiempo permanezcan juntos la probabili-

dad de infestación es mayor así como también aumenta la intensidad de infestación por caracol infestado. En el caso de mantener el contacto durante varios días se habrá de vigilar el cristalizador con los caracoles con frecuencia para así poder cambiar el papel de filtro y limpiar el cristalizador con agua natural. Es necesario efectuar esta limpieza a efectos de evitar que se acumulen dentro del cristalizador la mucosidad y excretas de los caracoles, lo que podría llegar a originar la muerte de los Gasterópodos. Para facilitar el proceso de infestación es conveniente bajar los caracoles que estén adheridos a las paredes o techo del cristalizador cada vez que se revise éste y colocarlos juntos sobre el papel de filtro humedecido.

A lo largo de la operación cabe la posibilidad de suministrar alimento a los caracoles, consistente en hojas de lechuga tiernas, limpias y bien humedecidas con agua natural. Además de como alimento, la lechuga sirve, del mismo modo que lo hace el papel de filtro, de base necesaria para la reptación de las cercarias. Las hojas de lechuga han de ser renovadas antes de que se pudran.

Esta experiencia se puede realizar con distintas especies de Gasterópodos con el fin de determinar el espectro de segundos hospedadores intermediarios posibles. También debe hacerse hincapié en la conveniencia de la utilización de caracoles nacidos en el Laboratorio, esto es, ofreciendo la seguridad de no ir parasitados.

En nuestro caso no siempre ha sido posible disponer de caracoles nacidos en el Laboratorio. De todos modos se ha intentado en lo posible infestar aquellas especies de Gasterópodos terrestres que presumiblemente debían desempeñar la función de segundo hospedador intermediario.

1.2.4.3.- INFESTACION DEL HOSPEDADOR DEFINITIVO CON METACERCARIAS

En la Naturaleza el hospedador definitivo adquiere el adulto correspondiente, en el caso de los Brachyláimidos, al ingerir un caracol terrestre parasitado con metacercarias infestantes.

Al intentar reproducir la infestación en el Laboratorio, se plantea la problemática de comprobar previamente que el caracol se halla infestado con

metacercarias y por lo tanto, tener que recurrir a la disección de éste, resultando imposible la infestación por ingestión del caracol vivo. Por ello debe procederse a técnicas experimentales de infestación que suelen ser de distintos tipos, según el método utilizado para la introducción de las metacercarias.

Dentro de este apartado haremos una distinción entre la metodología que usualmente se ha empleado, en general, para todas las especies de Digénidos estudiadas en este trabajo y la metodología especial empleada exclusivamente en el caso de Dollfusinus frontalis que dada su complejidad requiere un subapartado propio.

1.2.4.3.1.- METODO USUAL EMPLEADO

El método de infestación usualmente seguido para todas las especies de Digénidos estudiadas consiste en la intubación a nivel estomacal de las metacercarias mediante una sonda gástrica.

Una vez diseccionado el caracol bajo una lupa binocular se aislan las metacercarias en una pequeña cápsula de Petri con suero fisiológico o agua natural. Las metacercarias son intubadas mediante la sonda gástrica, en este mismo medio líquido en el que se hallan aisladas. Tanto las dimensiones de la sonda gástrica a utilizar como la cantidad de líquido que se puede intubar dependerá del tamaño del hospedador definitivo con que se quiera ensayar la infestación.

Para que la infestación sea correcta hay que coger al animal con una mano de forma que lo inmovilicemos y abra la boca, mientras que con la otra mano efectuaremos las operaciones pertinentes, siempre procurando que el número de metacercarias que introduzcamos sea el mayor y conocido.

Los animales así infestados fueron mantenidos a dieta de pan y agua natural, suprimiendo todo tipo de piensos y la utilización del agua corriente como bebida para así evitar cualquier posible acción antihelmíntica.

Este método se ha practicado con éxito y además permite conocer concretamente el número de metacercarias con que se ha infestado el animal.

1.2.4.3.2.- METODOS ESPECIALES UTILIZADOS EN EL CASO DE DOLLFUSINUS FRONTALIS

Además del método usual ya explicado, en el caso de infestaciones realizadas con metacercarias de Dollfusinus frontalis se ha empleado distintas técnicas de complejidad diversa con el fin de dilucidar principalmente el camino seguido por la metacercaria hasta que alcanza su microhábitat final (fosas nasales y senos frontales) en el hospedador definitivo.

Además de la sonda gástrica se ha utilizado también como medio de inyección la clásica pipeta de Pasteur y jeringas hipodérmicas. Al igual que con la sonda gástrica la intubación ha de hacerse en medio líquido que puede ser suero fisiológico o agua natural, medio en el que previamente se ha aislado a las metacercarias tras la disección del caracol.

En este tipo de infestaciones de metodología especial han sido utilizados ratones caseros procedentes de una cepa salvaje mantenida en el Laboratorio y ratas albinas de laboratorio. Se ha procurado siempre mantener los lotes de animales a ensayar bajo un ayuno mínimo de 24 horas. En nuestro caso se utilizó a veces animales que habían sido sometidos a un ayuno de 24 horas, mientras que en otros casos no se tomó precaución alguna, siguiendo los animales una dieta simple a base de pan y agua natural.

Para que las infestaciones realizadas tanto a nivel bucal como estomacal sean correctas hay que coger al animal de la misma manera que la señalada en el caso de utilización del método habitual de infestación mediante sonda gástrica.

Detallaremos a continuación las distintas técnicas empleadas según las experiencias que se ha querido realizar, separando las utilizadas en el caso de infestación de ratones de las empleadas para infestar ratas.

1.2.4.3.2.1.- EXPERIENCIAS DE INFESTACION EN RATON

A) INFESTACION A NIVEL BUCAL (EXPERIENCIA TIPO I)

La infestación a nivel bucal la hemos realizado mediante una pipeta Pasteur, depositando las metacercarias en suspensión en la boca del animal y es-

timulando el reflejo de deglución, de modo que éste tragase libremente. El medio líquido utilizado en este caso es el agua natural.

B) INFESTACION A NIVEL ESTOMACAL

a) Con metacercarias libres previa neutralización del pH estomacal (EXPERIENCIA TIPO II)

Este tipo de experiencia se realizó con animales en los que se neutralizó el pH estomacal, administrándoles GELOTRISIN antes de proceder a la infestación.

Para calcular el intérvalo de tiempo durante el cual tendría que actuar el antiácido, fueron realizados varios ensayos con iguales dosis, sacrificando posteriomente al animal a diferentes tiempos y midiendo su pH estomacal, mediante papel indicador MERCK. El pH del contenido gástrico de un ratón cualquiera sacrificado dió un valor de 5.

Se empleó para estos ensayos de prueba de la droga una solución formada por 1 g de GELOTRISIN en 20 ml de agua natural, dando un pH de 8,5. Seguidamente se procedió a la intubación, mediante sonda gástrica, de 6 ratones con 1 ml de esta solución de GELOTRISIN por individuo.

Transcurrida media hora desde la intubación se procedió a diseccionar 2 de los ratones intubados, alcanzando ambos un pH del contenido gástrico de 6. Otros 2 ratones fueron abiertos pasada una hora desde la intubación, alcanzando uno de ellos un pH del contenido gástrico de 6-7 y el otro un pH de 5-6. Por último se diseccionó los 2 últimos ratones transcurridas dos horas desde la intubación de GELOTRISIN, obteniéndose un pH del contenido gástrico de 5-6 para el primero y de 6-7 para el segundo.

En vista de los resultados obtenidos se dedujo que, a corto plazo, el tiempo no influía en el pH gástrico tras la intubación del antiácido.

La infestación de ratones a nivel estomacal, intubados previamente con GELOTRISIN, con metacercarias libres se ha llevado a cabo mediante sonda gástrica, siguiendo el método habitual.

b) Con metacercarias libres sin previa neutralización del pH estomacal (EXPERIENCIA TIPO III)

Se realizó mediante sonda gástrica una serie de infestaciones a nivel estomacal en ratones no intubados con GELOTRISIN con metacercarias libres previamente aisladas del caracol parasitado.

c) Con metacercarias libres previa ligadura de píloro (EXPERIENCIA TIPO IV)

Esta experiencia requirió de una operación quirúrgica del animal, previamente anestesiado con éter, antes de su infestación con metacercarias, en la que se efectuó una ligadura alrededor del píloro, cerrando seguidamente al animal mediante una sutura realizada con hilo y aguja de coser normales.

Concretamente, en este caso, se ensayó con un sólo ratón que fué intubado por sondaje gástrico con metacercarias una hora después de realizada la operación de ligadura del píloro.

d) Con metacercarias administradas junto con el órgano del caracol al que parasitan (EXPERIENCIA TIPO V)

Esta experiencia consistió en introducir en el estómago del animal la cavidad pericárdica del caracol, microhábitat de la metacercaria de Dollfusinus frontalis, en la que por transparencia se puede observar las metacercarias aunque sin llegar a poder contarlas exactamente. Para tal fin se utilizó una pieta Pasteur previamente calentada al fuego para así poder obtener el grado de curvatura necesario en el capilar y tambień conseguir un extremo romo no cortante.

C) INFESTACION A NIVEL INTESTINAL

a) Vía directa en disección in vivo con infestación a nivel de íleon distal tras ligadura de píloro y zona prececal (EXPERIENCIA TIPO VI)

En este ensayo se utilizó un solo ratón al que tras ser anestesiado con éter fué sometido a una intervención quirúrgica. Una vez abierto el animal se efectuó una ligadura alrededor del píloro y seguidamente se le intubó, mediante una pipeta Pasterur, las metacercarias aisladas en suero fisiológico directamente en el intestino a nivel de íleon distal (cerca de su confluencia con el ciego) a través de una incisión practicada previamente en éste. En el momento justo de la extracción de la pipeta se efectuó oportunamente y de modo rápido una ligadura en el nivel en cuestión para con ello cerrar el intestino. Seguidamente se procedió a coser al animal que quedó bajo observación y vigilancia.

b) En intestino delgado aislado y mantenido in vitro (EXPERIENCIA TIPO VII)

Se aisló in vitro la primera mitad del intestino delgado de un ratón cualquiera. Para ello, se extrajo la porción intestinal en cuestión para colocarla en una cápsula de Petri conteniendo suero fisiológico tibio. Seguidamente se procedió a la intubación de las metacercarias mediante pipeta Pasteur y por uno de los dos extremos abiertos y acto seguido se realizó un ligamiento en cada extremo de la porción intestinal, quedando así las metacercarias aisladas entre ambas ligaduras. Como es lógico, esta experiencia hubiera tenido que realizarse en medio Tyrode y a una temperatura de 36-37ºC, o en su caso incluso en condiciones in vitro más adecuadas, pero desgraciadamente ello nos fué imposible dada la necesidad imperiosa de realizar la experiencia improvisadamente en la isla de Formentera.

La finalidad de esta experiencia fué la de averiguar si las metacercarias son capaces de atravesar el intestino delgado, hecho que si se produjese nos llevaría a detectar metacercarias libres por la cápsula de Petri en la que se hallaba el intestino aislado.

D) INFESTACION INTRAPERITONEAL (EXPERIENCIA TIPO VIII)

En esta experiencia se procedió a la infestación de un ratón a nivel de la cavidad abdominal con metacercarias libres ya aisladas mediante inyección intraperitoneal.

1.2.4.3.2.2.- EXPERIENCIAS DE INFESTACION EN RATA

Para estos ensayos se ha utilizado ejemplares de Rattus rattus albinos de unos 200 g aproximadamente de peso.

A) INFESTACION A NIVEL BUCAL (EXPERIENCIA TIPO IX)

En este tipo de infestación se procedió del mismo modo que el descrito en el apartado correspondiente a la infestación a nivel bucal de ratones.

B) INFESTACION A NIVEL ESTOMACAL PREVIA NEUTRALIZACION DEL pH GASTRICO (EXPERIENCIA TIPO X)

Previamente a la infestación de las ratas se procedió a intubarlas con 1 ml de solución de GELOTRISIN, con el fin de neutralizar su pH estomacal. La solución se preparó disolviendo 3,2 g de GELOTRISIN en 20 ml de agua natural. Transcurrida una hora se les intubó las metacercarias mediante sonda gástrica.

C) INFESTACION A NIVEL ESTOMACAL SIN PREVIA NEUTRALIZACION DEL pH GASTRICO (EXPERIENCIA TIPO XI)

Según la clásica técnica de intubación por sonda gástrica se ha realizado una serie de infestaciones en ratas a nivel estomacal, sin una previa intubación con GELOTRISIN, con metacercarias libres.

CAPITULO SEGUNDO

CONOCIMIENTOS ACTUALES SOBRE BIOLOGIA Y ECOLOGIA DE BRACHYLAIMIDAE

2.- CONOCIMIENTOS ACTUALES SOBRE BIOLOGIA Y ECOLOGIA DE BRACHYLAIMIDAE

2.1.- LA FAMILIA BRACHYLAIMIDAE JOYEUX ET FOLEY, 1930

La superfamilia Brachylaimoidea Allison, 1943 ha mostrado tradicionalmente, dentro de los Digenea, un confusionismo resaltado ya por varios autores. Tal y como escriben MAS-COMA & GALLEGO (1975 a), dicha confusión existe a todos los niveles taxonómicos dentro de la superfamilia en cuestión, habiéndose llegado a esta situación a causa, principalmente, de las clasificaciones de autores como SINITSIN (1931), YAMAGUTI (1958, 1971, 1975), ZARNOWSKI (1960), MEHRA (1962), TRAVASSOS & KOHN (1964, 1966), TRAVASSOS, TEIXEIRA DE FREITAS & KOHN (1969), etc. Unicamente POJMANSKA (1972) insiste en la necesidad de establecer un sistema de aceptación general dentro de la superfamilia, que evitara clasificaciones dispares resultantes de las diferencias de opinión sobre el valor de caracteres particulares como indicadores del parentesco entre organismos. POJMANSKA (loc. cit.) hace hincapié en la necesidad de tener en consideración la morfología de los estadíos larvarios y la biología de las especies, conjuntamente con la morfología del sistema excretor, al parecer el carácter evolutivamente más constante, siguiendo la línea iniciada ya por LA RUE (1957) al establecer el suborden Brachylaimata. De acuerdo con estas consideraciones, las relaciones en los grandes grupos taxonómicos (superfamilia y familia) pueden definirse por el curso general de sus ciclos vitales, con lo cual la sistemática reflejaría mucho más claramente la naturaleza biológica y las relaciones filogenéticas de los organismos encuadrados.

La familia Brachylaimidae se distingue de las demás familias de Brachylaimoidea (exceptuando Leucochloridiomorphidae - véase MAS-COMA & GALLEGO, 1975 a) por presentar dos hospedadores intermediarios, además de presentar las siguientes características:

- primera división de los canales excretores principales a un nivel próximo al extremo posterior del cuerpo;
- el ciclo biológico se desarrolla íntegramente en el medio terrestre;

- los dos hospedadores intermediarios son siempre dos Moluscos Gasterópodos Pulmonados terrestres (según nuestros conocimientos, únicamente KRULL, 1936, ha mencionado la presencia de estadíos larvarios pertenecientes a una especie de Brachylaimidae en Moluscos acuáticos);
- cercaria con cola pequeña, rudimentaria, en forma de muñón (= cercaria microcerca);
- metacercaria no enquistada, esto es, sin capacidad de producir una cubierta quística de naturaleza parásita (las raras citas de metacercarias enquistadas eran resultado de reacciones de encapsulación consecuencia de reacciones del hospedador);
- Mamíferos y Aves como hospedadores definitivos.

La familia así entendida es lo que muchos autores estiman como Brachylaimidae sensu stricto. Nosotros la consideraremos así durante toda esta obra por cuanto constituye una unidad natural bien clara y definida.

2.1.1.- SISTEMATICA Y TAXONOMIA

Un análisis global de la problemática planteada por la familia Brachylaimidae a nivel de sistemática y taxonomía fué abordado ya por MAS-COMA & GALLEGO (1975 a). Tal y como señalan estos autores, la estructuración interna de esta familia presenta contradicciones ya a nivel de subfamilia. Por el hecho de basarse únicamente en la morfología de los adultos y partir de criterios dispares, ha resultado que las clasificaciones de YAMAGUTI (1958, 1971), ZARNOWSKI (1960), MEHRA (1962) y TRAVASSOS & KOHN (1966), por citar sólamente las más importantes, distan bastante de hallarse de acuerdo. YAMAGUTI (1958) considera 5 subfamilias (4 de las cuales monogenéricas), mientras que en su trabajo posterior (YAMAGUTI, 1971) incluye 5 subfamilias (3 de ellas monogenéricas). ZARNOWSKI (1960), por su parte, considera 2 subfamilias (1 de ellas subdividida en 3 tribus). MEHRA (1962) incluye en la misma 9 subfamilias distintas (6 de las cuales monogenéricas). Y finalmente TRAVASSOS & KOHN (1966) aceptan únicamente 3 subfamilias (2 de ellas monogenéricas). MAS-COMA & GA-

LLEGO (1975 a) resaltan ya el hecho de que la aceptación de estas clasificaciones sea siempre relativa a la mayor o menor importancia que se de a unos u otros caracteres morfológicos. Es indudable que sería ideal contar con algunas características biológicas que apoyaran una posible agrupación en taxones subfamiliares, pues, como bien escribe POJMANSKA (1972), el mejor camino para evitar en lo posible clasificaciones no naturales es el de considerar caracteres evolutivos y morfológicos conjuntamente, y no por separado. Sin embargo, no debemos olvidar que los taxones intermedios, como el de subfamilia y subgénero, se prestan fácilmente a artificialidades. Más aún si tenemos en cuenta que, como bien escriben MAS-COMA & GALLEGO (1975 a) los conocimientos sobre la biología de muchas de las especies son francamente escasos y en las más incluso nulos.

MAS-COMA & GALLEGO (loc. cit.) discuten y comentan exhaustivamente las unidades subfamiliares y genéricas apuntadas por los distintos autores, concluyendo en una clasificación que comprende únicamente aquellos géneros cuya validez, debido a su peculiar morfología o bien a la naturaleza de su ciclo evolutivo y estadíos larvarios, puede aceptarse de momento sin lugar a dudas. La clasificación propuesta por estos dos autores españoles es la siguiente:

Superfam. Brachylaimoidea Allison, 1943
Fam. Brachylaimidae Joyeux et Foley, 1930
Subfam. Brachylaiminae Joyeux et Foley, 1930
Gen. Brachylaima Dujardin, 1843
Gen. Scaphiostomum Braun, 1901
Subfam. Ityogoniminae Yamaguti, 1958
Gen. Ityogonimus Lühe, 1899
Subfam. Panopistinae Yamaguti, 1958
Gen. Panopistus Sinitsin, 1931
Gen. Pseudoleucochloridium Pojmanska, 1959
Gen. Dollfusinus Biocca et Ferretti, 1958

Esta clasificación es precisamente aquella en la que nos vamos a basar para llevar a cabo la exposición de todo nuestro trabajo. Dado el hecho de que la finalidad primordial de esta obra es exclusivamente la de contribuir al conocimiento en la biología y ecología de los representantes de la familia Brachylaimidae, entendemos que se saldría de tema el pretender abordar aquí las cuestiones de índole sistemática y taxonómica que, por otra parte, fueron tratadas ya con suficiente extensión por MAS-COMA & GALLEGO (1975 a).

2.1.2.- ESPECTRO DE HOSPEDADORES DEFINITIVOS

Los 6 géneros incluidos en la clasificación de la familia Brachylaimidae anteriormente expuesta comprenden especies que ostentan espectros de hospedadores definitivos muy dispares.

El género Brachylaima comprende un sinfín de especies parásitas tanto de Mamíferos (principalmente Roedores) y Aves. Dentro de estas especies las hay que muestran una especificidad a nivel de adulto más o menos marcada, como sucede en el caso de las especies parásitas de Sorícidos, mientras otras parecen ostentar una especificidad muy baja, de tal modo que infestaciones experimentales permiten obtener con éxito adultos tanto en Mamíferos (esencialmente del orden de los Roedores) como Aves.

El género Scaphiostomum comprende en la actualidad únicamente dos especies (Scaphiostomum illatabile Braun, 1901 y Scaphiostomum pancreaticum Mc Intosh, 1934), la primera de ellas parásita de Aves y la segunda parásita de Roedores de la familia de los Sciúridos. Los estudios efectuados sobre dichas dos especies no son lo suficientemente numerosos como para deducir datos sobre especificidad de los adultos y consiguiente espectro de hospedadores definitivos. De todos modos, dada la naturaleza de los mismos no creemos que los adultos sean muy específicos.

El género Ityogonimus comprende en la actualidad únicamente tres especies de validez reconocida: Ityogonimus ocreatus (Goeze, 1782), Ityogonimus lorum (Dujardin, 1845) e Ityogonimus scalopi Turner et Mc Keever, 1980. Todas estas tres especies son parásitas de Insectívoros representantes de la familia de los Tálpidos (especies de los géneros Talpa y Scalopus). En este caso, pues,

en lo que se refiere a la especificidad de los adultos cabe hablar de una oligoxenia.

El género Panopistus incluye en la actualidad una sóla especie de validez sistemática reconocida, Panopistus pricei Sinitsin, 1931. Según nuestros conocimientos esta especie ha sido hallada hasta la fecha únicamente en la musaraña americana Blarina brevicauda. Ello viene a sugerir pues que estamos ante una especie estenoxena y oioxena, si bien nosotros nos inclinamos por pensar que ello no es más que el resultado de una especificidad ecológica y que muy probablemente sea en realidad capaz de llegar a infestar a musarañas del género Sorex.

El género Pseudoleucochloridium comprende hasta la fecha una sóla especie de validez sistemática reconocida, Pseudoleucochloridium soricis (Soltys, 1952). Los numerosos trabajos efectuados sobre las helmintofaunas de Insectívoros en el continente europeo han venido a demostrar que esta especie de Panopistino es capaz de infestar con éxito a distintas especies de musarañas de los géneros Sorex y Neomys (Soricinae) y Crocidura (Crocidurinae). Estamos en este caso, pues, también ante una especie oligoxena, con marcada especificidad para con hospedadores de una misma familia, los Sorícidos.

El género Dollfusinus comprende hoy en día una sóla especie, Dollfusinus frontalis Biocca et Ferretti, 1958. La especie en cuestión ha sido citada hasta la fecha en hospedadores definitivos filogenéticamente dispares. Así, cabe contar entre los mismos a los erizos, Insectívoros del género Erinaceus (Erinaceidae) que constituyen al parecer sus hospedadores habituales o normales, pero también ha sido hallada en Roedores como Rattus rattus (Muridae) y Eliomys quercinus (Gliridae). Cabe añadir aquí, no obstante, que dichos Roedores han sido detectados como hospedadores definitivos de la especie únicamente en condiciones singulares de insularidad.

2.1.3.- DISTRIBUCION GEOGRAFICA

En la actualidad cabe encontrar representantes de la familia Brachylaimidae en todas las partes del mundo. Sin embargo, no todos los géneros de dicha familia han llegado a alcanzar una tal expansión geográfica. Así, las á-

reas geográficas abarcadas por los seis géneros difieren sustancialmente, razón por la cual el análisis de la distribución geográfica de los mismos requiere un tratado individual.

El género Brachylaima es el que, gracias a sus numerosas especies representantes, ha llegado a alcanzar una mayor expansión, pudiéndose hallar hoy en día especies de Brachylaima por doquier.

El género Scaphiostomum parece ostentar una distribución geográfica mucho más restringida, limitada al Nuevo Mundo. Así, la especie parásita de Aves ha sido citada únicamente, según nuestros conocimientos, en Sudameérica, mientras que la especie parásita de Mamíferos lo ha sido sólo en América del Norte.

El género Ityogonimus, con sus tres especies parásitas específicas de Insectívoros de la familia Talpidae, abarca una distribución geográfica holártica claramente superponible a la de sus hospedadores (representantes del género paleártico Talpa y del género neártico Scalopus).

El género Panopistus incluye, como ya hemos dicho, una única especie parásita de la musaraña Blarina brevicauda, a la que sigue aparentemente en su distribución geográfica estrictamente neártica.

El género Pseudoleucochloridium, asimismo, con una única especie de validez reconocida hasta el momento, ostenta, según la bibliografía, una distribución geográfica paleártica, con preferencia en Sorícidos europeos.

Finalmente, el género Dollfusinus, con su única especie Dollfusinus frontalis, ostenta según los datos de que se dispone hasta la fecha, una distribución geográfica que abarca el Mediterráneo Occidental, incluyendo su presencia tanto en tierras continentales (Italia, Sur de Francia) como en tierras insulares (Formentera, Menorca).

2.1.4.- BIOLOGIA Y ECOLOGIA

Tal y como se deduce de los apartados anteriores, la familia Brachylaimidae sensu stricto comprende un múmero muy elevado de especies parásitas de Mamíferos y Aves. Este notable número de especies es consecuencia evidente-

mente del gran número de ellas que incluye el género tipo Brachylaima, puesto que los restantes cinco géneros de la familia abarcan un número muy reducido de ellas.

A pesar de ser tan elevado el número de especies de Brachylaimidae, de existir representantes de esta familia por doquier y de ser parásitos relativamente frecuentes de Mamíferos y Aves incluso en algunos casos con idudable interés veterinario por llegar a parasitar a animales domésticos y aves de corral, la realidad es que el número de especies sobre cuya biología y ecología disponemos de datos concretos es notablemente reducido. De todos modos, afortunadamente, sí que disponemos en la actualidad de un mínimo de datos sobre el ciclo evolutivo de especies de los géneros de las subfamilias Brachylaiminae (Brachylaima, y Scaphiostomum) y Panopistinae (Panopistus, Pseudoleucochloridium y Dollfusinus). Sólamente el género Ityogonimus, único representante de la subfamilia Ityogoniminae comprende hasta la fecha especies sobre cuyos ciclos evolutivos no se dispone de dato alguno.

En lo que se refiere a los ciclos conocidos, tanto de Brachylaiminae como de Panopistinae, éstos siguen unas pautas generales de biología y ecología muy similares, manifestando con ello su indudable pertenencia a una misma unidad natural. Se trata siempre en todos los casos de ciclos terrestres triheteroxenos, comprendiendo un Molusco Gasterópodo Pulmonado terrestre que actúa de primer hospedador intermediario albergante de las primeras fases larvarias de esporocistos y cercarias, un segundo Molusco Gasterópodo Pulmonado terrestre que interviene como segundo hospedador intermediario en el que se desarrolla el estadío metacíclico infestante de metacercaria y finalmente un Mamífero o un Ave que alberga los estadíos adultos en general parásitos del tracto digestivo, si bien en algunos casos también glándulas anejas (conductos hepáticos y pancreáticos), y conductos (colédoco) y cavidades (fosas nasales, senos frontales) relacionados con el mismo.

Aparte además de las tres fases parásitas anteriormente indicadas, el ciclo evolutivo de los Brachyláimidos comprende también dos fases de vida libre. La primera de ellas es la que lleva a cabo el estadío de huevo, el cual ha sido evacuado por el hospedador definitivo vía fecal (exceptuando el caso de Dollfusinus frontalis en el que lo pueden ser también vía estornudo). El huevo, eliminado ya embrionado, permanecerá sobre el suelo a la espera de ser ingerido

por el caracol primer hospedador intermediario, finalizando con ello la fase de vida libre en cuestión. La segunda fase de vida libre es la que lleva a cabo el estadío evolutivo de cercaria, larva que es eliminada al medio terrestre externo por el Pulmonado primer hospedador intermediario. Esta segunda fase incluye los desplazamientos por reptación sobre el sustrato que efectúa la cercaria durante un tiempo más o menos largo pero imprescindible hasta llegar a contactar con un segundo caracol terrestre que venga a constituir un segundo hospedador intermediario adecuado.

En cuanto a los distintos estadíos evolutivos cabe observar también una evidente homogeneidad. Así, los esporocistos están constituidos siempre por sacos considerablemente ramificados y cuyo hábitat dentro del primer hospedado intermediario lo constituye principalmente la glándula digestiva o hepatopáncreas del caracol. Las cercarias, originadas dentro de los esporocistos, salen de los mismos a través de los poros terminales de cada una de las ramas. Se trata de cercarias diminutas, con dos ventosas bien ostensibles, provistas de dos complejos glandulares denominados glándulas de penetración cuyos conductos glandulares desembocan a nivel anterior, desprovistas de estilete apical y de glándulas cistógenas, con aparato digestivo con ciegos intestinales cortos, primordio genital esferoidal y post-acetabular, con aparato excretor de tipo "stenostoma" y provistas de un pequeño muñón caudal por lo que cabe encuadrarlas dentro del término de cercarias microcercas (a pesar de no ser acuáticas). Las metacercarias son siempre no enquistadas, esto es desprovistas de cubierta quística de material parasitario, y muestran una morfo-anatomía intermedia entre la de cercaria y la de adulto, perdiendo el muñón caudal, apareciendo en ella las tres gónadas y el poro genital, así como el conducto uterino en el estadío infestante ulterior, prolongándose los ciegos intestinales hasta el extremo posterior y haciéndose mucho más complejo el aparato excretor. Los adultos se caracterizan por la definitiva conformación de las gónadas y glándulas vitelógenas y aparición de huevos en el útero como consecuencia de la fecundación.

En lo que se refiere a la ecología del ciclo evolutivo de los Brachyláimidos cabe decir en primer lugar que éste se desarrolla íntegramente en el medio terrestre, con la única excepción del estadío larvario de cercaria que precisa de un mínimo indispensable de medio líquido acuático para la superviven-

cia en su fase de vida libre. Teniendo en cuenta la naturaleza de este ciclo triheteroxeno que acabamos de describir, se deduce inmediatamente que los factores ecológicos, bióticos y abióticos, incidirán de forma diversa según cual de las cinco fases del ciclo, las tres parásitas y las dos de vida libre, entre en cuestión. En los casos de las fases parásitas los factores ecológicos incidirán a través de los hospedadores, mientras que en las dos fases de vida libre dichos factores tendrán una incidencia directa. Toda la problemática inherente a la ecología de los organismos, ecología de la transmisión, importancia de los factores mesológicos y etológicos, y demás aspectos generales sobre la ecología de los ciclos evolutivos de Digénidos fué debidamente analizada y tratada por COMBES (1968).

2.1.4.1.- CICLOS EVOLUTIVOS CONOCIDOS EN LA SUBFAMILIA BRACHYLAIMINAE

A continuación pasamos a exponer sendos resúmenes de los ciclos evolutivos de todos los ciclos evolutivos conocidos de especies de la subfamilia Brachylaiminae, y, por tanto, concretamente de especies del género Brachylaima y Scaphiostomum, basándonos en la bibliografía que nos es conocida.

2.1.4.1.1.- ESPECIES DEL GENERO BRACHYLAIMA DUJARDIN, 1843

El género Brachylaima incluye un sinfín de especies parásitas esencialmente del tubo digestivo, en algunos casos de glándulas anejas, tanto de Mamíferos como de Aves (véase YAMAGUTI, 1971). Entre las numerosísimas especies descritas se ha distinguido distintas sinonimias por autores diversos, de tal modo que en la actualidad se hace imposible el dar el número exacto de especies de validez sistemática en general aceptada, a lo que hay que añadir las conclusiones de nuestros trabajos que sugieren de modo inequívoco que el género Brachylaima se halla actualmente en expansión y que el número de sus especies ha de ser indudablemente superior al número de descritas hasta la fecha. Toda esta problemática a nivel específico se ve incrementada incluso en este caso por el hecho de que se haya eregido en diversas ocasiones taxones genéricos que si bien fueron aceptados por algunos autores, otros en cambio

prefieren momentáneamente mantenerlos como sinónimos de Brachylaima sensu latum (véase MAS-COMA & GALLEGO, 1975 a).

Con el fin de evitar en lo posible dentro de la exposición que prosigue toda esta vasta problemática anteriormente citada, hemos optado aquí por citar las especies según los mismos binomios utilizados por los distintos autores en los respectivos trabajos, incluyendo todas las especies dentro del susodicho género Brachylaima sensu latum pero caso de que los autores utilizaran una denominación genérica distinta especificándola entonces entre paréntesis.

Pasamos a continuación, siguiendo las normas antedichas, a exponer resumidamente todos los ciclos biológicos de especies de Brachylaima descritos hasta la fecha.

A) BRACHYLAIMA FUSCATUM (RUDOLPHI, 1819)

Los Gasterópodos Pulmonados que han sido detectados como primeros hospedadores intermediarios de este Digénido en la Naturaleza son los siguientes: Helix (Euparypha) pisana (Müller) en Marsella (Francia) (JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID, 1934); Helicella (Helicopsis) arenosa (Ziegler) Rossmäesler en la región de Tholonet (Francia) (TIMON-DAVID, 1965 a). MACCHIONI (1968) señala la presencia de formas larvarias, esporocistos y metacercarias en Cochlicella ventricosa (Drap.), Helicella profuga Iss., Helix aspersa (Müll.), Helix pisana (Müll.) e Hygromia cinctella (Drap.) en Pisa (Italia), sin especificar cuales actúan como primeros y cuales como segundos hospedadores intermediarios. Asimismo, SUMENKOVA (1962) detecta en Rusia al Gasterópodo Eulota duplocincta como hospedador intermediario de este Digénido. Los esporocistos se localizan en la glándula digestiva del Gasterópodo hospedador y muestran una morfología ramificada típica de Brachyláimidos (JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID, 1934; TIMON-DAVID, 1965 a; MACCHIONI, 1968). JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID (1934) en su estudio experimental del ciclo, realizado en Helix (Euparypha) pisana, no detectan más que una sóla generación de esporocistos y suponen que parece no existir esporocistos de segunda generación. Estos mismos autores señalan la existencia en los extremos de las ramificaciones de los esporocistos,

los cuales se desarrollan a partir de las 2-4 semanas de la infestación, de unos poros de salida por donde las cercarias salen a los conductos hepáticos e intestino, donde son detectadas. La cercaria de este Digénido es de tipo microcerco y muestra una morfo-anatomía típica de los Brachyláimidos (JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID, 1934; TIMON-DAVID, 1965 a; MACCHIONI,1968).

A nivel de segundo hospedador intermediario, se ha detectado como hospedadores naturales las siguientes especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres: Helix (Euparypha) pisana (Müller) en Marsella (Francia) y en el Norte de Africa (JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID, 1934), en Pisa (Italia) con una tasa de parasitación del 50% (MACCHIONI, 1968); Helix (Cryptomphalus) aspersa (Müller) en Marsella (Francia) (JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID, 1934) y en Pisa (Italia) con una tasa de infestación del 40% (MACCHIONI, 1968); Helicella (Trochoidea) scitula Christ. et Jan en Marsella (Francia) (JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID, 1934); Oxyphylus cellarius (Müller) en Marsella (Francia) y Norte de Africa (JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID, 1934); Agriolimax agrestris (Müller) en el Norte de Africa (JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID, 1934); Helicella (Helicopsis) arenosa en la región de Tholonet (Francia) (TIMON-DAVID, 1953); Cochlicella ventricosa (Drap.), Helicella profuga Iss. e Hygromia cictella (Drap.) en Pisa (Italia) con unas tasas de parasitación del 70, 30 y 20% respectivamente (MACCHIONI, 1968). La migración de la cercaria en el caracol segundo hospedador intermediario ha sido estudiada sólamente, y experimentalmente en Helix (Euparypha) pisana, por JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID (1934), los cuales detectan estas formas larvarias en el canal excretor y glándula renal, siendo esta última el microhábitat final donde se desarrollan sin enquistarse hasta metacercarias infestantes. MACCHIONI (1968) señala también como microhábitat definitivo del parásito en el caracol segundo hospedador intermediario la glándula renal del mismo y TIMON-DAVID (1953) señala, además del riñón, la cavidad pericárdica. La autoinfestación del caracol primer hospedador intermediario con las cercarias emitidas por el mismo, actuando pues este último también como segundo hospedador intermediario, es detectada experimentalmente por JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID (1934). Las metacercarias infestantes de este Digénido presentan una morfo-anatomía típica de Brachylaimidae (JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID, 1934; TIMON-DAVID, 1953; MACCHIONI, 1968).

A nivel de hospedador definitivo, se ha detectado en la Naturaleza desempeñando dicho papel a las especies de Aves siguientes: Passer domesticus (Pa-

seriforme en Marsella (Francia) (JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID, 1934); la paloma doméstica Columba livia (Columbiforme) en Tunicia (Norte de Africa) (JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID, 1934) y en Pisa (Italia) (MACCHIONI, 1968); Córvidos en Le Tholonet (Francia). Experimentalmente actúan como hospedadores definitivos las siguientes especies de Aves: el mirlo Turdus merula (Paseriforme) (JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID, 1934) y la tórtola Streptopelia risoria (MACCHIONI, 1968). Los adultos se desarrollan en el intestino grueso de los hospedadores definitivos (JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID, 1934; MACCHIONI, 1968). En el estudio experimental realizado por JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID (1934) los adultos presentan los primeros huevos en el útero a los 6 días de la infestación. La morfología y anatomía del adulto es la típica de los Brachyláimidos, siendo los huevos embrionados en el momento de la puesta, los cuales contienen un miracidio que presenta un estilete en su parte anterior (JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID, 1934).

B) BRACHYLAIMA FULVUS DUJARDIN, 1843

Los escritos sobre la biología de esta especie de Digénido se reducen a los realizados por POJMANSKA (1959, 1961) en Polonia.

Dicha autora detecta como segundos hospedadores intermediarios naturales a las siguientes especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres: Zonitoides nitidus (Müller) en Bialowieza (4,7%), en Warszawa (0,2%), en Mazury (2%) y en Kaszuby (4%); Goniodiscus rotundatus (Müller) en Bialowieza (0,5%) y en Kaszuby (2%); Oxychylus orientalis (Müller) en Karpaty (0,7%); Aegopinella epipedostoma (Fagot) en Karpaty (5,9%); Euconulus fulvus (Müller) en Karpaty (9%); Deroceras sp. en Kaszuby (13,8%). La misma autora señala la presencia usual de 1-6 metacercarias por caracol pero no indica el microhábitat en que se encuentran dentro del segundo hospedador intermediario. La metacercaria del Digénido muestra una morfología y anatomía típicas de Brachyláimidos.

A nivel de hospedador definitivo POJMANSKA (1961) detecta actuando como tal en el Parque Nacional de Bialowieza al Sorícido Sorex araneus araneus con una tasa de parasitación por adultos que varía entre el 9% y 40% según las fechas anuales de captura. SOLTYS (1952) detectó ya con anterioridad en este mismo parque a dicha especie de Sorícido como hospedador definitivo del Digé-

nido (1,9%) además de otros Sorícidos como son Sorex minutus (1,9%) y Neomys fodiens (3,2%). POJMANSKA (1961) no especifica en su trabajo el microhábitat concreto en el que se localiza el adulto de este Trematodo en el hospedador definitivo.

C) BRACHYLAIMA (= POSTHARMOSTOMUM) HELICIS (LEIDY, 1847)

En el ciclo biológico de este Digénido ha sido detectado en la Naturaleza como primer hospedador intermediario sólamente una especie de Gasterópodo Pulmonado terrestre: Anguispira alternata en Nueva York (EEUU) (ROBINSON, 1949) y en Michigan (EEUU) con una tasa de infestación del 1,1% (ULMER, 1951 b, c). Ambos autores mencionados efectúan ensayos de infestación experimental con huevos de adultos en distintas especies de Gasterópodos pero sólo consiguen infestar con éxito a la especie Anguispira alternata, primer hospedador natural, por lo que les hace suponer en la existencia de una especificidad muy marcada a nivel de primer hospedador intermediario. El microhábitat de los esporocistos en el Gasterópodo lo constituye principalmente la glándula digestiva y también el tejido conectivo que rodea algunos órganos como el riñón e intestino (ROBINSON, 1949; ULMER 1951 b, c). ULMER (1951 b, c) evidencia la existencia de dos generaciones de esporocistos, madre e hijo, apareciendo la segunda a partir de las 7-8 semanas de la infestación del Gasterópodo con huevos; las dos generaciones, ambas de forma ramificada, se diferencian en que los esporocistos madres presentan una mayor opacidad y una falta de cercarias en desarrollo en su interior , principalmente; a las 10 semanas de la infestación aparecen las primeras cercarias reconocibles en los esporocistos hijos, mientras que los esporocistos madres ya han desaparecido. ROBINSON (1949), en ensayos experimentales, detecta las primeras cercarias en los esporocistos de 8 semanas de edad, los cuales contienen a la vez bolas germinales, cercarias inmaduras y cercarias maduras. Ambos autores señalan la presencia de unos poros terminales en los extremos de las ramificaciones de los esporocistos por donde salen las cercarias. La emisión al medio externo de las primeras cercarias tiene lugar, en condiciones experimentales, a las 11-13 semanas de la infestación según ROBINSON (1949) y a las 12-33 semanas, dependiendo de la temperatura, según ULMER (1951 b, c). ELWELL & ULMER (1968)

señalan que la temperatura de laboratorio ideal para la maduración de los esporocistos en Anguispira alternata es la de 22ºC, temperatura a la cual se produce la primera emisión de cercarias a las 12 semanas de la infestación. La capacidad de producción de cercarias por parte de los esporocistos puede durar varios meses, al menos 9 meses según ROBINSON (1949) y hasta 1 año según ULMER (1951 b, c). ULMER (1950 b) señala incluso la presencia de metacercarias en el interior de los esporocistos. La cercaria de este Digénido muestra una morfología y anatomía típicas de Brachyláimidos, presentando 6 pares de células glandulares de penetración post-acetabulares (ULMER, 1951 b, c) y constando su aparato excretor de 16 células flamígeras que se distribuyen según la fórmula $2((2+2)+(2+2))$ (ROBINSON, 1949; ULMER, 1951 b , c). En cuanto a la vía de salida al medio exterior seeguida por la cercaria, ROBINSON (1949) señala la siguiente: espacios hemales - región del manto - pared del manto - cavidad del manto - orificio respiratorio.

A nivel de segundo hospedador intermediario han sido detectados actuando como tal en la Naturaleza las siguientes especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres: Anguispira alternata (Say) en Nueva York (EEUU) con una tasa de parasitación del 5% (ROBINSON, 1949) y en Michigan (EEUU) con una tasa de infestación del 88% (ULMER, 1951 b , c); Polygyra thyroidus (Say) en Nueva York (ROBINSON, 1949) y en Michigan con una tasa de parasitación del 18,7% (ULMER, 1951 b, c); Gastrodonta ligera (Say), Polygyra fraudulenta Pilsbry, Polygyra hirsuta (Say), Polygyra multineata (Say), Polygyra profunda (Say), Zonitoides arboreus (Say) y Deroceras laeve en Michigan, con unas tasas de parasitación del 24,5%, 54,2%, 33,3%, 3,6%, 7,8%, 50% y 43,6% respectivamente (ULMER, 1951, b, c); Stenotrema monodon en Michigan (ULMER, 1950 a). Ambos autores, ROBINSON (1949) y ULMER (1951 b, c), no detectan que se produzca el fenómeno de la autoinfestación, es decir, los individuos de caracoles de la especie Anguispira alternata, primer y segundo hospedador en la Naturaleza, no actúan a la vez como primer y segundo hospedador intermediario sino que han de ser dos individuos diferentes los que intervengan en el ciclo de este Digénido. El microhábitat definitivo de la metacercaria en el Gasterópodo segundo hospedador intermediario lo constituye la cavidad pericárdica en la que se localiza sin enquistarse (ROBINSON, 1949; ULMER, 1950 a, 1951 b, c), aunque a veces puede hallarse también en el riñón (ROBINSON, 1949). La vía seguida por la cercaria hasta alcanzar la cavidad pericárdica es la siguiente: pneumostoma - poro ex-

cretor - uréter - riñón - conducto reno-pericárdico - cavidad pericárdica (ULMER, 1951 b, c), siendo el tiempo empleado en recorrerla de aproximadamente 14 horas (ULMER, 1951 b, c) o menos de 18 horas (ROBINSON, 1949). La metacercaria muestra una morfo-anatomía típica de los Brachyláimidos, constando el aparato excretor de aproximadamente 100 células flamígeras y no presentando los conductos excretores la existencia de cilios vibrátiles (al igual que en las cercarias) (ULMER, 1951 b, c). La metacercaria de este Digénido necesita, en condiciones experimentales, al menos 24 semanas para alcanzar el estadío infestante y puede permanecer con vida en el Gasterópodo parasitado al menos 1 año (ULMER, 1951 b, c).

En cuanto al hospedador definitivo, ROBINSON (1949) y ULMER (1951 b, c) señalan al Micromamífero Roedor Peromyscus maniculatus como hospedador definitivo experimental del Digénido. Los adultos según ambos autores se localizan en el ciego intestinal del hospedador definitivo, microhábitat que es alcanzado por las metacercarias infestantes en pocas horas (ULMER, 1951 b, c). Los Digénidos adultos experimentales de esta especie producen los primeros huevos en el interior del útero a los 8 días de la infestación con metacercarias (ULMER, 1951 b, c), y a los 13 días almacenan ya varias docenas de huevos (ROBINSON, 1949). Estos huevos comienzan a aparecer en las heces de los ratones infestados entre los 19-21 días después de la infestación (ROBINSON, 1949; ULMER, 1951 b, c), y continuan apareciendo en las heces hasta 7 meses después (ROBINSON, 1949). El sistema nervioso del adulto es estudiado ampliamenta por ULMER (1953). Los huevos en las heces del hospedador definitivo se hallan ya embrionados, conteniendo en su interior a los miracidios (ROBINSON, 1949; ULMER, 1951 b, c), los cuales presentan un cuerpo dividido en dos regiones, una anterior provista de un estilete y una posterior provista de 3 agrupaciones de cilios (ULMER, 1951 b, c). Estos huevos embrionados que aparecen en las heces son ya infestantes para el Gasterópodo primer hospedador intermediario.

D) BRACHYLAIMA (= POSTHARMOSTOMUM) CONMUTATUM (DIESING, 1858)

El ciclo evolutivo de esta especie ha sido estudiado únicamente por DEIANA & ARRU (1963) en la isla de Cerdeña.

A nivel de primer hospedador intermediario, estos autores detectan desempeñando dicho papel en la Naturaleza a la especie de Gasterópodo Pulmonado terrestre siguiente: Helix pisana M. con una tasa de parasitación del 4,3%. Los esporocistos son detectados a nivel del hepatopáncreas y muestran una morfología ramificada típica de Brachylaimidae, conteniendo en su interior cercarias maduras y presentando en los extremos de sus ramificaciones unos poros terminales por los que emergen las cercarias. La cercaria, microcerca, presenta una morfología y anatomía típicas de Brachylaimidae, estando provista de 7-8 glándulas de penetración post-acetabulares por cada lado y constando su aparato excretor de 4 grupos de 3 células flamígeras que se distribuyen según la fórmula $2((3)+(3))$.

DEIANA & ARRU (1963) detectan en la Naturaleza actuando como segundo hospedador intermediario a la misma especie de Gasterópodo Pulmonado que actúa como primer hospedador intermediario, esto es, Helix pisana, con una tasa de infestación del 7%. Las metacercarias, en forma no enquistada, se desarrollan en la cavidad pericárdica del caracol segundo hospedador intermediario y presentan una morfo-anatomía típicas de Brachyláimidos.

A nivel de hospedador definitivo, los mencionados autores detectan actuando como tal, tanto en la Naturaleza como experimentalmente en el Laboratorio, a la gallina de corral. Los adultos se desarrollan en el ciego intestinal de la misma, mostrándose totalmente desarrollados a los 30 días de la infestación experimental de las gallinas con metacercarias.

E) BRACHYLAIMA SPINOSULUM (HOFFMANN, 1899)

A nivel de primer hospedador intermediario, este Digénido ha sido detectado parasitando, por infestación experimental mediante huevos de adultos, a la especie de Gasterópodo Pulmonado terrestre Polygyra thyroides (KRULL, 1933 b, c). SOBOLEVA (1971) cita como hospedador intermediario, sin especificar cual, al limaco Limax turkestanus en Rusia.

Como segundos hospedadores intermediarios naturales se han detectado las siguientes especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres: Succinea putris (L.) y Perforatella bidens en el Parque Nacional de Bialowieza (Polonia) con

unas tasas de infestación del 4,2 y 0,4% respectivamente (POJMANSKA, 1959). KRULL (1933 b, c) consigue infestar experimentalmente con cercarias al Gasterópodo Polygyra thyroides, especie que actúa también experimentalmente como primer hospedador intermediario. Según este último autor un mismo individuo de caracol puede ejercer la función doble de primer y segundo hospedador intermediario, aunque no especifica con claridad si se da el fenómeno de la autoinfestación del caracol primer hospedador con sus propias cercarias por él emitidas. La metacercaria de este Digénido se localiza en el riñón del Gasterópodo parasitado y de forma no enquistada y presenta una morfo-anatomía típica de los Brachyláimidos (KRULL, 1933 b, c; POJMANSKA, 1959).

A nivel de hospedador definitivo, actúan como tal de una forma experimental en el Laboratorio las siguientes especies de Micromamíferos: la zarigüeya Didelphis virginiana virginiana (KRULL, 1933 b, c) y el erizo común Erinaceus europaeus (Insectivora: Erinaceidae) (POJMANSKA, 1959).

F) BRACHYLAIMA AEQUANS (LOOSS, 1899)

La biología de esta especie ha sido descrita ya ampliamente en la Rusia Asiática por PANIN & SUMENKOVA (1963) y SOBOLEVA (1972).

ZDARSKA & SOBOLEVA (1980 a, b) y ZDARSKA (1983) señalan la presencia de esporocistos, cercarias y metacercarias de este Digénido en el Gasterópodo Pulmonado terrestre Macrochlamys kazachstanica Tzwetkov, 1940 procedente de Alma-Ata (Rusia Asiática). Los esporocistos se hallan localizados en el hepatopáncreas del Gasterópodo mientras que las metacercarias parasitan el riñón sin enquistarse. Dichos autores estudian principalmente la histología e histoquímica de la cercaria y esporocisto (ZDARSKA & SOBOLEVA, 1980 a), el microscopio de "scanning" en la metacercaria y cercaria (ZDARSKA & SOBOLEVA, 1980 b), y la ultraestructura de la cercaria (ZDARSKA, 1983).

G) BRACHYLAIMA (= POSTHARMOSTOMUM) GALLINUM (WITEMBERG, 1923)

Los Gasterópodos Pulmonados terrestres que han sido detectados como pri-

meros hospedadores intermediarios naturales de este Digénido son los siguientes: Bradybaena (= Eulota) similaris Férussac, 1821 con una tasa de parasitación del 2% en Honolulu (Hawai) (ALICATA, 1938 a, 1940) y con una tasa de parasitación del 20% en Río de Janeiro (Brasil) (FARIA DUARTE, 1980). Los esporocistos se desarrollan en el hepatopáncreas del Gasterópodo hospedador, no detectándose más que una sóla generación (ALICATA, 1940; FARIA DUARTE, 1980). Experimentalmente en el Laboratorio los esporocistos, a los 20 días de la infestación del caracol con huevos del Digénido, tienen una forma poco ramificada, o casi nula, y no muestran mucha movilidad; a los 40 días se hallan ya bastante ramificados y contienen en su interior bolas germinales y cercarias inmaduras; a los 60 días contienen ya cercarias maduras; a los 70-90 días el número de cercarias que contienen es muy elevado así como hay un aumento en la movilidad de los mismos (ALICATA, 1938 b, 1940; FARIA DUARTE, 1980). FARIA DUARTE (1980) observa la presencia de poros de nacimiento de cercarias en los extremos de las ramificaciones de los esporocistos maduros. La cercaria de este Digénido es de tipo microcerco y presenta una morfo-anatomía típica de Brachylaimidae.

A nivel de segundo hospedador intermediario, han sido detectados actuando como tal en la Naturaleza las siguientes especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres: Bradybaena (= Eulota) similaris en Honolulu (Hawai) con una tasa de parasitación del 95% (ALICATA, 1938 a, 1940) y en Río de Janeiro (Brasil) con una tasa de parasitación del 100% (FARIA DUARTE, 1980); Subulina octona Bruguiere, 1792 en Honolulu (Hawai) con una tasa de parasitación del 80% (ALICATA, 1940), en Río de Janeiro (Brasil) con una tasa de parasitación del 41% (FARIA DUARTE, 1980) y en La Habana (Cuba)(GROSCHAFT, VALLE DEL & LORENZO HERNANDEZ, 1969); Leptinaria lamellata (Potiez et Michaud, 1838) y Bulimulus tenuissimus (Orbigny, 1835) en Río de Janeiro (Brasil) con unas tasas de parasitación del 90,9 y 100% respectivamente (FARIA DUARTE, 1980); Euhadra peliomphala y Phylomycus bilineatus en la República de Jehol. (OZAKI en FUKUI & OGATA, 1938); Praticolella griseola, Oleacina spp. y Zachrysia auricoma en La Habana (Cuba) (GROSCHAFT, VALLE DEL & LORENZO HERNANDEZ, 1969). Las metacercarias se desarrollan libremente en la cavidad pericárdica del caracol segundo hospedador intermediario (OZAKI en FUKUI & OGATA, 1938; ALICATA 1938 a, 1940; GROSCHAFT, VALLE DEL & LORENZO HERNANDEZ, 1969; FARIA DUARTE, 1980), pudiendo ser éste el mismo individuo que actúa de primer hospedador, dándose

bien de hecho la autoinfestación en el primer hospedador intermediario (ALICATA, 1940; FARIA DUARTE, 1980). La metacercaria de este Digénido presenta una morfo-anatomía típica de Brachylaimidae. ALICATA (1940) en su estudio experimental del ciclo considera totalmente desarrolladas a las metacercarias, y posiblemente infestantes, a los 24 días de la infestación del Gasterópodo con cercarias.

A nivel de hospedador definitivo, han sido detectados desempeñando dicho papel en la Naturaleza a representantes de Aves Gallináceas. Experimentalmente, se ha conseguido el estadío adulto, localizado en el ciego intestinal, en las siguientes especies de Aves Gallináceas: la gallina doméstica Gallus gallus (ALICATA, 1940; FARIA DUARTE, 1980), la polla de agua y el gallo (ALICATA, 1940). En infestaciones experimentales, son detectados los huevos del Digénido en las heces de las aves infestadas a los 24-27 días de la infestación, estando ya embrionados (ALICATA, 1940; FARIA DUARTE, 1980).

H) BRACHYLAIMA NICOLLI (WITEMBERG, 1925)

El ciclo evolutivo de esta especie ha sido estudiado únicamente por JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID (1932 a, b) en el Sur de Francia.

A nivel de primer hospedador intermediario, estos autores detectan, en la Naturaleza, esporocistos desarrollados en el hepatopáncreas de las especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres siguientes: Helicella (Trochoidea) scitula de Christ. et Jan., Oxyphilus cellarius (Müll.) y Agriolimax agrestris (L.). Los esporocistos jóvenes son de forma alargada y los más maduros se hallan muy ramificados y contienen en su interior desde masas germinales hasta cercarias en distintos grados de desarrollo. Las cercarias maduras salen de los esporocistos a los canales hepáticos y a la luz intestinal, donde son detectadas por dichos autores antes mencionados. Las cercarias son de tipo microcerco y presentan una morfología y anatomía típicas de Brachylaimidae.

Estos mismos autores detectan en la Naturaleza desempeñando el papel de segundo hospedador intermediario a las mismas especies de Gasterópodos Pulmonados que actúan como primeros hospedadores intermediarios, pudiendo un mismo individuo de caracol actuar simultáneamente como primer y segundo hospedador

intermediario, dándose de hecho también el fenómeno de la autoinfestacion en este individuo de caracol mediante las cercarias por él emitidas. Las metacercarias se localizan libres en el riñón del caracol hospedador donde maduran hasta alcanzar el estadío infestante. Los ya citados autores, en su estudio realizado sobre la migración que realizan las cercarias en el segundo hospedador intermediario desde que entran hasta que alcanzan la glándula renal, detectan la presencia de las mismas en los siguientes órganos del caracol: canales hepáticos, luz intestinal, canal excretor y riñón. Esta migración se produce de un modo rápido, aunque también hay cercarias que entran en el segundo hospedador por vía equivocada, es decir, por el ano, con lo que luego vuelven a ser proyectadas al exterior con las heces del caracol. La metacercaria de este Digénico presenta una morfo-anatomía típica de Brachylaimidae.

Actúan en la Naturaleza, según los mismos autores, como hospedadores definitivos las especies de Aves Paseriformes siguientes: Passer domesticus (L.) y Turdus merula (L.). Los adultos se localizan a nivel intestinal de las aves parasitadas. Experimentalmente, estos mismos autores detectan en Passer domesticus la formación de los primeros huevos en el útero de los adultos a partir del séptimo día de la infestación.

I) BRACHYLAIMA VIRGINIANA (DICKERSON, 1930)

A nivel de primer hospedador intermediario, ha sido detectada actuando como tal experimentalmente en el Laboratorio la siguiente especie de Gasterópodo Pulmonado terrestre: Polygyra thyroidus (KRULL, 1935 a). Este mismo autor (loc. cit.) localiza a los esporocistos, experimentalmente conseguidos mediante la infestación del Gasterópodo con huevos del Digénido, en el hepatopáncreas del mismo principalmente, aunque también ocupando espacios libres alrededor de los órganos, particularmente a lo largo del intestino. Los esporocistos, jóvenes y maduros, presentan una estructura tubular ramificada y contienen cercarias bien desarrolladas en su interior a los 25 días de la infestación experimental del caracol, empezando a ser éstas emitidas al medio externo a partir de los 30 días de la infestación (KRULL, 1935 a). La cercaria muestra una morfología y anatomía típicas de Brachyláimidos, presentando 5 pares de glándulas de penetración, situadas anteriormente al acetábulo, y un

aparato excretor que consta de 10 pares de células flamígeras que se distribuyen según la fórmula 2((3+3)+(3)).

En cuanto al segundo hospedador intermediario, han sido detectadas actuan-como tal en la Naturaleza las siguientes especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres: Polygyra (= Mesodon) thyroidus en Maryland (EEUU) (SINITSIN, 1931) y en Michigan (EEUU) con una tasa de parasitación del 18,7% (ULMER, 1951 a, 1952 a, b); Agriolimax agrestris en Virginia (EEUU) con una tasa de parasitación del 0,5% (REYNOLDS, 1938 a); Agriolimax columbia en California (EEUU) (HAND & VOGUE, 1952); Mesomphix cupreus y Anguispira alternata en Michigan (EEUU) con unas tasas de parasitación del 92,8 y 6,4% respectivamente (ULMER, 1952 a, b). Además de estas especies, KRULL (1936) detecta experimentalmente las siguientes: Helix pomatia, Deroceras laeve y Pseudosuccinea columella, siendo esta última un Gasterópodo acuátco; y Helisoma trivolvis y Succinea sp. como posibles hospedadores. Según KRULL (1935 a) se puede dar la autoinfestación en el primer Gasterópodo intermediario, es decir, el individuo de caracol que actúa como primer hospedador intermediario, albergando esporocistos, puede a su vez actuar como segundo hospedador intermediario autoinfestándose con las cercarias por él emitidas. En cuanto a la vía de migración que presenta la cercaria en el caracol segundo hospedador intermediario, ULMER (1951 a, 1952 b) detecta mediante cortes histológicos cercarias en el orificio respiratorio, en el uréter y en el riñón y señala, asimismo, que este proceso es rápido, empleándose aproximadamente unas 12 horas. El microhábitat final en el caracol segundo hospedador intermediario donde se desarrolla la metacercaria lo constituye la glándula renal (KRULL, 1935 a, 1936; ULMER, 1951 a, 1952 a, b), donde las metacercarias permanecen libres para enquistarse posteriormente cuando ya han alcanzado su máximo crecimiento (KRULL, 1935 a; ULMER, 1952 b). Según KRULL (1935 a), en su estudio experimental del ciclo, señala que la metacercaria está totalmente desarrollada, en óptimas condiciones, a partir de 21 días de la infestación del Gasterópodo con cercarias, y es entonces cuando se enquista, formando un quiste hialino, albuminoso y elástico. ULMER (1952 b) señala haber encontrado también metacercarias a nivel de cavidad pericárdica del caracol segundo hospedador, aunque con mucha menor frecuencia que en el riñón,donde los quistes permanecen libres en el lumen del mismo. La metacercaria de este Digénido presenta una morfología y anatomía típicas de Brachyláimidos. ULMER (1952 b) describe ampliamente el sistema re-

productor y excretor de la metacercaria de esta especie, detectando en este último cientos de células flamígeras.

A nivel de hospedador definitivo, ha sido detectada en la Naturaleza desempeñando tal función la siguiente especie de Micromamífero: la zarigüeya Didelphis virginiana virginiana en Maryland (EEUU) (KRULL, 1935 a). KRULL (1934 a) detecta nuevos Mamíferos hospedadores definitivos experimentales: la rata blanca, el gato, el perro y hasta el pollo. Experimentalmente en el Laboratorio, KRULL (1935 a) consigue adultos maduros, en las zarigüeyas infestadas con metacercarias, a los 10 días de la infestación, detectando huevos en las heces del hospedador definitivo a partir de los 19 días. Este mismo autor (loc. cit.) señala que la producción de huevos por el Digénido adulto dura por lo menos de 4 a 5 meses, pudiendo los parásitos permanecer en el hospedador hasta 3 meses después de haber cesado la producción de huevos.

J) BRACHYLAIMA (= ENTOSIPHONUS) THOMPSONI (SINITSIN, 1931)

Los datos existentes sobre la biología de este Digénido se reducen a los trabajos realizados por SINITSIN (1931) y VILLELLA (1953 a, c) en los Estados Unidos de América.

A nivel de primer hospedador intermediario VILLELLA (loc. cit.) consigue infestar experimentalmente mediante huevos del Digénido adulto a la siguiente especie de Gasterópodo Pulmonado terrestre: Retinella indentata. Los esporocistos, experimentalmente conseguidos en el hepatopáncreas de este Gasterópodo, y según el mismo autor, son de forma ramificada y contienen en su interior numerosas cercarias que empiezan a ser emitidas al medio externo, en condiciones experimentales, a los 60-70 días de la infestación.

En cuanto al segundo hospedador intermediario, han sido detectadas en la Naturaleza actuando como tal las siguientes especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres: Gastrodonta supressa (= Ventridens supressus)en Washington (EEUU) (SINITSIN, 1931); Deroceras laeve, Retinella indentata, Succinea ovalis, Zonitoides nitidus y Ventridens ligera en Michigan (EEUU) con unas tasas de parasitación del 1,5%, 12,5%, 1,7%, 10,6% y 10,8% respectivamente (VILLELLA, 1953 a, c). La metacercaria de este Digénido presenta una morfo-anatomía

típica de Brachylaimidae. Los autores ya mencionados no especifican claramente el microhábitat final que ocupa la metacercaria dentro del Gasterópodo segundo hospedador intermediario.

A nivel de hospedador definitivo han sido detectadas actuando como tal en la Naturaleza las siguientes especies de Micromamíferos: Blarina brevicauda (Insectivora) y Peromyscus leucopus noveboracensis (Rodentia) en Michigan (EEUU) con unas tasas de infestación del 53 y 4,1% respectivamente (VILLELLA, 1953 a, c). Este mismo autor (loc. cit.) consigue, experimentalmente en el Laboratorio, el desarrollo de adultos sexualmente maduros en Peromyscus de laboratorio a los 21 días de la infestación de los mismos con metacercarias de 85 días de edad. Los adultos se localizan en el intestino delgado del Micromamífero hospedador definitivo (VILLELLA, 1953 a, c).

K) BRACHYLAIMA RHOMBOIDEUM (SINITSIN, 1931)

A nivel de primer hospedador intermediario han sido detectadas en la Naturaleza las siguientes especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres: Gastrodonta (= Ventridens) ligera en Washington (EEUU) (SINITSIN, 1931) y en Michigan (EEUU) con una tasa de parasitación del 0,5% (VILLELLA, 1954 a). Los esporocistos se localizan en el hepatopáncreas del caracol y muestran una morfología típica ramificada (VILLELLA, 1954 a). Este mismo autor señala la existencia, probada experimentalmente, de dos generaciones de esporocistos, produciéndose los esporocistos hijos a los 30-37 días de la infestación del Gasterópodo con huevos, los cuales contienen cercarias en desarrollo que una vez formadas empezarán a ser emitidas a partir de los 52-60 días de la infestación. La cercaria muestra una morfo-anatomía típica de Brachyláimido y presenta 6 pares de glándulas de penetración post-acetabulares y un sistema excretor provisto de 10 pares de células flamígeras (5 anteriores y 5 posteriores), estando los tubos colectores provistos de cilios vibrátiles (VILLELLA, 1954 a).

En cuanto al segundo hospedador intermediario, SINITSIN (1931) detecta en la Naturaleza actuando como tal a la especie de Gasterópodo Pulmonado terrestre Gastrodonta (= Ventridens) ligera en Washington (EEUU). VILLELLA (1954 a) detecta como segundos hospedadores intermediarios, tanto naturales (en Michi-

gan, EEUU) como experimentales, a las siguientes especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres: Ventridens ligera, Anguispira alternata, Mesodon thyroideus, Retinella indentata, Triodopsis multineata y Zonitoides nitidus. Tanto SINITSIN (1931) como VILLELLA (1954 a) señalan que un mismo caracol puede actuar a la vez como primer y segundo hospedador intermediario, aunque sólo el último de ellos detecta la existencia del fenómeno de la autoinfestación en un mismo caracol con las cercarias por él mismo emitidas. Las metacercarias se localizan en el riñón y las glándulas salivares del Gasterópodo (SINITSIN, 1931; VILLELLA, 1954 a), aunque el segundo autor también las detecta en el "seno pedial", ganglio nervioso del pie. La metacercaria de este Digénido presenta una morfología y anatomía típicas de Brachylaimidae (SINITSIN, 1931). La metacercaria se muestra ya infestante a la edad de 78-85 días en condiciones experimentales de Laboratorio (VILLELLA, 1954 a).

A nivel de hospedador definitivo natural, VILLELLA (1954 a) detecta en Michigan (EEUU) actuando como tal a la musaraña colicorta Blarina brevicauda con una tasa de parasitación del 50%. El mismo autor señala como hospedador definitivo experimental al hamster Cricetus auratus. Los adultos de este Digénido se localizan a nivel de intestino delgado dentro del hospedador definitivo.

L) BRACHYLAIMA (= ECTOSIPHONUS) OVATUS (SINITSIN, 1931)

Unicamente SINITSIN (1931) escribe acerca de la biología de esta especie de Digénido.

Los estadíos larvarios de esporocisto y cercaria son por el momento desconocidos, desarrollándose probablemente en el Gasterópodo Pulmonado terrestre Gastrodonta (= Ventridens) supressa (SINITSIN, 1931).

A nivel de segundo hospedador intermediario natural, SINITSIN (1931) detecta desempeñando dicho papel al Gasterópodo Pulmonado terrestre Gastrodonta (= Ventridens) supressa en Virginia (EEUU), y en el que las metacercarias se desarrollan a nivel de la glándula renal.

M) BRACHYLAIMA (= POSTHARMOSTOMUM) LARUEI (MC INTOSH, 1934)

Los escritos conocidos hasta la fecha sobre la biología de este Digénido se reducen a los realizados por MILLER (1939) y ULMER (1949 a, b) en Norteamérica.

A nivel de primer hospedador definitivo, ULMER (1949 a) detecta en la Naturaleza (Michigan, EEUU) actuando como tal a una sóla especie de Gasterópodo Pulmonado terrestre: Anguispira alternata con una tasa de parasitación del 0,4%. Dicho autor (1949 a, b) consigue el desarrollo experimental de los esporocistos en este mismo Gasterópodo. Los esporocistos se localizan en el hepatopáncreas del caracol, llegando incluso hasta el riñón, y según ULMER (1949 b) presentan dos generaciones: esporocistos madres y esporocistos hijos. Dicho autor (1949 b) detecta la presencia de los primeros esporocistos madres, de estructura ramificada, a los 10 días de la infestación experimental de los Gasterópodos con huevos del Digénido, conteniendo éstos a las 3-4 semanas embriones de esporocistos hijos en su interior; a las 7-8 semanas de la infestación, los esporocistos madres comienzan a descargar esporocistos hijos por los poros de salida situados a los extremos de las ramificaciones; estos esporocistos hijos, de estructura también remificada, presentan un desarrollo bastante rápido, conteniendo a las 10 semanas de la infestación cercarias maduras, las cuales salen al medio externo a través de los poros de salida terminales de los esporocistos a las 12 semanas. Esta emisión de las primeras cercarias puede ocurrir entre los 3-7 meses después de la infestación, dependiendo de la temperatura a la que se mantiene a los Gasterópodos infestados (ULMER, 1949 a). La cercaria de este Digénido presenta una morfología y anatomía típicas de Brachyláimidos.

En cuanto al segundo hospedador intermediario, han sido detectadas en la Naturaleza actuando como tal las siguientes especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres: Anguispira alternata, Polygyra thyroides, Polygyra profunda, Polygyra multineata, Polygyra fraudulenta, Polygyra hirsuta, Gastrodonta ligera y Zonitoides arboreus en Michigan (EEUU) (ULMER, 1949 a); Anguispira spp. y Polygyra spp. en EEUU (MILLER, 1939). El microhábitat final de las metacercarias de este Digénido lo constituye la cavidad pericárdica del Gasterópodo, donde permanecen de una manera libre (=no enquistada) (ULMER, 1949 a). La vía

de entrada de la cercaria en el segundo hospedador intermediario es según ULMER (1949 a) la siguiente: abertura respiratoria - conducto excretor - riñón - conexión reno-pericárdica - cavidad pericárdica. El crecimiento de las metacercarias es lento, no habiendo alcanzado su tamaño definitivo, en condiciones experimentales de Laboratorio, a las 18 semanas de la infestación del Gasterópodo con cercarias (ULMER, 1949 a).

A nivel de hospedador definitivo, ULMER (1949 a) consigue el desarrollo experimental de los adultos en la siguiente especie de Micromamífero: Peromyscus maniculatus (Rodentia). MILLER (1939) realiza ensayos experimentales con ratones de laboratorio, efectuando un estudio sobre el crecimiento de los adultos en este hospedador definitivo. La localización final de los adultos de este Digénido la constituye el ciego intestinal del Micromamífero parasitado, apareciendo los primeros huevos, en condiciones experimentales, en las heces del mismo a los 8-9 días de la infestación con metacercarias y los primeros huevos embrionados a los 20 días (ULMER 1949 a).

N) BRACHYLAIMA (= GLAPHYROSTOMUM) MC INTOSHI (KRULL, 1935)

Sobre la biología de esta especie sólo se conoce el trabajo de KRULL (1935 b) en el que describe esta nueva especie de Brachyláimido.

El citado autor detecta como primer hospedador intermediario experimental a la especie de Gasterópodo Pulmonado terrestre siguiente: Zonitoides arboreus. Los esporocistos experimentales muestran una forma ramificada típica de los Brachyláimidos, conteniendo cercarias en su interior.

A nivel de hospedador definitivo, KRULL (1935 b) detecta en la Naturaleza (Maryland, EEUU) albergando adultos del Digénido al Ave Gallinácea Sciurus aurocapillus y experimentalmente consigue el desarrollo del adulto en pollos jóvenes, pero no especifica el microhábitat concreto en el que se desarrolla.

O) BRACHYLAIMA SUIS (BALOZET, 1936)

Los escritos conocidos sobre el ciclo biológico de este Digénido se re-

ducen a los presentados por BALOZET (1936 b, 1937 a, b) en Tunicia (Norte de Africa).

A nivel de primer hospedador intermediario dicho autor (loc. cit.) no detecta que halla especificidad alguna por parte del Digénido, señalando varias especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres que actúan como primer hospedador en la Naturaleza (si bien no especifica claramente cuales concretamente): Xerophila mendranoi Servain 1880, Xerophila chioidea Bourguignat, 1897, Xerophila phoebia Letourneux et B., 1897, Xerophila spilmenti Bourguignat, 1897, Xerophila terrestris Chemnitz, 1786, Xerophila eucana Hagenmüller, 1897 y Xerophila eumona Letourneux et Bourguignat, 1897 en Tunez, con unas tasas de infestación muy bajas. Los esporocistos se localizan en el hepatopáncreas del Gasterópodo y cuando maduros presentan una forma ramificada, conteniendo en su interior cercarias en distintos estadíos evolutivos. En el extremo de las ramificaciones de los esporocistos el citado autor señala la presencia de unos poros de salida por donde emergen las cercarias. La cercaria de este Digénido presenta una morfo-anatomía típica de los Brachyláimidos. Las cercarias, una vez formadas, dejan el hepatopáncreas por los canales hepáticos y comienzan una migración que les lleva a un punto nuevo del organismo del hospedador donde continuará su evolución (BALOZET, 1937 a).

En lo que se refiere al segundo hospedador intermediario, el citado autor (loc. cit.) detecta en la Naturaleza (Tunicia) actuando como tal las mismas especies de Gasterópodos Pulmonados que actúan como primeros hospedadores intermediarios, citadas anteriormente, añadiendo dos especies más: Rumina decollata L. y Helix (Cantaretus) aperta Born. Con respecto a la primera de estas especies el autor no especifica muy claro si sólamente actúa como segundo hospedador o si también la incluye dentro de la lista de los primeros hospedadores intermediarios. Un mismo individuo de caracol puede actuar a su vez como primer y segundo hospedador intermediario, albergando tanto esporocistos y cercarias como metacercarias, y, además, pudiéndose dar, según dicho autor el fenómeno de la autoinfestación en el caracol primer hospedador mediante las cercarias por él emitidas. BALOZET (1937 a) señala distintas localizaciones en el Gasterópodo segundo hospedador como mirohábitats de la metacercaria de este Digénido: la glándula suprapediosa con preferencia, la glándula renal, el canal excretor, la cavidad pericárdica, bordes del manto, otras

glándulas pediosas e incluso en la cavidad visceral donde encuentra 1 metacercaria bajo el tegumento de la región dorsal. En cuanto a la vía de migración seguida por la cercaria en el segundo hospedador intermediario, dicho autor, mediante cortes histológicos, detecta la presencia de cercarias en los canales de la glándula digestiva y en el intestino, y sugiere que la cercaria sale por el recto y entra otra vez por el canal excretor. Las metacercarias presentan una morfología y anatomía típicas de Brachyláimidos y experimentalmente son casi maduras a los 20 días de la infestación del caracol con cercarias. BALOZET (1937 a) señala, asimismo, el hecho curioso de que las metacercarias a veces se escapan por los orificios glandulares quedando bien visibles en la cápsula con agua que contiene al caracol parasitado.

A nivel de hospedador definitivo, el citado autor señala al cerdo, Sus suis, como hospedador natural en Tunicia, así como experimentalmente en el Laboratorio consigue el desarrollo de los adultos en conejos, ratas y ratones de laboratorio, en Meriones (Meriones) shawi (Rozet), en palomas domésticas y en pintadas. Los adultos se localizan en la última porción del intestino grueso de los hospedadores. La maduración de la metacercaria en adulto, en condiciones experimentales, se realiza en 8-10 días. El número de parásitos disminuye a medida que pasa el tiempo, como si el hospedador se desembarazase progresivamente de ellos. Los huevos están embrionados en el momento de la puesta y maduran en el medio externo; en agua pueden eclosionar a partir del tercer y decimoctavo día a la temperatura del Laboratorio, dando lugar a miracidios ovoides los cuales presentan dos agrupaciones de cilios (BALOZET, 1937 a).

P) BRACHYLAIMA OESOPHAGEI SHALDYBIN, 1953

Los escritos conocidos sobre la biología de esta especie de Digénido se reducen a los realizados por LEWIS (1968, 1969) en Gales (Reino Unido).

Este autor no reseña dato alguno en lo que a primer hospedador intermediario, esporocistos y cercarias se refiere.

A nivel de segundo hospedador intermediario detecta en la Naturaleza actuando como tal a la especie de Gasterópodo Pulmonado siguiente: Zonitoides excavatus (Bean) con una tasa de parasitación del 37,7%. Las metacercarias

de esta especie se localizan en el riñón de un modo no enquistado y presentan una morfología típica de Brachyláimidos, constando su aparato excretor de unas 36 células flamígeras que se distribuyen (en especímenes jóvenes) según la fórmula $2((2+2+4)+(2+2+6))$.

A nivel de hospedador definitivo, LEWIS (1968, 1969) señala como tal en la Naturaleza a las siguientes especies de Micromamíferos: Sorex araneus castaneus Jenyns, Sorex minutus L. y Neomys fodiens bicolor Shaw (Insectivora: Soricidae) con unas tasas de parasitación del 43%, 11,6% y 25% respectivamente. Experimentalmente en el Laboratorio, dicho autor consigue el desarrollo de los adultos en las siguientes especies de Micromamíferos: ratón de laboratorio, Mus musculus (Rodentia: Muridae), y la musaraña común Sorex araneus. El estadío adulto se localiza en el esófago del Micromamífero y ocasionalmente en el estómago y presenta un aparato excretor provisto con un total de 96 células flamígeras según la fórmula $2((6+6+12)+(6+6+12))$ y un sistema nervioso complejo el cual es estudiado ampliamente por LEWIS (loc. cit.). Los huevos están ya embrionados en la última porción del útero del adulto, presentando el miracidio dos agrupaciones de cilios y un rostro con la presencia de un estilete.

Q) BRACHYLAIMA MICROTI KRUIDENIER ET GALLICCHIO, 1959

A nivel de primer hospedador intermediario, este Digénido ha sido detectado en la Naturaleza en la siguiente especie de Gasterópodo Pulmonado terrestre: Oreohelix strigosa (Gould) en Montana (EEUU) (REDETZE & CANARIS, 1977). Los esporocistos, de estructura ramificada, se localizan en el hepatopáncreas del Gasterópodo y, en condiciones experimentales, contienen cercarias maduras a los 90-120 días de la infestación del Gasterópodo con huevos del Digénido, dependiendo este mayor o menor tiempo principalmente de las condiciones de temperatura (REDETZE & CANARIS, 1977).

En cuanto al segundo hospedador intermediario natural ha sido detectada actuando como tal la misma especie de Gasterópodo Pulmonado que desempeña el papel de primer hospedador intermediario: Oreohelix strigosa en Montana (EEUU) (BRISTOL & CANARIS, 1973, 1977; REDETZE & CANARIS, 1977). Las metacercarias,

según todos estos autores, se localizan en el riñón del Gasterópodo y siempre sin enquistarse. La vía de entrada de la cercaria en el Gasterópodo segundo hospedador intermediario es la siguiente: pneumostoma - uréter - riñón (REDETZE & CANARIS, 1977).

A nivel de hospedador definitivo, han sido detectadas en la Naturaleza (Montana, EEUU) actuando como tal las siguientes especies de Micromamíferos: Peromyscus maniculatus (Rodentia) y Microtus montanus (Insectivora) (REDETZE & CANARIS, 1977). BRISTOL & CANARIS (1973, 1977) consiguen experimentalmente en el Laboratorio el desarrollo de los adultos en el Gerbílido Gerbillus gerbillus, en el cual mantienen el ciclo experimental del Digénido para estudios fisio y bioquímicos sobre el estadío adulto. El microhábitat final de los adultos en el hospedador definitivo lo constituye el páncreas y el hígado (BRISTOL & CANARIS, 1973; REDETZE & CANARIS, 1977). Los huevos aparecen en las heces del Micromamífero infestado experimentalmente con metacercarias a los 15-30 días de la infestación (REDETZE & CANARIS, 1977).

R) BRACHYLAIMA ANTECHINI PEISLEY ET HOWELL, 1975

Los escritos realizados hasta la fecha sobre la biología de esta especie de Digénido se reducen al efectuado por PEISLEY & HOWELL (1975) en Australia.

Dichos autores detectan la metacercaria de este Digénido parasitando, en la Naturaleza, al Gasterópodo Pulmonado Strangesta capillacea con una tasa de parasitación del 50%. La metacercaria se localiza, sin enquistarse, en el riñón de este Gasterópodo.

A nivel de hospedador definitivo, estos autores señalan actuando como tal en la Naturaleza a las especies de ratones marsupiales siguientes: Antechinus stuartii y Antechinus swainsoni con unas tasas de parasitación del 17,8 y 40% respectivamente. Experimentalmente consiguen infestar con éxito, mediante metacercarias procedentes de infestación natural, la primera de estas dos especies de ratones marsupiales, obteniendo los adultos a nivel intestinal (mayoría en el recto) semejantes a los procedentes de infestación natural. Los huevos del Digénido adulto no parecen estar embrionados en el momento de la puesta.

S) BRACHYLAIMA SPP.

Bajo el binomio de Brachylaima sp. han aportado diversos autores datos de índole variada sobre la biología y ecología de especies indeterminadas del género Brachylaima. Aún y a pesar de que estas especies no fueron determinadas de modo concreto, opinamos que dichos datos biológicos y ecológicos tienen un interés indudable y por tanto pasamos a resumirlos a continuación.

a) Brachylaima sp. sensu Dollfus, Callot et Desportes, 1935

Estos autores detectan en la región de Richelieu (Francia) al Gasterópodo Pulmonado terrestre Arion rufus L. como primer y segundo hospedador intermediario, albergante de esporocistos, cercarias y metacercarias, de una especie de Brachylaima, pudiendo actuar un mismo limaco simultáneamente como ambos hospedadores intermediarios.

Los esporocistos hallados se localizan a nivel de la glándula digestiva, y, en general, en la masa visceral. Los esporocistos jóvenes tienen un aspecto globoso y contienen masas germinales en su interior mientras que los esporocistos maduros son sacciformes y cilindriformes, conteniendo también masas germinales y cercarias. El número de cercarias que contiene cada esporocisto es muy bajo, entre 5-13 cercarias. Es de señalar que estos autores no observan esporocistos de estructura ramificada, típica de los representantes de Brachylaimidae, en el Molusco estudiado.

Las metacercarias se alojan en la cavidad pericárdica del Molusco hospedador, de una forma libre no enquistada.

Dichos autores consiguen infestar experimentalmente a las especies de Aves Strigiformes siguientes: Strix aluco L. y Tyto alba L. (Strix flamnea auct.), especies que en la Naturaleza (Richelieu, Francia) no han sido señaladas como portadoras de adultos de ninguna especie de Brachylaima. El adulto se desarrolla a nivel intestinal y a los 2 días de la infestación experimental del hospedador definitivo con metacercarias presenta ya huevos en el útero.

Según DOLLFUS, CALLOT & DESPORTES (1935), este Digénido estudiado podría pertenecer probablemente, dentro del marco de especies de Brachylaima parásitas de Aves conocidas, a una de las siguientes especies: Brachylaima arcuatus Duj., Brachylaima aequalis Duj. y Brachylaima mesostomus (Rud.).

b) Brachylaima sp. sensu Dollfus, 1938, 1946; sensu Pavlov, 1946

Ambos autores (loc. cit.) señalan la presencia de metacercarias de Brachylaima sp. en el riñón del Gasterópodo Pulmonado terrestre Helicella obvia (Ziegler) en Trinovo (Bulgaria). Experimentalmente en el Laboratorio consiguen la infestación, mediante metacercarias, del conejo doméstico, del cerdo y de la paloma doméstica, no obteniendo un resultado positivo, sin embargo, en las ratas y cobayas. El adulto experimental se localiza a nivel de intestino delgado. Según DOLLFUS (1946) el hospedador definitivo natural de este Digénido en Bulgaria es desconocido. Este mismo autor comenta la posibilidad de que se trate de la especie Brachylaima suis Balozet, 1936, detectada por BALOZET (1937 a, b) en Tunicia (Norte de Africa) parasitando experimentalmente también al conejo, cerdo y paloma y resultando, asimismo, negativa esta infestación experimental en la rata y cobaya.

c) Brachylaima sp. sensu Simon-Vicente, 1955 a, b

Dicho autor, en sus estudios realizados en la provincia de Salamanca (España), detecta la presencia de formas larvarias de Brachylaima sp. en los Gasterópodos Pulmonados terrestres siguientes: Helicella (Xeromagna) arigonis (Rosmässler) y Agriolimax reticulatus (Müller) en un grado de parasitación bastante alto; Helicella (Microxeromagna) stolismena (Bourguignat), Helicella (Cernuella) variabilis (Draparnaud), A. virgata Montagu y Helicella (Helicella) ericetorum (Müller) en un grado de parasitación menor.

En cuanto al primer hospedador intermediario, dicho autor señala la presencia de esporocistos en el hepatopáncreas de las dos primeras especies de Gasterópodos Pulmonados anteriormente citadas, Agriolimax reticulatus (7 ejemplares) y Helicella (Xeromagna) arigonis (2 ejemplares). Los esporocistos se

presentan como unas masas arracimadas localizadas en el hepatopáncreas.

A nivel de segundo hospedador intermediario, según el citado autor, todas las especies de Gasterópodos Pulmonados ya aludidas en el primer párrafo pueden actuar como tal, habiendo sido detectadas albergando en el riñón y de una forma no enquistada cercarias y metacercarias de esta especie de Digénido. Las cercarias y metacercarias procedentes del riñón son descritas por el autor, las cuales presentan una morfología y anatomía típicas de Brachyláimidos.

En la Naturaleza, en la misma zona donde se recolectó los caracoles, SIMON-VICENTE (loc. cit.) señala como hospedador definitivo de un Brachylaima al gorrión Passer domesticus, localizándose el adulto a nivel de intestino delgado. Experimentalmente en el Laboratorio, consigue infestar con adultos, mediante metacercarias naturales, al gorrión y al ratón albino de laboratorio, obteniendo unos adultos experimentales de características muy parecidas a las de los detectados en la Naturaleza. SIMON-VICENTE (loc. cit.) señala como identificación posible del Digénido encontrado a la especie Brachylaima erinacei Blanchard, 1847 (= Brachylaima suis Balozet, 1936).

d) Brachylaima sp. sensu Cragg, Foster et Vincent, 1957; sensu Foster, 1958 a,b

Estos autores (1957), en un estudio efectuado en la región de Durham (Reino Unido), detectan como primer hospedador intermediario de un Brachylaima al Gasterópodo Pulmonado terrestre Arion lusitanicus M. con un porcentaje de parasitación muy bajo (1 de cientos). Los esporocistos hallados son ramificados y se localizan en el hepatopáncreas conteniendo en su interior bastantes cercarias.

A nivel de segundo hospedador intermediario, dichos autores detectan, en la misma región, actuando como tal a las siguientes especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres: Arion lusitanicus, Milax sowerbii (Férussac) y Agriolimax reticulatus (Müller). Las metacercarias halladas se localizan libres en el riñón de los Gasterópodos y se pueden diferenciar en cuatro estadíos, según los citados autores: estadío caudal (4 semanas, en infestación experimental), estadío trófico (6-8 semanas), estadío intermedio (1-3 meses) y estadío

maduro (4 meses). CRAGG, FOSTER & VINCENT (1957) sugieren que la especie de Brachylaima a la que pertenecen estas metacercarias es la misma que la que se presenta en estadío de esporocisto en el limaco Arion lusitanicus.

FOSTER (1958 a) sugiere un Micromamífero, probablemente el erizo, como hospedador definitivo por la razón de que dicho animal come babosas con bastande avidez. Experimentalmente, dicho autor ensaya sin éxito la infestación mediante metacercarias de erizos, ratones, pollos y cerdos.

FOSTER (1958 b) analiza los efectos histológicos y químicos así como sobre la fecundidad en los limacos Milax y Agriolimax parasitados con metacercarias del Digénido en cuestión.

e) Brachylaima sp. sensu Timon-David, 1954, 1959

TIMON-DAVID (1954, 1959) detecta a un Gasterópodo Prosobranquio como hospedador intermediario de una especie de Brachylaima, concretamente el caracol Cyclostoma elegans Müller, en la localidad de Bouches-du-Rhône (Francia). En cinco años de estudio, dicho Prosobranquio presentó una tasa de infestación por metacercarias del orden del 30-59,6%.

Dicho autor señala la presencia, en el citado Molusco, de unos quistes en la parte superior del pie, concretamente entre los divertículos de las glándulas pediosas, que encierran en su interior generalmente 1 metacercaria, ramente 2 o 3. Según esta autor se trata realmente de xenoquistes que traducen una reacción importante de los tejidos del hospedador, y resultan, a menudo, de las reacciones de los túbulos de la glándula pediosa, por donde se supone deben introducirse las cercarias. El número de quistes por caracol varia entre 1-22, conteniendo normalmente 5-6. En casos de parasitismo intenso los quistes aparecen también en el pericardio y en el riñón. La longevidad de los Moluscos parasitados es de 6 meses o más. Los quistes presentan un diámetro de 375-720 μ, siendo el grosor de la pared de unas 100-120 μ.

Experimentalmente en el Laboratorio, TIMON-DAVID (loc. cit.) consigue infestar con éxito, mediante metacercarias desenquistadas artificialmente, al ratón y a la paloma doméstica. Los adultos obtenidos se localizan en la última porción del intestino grueso del hospedador.

En cuanto a la identificación sistemática de este Digénido, dicho autor lo identifica presumiblemente con la especie Brachylaima recurvus Dujardin.

f) Brachylaima sp. sensu Timon-David et Gouzon, 1961

Estos autores señalan la presencia de metacercarias de un Brachylaima en el riñón del Gasterópodo Pulmonado terrestre Zonites algirus L. de Aix-en-Provence (Francia) con una tasa de parasitación del 57,4%. Las metacercarias se localizan libremente en el riñón y presentan 3 estadíos evolutivos distintos: con muñón, formas tróficas y formas adultas. La morfología de estas metacercarias es la típica de los Brachyláimidos, sin embargo, ostentan la particularidad de presentar formaciones cristalinas hexagonales en el interior de los ciegos intestinales. La longevidad de las metacercarias en los caracoles infestados en el Laboratorio es de al menos 8 meses.

En los ensayos experimentales de infestación mediante metacercarias en palomas, dichos autores no obtienen ningún resultado positivo.

g) Brachylaima sp. sensu Canaris, 1963 a

CANARIS (1963 a) señala la presencia en Kenya (Este de Africa) de metacercarias de un Brachylaima en los Gasterópodos Pulmonados siguientes: Succinea sp., con una tasa de parasitación del 12,5%; Halicarion sp., con una tasa de parasitación del 2,56% y limacos no identificados de la familia Urocylidae. Las metacercarias del Digénido en cuestión se localizan libremente en el riñón de estos Gasterópodos.

Dicho autor (loc. cit.) detecta en la misma zona prospectada que la anterior como hospedadores definitivos de adultos de un Brachylaima, presumiblemente la misma especie que la de las metacercarias, a las siguientes especies de Aves: Tauraco hartlaubi (4 infestados de 5 examinados), Phoenicus bollei (1 infestado de 1 examinado), Frankolinus jacksoni (1 infestado de 3 examinados) y Turdus olivaceus (1 infestado de 3 examinados). Los adultos se localizan a nivel de intestino delgado de estas aves.

h) Brachylaima (= Postharmostomum) sp. sensu Canaris, 1963 b

En la región de Kampala (Uganda, Africa) CANARIS (1963 b) detecta como primer hospedador intermediario de un Brachylaima al Gasterópodo Pulmonado Limicolaria mortesiana con una tasa de parasitación del 13%. Los esporocistos hallados presentan una forma típicamente ramificada, conteniendo cercarias en su interior.

A nivel de segundo hospedador intermediario, dicho autor detecta en la misma región actuando como tal a las especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres siguientes: Limicolaria mortesiana y Burtoa nilotica con una tasa de parasitación en conjunto del 36%. Las metacercarias se hallan localizadas en la cavidad pericárdica de los caracoles en una forma libre no enquistada.

En cuanto al hospedador definitivo natural, este autor detecta en la misma región al Roedor Lophuromys aguilis como hospedador de formas adultas de Brachylaima sp. (5 infestados de 5 examinados). Los adultos se localizan en el ciego intestinal de los mismos.

i) Brachylaima sp. sensu Gatha, 1965

GATHA (1965) señala la presencia en la isla de Singapur de formas larvarias, cercarias y metacercarias, de un Brachylaima en las especies de Gasterópodos Pulmonados siguientes: Microparamarion malayanus, Achatina fulica, Subulina octona y Macrochlamys resplendens. Asimismo, señala la presencia de formas adultas en el recto de la musaraña Suncus murinus (1 infestado de 2 examinados), que supone pertenecen a la misma especie de Brachylaima que las metacercarias.

j) Brachylaima sp.sensu Timon-David et Timon-David, 1967

En los estudios realizados en la isla Jarre del Archipiélago de Riou (cerca de Marsella, Francia), TIMON-DAVID & TIMON-DAVID (1967) señalan la presencia de formas larvarias de un Brachylaima en el Gasterópodo Pulmonado Eobania vermiculata (Müller) con una tasa de infestación del 50%.

Los esporocistos encontrados en la masa visceral del Gasterópodo presentan una morfología típicamente ramificada conteniendo bastantes cercarias en su interior. Las metacercarias se localizan en el riñón en una forma no enquistada.

k) Brachylaima sp. sensu Jourdane, 1970

JOURDANE (1970) detecta la presencia de metacercarias de un Brachylaima parasitando el riñón de los Gasterópodos Pulmonados terrestres siguientes: Cepaea hortensis y Euomphalia strigella en el Pirineo Oriental francés, con unas tasas de parasitación muy bajas. Los caracteres morfológicos y anatómicos de estas metacercarias permiten a dicho autor considerarlas como un estadío larvario de un Digénido del género Brachylaima.

En cuanto a la identificación sistemática de esta metacercaria JOURDANE (1970) la asocia a una especie nueva de Brachylaima, Brachylaima sp., hallada en su forma adulta en el lirón Eliomys quercinus procedente de los mismos biotopos en que se recolectó a los Gasterópodos, por presentar ambos caracteres morfológicos y anatómicos muy parecidos.

2.1.4.1.2.- ESPECIES DEL GENERO SCAPHIOSTOMUM BRAUN, 1901

Del género Scaphiostomum se conoce únicamente dos especies:

- Scaphiostomum illatabile Braun, 1901: parásito intestinal de Aves Falconidae en Sudamérica;
- Scaphiostomum pancreaticum Mc Intosh, 1934: parásito pancreático de Roedores Sciuridae en Norteamérica.

Según nuestros conocimientos sólo ha sido estudiado hasta la fecha el ciclo biológico de la segunda de estas especies, ciclo que pasamos a resumir a continuación.

A) SCAPHIOSTOMUM PANCREATICUM MC INTOSH, 1934

El ciclo evolutivo de esta especie ha sido estudiado únicamente hasta la fecha por JENSEN (1972) en Norteamérica.

A nivel de primer hospedador intermediario JENSEN (1972) obseva una marcada especificidad, desarrollándose el esporocisto sólamente en una de las especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres ensayadas experimentalmente mediante huevos del Digénido adulto, Anguispira alternata (Say). Dicho autor no detecta la presencia de esporocistos madres, sino que todos los esporocistos conseguidos experimentalmente y hallados en el hepatopáncreas del Gasterópodo contenían ya en su interior cercarias casi completamente maduras. Asi, mismo, detecta la emisión al medio externo de las primeras cercarias a los 129 días de la infestación, habiendo estado los caracoles infestados mantenidos a la temperatura de 70-75ºF, aunque no observa la existencia de poros de salida en los extremos de las ramificaciones de los esporocistos estudiados. En cuanto a la cercaria de este Digénido, ésta muestra una morfo-anatomía típica de Brachylaimidae, presentando 4 pares de glándulas de penetración postacetabulares y constando su aparato excretor de 16 células flamígeras que se distribuyen según la fórmula $2((4)+(4))$. El lugar de emergencia de las cercarias en el caracol primer hospedador intermediario así como el lugar por donde penetran en el segundo hospedador intermediario no han sido detectados por el citado autor.

A nivel de segundo hospedador intermediario, JENSEN (loc. cit.) consigue experimentalmente, mediante la infestación de caracoles con cercarias también experimentales, que se desarrollen metacercarias maduras en las especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres siguientes: Anguispira alternata (Say) (en ejemplares no parasitados por esporocistos), Triodopsis albolabris (Say) y Haplotrema concavum (Say). Las metacercarias fueron halladas, en forma no enquistada, en el riñón de dichos Gasterópodos, presentando una morfo-anatomía típica de Brachyláimidos. Segun el ya mencionado autor la metacercaria parece ser ya infestante, en condiciones experimentales, a las 20 semanas de la infestación del caracol segundo hospedador con cercarias.

A nivel de hospedador definitivo, JENSEN (1972) detecta en la Naturaleza (Sur de Ontario, EEUU) desempeñando dicho papel a la ardilla Tamias striatus

Linn. (Rodentia: Sciuridae) con una tasa de parasitación del 26,5%. Experimentalmente en el Laboratorio, mediante la infestación con metacercarias también experimentales,consigue el desarrollo de los adultos en los 3 ejemplares ensayados de esta misma especie de ardilla, Tamias striatus, mantenida en cautividad. El adulto se localiza, dentro del hospedador definitivo, a nivel pancréatico, y parece evacuar los primeros huevos con las heces del Micromamífero, en condiciones experimentales, a los 30 días de la infestación. Los huevos se muestran embrionados en el momento de la puesta, presentando los miracidios en su morfología un estilete apical bien visible y cinco agrupaciones de cilios.

2.1.4.2.- CICLOS EVOLUTIVOS CONOCIDOS EN LA SUBFAMILIA PANOPISTINAE

La subfamilia Panopistinae comprende los géneros Panopistus, Pseudoleucochloridium y Dollfusinus, incluyendo cada uno de ellos su correspondiente especie tipo como única especie de validez sistemática reconocida. Afortunadamente, se dispone de conocimientos más o menos extensos, según los tres casos, de sus respectivos ciclos evolutivos, los cuales pasamos a exponer en los apartados subsiguientes.

2.1.4.2.1.- ESPECIES DEL GENERO PANOPISTUS SINITSIN, 1931

Del género Panopistus se conoce las siguientes especies:

- Panopistus pricei Sinitsin, 1931: parásito intestinal de Insectívoros Soricidae en Norteamérica;
- Panopistus magnus Sinitsin, 1931: especie conocida únicamente en sus formas larvarias de cercaria y metacercaria, parasitando al Gasterópodo Pulmonado Gastrodonta ligera en Norteamérica;
- Panopistus oviformis Sinitsin, 1931: especie conocida únicamente en su forma larvaria de cercaria, parasitando al Gasterópodo Pulmonado Helicodiscus parallelus en Norteamérica.

De estas tres especies sólamente la primera, Panopistus pricei, se halla sitemáticamente reconocida hoy en día y cuyo ciclo evolutivo pasamos a resumir a continuación.

A) PANOPISTUS PRICEI SINITSIN, 1931

En el ciclo evolutivo de esta especie actúan como primeros hospedadores intermediarios naturales las siguientes especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres: Agriolimax agrestris en Virginia (EEUU) (REYNOLDS, 1938 b); Deroceras laeve en Michigan (EEUU) con una tasa de parasitación del 0,5% (VILLELLA, 1960). El espectro de primeros hospedadores intermediarios se amplia experimentalmente con las siguientes especies de Gasterópodos: Zonitoides arboreus (Say) (KRULL, 1934 b, 1935 c); Ventridens ligera (VILLELLA, 1954 b). Los esporocistos se localizan en la glándula digestiva o hepatopáncreas, en la gónada y en los tejidos que la rodean dentro del caracol parasitado (KRULL, 1935 c), y presentan una morfología típicamente ramificada (KRULL, 1935 c; REYNOLDS, 1938 b; VILLELLA, 1954 b). La emisión de las primeras cercarias por los Moluscos infestados experimentalmente, mediante huevos del Digénido, se produce a los 44 días de la infestación (KRULL, 1934 b, 1935 c; REYNOLDS, 1938 b; VILLELLA, 1954 b). La cercaria de este Digénido muestra una morfo-anatomía típica de los Brachyláimidos y presenta 3 pares de glándulas de penetración post-acetabulares (KRULL, 1935 c) y un aparato excretor provisto de de 7 pares de células flamígeras que se reparten según la fórmula $2((4)+(3))$ (KRULL, 1935 c; VILLELLA, 1954 b).

A nivel de segundo hospedador intermediario, han sido detectados como hospedadores naturales las siguientes especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres: Gastrodonta supressa en Washington (EEUU) con una tasa de parasitación del o,7% (SINITSIN, 1931); Agriolimax agrestris en Virginia (EEUU) (REYNOLDS, 1938 b); Ventridens ligera, Stenotrema monodon, Zonitoides nitidus y Deroceras laeve en Michigan (EEUU) con una tasa de parasitación del 50% para la primera especie (VILLELLA, 1954 b). El espectro de segundos hospedadores intermediarios se amplia experimentalmente con una especie más de Gasterópodo: Zonitoides arboreus (KRULL, 1934 b, 1935 c). El microhábitat final dentro del

Molusco parasitado de las metacercarias de este Digénido, donde se hallan sin enquistarse, lo constituye la cavidad pericárdica (SINITSIN, 1931; VILLELLA, 1954 b), el riñón (REYNOLDS, 1938 b) y ambos órganos a la vez (KRULL, 1935 c). Algunos autores detectan hospedadores intermediarios en los que los mismos individuos portadores de esporocistos albergan, asimismo, metacercarias del Digénido, pudiéndose dar el fenómeno de la autoinfestación con las cercarias por él emitidas (REYNOLDS, 1938 b); otros autores, sin embargo, como KRULL (1935 c) y VILLELLA (1954 b), argumentan que dicho fenómeno de la autoinfestación del primer hospedador no sucede. La metacercaria de este Digénido muestra una morfo-anatomía típica de los Brachylaímidos, presentando su aparato excretor 22 células flamígeras, de las que 2 son acetabulares, 10 preacetabulares y 10 post-acetabulares (REYNOLDS, 1938 b).

En cuanto al hospedador definitivo natural de Panopistus pricei, sólo se ha detectado hasta la fecha actuando como tal a la musaraña americana Blarina brevicauda (Insectivora: Soricidae) en las siguientes regiones de EEUU: Maryland (KRULL, 1934 b); Virginia, con una tasa de parasitación del 44,4% (REYNOLDS, 1938 b); Michigan, con una tasa de infestación del 43% (VILLELLA, 1954 b).

2.1.4.2.2.- ESPECIES DEL GENERO PSEUDOLEUCOCHLORIDIUM POJMANSKA, 1959

De este género se conoce únicamente dos especies:

- Pseudoleucochloridium soricis (Soltys, 1952): parásito intestinal de Mamíferos Insectívoros Sorícidos en Europa (Polonia, Pirineo Oriental francés);
- Pseudoleucochloridium skrjabini (Shaldybin, 1953): parásito intestinal de Mamíferos Insectívoros Sorícidos en la Rusia europea.

Estas dos especies son consideradas como sinónimas por POJMANSKA (1959, 1961).

Según nuestros conocimientos sólo ha sido estudiado hasta la fecha el ciclo evolutivo de la primera de estas dos especies, ciclo que pasamos a resumir a continuación.

A) PSEUDOLEUCOCHLORIDIUM SORICIS (SOLTYS, 1952)

Los trabajos publicados hasta la fecha sobre las características biológicas y evolutivas de esta especies se reducen a los estudios de POJMANSKA (1959, 1961) en Polonia y de JOURDANE (1970, 1976) en el Pirineo Oriental francés.

A nivel de primer hospedador intermediario, JOURDANE (loc. cit.) detecta en la Naturaleza actuando como tal sólamente a una especie de Gasterópodo Pulmonado terrestre: Cepaea hortensis (Müller, 1774), con una tasa de parasitación del 1-2%. El mismo autor señala que los esporocistos encontrados en el hepatopáncreas de los caracoles parasitados pertenecen a una segunda generación de esporocistos (la primera no la detecta), presentando una morfología típicamente ramificada y en cuyas ramas las cercarias necesitan del orden de 3-4 meses para diferenciarse. La cercaria presenta una morfo-anatomía típica de Brachylaimidae, y en la que JOURDANE (loc. cit.) describe la presencia de unos bastoncitos cristalinos en el interior de los dos ciegos intestinales, de 6 pares de glándulas de penetración post-acetabulares y de 18 células flamígeras distribuidas según la fórmula 2((3+3)+(3)).

Después de contactar con el Gasterópodo segundo hospedador intermediario, la cercaria alcanza por reptación el orificio urinario por el que se introduce remontando el conducto renal hasta llegar a la cavidad pericárdica, pasando por el riñón y conducto reno-pericárdico (JOURDANE, loc. cit.). En la Naturaleza, actúan como segundos hospedadores intermediarios las especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres siguientes: Cepaea hortensis (Müller, 1774) y Euomphalia strigella (Draparnaud, 1801) en el Pirineo Oriental francés con unos porcentajes de infestación del 10,3-20,5% (según el biotopo) y 25,5-96,4% (según el biotopo) respectivamente (JOURDANE, 1970, 1976); Succinea putris L., Perforatella bidens (Cherm.) y Zenobiella rubiginosa (Schm.) en el Parque Nacional de Bialowieza (Polonia) con unos porcentajes de infestación del 2,74-6% (según año), 1-6,7% (según año) y 9% respectivamente (POJMANSKA, 1959, 1961); Perforatella dibotrion Kimek, Zenobiella vicina (Rossm.), Lacinaria gulo (Bielz), Iphigena latestriata (Bielz) y Trichis bielzi (Schm.) en los Kárpatos (Polonia), con unos porcentajes de infestación del 10,5%, 25%, 1,5-5,4% (según año), 7,1% y 100% (1 infestado de 1 examinado) respectivamente (POJMANSKA, 1959, 1961).

La metacercaria de este Digénido se localiza, en forma no enquistada, en la cavidad pericárdica de los caracoles recolectados en el Pirineo Oriental francés (JOURDANE, loc. cit.) y en el riñón de los recolectados en Polonia (POJMANSKA, loc. cit.), y presenta una morfo-anatomía típica de Brachylaimidae, mostrando los individuos jóvenes la presencia de los bastoncitos cristalinos (propios de la cercaria) en el interior de los ciegos intestinales (JOURDANE, loc. cit.). La morfogénesis de la metacercaria hasta alcanzar el estadío infestante en el segundo hospedador es bastante lenta, del orden de varios meses (JOURDANE, loc. cit.).

A nivel de hospedador definitivo, actúan como tal en la Naturaleza las siguientes especies de Micromamíferos Insectívoros Sorícidos: Sorex araneus (linnaeus, 1758), Sorex minutus (Linnaeus, 1766) y Neomys fodiens en el Pirineo Oriental francés con unos porcentajes de infestación que no alcanzan el 1% en ninguna de las especies mencionadas (JOURDANE, 1976); Sorex araneus araneus L. con un porcentaje de infestación del 0,79-2,67% (según año) en el Parque Nacional de Bialowieza (Polonia) (POJMANSKA, 1961). En dicha localidad de Bialowieza (Polonia) el Digénido adulto había sido citado con anterioridad en: Sorex araneus araneus y Neomys fodiens por SOLTYS (1954), y en Crocidura leucodon, además de las dos especies anteriores, por STAMMER (1955). El adulto de este Digénido presenta una vida muy corta, no más de 48 horas, en el intestino del hospedador definitivo (JOURDANE, 1976).

2.1.4.2.3.- ESPECIES DEL GENERO DOLLFUSINUS BIOCCA ET FERRETTI, 1958

Del género Dollfusinus se conoce únicamente una sóla especie:

- Dollfusinus frontalis Biocca et Ferretti, 1958: parásito de las fosas nasales y senos frontales de Micromamíferos (Insectívoros y Roedores) en el Mediterráneo Occidental.

Pasamos a continuación a resumir el ciclo biológico de esta especie según los estudios efectuados al respecto hasta la fecha.

A) DOLLFUSINUS FRONTALIS BIOCCA ET FERRETTI, 1958

Los trabajos publicados hasta la fecha sobre las características biológicas y evolutivas de Dollfusinus frontalis, dejando aparte los realizados en Formentera (Islas Pitiusas), se reducen a los escritos publicados por TIMON-DAVID (1964, 1965 a, b) sobre estudios realizados en el Sur de Francia.

A nivel de primer hospedador intermediario TIMON-DAVID (loc. cit.) consigue, experimentalmente en el Laboratorio, el desarrollo de los esporocistos en una sóla de las especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres que habían sido infestadas con huevos del Digénido: Helicella (Helicopsis) arenosa (Ziegler) Rossmässler con una tasa de parasitación del 47%. Los esporocistos, experimentales, se localizan en el hepatopáncreas del caracol parasitado y algunas veces, aunque raramente, en las paredes externas del riñón. El mencionado autor sugiere la existencia de dos generaciones de esporocistos, aunque la primera de ellas no la haya observado. Detecta los primeros esporocistos a las 6 semanas de la infestación de los caracoles con huevos, no observando cercarias en su interior sino hasta los 60 días aproximadamente, mostrando entonces ya los esporocistos su forma ramificada característica. La cercaria del Digénido muestra una morfo-anatomía típica de los Brachyláimidos y presenta 8 pares de glándulas de penetración post-acetabulares y un aparato excretor provisto de 10 pares de células flamígeras. La emisión de las primeras cercarias es observada, por TIMON-DAVID (loc. cit.), a partir de los 80 días transcurridos desde la infestación (en época estival) y la cual puede durar varios meses. Dicho autor detecta dos posibles vías de salida de las cercarias del caracol primer hospedador intermediario, vía tubo digestivo (encuentra cercarias en los cilindros fecales del caracol expulsados) y vía pneumostoma a través de la cavidad paleal.

Según este mismo autor, las cercarias, después de una fase de vida libre muy corta, penetran en un segundo Molusco introduciéndose por el poro excretor y, a través del canal excretor llegan a la cavidad pericárdica donde se instalan, sin enquistarse, para evolucionar hasta el estadío de metacercaria infestante. Mediante ensayos de infestación de caracoles con cercarias del Digénido, consigue experimentalmente que se desarrollen metacercarias en el Gasterópodo Pulmonado terrestre Euparypha pisana (Müller), con una tasa de parasitación del 80-85%. La metacercaria presenta una morfología y anatomía típi-

cas de Brachyalimidae, y según el mismo autor, su maduración se realiza lentamente, necesitando del orden de varios meses.

A nivel de hospedador definitivo, TIMON-DAVID (loc. cit.) detecta desempeñando dicho papel en la Naturaleza, concretamente en Bouches-du-Rhône (Sur de Francia), al erizo europeo Erinaceus europaeus L. (Insectivora: Erinaceidae), con un porcentaje de infestación del 68,5%, y oscilando el número de adultos por animal entre 1 y 5. Los adultos son detectados a nivel de las fosas nasales y senos frontales del erizo (la vía de migración de la metacercaria dentro del hospedador definitivo hasta alcanzar el microhábitat final es desconocida para dicho autor). Los huevos salen al exterior con las mucosidades nasales del animal, aunque también pueden atravesar el tracto digestivo, al ser tragados, y salir diseminados con las heces del erizo.

CAPITULO TERCERO

NUEVAS APORTACIONES SOBRE LA BIOLOGIA Y ECOLOGIA DE ESPECIES DE LA FAMILIA BRACHYLAIMIDAE

3.- NUEVAS APORTACIONES SOBRE LA BIOLOGIA Y ECOLOGIA DE ESPECIES DE LA FAMILIA BRACHYLAIMIDAE

3.1.- BRACHYLAIMA RUMINAE N. SP.

Se procederá en este apartado a la descripción de esta nueva especie de Brachyláimido, Brachylaima ruminae n. sp., en todos sus aspectos, morfológicos, biológicos y ecológicos, así como un amplio estudio sobre su ciclo evolutivo.

Los estudios sobre la biología y ecología de Brachyláimidos nos han llevado a centrar nuestra atención en las especies del género tipo Brachylaima, parásitos muy frecuentes en Mamíferos y Aves y cuya problemática taxonómica, ya reflejada en el capítulo anterior, ha llevado a muchos autores a no determinar específicamente los ejemplares de Brachylaima por ellos encontrados. Y es que, como es bien sabido, los Digénidos adultos de especies de este género muestran morfoanatomías muy semejantes y además con amplia variabilidad intraespecífica. Todo ello no hace, en consecuencia, sino recomendar la no adjudicación definitiva de unos determinados ejemplares adultos hallados en el hospedador definitivo a una u otra especie cuando no se dispone simultáneamente de datos y conocimientos concretos y suficientes sobre la morfoanatomía de los distintos estadíos larvarios y la biología y ecología de las distintas fases del ciclo evolutivo.

El caso concreto que pasamos a exponer con detalle a continuación ilustra claramente la problemática antes anunciada. Así, tal y como ya pasaremos a analizar en profundidad en la correspondiente discusión final, los especímenes adultos de Brachylaima parásitos de Roedores en la isla Pitiusa de Formentera ostentan unas características morfoanatómicas generales tales que hicieron imposible una clasificación sistemática específica definitiva sino hasta la fecha en que disponemos de todos los datos suficientes. Especímenes parásitos de Eliomys quercinus ophiusae, Rattus rattus y Mus musculus de Formentera fueron adjudicados inicialmente a la especie Brachylaemus sp. aff. recurvus (Dujardin, 1845) y con posterioridad tentativamente a Brachylaemus nitellae (Dujardin in Dollfus, 1968). En el trabajo que aquí nos ocupa vamos a demostrar, a partir de datos sobre estadíos larvarios y ecología del ciclo evolutivo, que cabe aceptar en principio la existencia en la isla de Formentera no de una sola especie de Brachylaima, sino de cuatro especies distintas del mismo género, parasitando a los roedores antedichos. A estas especies las denominaremos Brachylaima ruminae n. sp.,

Brachylaima sp. I, Brachylaima sp. II y Brachylaima sp. III. Los datos que exponemos en primer lugar a continuación están referidos a la primera de estas especies.

3.1.1.- BIOLOGIA DEL CICLO

El ciclo evolutivo de esta nueva especie de Digénido, Brachylaima ruminae n. sp., transcurre en la Naturaleza como un ciclo típicamente triheteroxeno en el que actúan Gasterópodos Pulmonados terrestres como primer y segundo hospedadores intermediarios y Micromamíferos (Roedores) como hospedadores definitivos.

Procederemos a continuación, tras una breve exposición del esquema general del ciclo, a analizar tanto experimentalmente en el Laboratorio como con material procedente de la Naturaleza, la evolución del parásito en cada uno de sus hospedadores, esto es, primer hospedador intermediario, segundo hospedador intermediario y hospedador definitivo.

3.1.1.1.- ESQUEMA GENERAL DEL CICLO

De acuerdo con los estudios efectuados, el ciclo de Brachylaima ruminae n. sp. se desarrolla en la isla de Formentera según el esquema siguiente:

- los huevos son eliminados al medio externo directamente con las heces por el Micromamífero hospedador definitivo (Eliomys quercinus ophiusae, Rattus rattus y Mus musculus);
- estos huevos son ingeridos por el Gasterópodo terrestre primer hospedador intermediario (Rumina decollata), eclosionando y liberándose los miracidios a nivel de tracto digestivo y originándose los esporocistos ramificados en el hepatopancreas;
- las cercarias producidas por los esporocistos, de cola rudimentaria (cercarias terrestres de tipo microcerco), salen activamente del Molusco al medio externo donde se mantienen vivas en condiciones de humedad adecuadas;
- las cercarias en libertad reptan sobre el sustrato húmedo

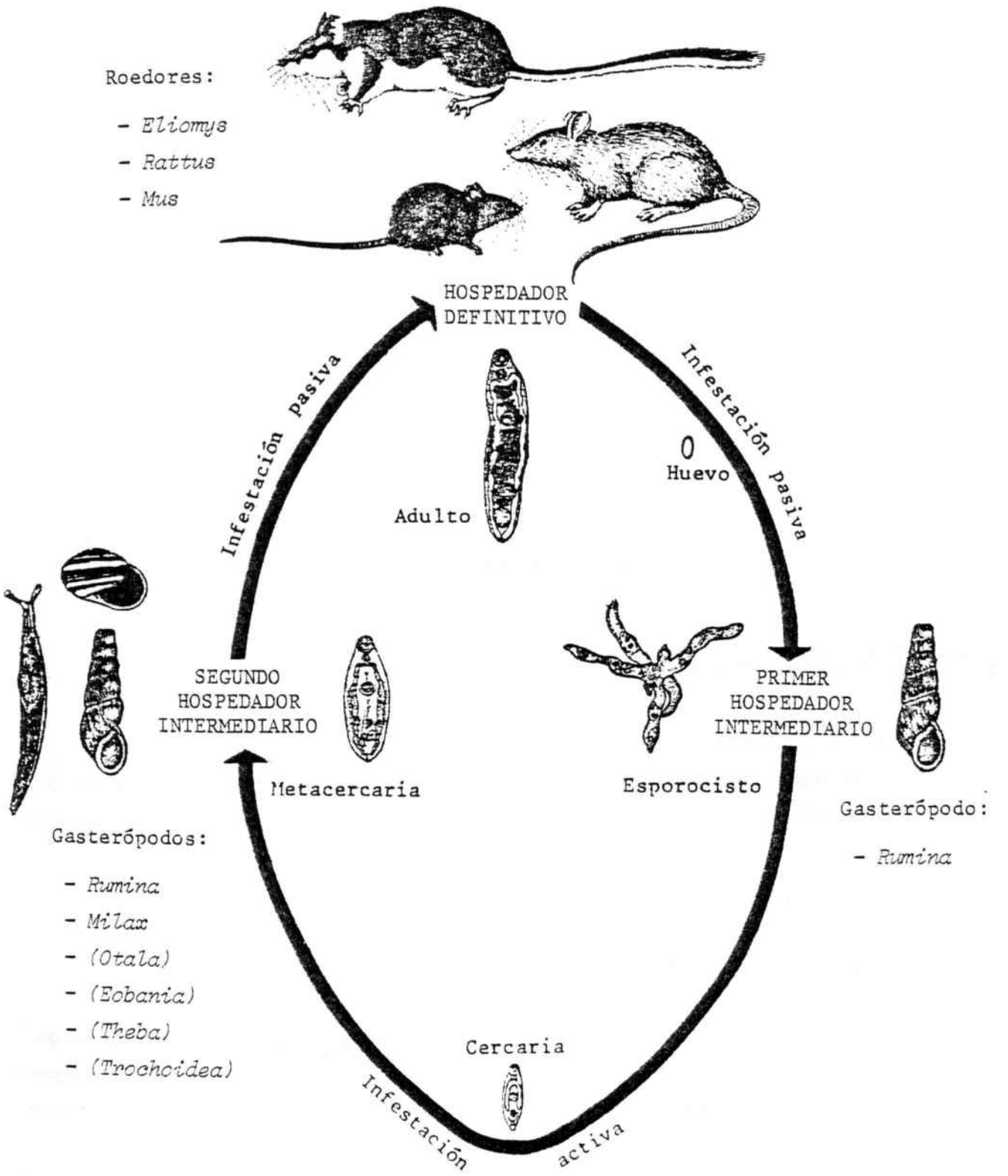


Fig. 23.- Brachylaima ruminae n. sp.: esquema general del ciclo evolutivo del Digénido en la isla de Formentera.

hasta tomar contacto con otro Gasterópodo terrestre que desempeñará la función de segundo hospedador intermediario (Rumina decollata, Milax gagates) en el que la mayoría penetra por el orificio excretor y a través del uréter alcanzan el riñón donde se instalan y evolucionan hasta el estadío de metacercaria infestante (un número menor es capaz de alcanzar el estadío infestante también a nivel de gladulas pédeas, por lo menos en Rumina decollata);

- las metacercarias,no enquistadas, alcanzan su tamaño definitivo trancurridos varios meses después de la infestación del Gasterópodo con las cercarias;
- el Micromamífero hospedador definitivo se infesta por ingestión del caracol segundo hospedador intermediario, liberándose las metacercarias que migran por el tubo digestivo hasta llegar al nivel duodenal del intestino delgado donde permanecen y maduran hasta adultos grávidos.

3.1.1.2.- EVOLUCION EN EL PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO

En esta primera fase del ciclo se estimará desde la infestación del primer hospedador intermediario, por ingestión del huevo, hasta la emisión de cercarias por el mismo, incluyendo, asimismo, la breve fase de vida libre de las cercarias recién emitidas.

3.1.1.2.1.- RECEPTIVIDAD DE LOS GASTEROPODOS

El estudio del parasitismo en Gasterópodos terrestres por los primeros estadíos larvarios de Brachylaima ruminae n. sp. se ha efectuado tanto experimentalmente en el Laboratorio como con material obtenido directamente de la Naturaleza.

La posible parasitación de caracoles por esporocistos se ha podido cerciorar tanto por medio de la disección como por comprobación de una probable

emisión cercariana, efectuándose siempre la determinación específica con posterioridad mediante estudio quetotáxico.

A) POR INFESTACION NATURAL

Las especies de Gasterópodos terrestres de Formentera estudiadas a fin de averiguar su posible viabilidad como primeros hospedadores intermediarios de Brachylaima ruminae n. sp. y sus tasas de infestación han sido las siguientes:

- Rumina decollata

  Formentera, octubre 1975: 6 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 1 infestado con esporocistos (16,66%).

  Formentera, octubre 1976: 20 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 3 infestados con esporocistos y emisores de cercarias (15%).

  Formentera, octubre 1978: 39 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 13 infestados con esporocistos y emisores de cercarias (33,33%).

  Formentera, octubre 1979: 160 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 14 ejemplares infestados con esporocistos y emisores de cercarias (8,75%).

  Formentera, octubre 1981: 449 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 10 ejemplares infestados con esporocistos (2,23%).

- Milax gagates

  Formentera, octubre 1978: 8 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

  Formentera, octubre 1979: 24 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

  Formentera, octubre 1981: 26 ejemplares procedentes de Ca'n

Campanich, todos negativos (0%).

- Otala (Otala) punctata

Formentera, octubre 1976: 10 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1978: 9 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 18 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 27 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1979: 23 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 9 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 9 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 18 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

- Eobania vermiculata

Formentera, octubre 1975: 3 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1976: 50 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1978: 34 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 19 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 53 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1979: 55 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 39 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 17 ejemplares procedentes

tes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 56 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

- Theba pisana

Formentera, octubre 1975: 75 ejemplares procedentes de Ca'n Marí, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1976: 18 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 207 ejemplares procedentes de Ca'n Marí, todos negativos (0%); 225 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1978: 391 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 161 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 1 ejemplar procedente de Ca'n Marí, negativo (0%); 553 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1979: 510 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 640 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 29 ejemplares procedentes de Es Caló, todos negativos (0%); 669 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

- Trochoidea (Xeroplexa) caroli

Formentera, octubre 1976: 1 ejemplar procedente de Ca'n Campanich, negativo (0%); 19 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 20 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1978: 38 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 8 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 46 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1979: 246 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 174 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 50 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 18 ejemplares procedentes de Es Caló, todos negativos (0%); 242 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

- Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana

Formentera, octubre 1978: 9 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1979: 20 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 24 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 5 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 29 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

- Cernuella (Cernuella) virgata

Formentera, octubre 1978: 80 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 30 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 110 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1979: 410 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 886 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 4 ejemplares procedentes de Es Caló, todos negativos (0%); 890 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

- Cochlicella conoidea

Formentera, octubre 1976: 5 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1978: 20 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 15 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 40 ejemplares procedentes

tes de Ca'n Marí, todos negativos (0%); 75 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1979: 60 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 53 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

- Caracollina lenticula

Formentera, octubre 1978: 35 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1979: 80 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 63 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 28 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 4 ejemplares procedentes de Es Caló, todos negativos (0%); 95 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Los resultados obtenidos en este análisis son del todo significativos. Así, de todos los Gasterópodos terrestres de Formentera examinados, 9 especies en total, únicamente Rumina decollata ha resultado estar infestada por esporocistos del Digénido en cuestión. Esta sugerida marcada especificidad a nivel de primer hospedador intermediario se corresponde perfectamente con los conocimientos de que se dispone hasta la fecha sobre otras especies de Brachylaima. El número relativamente escaso de caracoles naturalmente infestados con esporocistos también resulta normal, teniendo en cuenta los ciclos de especies afines.

B) POR INFESTACION EXPERIMENTAL

Se procedió a ensayar en el Laboratorio la infestación experimental de Gasterópodos mediante huevos procedentes de adultos experimentales de Brachylaima ruminae n. sp. con el fin de averiguar la viabilidad experimental de los mismos como primeros hopedadores intermediarios de este Digénido.

Concretamente, se ensayó esta infestación únicamente con la especie de Gasterópodo Rumina decollata, utilizándose para ello ejemplares tanto proce-

dentes de la isla de Formentera como recolectados en la costa catalana (Estartit), así como también ejemplares nacidos y criados en el Laboratorio y a su vez descendientes de caracoles de dicha isla, evidentemente tras haberse efectuado la correspondiente comprobación previa de no emisión en los ejemplares procedentes de la Naturaleza.

Las infestaciones realizadas con los individuos procedentes de la costa catalana y con los criados en el Laboratorio, quedan claramente reflejadas en las Tablas 1 y 2 en las que se especifica en cada caso el número de caracoles ensayados, la procedencia y edad de los adultos experimentales a partir de los cuales se consiguió los huevos para infestar los caracoles, la fecha en que se realizó la infestación y las fechas, también reflejadas en intérvalos de tiempo transcurridos después de la infestación, en las que se efectuó las comprobaciones de una posible emisión por parte de los caracoles ensayados. Por último, se indica, asimismo, en cada experiencia el resultado obtenido en cada comprobación efectuada de una posible emisión, mediante los signos positivo, si han sido emitidas cercarias, y negativo, en caso contrario. Debido a la dificultad que existe, a largo plazo, en el mantenimiento de estos Gasterópodos en el Laboratorio, ya que no son tan resistentes como lo son los ejemplares de Rumina decollata procedentes de la isla de Formentera, cabe observar como el número de caracoles verificados en cada comprobación efectuada disminuye, por muerte natural, con respecto al número total de ensayados en cada experiencia.

En estas experiencias anteriores los caracoles infestados fueron mantenidos en el Laboratorio a la temperatura reinante en el mismo, la cual puede variar bastante según la época del año y el sistema de calefacción existente (aproximadamente en invierno oscila entre 13-20 ºC y en verano entre 18-25 ºC). De esta manera, el intérvalo de tiempo transcurrido desde el momento de la infestación hasta la emisión de la primera cercaria por parte de los caracoles infestados, puede variar, y de hecho así sucede, según se haya realizado las infestaciones de cara al invierno o de cara al verano, aumentando dicho intérvalo en el primer caso y disminuyendo en el segundo.

En lo que se refiere a las experiencias realizadas con ejemplares de Rumina decollata procedentes de la isla de Formentera, hay que señalar que, a diferencia de los casos anteriores, los caracoles infestados fueron mantenidos en una cámara de germinación especial a una temperatura constante de 16 ±

Experiencias / Interv.	A			B			C			D			E		
N	5			20			10			10			30		
F	1.1.1978			15.5.1978			12.6.1978			4.7.1978			29.7.1978		
	F.c.	n	R	F.c.	n	R	F.c.	n	R	F.c.	n	R	F.c.	n	R
7 días				22.5.1978	19	19 -									
14 días	25.1.1978	5	5 -	29.5.1978	18	18 -	26.6.1978	10	10 -						
25 días				10.6.1978	18	18 -									
1 mes				16.5.1978	17	17 -	13.7.1978	9	9 -	7.7.1978	7	7 -	1.9.1978	29	29 -
1,5 meses	13.2.1978	5	5 -	28.5.1978	16	16 -	1.8.1978	6	6 -	17.7.1978	3	3 -	12.9.1978	23	23 -
2 meses	28.2.1978	5	5 -				13.8.1978	5	5 -	5.9.1978	1	1 -	29.9.1978	17	17 -
2,5 meses	15.3.1978	5	5 -	27.6.1978	8	8 -	28.8.1978	3	3 -				13.10.1978	10	10 -
3 meses	30.3.1978	5	5 -	16.7.1978	7	2 +,5 -	15.9.1978	2	2 -				31.10.1978	4	4 -
3,5 meses	14.4.1978	5	5 -	26.7.1978	3	3 -	29.9.1978	1	1 -				15.11.1978	4	4 -
4 meses	29.4.1978	5	5 -	14.8.1978	1	1 -									
4,5 meses													16.12.1978	3	3 -
5 meses	8.6.1978	5	5 +												
5,5 meses													12.1.1979	3	3 -

Tabla 1.- Brachylaima ruminae n. sp.: resultados de los ensayos de infestación de ejemplares de Rumina decollata, criados en el Laboratorio y descendientes de especímenes de la isla de Formentera, mediante huevos obtenidos a partir de adultos experimentales parásitos de Mus musculus. N = nº de caracoles infestados; F = fecha de infestación; Interv. = intérvalos de tiempo transcurridos desde el momento de la infestación hasta las correspondientes comprobaciones de emisión; F.c.= fecha de comprobación de emisión; n = nº de caracoles infestados examinados; R = resultado en la comprobación de emisión (+ = resultado positivo, - = resultado negativo).

Experiencias / N / F / Interv.	A			B		
	5			5		
	15.10.1977			28.10.1977		
	F.c.	n	R	F.c.	n	R
2 meses	12.12.1977	3	3 -	25.12.1977	4	4 -
2,5 meses				11.1.1978	3	3 -
3 meses	13.1.1978	3	3 -	26.1.1978	3	3 -
3,5 meses	28.1.1978	3	3 -	13.2.1978	3	3 -
4 meses	13.2.1978	3	3 -	28.2.1978	3	3 -
4,5 meses	28.2.1978	3	3 -	13.3.1978	3	3 -
5 meses	13.3.1978	3	3 -	30.3.1978	3	3 -
5,5 meses	30.3.1978	3	1+,2 -	14.4.1978	1	1 -
6 meses	14.4.1978	2	2 -	26.4.1978	1	1 -
6,5 meses	28.4.1978	2	2 -			

Tabla 2.- Brachylaima ruminae n. sp.: resultados de los ensayos de infestación de ejemplares de Rumina decollata, procedentes de la costa catalana (Estartit), mediante huevos obtenidos a partir de adultos experimentales parásitos de Mus musculus (Exp. A) y Rattus rattus (Exp. B). N, F, Interv., F.c., n y R = ver Tabla 1.

1 ºC y a un fotoperíodo, asimismo constante, de 12 horas luz - 12 horas oscuridad. En concreto se ensayó la infestación con 50 Rumina decollata en los cuales había sido previamente comprobada por dos veces su negatividad en cuanto a una posible emisión de cercarias suficiente tiempo después de su recolección en la isla. Los huevos de Brachylaima ruminae n.sp. utilizados para la infestación procedían de adultos experimentales de 21 días extraidos del duodeno de un ejemplar de ratón casero Mus musculus.

A partir del día en que se efectuó este ensayo de infestación se procedió a realizar la primera comprobación de una posible emisión de cercarias por parte de los caracoles ensayados transcurridas dos semanas, para continuar con sucesivas comprobaciones a intérvalos de una semana entre cada una. Siguiendo esta pauta fueron realizadas unas 23 comprobaciones que abarcaron hasta un total de 24 semanas (aproximadamente unos 6 meses desde el momento de la infestación), efectuándose 4 verificaciones de control de seguridad posteriores en tiempos mucho más espaciados. Para evitar toda duda en el resultado de estas verificaciones los caracoles infestados eran mantenidos cada vez unas 6-8 horas en las cápsulas de Petri, conteniendo una fina película de agua natural.

El primer resultado positivo tuvo lugar transcurridas 15 semanas desde el momento de la infestación (aproximadamente 3 meses y medio), punto en el que 16 Rumina decollata, sobre el total de 50 ensayados, resultaron ser emisores de cercarias de Brachylaima ruminae n.sp. El número de cercarias emitidas por estos caracoles fué muy bajo, oscilando entre 1-10 cercarias por caracol. A las 16 semanas surgieron otros 12 caracoles emisores, asimismo con pocas cercarias cada uno. En las dos comprobaciones siguientes, a las 17 y 18 semanas, resultaron ser emisores 4 y 2 caracoles respectivamente. Las sucesivas verificaciones dieron un resultado negativo, exceptuando la realizada a las 23 semanas en la que aún apareció otro Gasterópodo emisor.

Posteriores disecciones de ejemplares de Rumina decollata de Formentera ensayados y que habían resultado ser emisores de cercarias mostraron todos la presencia masiva de esporocistos a nivel de hepatopáncreas, pudiéndose comprobar la existencia en su interior de numerosas cercarias. Dichas disecciones fueron realizadas a los 9-10 meses después de la infestación en un total de 13 ejemplares, la mayoría de ellos muertos naturalmente, y que habían em-

pezado a emitir a las 15-16 semanas de la infestación. La última recomprobación de emisión de estos Gasterópodos había sido realizada poco tiempo antes de su disección, mostrando, a pesar de la edad y gran desarrollo de los esporocistos, muy pocas cercarias emitidas, alrededor de 1 ó 2 por individuo e incluso algunos con ninguna cercaria.

Nos encontramos, pues, con unos caracoles infestados con muchos esporocistos pero que sin embargo no son capaces de emitir al medio externo más que 1 ó 2 cercarias por caracol al cabo de casi 7 horas de permanencia en cápsulas de Petri. Estos datos chocan con el hecho de que en la Naturaleza los Gasterópodos de la especie Rumina decollata que han resultado ser emisores de cercarias y cuyas disecciones mostraron asimismo una cantidad masiva de esporocistos, eran capaces de emitir muchas más cercarias y en un tiempo más corto que los caracoles infestados experimentalmente, aún cuando estas últimas se presentaban también en gran número.

3.1.1.2.2.- INGESTION DEL HUEVO Y MIRACIDIO

Al haberse iniciado el estudio del ciclo experimental del Digénido Brachylaima ruminae n.sp. a partir de caracoles infestados con esporocistos en la Naturaleza y emisores de cercarias, la fase de huevo y miracidio y la correspondiente infestación del primer hospedador intermediario por éstos constituye la última etapa que cierra el ciclo. Aún cuando se ha conseguido cerrar el ciclo, mediante la infestación de Gasterópodos terrestres con huevos del Digénido, no nos ha sido posible estudiar todavía la fase de miracidio que tiene lugar dentro del caracol hospedador intermediario.

Sí cabe añadir aquí el hecho de que, tal y como hemos podido estudiar al microscopio, los huevos de la especie de Digénido en cuestión son embrionados ya en la última porción del tramo uterino y, por tanto, embrionados, posiblemente viables, al alcanzar con las heces del hospedador definitivo el medio externo terrestre. En consecuencia, se deduce que en dicho medio externo el huevo o la fase de huevo no sufrirá alteración alguna, siendo ya infestantes a partir del momento en que lo alcanzan y manteniéndose el miracidio interno sencillamente a la espera de que el huevo sea ingerido por un caracol terres-

tre adecuado.

Es de suponer que el huevo, una vez ingerido por el Gasterópodo terrestre adecuado, eclosionará liberándose el miracidio en el tracto digestivo, el cual luego, y gracias a su ciliatura, se desplazará y migrará al lugar específico que habrá de constituir el microhábitat final de la siguiente fase larvaria, la fase de esporocisto.

En lo que se refiere concretamente a la fase larvaria de miracidio, podemos indicar que en nuestros estudios únicamente nos fué posible visualizar la presencia de un estilete bien evidente en la parte anterior y un número bien elevado de cilios, agrupados en 2 ó 3 zonas.

3.1.1.2.3.- ESPOROCISTOS

A pesar de que en el presente estudio se ha conseguido infestar con éxito cerrando de esta manera el ciclo experimentalmente, Gasterópodos terrestres con huevos obtenidos a partir de adultos grávidos de Brachylaima ruminae n.sp., no se ha procedido a dilucidar si en el ciclo de esta especie tiene lugar una o más generaciones de esporocistos, reservándose el análisis de este fenómeno para estudios futuros.

Así pues, todo lo que podemos aportar se refiere exclusivamente a esporocistos ya maduros y emisores de cercarias, sin que pueda afirmarse si se trata de esporocistos engendrados directamente por los miracidios (una única generación de esporocistos), de esporocistos hijos originados a partir de un esporocisto madre (dos generaciones de esporocistos) o de esporocistos nietos originados a partir de esporocistos hijos (varias generaciones de esporocistos).

Cabe añadir aquí, empero, que los autores que han estudiado el ciclo de otras especies de Brachylaima parecen aceptar en general la existencia de dos generaciones de esporocistos, la primera de ellas (esporocisto madre) unipotencial y capaz de originar exclusivamente nuevos esporocistos, y una segunda generación de esporocistos (esporocistos hijos) asimismo unipotencial y generadora exclusivamente de cercarias.

A) LOCALIZACION

La disección de caracoles emisores de cercarias, infestados tanto natural como experimentalmente, con esporocistos de Brachylaima ruminae n.sp., y concretamente de la especie Rumina decollata, nos ha permitido observar la presencia, en general masiva, de esporocistos a nivel del hepatopáncreas o glándula digestiva del Pulmonado, que aparece, en los casos más extremos, casi completamente degenerada y reducida funcionalmente a unos pocos "acini" a modo de islotes. Una vez ocupado todo el hepatopáncreas por numerosos esporocistos, éstos pueden alcanzar incluso las paredes externas del riñón e incluso más allá, ocupando espacios libres alrededor del intestino. Hay autores que en sus estudios experimentales sobre la biología de otras especies del género Brachylaima citan la posibilidad de que en estas infestaciones masivas por esporocistos, la gónada del caracol pueda quedar asimismo afectada.

Los esporocistos se encuentran distribuidos de un modo apretado y fuertemente adheridos al órgano parasitado del Molusco, lo que dificulta enormemente la extracción completa de los mismos, pues apenas si es posible discernir donde acaba uno y empieza otro, consiguiéndose generalmente fragmentos de esporocistos de distintos tamaños.

B) EVOLUCION

Las infestaciones experimentales realizadas en Gasterópodos terrestres mediante huevos procedentes de adultos de Brachylaima ruminae n.sp. nos han permitido averiguar cuándo se produce la emisión de la primera cercaria, siempre en unas condiciones ambientales determinadas.

Tal y como se detalló ya con anterioridad en el apartado de receptividad de Gasterópodos, los ensayos de infestación realizados con aquellos Gasterópodos que posteriormente fueron mantenidos a la temperatura ambiente del Laboratorio (véase Tablas 1 y 2) mostraron unos resultados positivos muy dispares según fuera la época del año en que se había efectuado la infestación, es decir, dependiendo aparentemente de la temperatura a la que fueron sometidos los caracoles ensayados. Aquellos Gasterópodos ensayados en la época final de primavera y que resultaron ser positivos, emitieron las primeras cer-

carias a los 3 meses exactos desde la infestación, mientras que los Gasterópodos que fueron infestados de cara a épocas más frías y que asimismo dieron un resultado positivo en la emisión de cercarias, no emitieron cercaria alguna hasta los 5-5,5 meses a partir del momento de la infestación.

Estos resultados nos indican la importancia que presumiblemente tiene la temperatura del medio en que viven los caracoles en cuanto a la rapidez con que los esporocistos evolucionan y maduran hasta ser capaces de emitir cercarias, siendo este paso más rápido cuanto más elevada sea la temperatura.

En el caso de aquellos otros ejemplares de Rumina decollata procedentes de la isla de Formentera que fueron infestados y mantenidos a una temperatura constante de 16 ± 1 ºC, las primeras y la mayoría de emisiones de cercarias se dan entre los 3,5 y los 4 meses transcurridos desde la infestación. Los esporocistos, pues, son capaces de emitir cercarias a dicha temperatura al alcanzar dicha edad.

Respecto al fenómeno, apuntado ya al final del apartado de receptividad, consistente en el hecho de que esporocistos experimentales de edades comprendidas entre 9-10 meses aproximadamente, repletos de cercarias maduras, no emitan al medio externo más que un número escasísimo de cercarias, en modo completamente opuesto a lo que cabe detectar sucede con los individuos emisores recolectados en la Naturaleza, nos es por el momento totalmente inexplicable. Solamente en estudios futuros podremos obtener una información al respecto efectuando cortes histológicos de los caracoles infestados para conocer al detalle todos los estadíos evolutivos por los que pasan los esporocistos, e incluso dilucidar así también posibles generaciones de los mismos que pudiese presentar este Digénido en su ciclo biológico. De todos modos, cabe preguntarse al respecto y teniendo en cuenta la peculiar morfología ramificada de los esporocistos de Brachyláimidos en general, si en este grupo de Digénidos se presentan en realidad generaciones diferenciables de esporocistos y no sólo una generación de los mismos cuyo crecimiento y evolución siguiese simplemente múltiples procesos de gemación.

C) MORFOLOGIA

Los esporocistos estudiados, tanto procedentes de infestaciones natura-

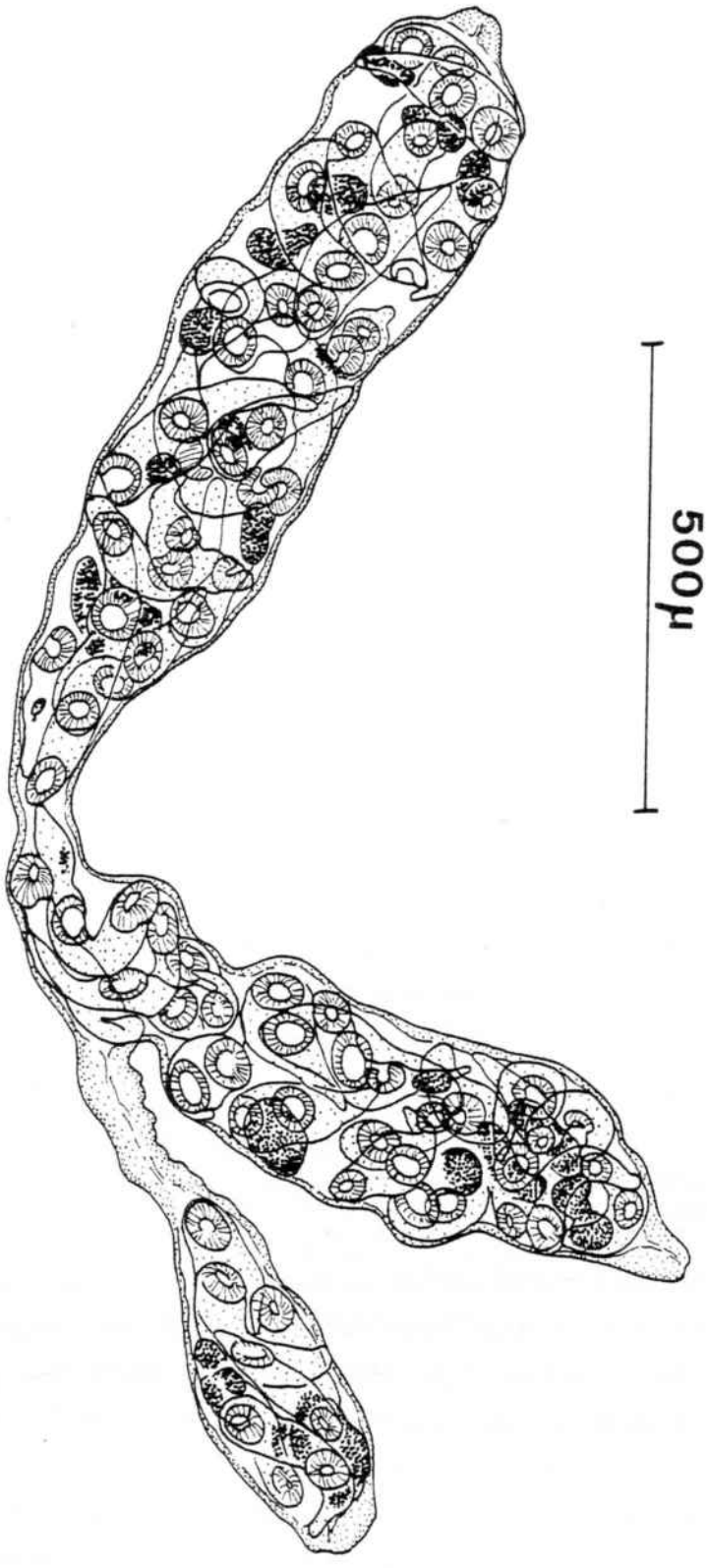


Fig. 24.- Brachylaima ruminae n. sp.: ramificaciones terminales de un esporocisto.

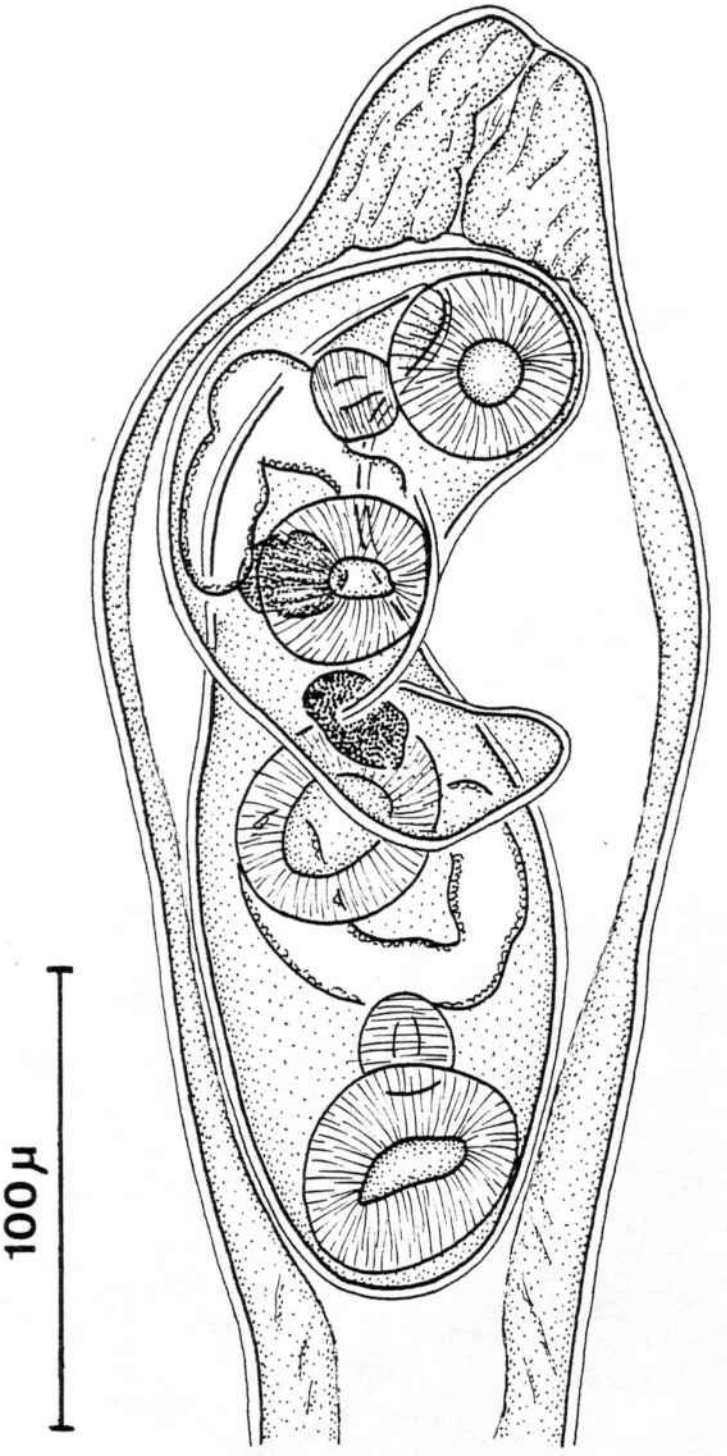


Fig. 25.- Brachylaima ruminae n. sp.: detalle de un extremo terminal de una ramificación de esporocisto, mostrando la "cámara de eyección"conteniendo un par de cercarias antes de ser expulsadas a través del poro de salida.

Fig. 26.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografía de un esporocisto ramificado procedente de Rumina decollata (Formentera). x 70.

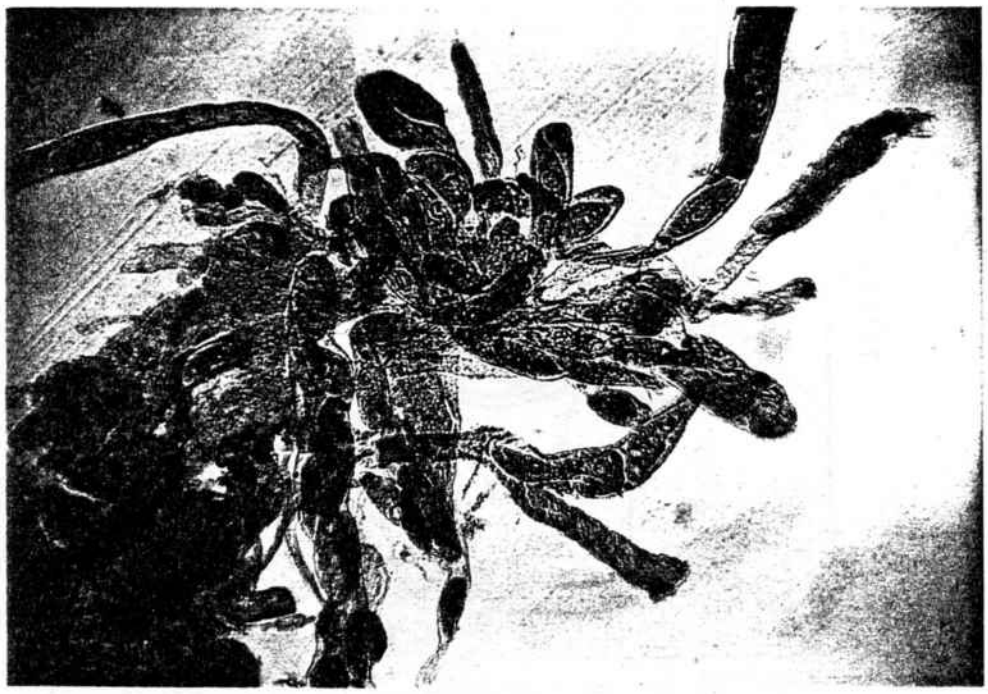


Fig. 27.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografía de otro esporocisto ramificado procedente de Rumina decollata (Formentera). x 54.

Fig. 28.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografía de un esporocisto ramificado procedente de Rumina decollata (Formentera). x 36.

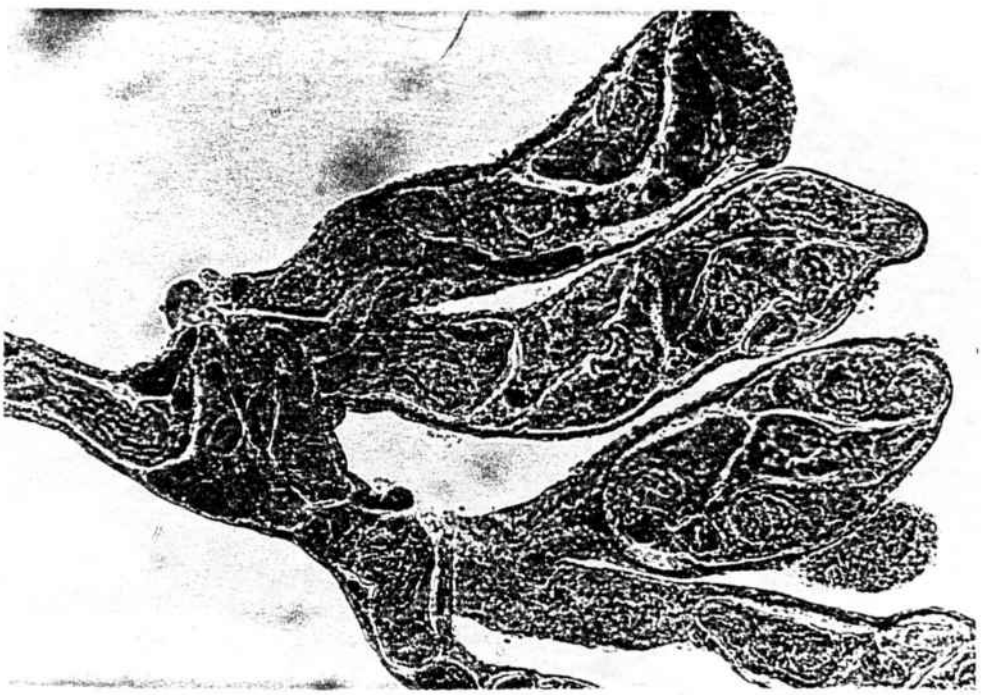


Fig. 29.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografía de un detalle de esporocisto de la figura anterior mostrando unas ramificaciones terminales. x 130.

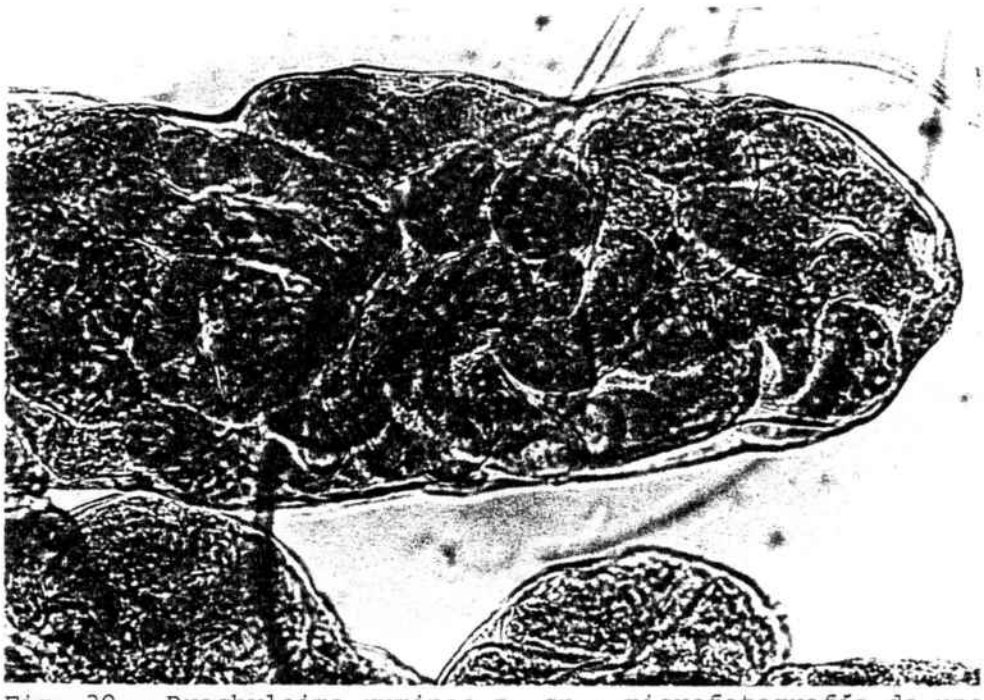


Fig. 30.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografía de una ramificación terminal de un esporocisto procedente de Rumina decollata (Formentera), conteniendo muchas cercarias. x 182.

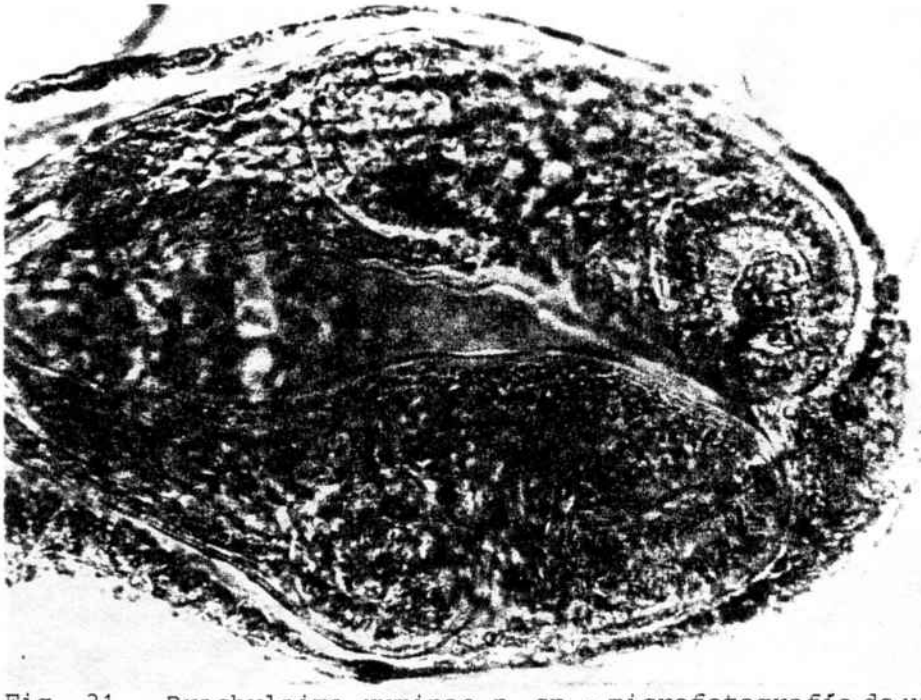


Fig. 31.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografía de un extremo terminal de una ramificación de esporocisto procedente de Rumina decollata (Formentera) mostrando la "cámara de eyección" con dos cercarias dentro. x 525.

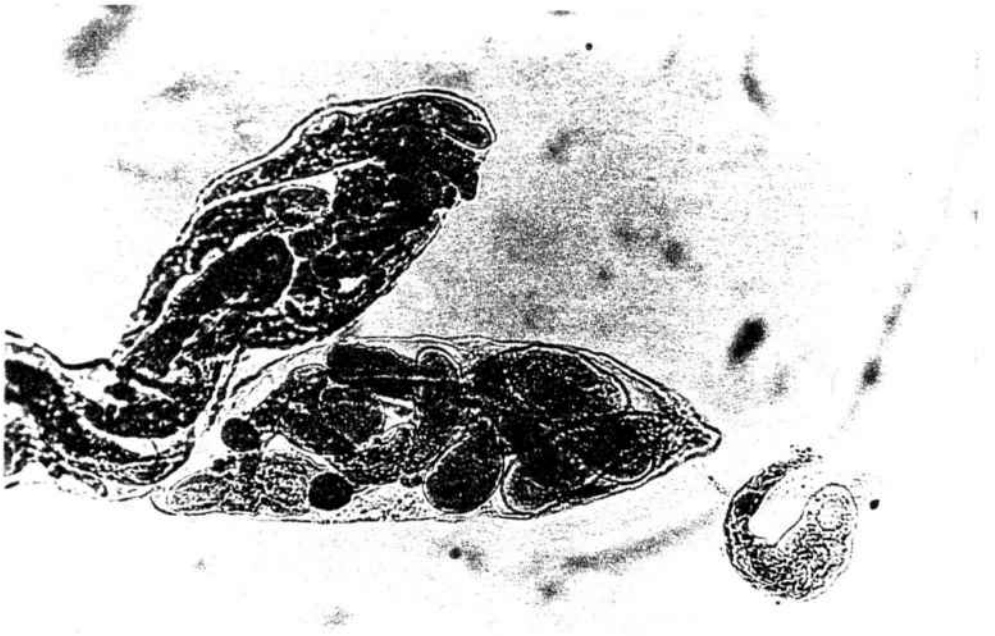


Fig. 32.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografía de ramificaciones terminales de otro esporocisto procedente de Rumina decollata (Formentera). x 130.

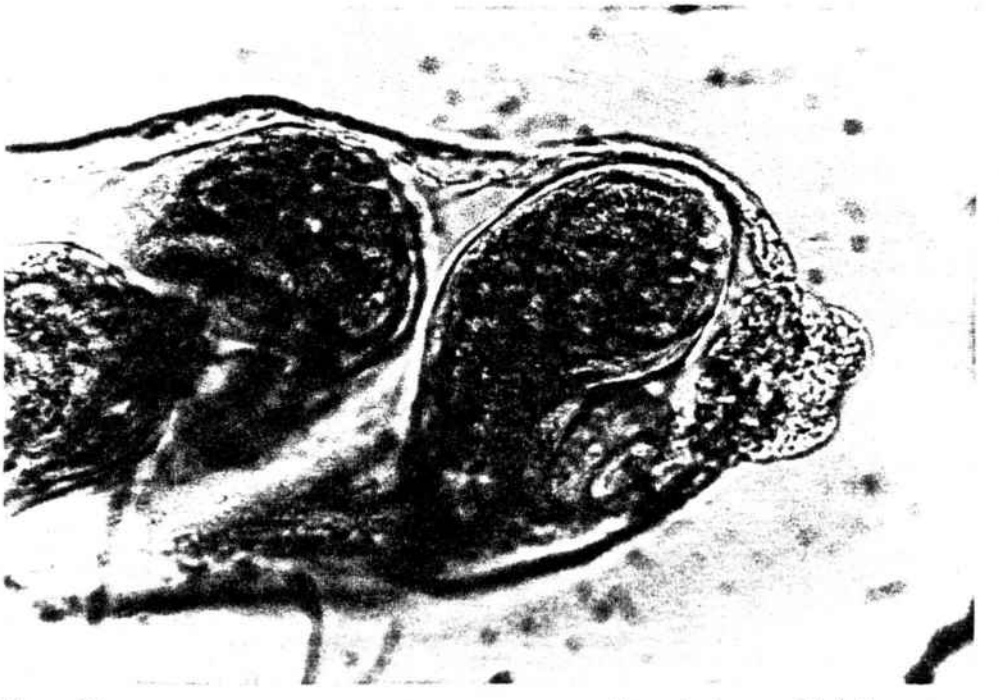


Fig. 33.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografía de un extremo terminal de una ramificación de esporocisto procedente de Rumina decollata (Formentera). x 525.

les como experimentales, y emisores de cercarias, presentan un aspecto sacciforme muy ramificado, alcanzando estas ramificaciones una mayor o menor longitud y presentando, asimismo, unos diámetros muy variables (45-334 µ). Su pared externa es extremadamente fina y transparente, lo que permite observar a través y así comprobar que casi todas las ramas del esporocisto contienen un elevado número de cercarias, observándose todo tipo de estadíos evolutivos, desde verdaderos primordios germinales hasta cercarias completamente desarrolladas y muy activas.

La emisión de cercarias maduras por los esporocistos tiene lugar a través de unos orificios o poros terminales que se sitúan en los extremos de las ramificaciones del mismo. Esta expulsión de las cercarias se consigue gracias a la acción de una especie de "cámara de eyección" situada justamente por delante del poro terminal correspondiente y separada a veces del resto de la ramificación por una estrangulación marcada y que probablemente actúe comprimiendo sus paredes, ligeramente engrosadas, para hacer presión sobre la cercaria que allí se sitúe de tal modo que la dirija hacia el orificio de salida.

3.1.1.2.4.- CERCARIAS

Se considerará en este apartado la morfología de las cercarias maduras, esto es, de cercarias recién emitidas, en todos sus aspectos. Asimismo, añadiremos aquí cuantos datos podemos aportar sobre la naturaleza de la emisión de dichas cercarias y su comportamiento en libertad.

A) MORFOLOGIA Y ANATOMIA

La cercaria de Brachylaima ruminae n. sp. pertenece al grupo de las cercarias de tipo microcerco (pero no acuática sino terrestre) caracterizado por la presencia de una cola rudimentaria reducida a un muñón caudal apenas separado del cuerpo por un ligero estrangulamiento.

El cuerpo de la cercaria es lanceolado y su cutícula aparentemente lisa, si bien a gran aumento es posible discernir, en los bordes laterales corpora-

les, la presencia de unas finísimas espinas distribuidas a partir del nivel anterior del acetábulo hacia la parte posterior del cuerpo, incluyendo también el muñón.

Las dos ventosas son circulares y subiguales, siendo la oral ligeramente más musculosa que la ventral. La ventosa oral es subterminal y ventral mientras que el acetábulo se localiza en una zona ligeramente post-ecuatorial. El gran número de cercarias estudiadas permitió encontrar algunos pocos ejemplares anormales que carecían de ventosa ventral.

El aparato digestivo está constituido por una faringe voluminosa y dos ciegos intestinales cortos que suelen terminar a nivel acetabular medio. En ejemplares fijados entre portaobjetos y cubreobjetos, sobre todo, es posible distinguir la presencia de una rudimentaria prefaringe y de un corto esófago.

En la región post-acetabular se aprecian claramente dos agrupaciones de células glandulares laterales. En nuestro caso hemos podido distinguir la presencia de 6 células glandulares en cada uno de estos grupos, cuyos canales glandulares se dirigen hacia la parte apical, lateralmente y de un modo más o menos paralelo a las paredes corporales, desembocando en la región anterior de la abertura oral.

La cercaria presenta un primordio genital de aspecto granuloso y que se sitúa en la parte posterior del cuerpo, a nivel medio entre acetábulo y muñón y localizándose antes de la bifurcación de los canales excretores principales.

Las dimensiones de estas cercarias tanto in vivo como fijadas y montadas in toto son debidamente expuestas en la Tabla 3.

B) APARATO EXCRETOR

El aparato excretor de la cercaria de Brachylaima ruminae n.sp. es de tipo "stenostoma". Consta de una vesícula excretora de estructura más o menos piriforme en la que desembocan dos canales colectores principales, en los cuales pueden verse batir a los cilios vibrátiles sin dificultad. La proyección del excretor al exterior se realiza mediante un corto canal posterior que se bifurca a nivel medio del muñón caudal, desembocando ambas bifurcaciones simétricamente cerca de su extremo final. El resto del aparato excretor es de

	Fijadas entre porta y cubreobjetos n=73			in vivo n=6		
	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	210-335	255	30,8	410-547	486	56
Anch. máx.	79-157	112	12,6	155-198	178	16,8
Vent. oral	52-67/47-62	59/56	2,7/3,1	75-93/72-90	86/79	8,2/7,3
Acetábulo	46-61/39-58	52/49	3,3/3,2	75-93/75-90	85/82	7,7/7
Rel. VO/VV	1,07-1,58	1,31	0,12	0,91-1,04	0,97	0,05
Faringe	14-24/18-35	18/26	2,6/3,1	32-47/25-39	41/33	5,5/5,4
Prim. genit.	29-60/15-29	48/20	7,2/3,3	-	-	-
Dist. VO-VV	45-109	65	12,3	90-173	145	29,3
Ap. caudal (l.x a.b.)	9-23/11-26	14/19	2,9/2,9	32-43/47-54	38/50	4,5/3,3

Tabla 3.- Brachylaima ruminae n. sp.: dimensiones en µ de cercarias emitidas por ejemplares de Rumina decollata procedentes del enclave de Ca'n Campanich (isla de Formentera). Apéndice caudal: l.x a.b. = longitud x anchura base.

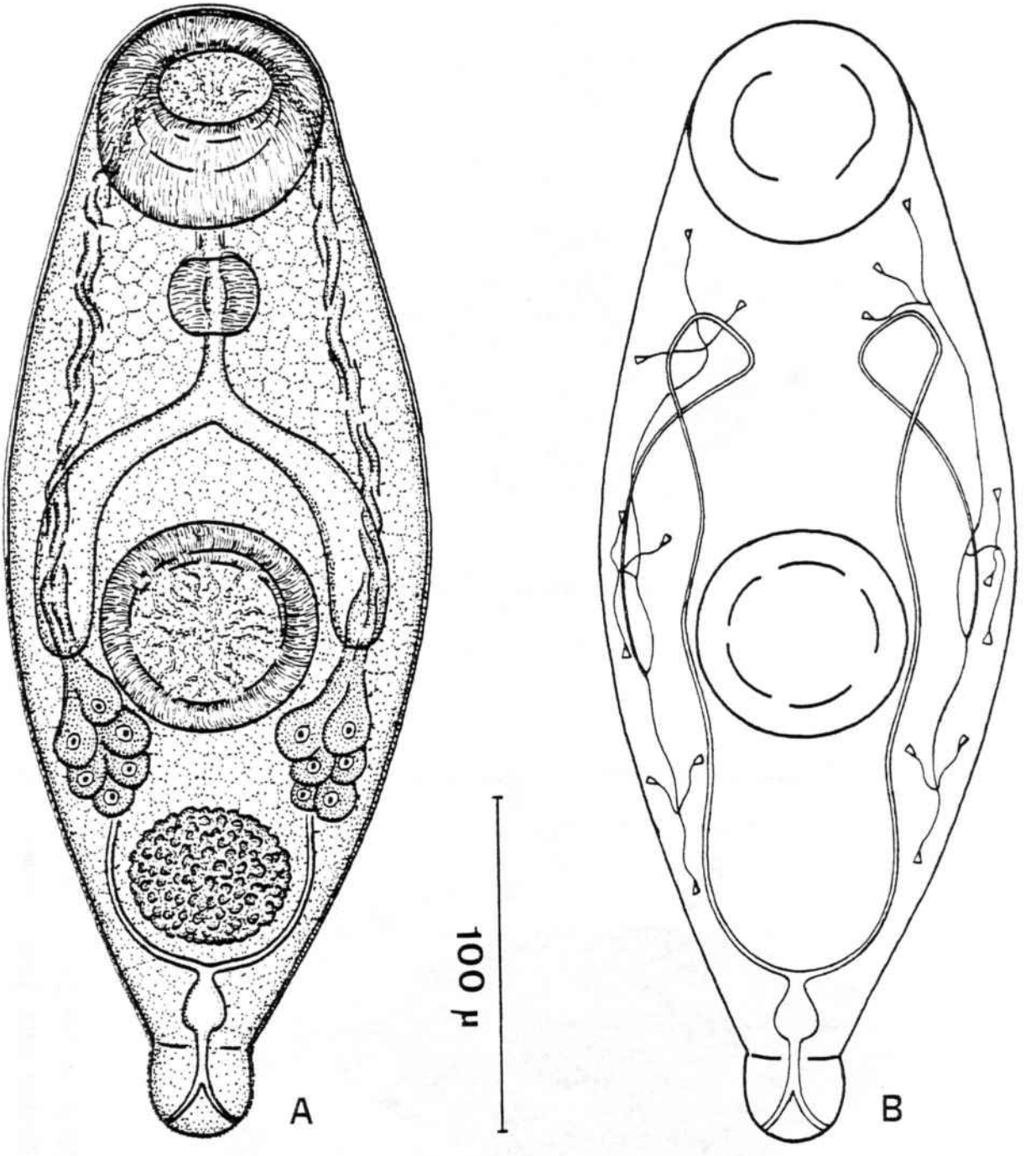


Fig. 34.- Brachylaima ruminae n. sp.: cercaria: A) morfología general en visión ventral; B) morfología del aparato excretor.

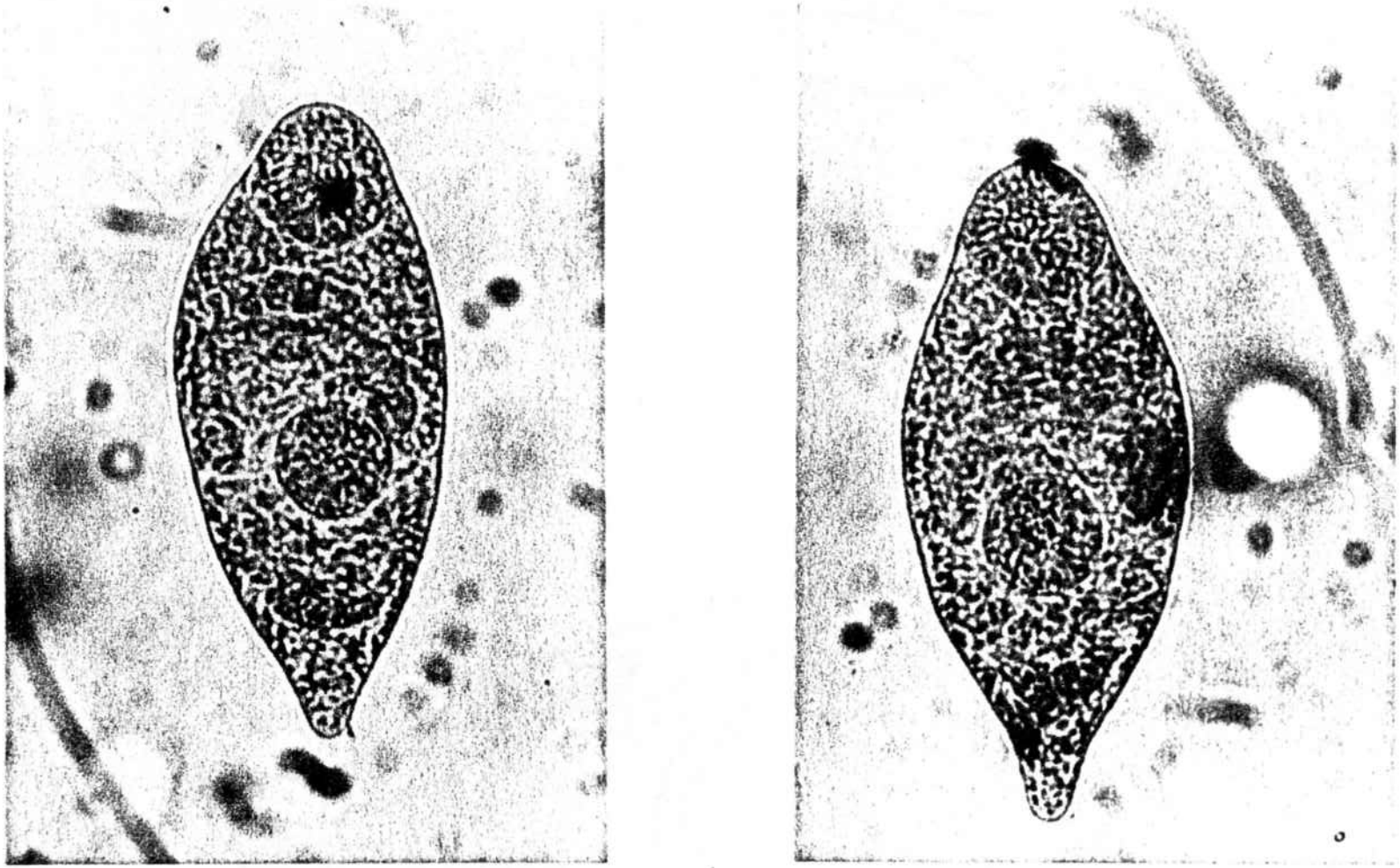


Fig. 35.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografías de dos cercarias maduras recién emitidas por Rumina decollata (Formentera). x 324.

difícil observación en la cercaria debido a la opacidad de su parénquima. El camino ascendente y descendente de los canales colectores principales se hace bastante discernible, pero su continuación es difícil de reconstruir. En nuestro caso, hemos podido contar hasta 18 células flamígeras, distribuyéndose según la siguiente fórmula:

$$2\ ((3 + 3) + (3))$$

No cabe desechar, sin embargo, la posibilidad de que alguna otra célula flamígera haya podido pasar desapercibida. De todos modos la fórmula anterior se corresponde perfectamente a las conocidas en cercarias de otras especies de Brachylaimidae.

C) QUETOTAXIA

La cercaria de Brachylaima ruminae n. sp. presenta una quetotaxia, o distribución de los sensores, que se caracteriza principalmente por su sencillez. Cabe observar que las papilas o sensores se concentran, en su gran mayoría, sobre las dos ventosas, siendo muy escaso el número de papilas somáticas laterales y casi nulas las papilas ventrales y dorsales.

La quetotaxia puede establecerse concretamente del siguiente modo:

a) Región cefálica

Papilas de la boca por cada hemicuerpo (50 cercarias examinadas)

C_I = $2C_IV$ en entorno bucal + $1C_IL$ + $1C_ID$

C_{II} = 10 papilas dispuestas regularmente alrededor de la boca

C_{III}= $5C_{III}V$ + $6C_{III}L$ + $11C_{III}D$ (10 + 1D)

Papilas de la región anterior (papilas del estilete según RICHARD, 1971) (27 cercarias examinadas)

H(=St) = aproximadamente 18 papilas

b) Cuerpo, papilas por cada hemicuerpo (50 cercarias examinadas)

A_I = 1 ó $2A_I$

A_{II} = 1 ó $2A_{II}^{L}$

A_{III}= $1A_{III}^{L}$

M_{I} = $3M_{I}^{L}$

P_{I} = (a veces $1P_{I}^{L}$)

P_{II} = $1P_{II}^{L}$

P_{III}= $4P_{III}^{L}$

c) Acetábulo (50 cercarias estudiadas)

S_{I} = $6S_{I}$

S_{II} = $6S_{II}$

S_{III}= 3 ó $4S_{III}$

d) Cola (50 cercarias examinadas)

U = 0

Sobre un total de 50 cercarias de Brachylaima ruminae n. sp. estudiadas nos ha sido posible comprobar cuales son las papilas o conjunto de papilas que aparecen con más constancia.

Las papilas situadas en el acetábulo y en los bordes laterales del cuerpo son las que presentan una distribución y número más constante, aunque estas últimas pueden presentarse de forma asimétrica con respecto a cada hemicuerpo. En cambio, la distribución de las papilas en la región cefálica varía en una proporción algo mayor que las anteriores, debido quizás al gran número de papilas que sobre la ventosa oral se sitúan.

Para que quede de un modo claro y detallado esta variabilidad intraespecífica de la distribución de las papilas sensoriales de la cercaria de Brachylaima ruminae n. sp., hemos elaborado a modo de tabla (véase Tabla 4) todas las posibles distribuciones de los sensores que se pueden presentar sobre el total de 50 cercarias estudiadas, en los distintos niveles del cuerpo de la cercaria.

D) EMISION

El lugar concreto de emisión de cercarias al medio externo en el Gaste-

A

Niv. / N	A_I	A_{II}	A_{III}	M_I	P_I	P_{II}	P_{III}	U
0 - 0	-	-	12	-	30	10	-	50
0 - 1	1	6	19	-	14	16	-	-
0 - 2	-	1	-	-	-	1	-	-
1 - 1	11	15	16	-	6	18	-	-
1 - 2	18	17	2	-	-	4	-	-
1 - 3	1	1	-	-	-	-	-	-
2 - 2	16	9	1	-	-	1	-	-
2 - 3	3	1	-	8	-	-	1	-
3 - 3	-	-	-	31	-	-	5	-
3 - 4	-	-	-	9	-	-	10	-
3 - 5	-	-	-	-	-	-	1	-
4 - 2	-	-	-	1	-	-	1	-
4 - 4	-	-	-	1	-	-	18	-
4 - 5	-	-	-	-	-	-	13	-
5 - 5	-	-	-	-	-	-	1	-
n	50	50	50	50	50	50	50	50

B

Niv. / N	C_I	C_{II}
2 - 2	1	-
2 - 4	1	-
3 - 3	3	-
4 - 3	6	-
4 - 4	37	-
5 - 4	2	-
8 - 10	-	2
9 - 9	-	5
9 - 10	-	18
10 - 10	-	21
11 - 10	-	4
n	50	50

C

Niv. / N	C_{III} (V+L)	C_{III} (D)
1 - 1	-	50
12	1	-
15	1	-
16	1	-
17	11	-
18	10	-
19	8	-
20	9	-
21	6	-
22	2	-
23	1	-
n	50	50

D

Niv. / N	S_I	S_{II}	S_{III}
2	-	-	5
3	-	-	21
4	-	-	22
5	-	-	2
6	50	46	-
7	-	4	-
n	50	50	50

E

Niv. / N	H(=St)
6	3
7	2
8	4
9	6
10	6
11	2
12	1
13	1
14	1
17	1
n	27

Tabla 4.- Brachylaima ruminae n. sp.: variabilidad de la quetotaxia de la cercaria (Niv. = nivel o grupo de papilas, N = nº de papilas, n = nº total de cercarias examinadas): A) Cuerpo (N = nº de papilas laterales en ambos hemicuerpos); B) Región cefálica (N = nº de papilas totales en ambos hemicuerpos); C) Región cefálica (N = nº de papilas por hemicuerpo en el caso de las ventrales + laterales y en ambos hemicuerpos en el de las dorsales); D) Acetábulo (N = nº de papilas totales); E) Región del "estilete" (N = nº aproximado de papilas).

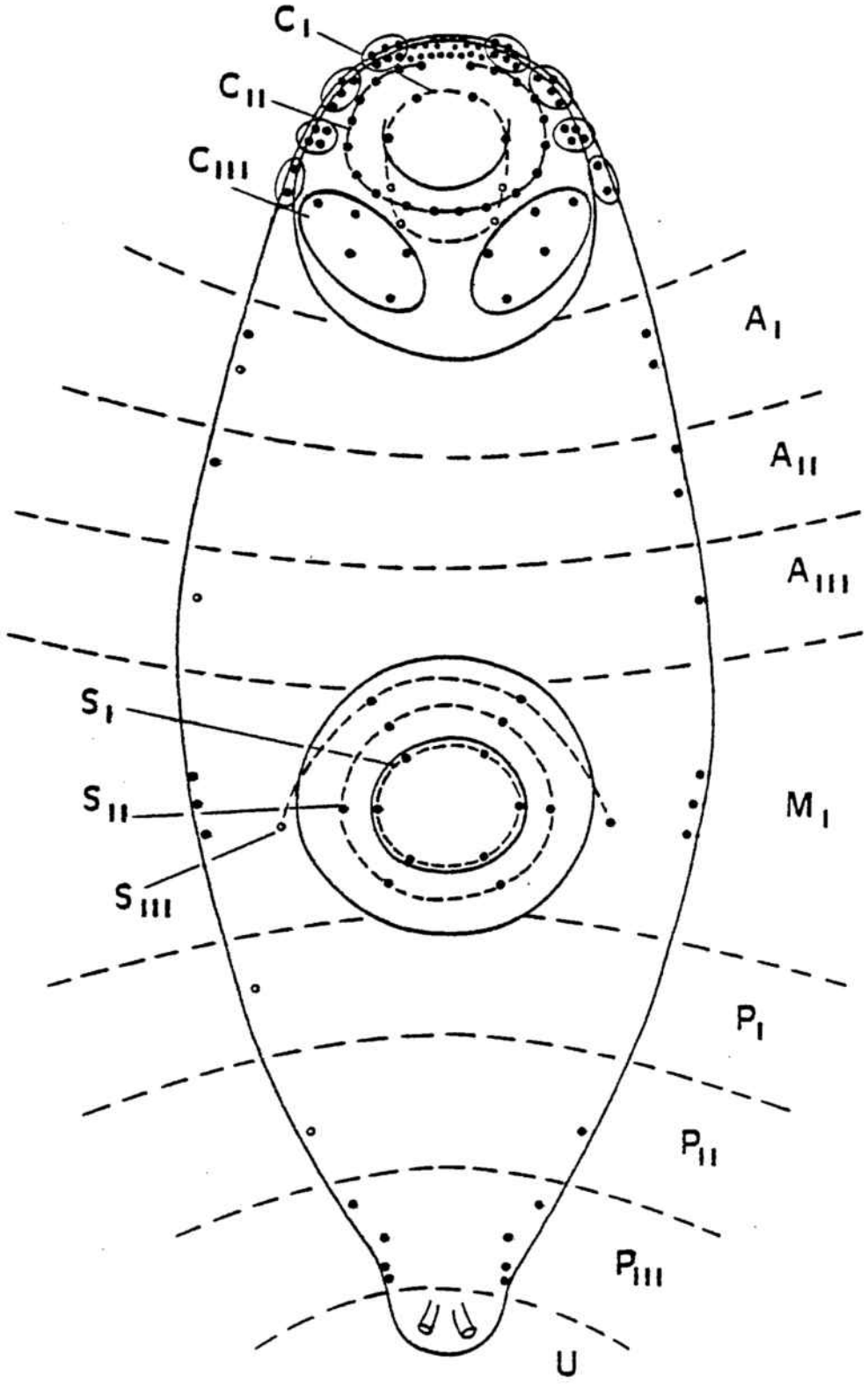


Fig. 36.- Brachylaima ruminae n. sp.: quetotaxia hipotética de la cercaria en visión ventral.

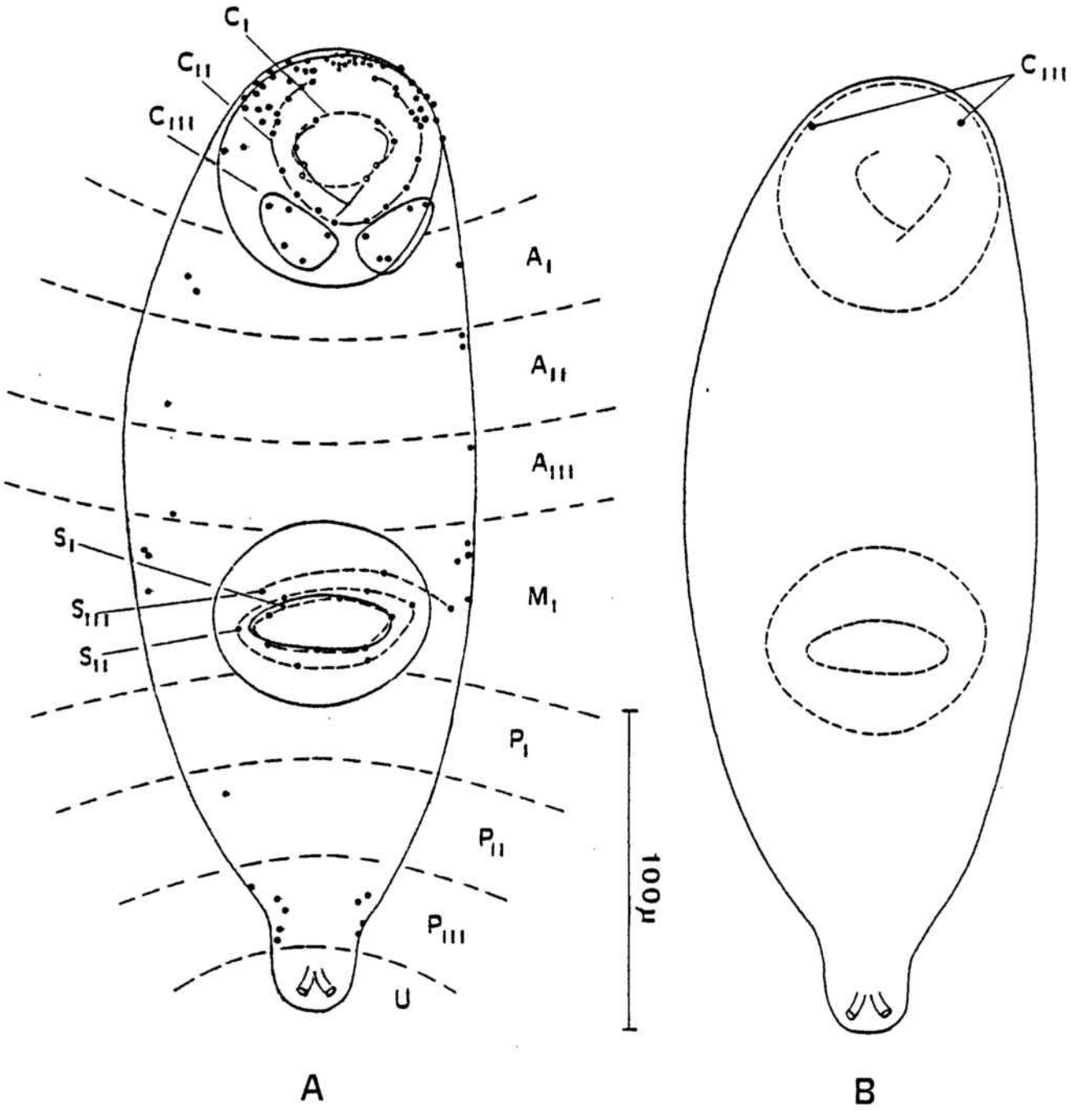


Fig. 37.- Brachylaima ruminae n. sp.: quetotaxia de la cercaria: A) visión ventral de una cercaria; B) visión dorsal del mismo ejemplar

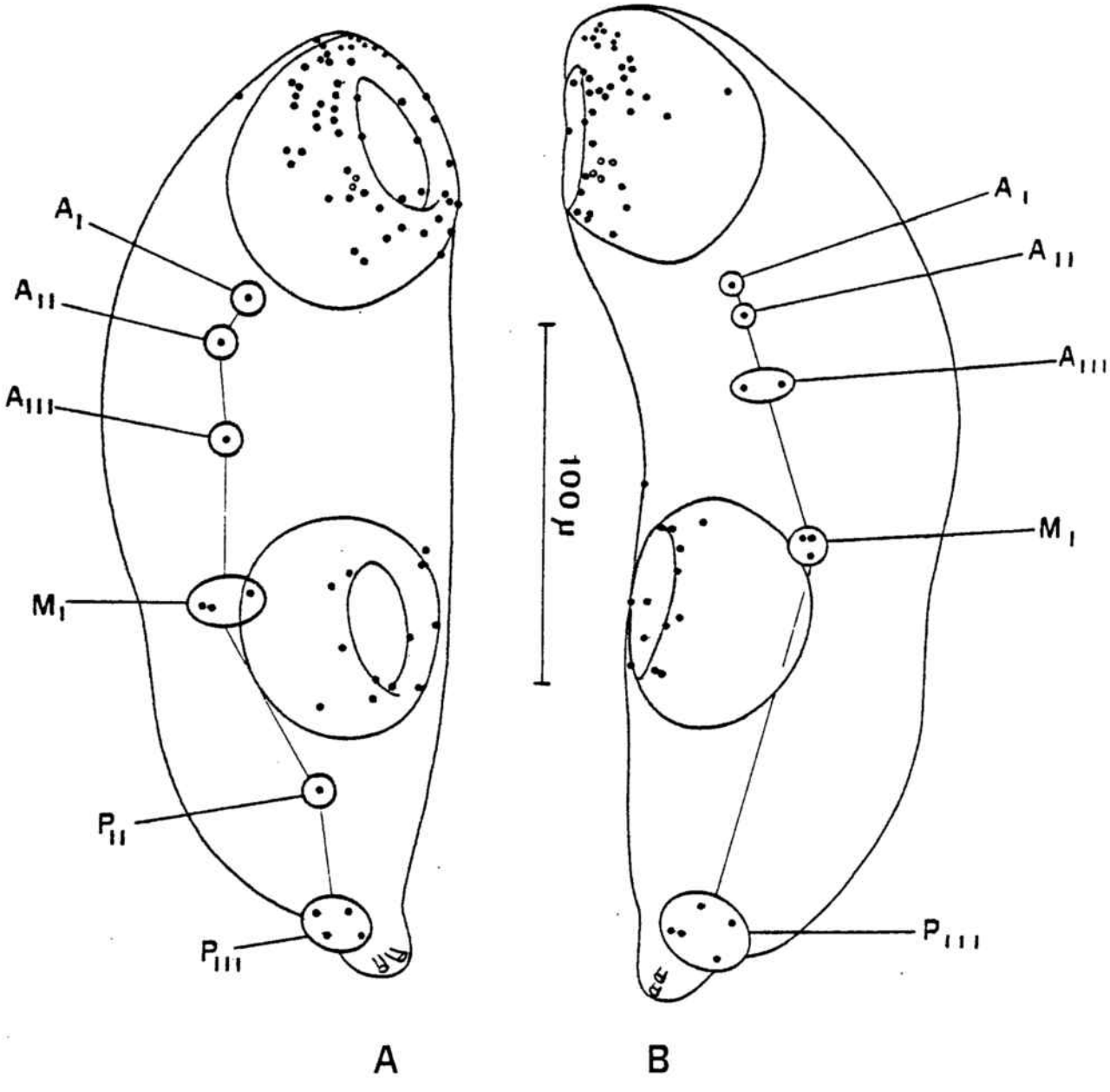


Fig. 38.- Brachylaima ruminae n. sp.: quetotaxia de la cercaria: A) visión lateral de una cercaria; B) visión lateral de otro ejemplar.

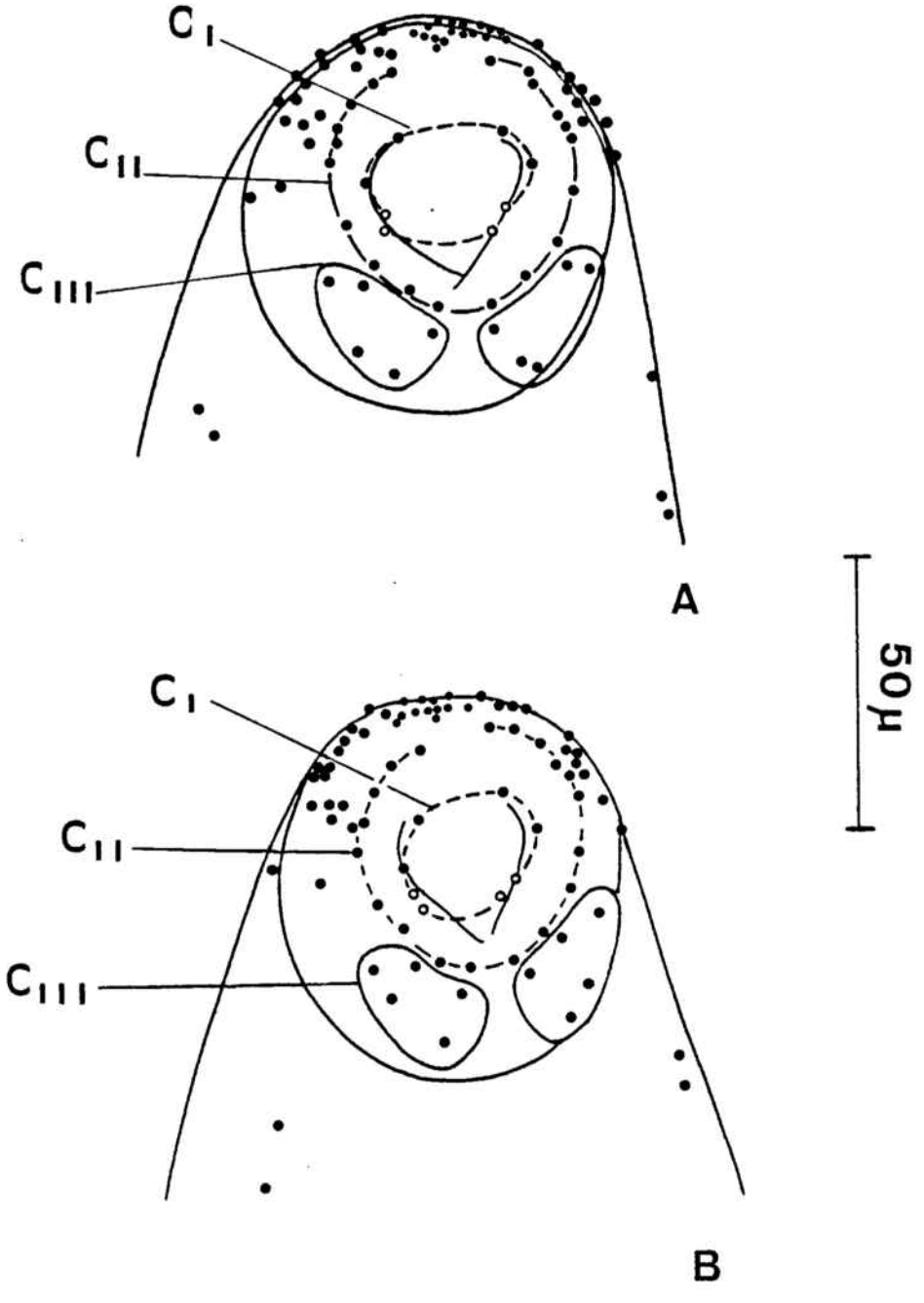


Fig. 39.- Brachylaima ruminae n. sp.: quetotaxia de la cercaria: A) visión ventral de la región cefálica de una cercaria; B) visión ventral de la región cefálica de otro ejemplar.

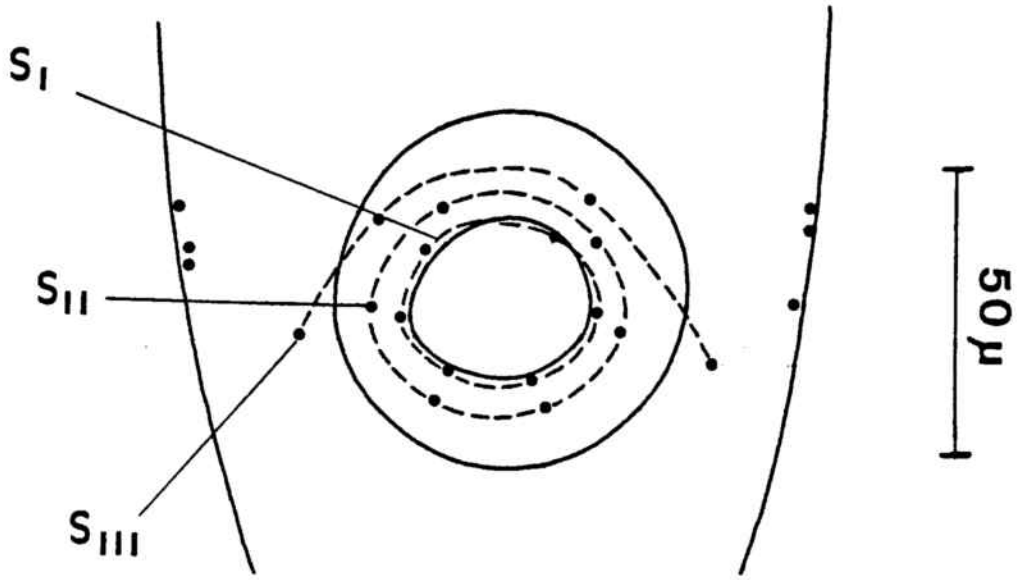


Fig. 40.- Brachylaima ruminae n. sp.: quetotaxia de la región acetabular de una cercaria en visión ventral.

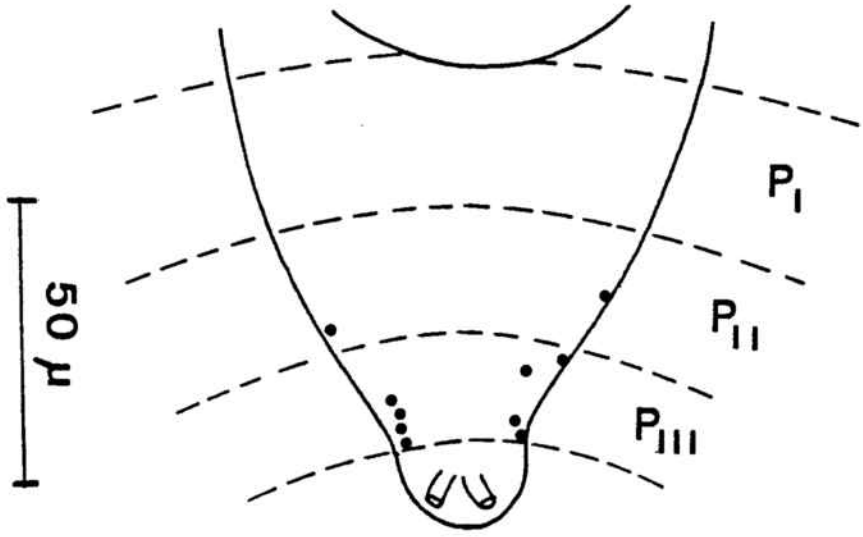


Fig. 41.- Brachylaima ruminae n. sp.: quetotaxia de la región posterior de una cercaria en visión ventral.

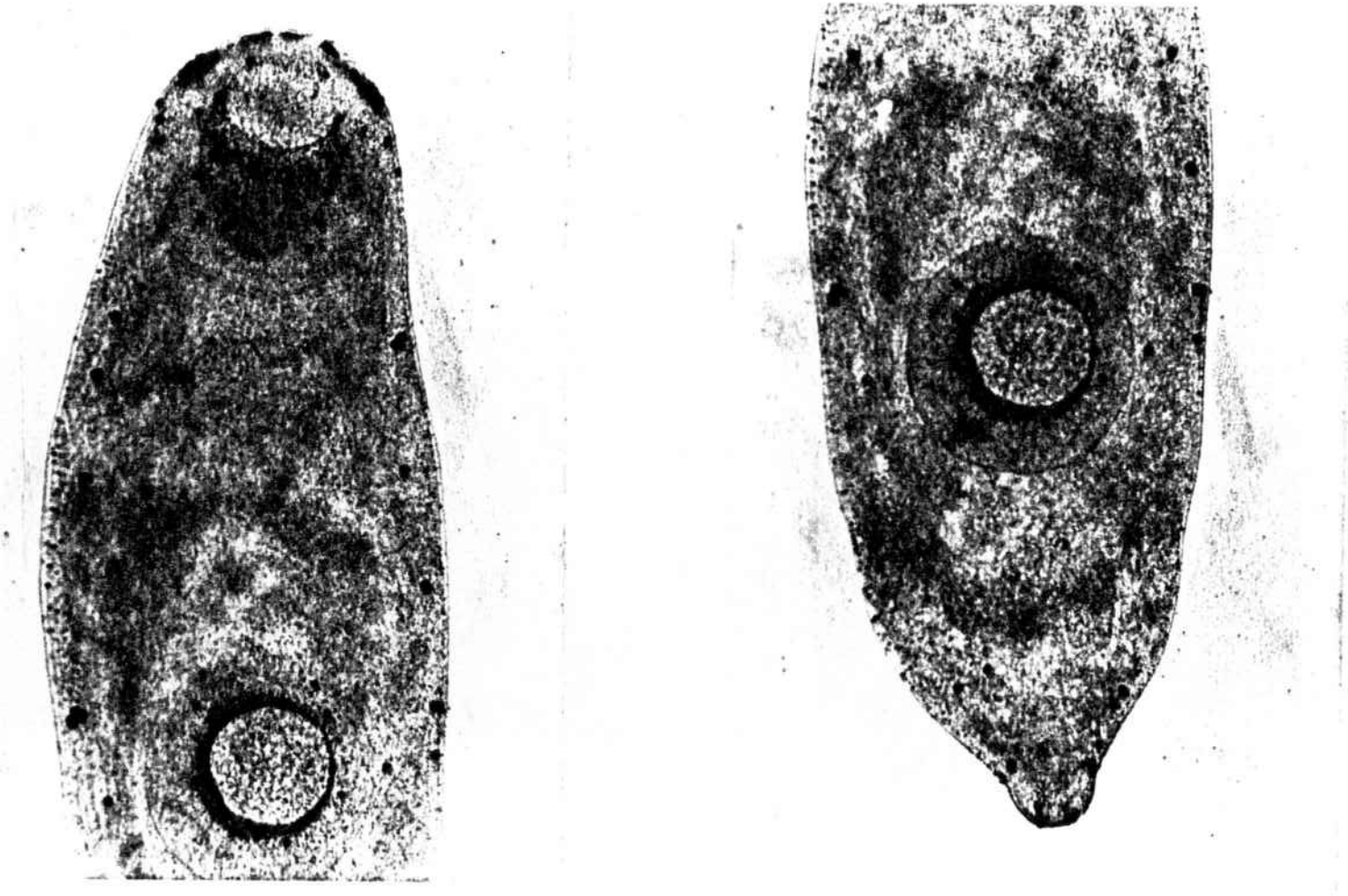


Fig. 42, 43.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografías de una misma cercaria mostrando en conjunto la quetotaxia completa en visión ventral. x 536.

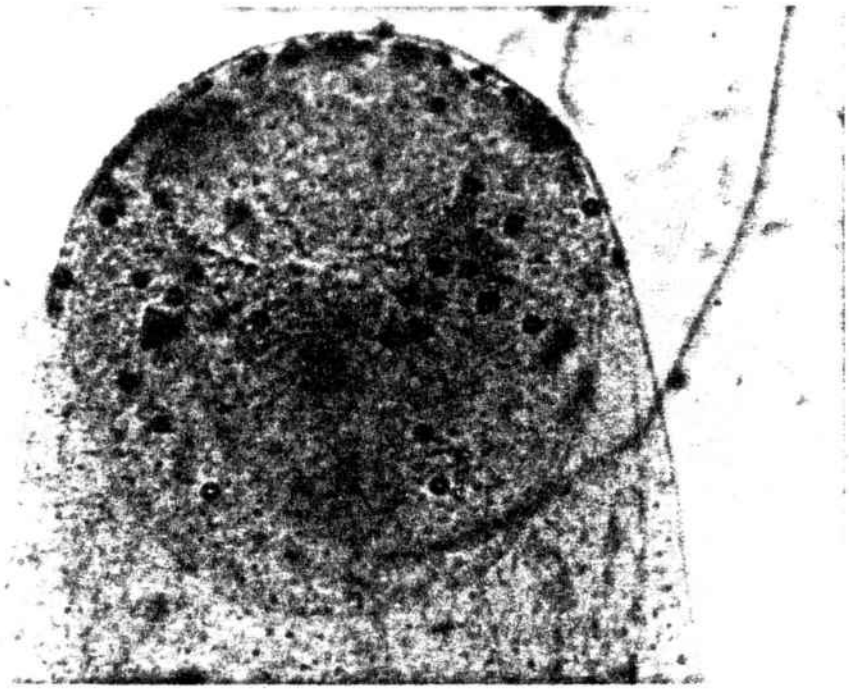


Fig. 44.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografía de una cercaria mostrando la quetotaxia de la región cefálica en visión ventral. x 1026.

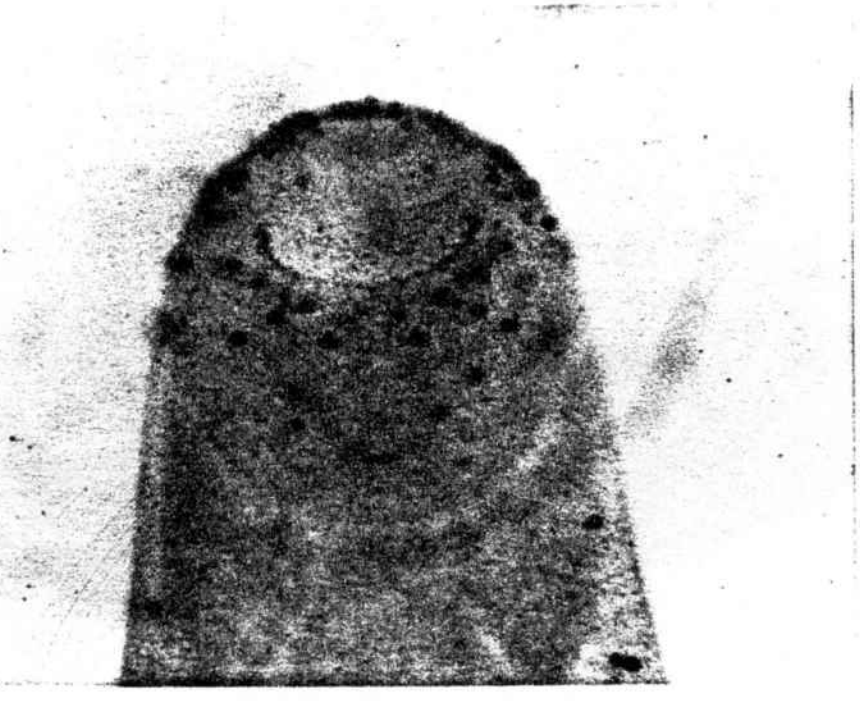


Fig. 45.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografía de otra cercaria mostrando la quetotaxia de la región cefálica en visión ventral. x 770.

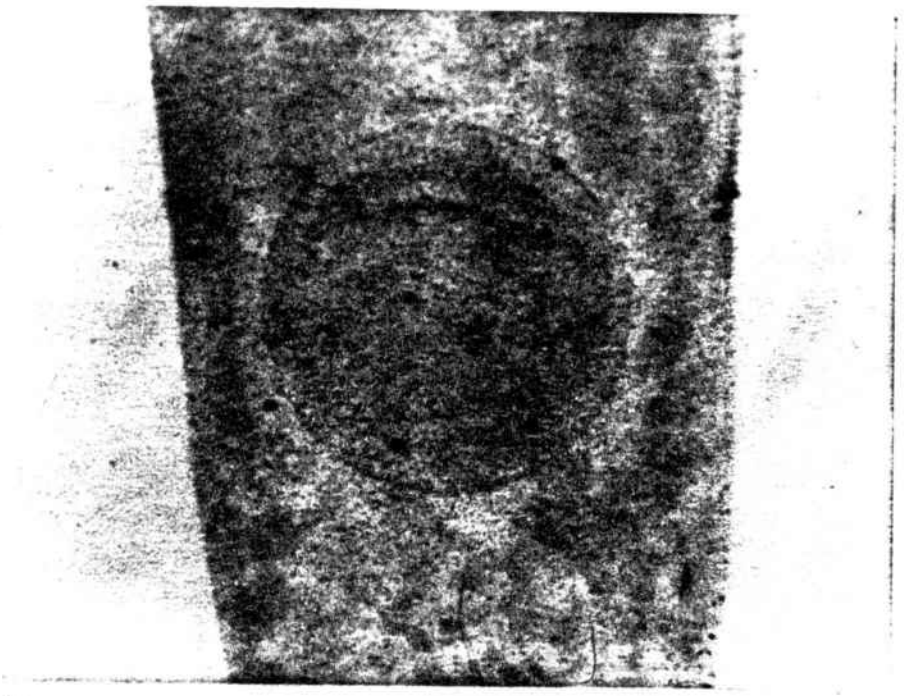


Fig. 46.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografía de una cercaria mostrando la quetotaxia de la región acetabular en visión ventral. x 770.

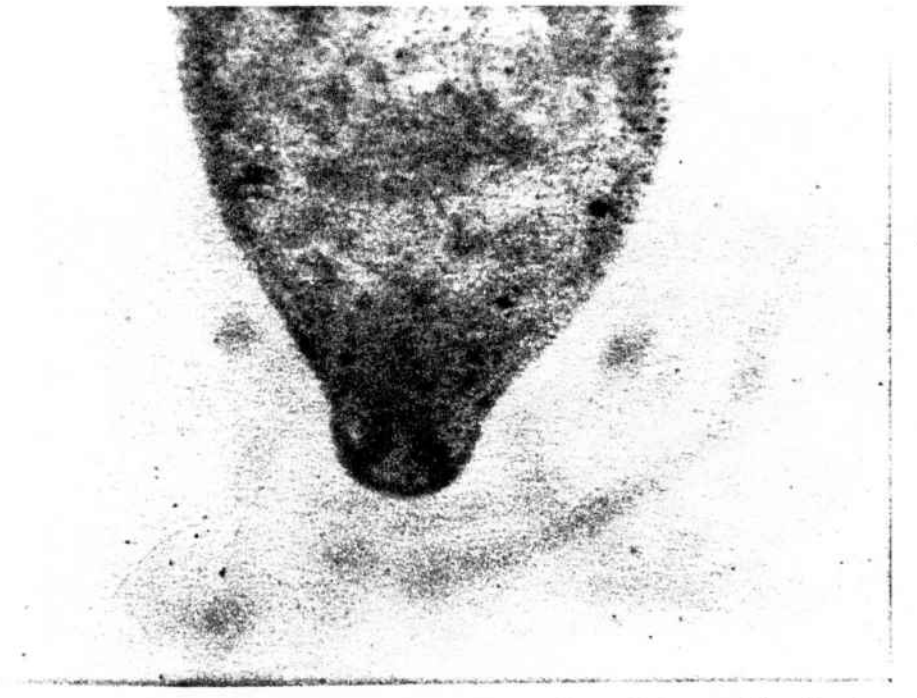


Fig. 47.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografía de la misma cercaria mostrando la quetotaxia de la región caudal en visión ventral. x 770.

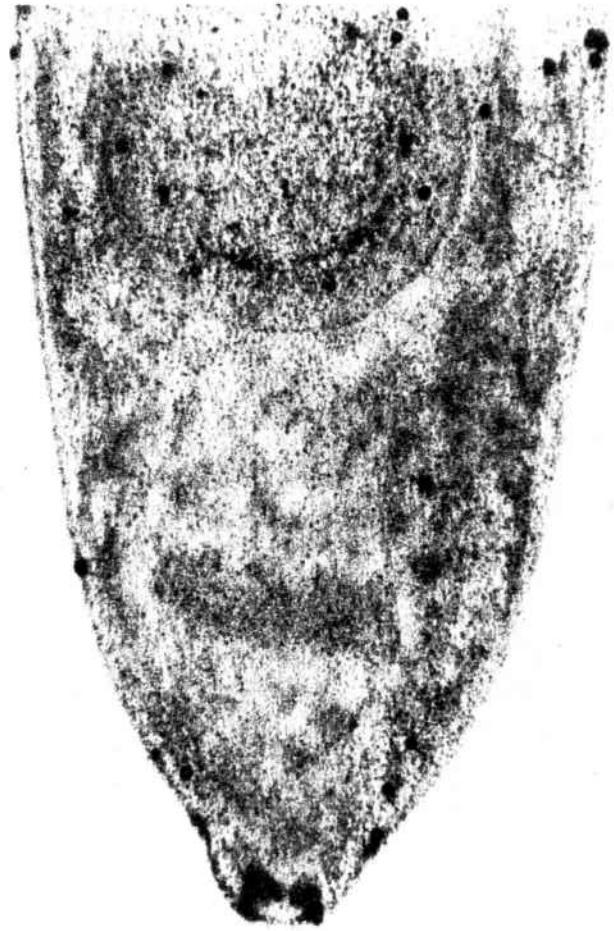


Fig. 48, 49.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografías de dos cercarias mostrando respectivamente las quetotaxias de la región cefálica en visión dorsal y de la región acetabular - caudal en visión ventral. x 770.

rópodo primer hospedador es difícil de distinguir bajo la lupa binocular. Sin embargo, la presencia de un elevado número de cercarias en el pneumostoma hace suponer sin lugar a duda que éste debe ser el punto de conexión de las cercarias con el exterior.

En cuanto al camino seguido por las cercarias desde que salen del esporocisto hasta que alcanzan el pneumostoma sólo nos cabe efectuar suposiciones acerca de cuál podría ser el más probable, debido a que no se ha efectuado hasta la fecha cortes histológicos de caracoles emisores de cercarias de Brachylaima ruminae n.sp. que pudieran confirmar dichas hipótesis. Al respecto, cabe suponer dos posibles vías de salida de las cercarias al exterior. En una primera vía, la cercaria una vez fuera del esporocisto se dirigiría al intestino a través de los conductos glandulares del hepatopáncreas, por el que llegaría al ano, situado en el pneumostoma, proyectándose de esta manera al exterior. Una segunda posibilidad consistiría en que la cercaria no entraría en los conductos glandulares sino que directamente a través de la cavidad paleal alcanzaría el orificio respiratorio o pneumostoma. Dado que en nuestro caso no han aparecido nunca cercarias en los excrementos del caracol nos permite pensar que sería presumiblemente la segunda vía de salida expuesta, directamente a través de la cavidad paleal, la que tendría lugar.

Sobre la capacidad de emisión de cercarias por parte de los caracoles albergantes de esporocistos, los ensayos efectuados hasta la fecha en el Laboratorio muestran una variabilidad individual muy amplia, que se halla actualmente en estudio por parte de GRACENEA (1980 y Tesis Doctoral en realización). Sin embargo, sí podemos añadir datos concretos sobre la duración de la capacidad emisora mostrada por distintos individuos de Rumina decollata mantenidos en cautividad. Así, individuos recolectados en Formentera y que mostraron ser emisores inmediatamente tras la recolección, mantuvieron su capacidad emisora hasta la fecha de su muerte en el Laboratorio, habiendo vivido la mayoría de los mismos entre 7 y 12 meses y habiendo llegado un individuo determinado incluso hasta los 19 meses.

Formando parte del campo de investigación que sobre la cronobiología de emisión cercariana de Digénidos de la familia Brachylaimidae se está llevando a cabo en el Laboratorio, se ha efectuado hasta la fecha una serie de ensayos cronobiológicos sobre la emisión de cercarias de Brachylaima ruminae n.

sp. por parte de los Gasterópodos emisores de la especie Rumina decollata. Habida cuenta de la gran envergadura de este campo experimental además de que éste constituye tema de Tesis de otro miembro del Departamento nos limitaremos a resumir brevemente los resultados a los que se ha llegado en las experiencias realizadas hasta el momento con individuos de Rumina decollata emisores de cercarias del Digénido en cuestión. Para una mayor información sobre el tema remitimos al lector a los trabajos realizados por GRACENEA (1980); MAS-COMA, MONTOLIU & GRACENEA (1980) y GRACENEA, MONTOLIU & MAS-COMA (1981). En estos trabajos se llega a las siguientes conclusiones:

- la emisión no parece estar directamente relacionada con la luz o la oscuridad. Sin embargo, los pequeños picos detectados a la entrada de toda fase de oscuridad parecen estar relacionados con la estimulación de la actividad de los Pulmonados en la misma;

- la temperatura no parece guardar relación directa con la liberación de cercarias por parte de los esporocistos, pero sí debe influir a través de los requerimientos de los Gasterópodos (intérvalos óptimos de temperatura para las especies hospedadoras). No cabe deducir por el momento la probable influencia de la temperatura sobre la capacidad de los procesos de producción y maduración cercariana dentro de los esporocistos, pero es indudable que su influencia existe por cuanto que a temperaturas superiores los Gasterópodos experimentalmente infestados con huevos tardan menos tiempo en emitir las primeras cercarias, por lo que los procesos anteriores se deben ver acelerados;

- la duración de una emisión contínua depende de la disponibilidad de agua exterior como factor imprescindible, de las dimensiones y número de esporocistos dentro de los individuos emisores y de la intensidad del pico en las primeras 12 horas. El hecho de que tras este pico el número de cercarias decrezca gradualmente hasta la total extinción significa, o bien que la velocidad de emisión es mayor que la velocidad de producción y maduración de cercarias dentro de los espo-

cistos, o bien que éstos detienen dichos procesos durante las fases de emisión;

- la naturaleza de toda fase de emisión viene determinada por la duración del intérvalo previo de no emisión y la duración de la última fase de emisión:
  - la duración del intérvalo de no emisión entre dos fases de emergencia está claramente relacionada con la intensidad del pico máximo del número de cercarias emitidas en las primeras 12 horas de la nueva fase de emisión, lo cual significa que durante dicho intérvalo el esporocisto se dedica a producir cercarias y a almacenarlas a la espera de emitirlas;
  - toda fase de emisión representa una descarga de cercarias y el consiguiente descenso del número de las mismas en el interior de los esporocistos, de tal modo que según la duración de la fase de emisión se precisará de un intérvalo subsiguiente de no emisión, mayor o menor, para alcanzar la total recuperación del esporocisto, hasta hallarse de nuevo completamente repleto de cercarias; la posterior fase de emisión se verá, por tanto, determinada por el momento en que ella misma se inicie, al establecerse entonces el final del intérvalo previo de no emisión (comienzo de la emisión en las condiciones de recuperación en las que en aquel momento se hallan los esporocistos);
- este tipo de emisión sigue un patrón cronobiológico nuevo, diferente a todos los hasta ahora conocidos en las cercarias acuáticas (véase ERASMUS, 1972; THERON, 1975; COMBES & THERON, 1977). Representa una indudable adaptación al medio terrestre y a la naturaleza de los segundos hospedadores intermediarios (otros caracoles terrestres). El único factor sincronizador parece ser la presencia de agua, permitiendo la viabilidad de la fase cercariana de vida libre y estimulando la actividad de los Pulmonados. La irregularidad de este rit-

mo infradiano debe estar pues relacionada fundamentalmente con la secuencia de lluvias a lo largo del año.

E) COMPORTAMIENTO EN LIBERTAD

En condiciones experimentales puede observarse el movimiento de las cercarias recién emitidas, tanto sobre un papel de filtro embebido en agua como sobre el fondo de una cápsula de Petri con una fina película de agua natural. Las cercarias se desplazan sobre el sustrato por movimientos de reptación. Esquemáticamente puede describirse este movimiento del siguiente modo: fijado el acetábulo al sustrato, la cercaria extiende la parte anterior del cuerpo hasta fijar la ventosa oral; luego libera el acetábulo y se contrae, fijándolo de nuevo junto a la ventosa oral, a la cual liberará y proyectará hacia adelante con una nueva extensión corporal.

La cercaria es capaz de efectuar estos movimientos más o menos rítmicos tanto en un medio fluído, como es el agua natural, como en un medio denso como es la segregación mucosa de los caracoles, aunque con mayor lentitud en este último.

Las cercarias de esta especie son bastante resistentes en el medio ambiente, superando, en película acuosa, la mayoría las 24 horas de vida en libertad sin mayores dificultades y sobrepasando muchas incluso las 48 horas de vida libre. Gracias a esta capacidad de supervivencia, las cercarias poseen un mayor número de probabilidades de poder alcanzar a un caracol que vaya a actuar como segundo hospedador intermediario.

Una vez liberadas las cercarias del caracol primer hospedador, éstas reptan por el sustrato hasta contactar con un caracol segundo hospedador intermediario en el que penetran por el orificio excretor que está situado en el pneumostoma. Al contrario de lo que nos es conocido sobre la vía seguida por las metacercarias renales, nada podemos decir al respecto sobre aquellas cuya localización la constituyen las glándulas pédeas. Cabe observar experimentalmente cómo las cercarias comienzan a desplazarse sobre el Gasterópodo en todas direcciones, alcanzando algunas el pneumostoma por el que penetran.

3.1.1.3.- EVOLUCION EN EL SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO

En esta segunda fase del ciclo se procederá a analizar la evolución seguida por el Digénido desde el momento de la entrada de la cercaria en el caracol hasta la consecución, en el mismo, del estadío de metacercaria infestante.

3.1.1.3.1.- RECEPTIVIDAD DE LOS GASTEROPODOS

El estudio del parasitismo de los caracoles terrestres por los segundos estadíos larvarios de Brachylaima ruminae n.sp. ha sido realizado tanto experimentalmente como con material obtenido directamente de la Naturaleza. Las especies de Gasterópodos estudiadas son debidamente consideradas a continuación.

A) POR INFESTACION NATURAL

La comprobación de parasitación por metacercarias en Gasterópodos terrestres de Formentera se ha llevado a cabo por disección. La problemática que se plantea en este punto es la de la imposibilidad de dilucidar a qué especie de Brachylaima pertenecen las metacercarias halladas. A ello cabe añadir además la bien conocida en general relativamente escasa especificidad que muestran las especies de Brachylaima a nivel de segundo hospedador intermediario. Ante estos hechos no nos es posible indicar porcentajes de infestación detectados en la Naturaleza concretamente por la especie de Brachylaima en cuestión, pudiendo apuntar únicamente los porcentajes generales detectados en Gasterópodos terrestres de la isla de Formentera parasitados por metacercarias de Brachylaima spp., sin particularizar especie.

De todos modos, los ensayos de infestación experimental efectuados en el Laboratorio y que posteriomente expondremos, conjuntamente con los conocimientos que sobre la ecología de las distintas especies de caracoles terrestres de la isla de Formentera tenemos en la actualidad, nos vienen a sugerir que el segundo hospedador intermediario preferente de Brachylaima ruminae n.sp. está

constituido por la especie Rumina decollata. Cabe resaltar al respecto que los individuos de Rumina decollata que actúan como segundos hospedadores intermediarios no suelen asumir a su vez simultáneamente el papel de primer hospedador intermediario. En otras palabras, los individuos que albergan esporocistos son distintos de los individuos que albergan metacercarias, lo que viene a indicar que en este ciclo biológico no se da el fenómeno de la autoinfestación. Por tanto, aquellos raros individuos de Rumina decollata que albergando esporocistos emisores de cercarias presentan un escaso número de metacercarias cabe interpretar sean el resultado de una infestación inicial por metacercarias y una posterior infestación por esporocistos, o lo que es lo mismo, de orígenes distintos.

Los estudios efectuados en la isla de Formentera vienen a sugerir que la segunda especie de Gasterópodo en importancia que actúa como segundo intermediario es el limaco Milax gagates, actuando las demás especies de caracoles formentereños (especies de Helícidos) como segundo hospedador sólo esporádicamente.

Desgraciadamente también nos es imposible decir si las metacercarias de Brachylaima que cabe detectar en Rumina decollata y Milax gagates de la isla pertenecen exclusivamente a Brachylaima ruminae n.sp., o si en cambio se ven involucradas más de una especie de Brachylaima. De todos modos, nuestra experiencia adquirida durante años nos sugiere el hecho de que indudablemente la mayoría de dichas metacercarias parásitas de Rumina decollata y Milax gagates en la Naturaleza pertenezcan a la especie de Digénido que aquí nos ocupa.

Por este motivo procedemos a exponer a continuación únicamente las tasas de infestación por metacercarias naturales de Brachylaima sp. en Gasterópodos de las especies Rumina decollata y Milax gagates (los correspondientes porcentajes hallados en los Helícidos de la isla de Formentera son debidamente expuestos en el capítulo referente a Brachylaima spp.):

- Rumina decollata

  Formentera, octubre 1975: 5 ejemplares no emisores procedentes de Ca'n Campanich, todos infestados con metacercarias en el riñón (100%), oscilando el número de metacercarias por individuo entre 3 y 12 (media = 7,6); [1]

ejemplar emisor procedente de Ca'n Campanich, negativo;

Formentera, octubre 1976: 1 ejemplar no emisor procedente de Ca'n Campanich, infestado con 20 metacercarias en el riñón y 7 en las glándulas pédeas;

Formentera, octubre 1978: no hay datos pues los ejemplares recolectados se utilizaron en distintos ensayos experimentales;

Formentera, octubre 1979: idem que en el caso anterior;

Formentera, octubre 1981: 50 ejemplares no emisores procedentes de Ca'n Campanich, todos infestados con metacercarias en el riñón (100%) y 35 infestados además con metacercarias en las glándulas pédeas (70%), oscilando el número de metacercarias por caracol entre 1-28 en el riñón (media = 11,8) y 1-8 en las glándulas pédeas (media = 3,2);

- Milax gagates

Formentera, octubre 1979: 31 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos infestados con metacercarias en el riñón (100%), oscilando el número de metacercarias por individuo entre 2 y 32 (media = 5,74).

Cabe añadir aquí que en el limaco Milax gagates, se da el hecho de que en algunos individuos puedan convivir al mismo tiempo, aunque siempre en sus respectivos hábitats, metacercarias de Brachylaima sp. y de otra especie de Brachyláimido presente también en la isla de Formentera, Dollfusinus frontalis.

B) POR INFESTACION EXPERIMENTAL

Tomando como punto de partida ejemplares de Rumina decollata naturalmente infestados por esporocistos y emisores de cercarias de Brachylaima ruminae n.sp., se procedió a ensayar en el Laboratorio la infestación experimental de diferentes especies de Gasterópodos terrestres presentes en Formentera con el

fin de probar su viabilidad como segundos hospedadores intermediarios del Digénido en cuestión.

Como es lógico, la problemática que se plantea aquí estriba en el hecho de que no siempre es posible disponer para estos ensayos de caracoles nacidos en el Laboratorio y por tanto indemnes de parásitos, de tal modo que se pueda asegurar tras los ensayos de infestación que las metacercarias halladas sean de procedencia experimental. Dado el hecho de que en nuestros estudios sobre el ciclo de Brachylaima ruminae n.sp. sólo nos fuera posible disponer de caracoles nacidos en el Laboratorio en el caso de la especie Rumina decollata, no quedó otro remedio que proceder a ensayar la posible viabilidad de las otras especies de Gasterópodos de la isla de Formentera disponiendo para los ensayos de individuos recolectados en dicha isla. La cuestión de cómo diferenciar entonces las metacercarias halladas en cuanto a su procedencia natural o experimental se solventó manteniendo a los Gasterópodos procedentes de la isla un tiempo suficiente en el Laboratorio como para tener la certeza de que las posibles metacercarias naturales albergadas por los mismos hubiesen alcanzado dimensiones lo suficientemente grandes como para poderlas diferenciar, dentro del mismo individuo de caracol, de metacercarias menores (de menor edad) y por tanto de procedencia experimental.

En concreto, se procedió a efectuar los ensayos de infestación con las siguientes especies de caracoles:

a) Ejemplares nacidos y criados en el Laboratorio descendientes de caracoles procedentes de Formentera:

- Rumina decollata: ensayo de infestación de 15 ejemplares, durante 4 días, posteriomente examinados en distintos tiempos; a los 15 días de la infestación, disección de 1 ejemplar: infestado con 35 metacercarias en el riñón y 6 en las glándulas pédeas; a los 24 días, disección de 1 ejemplar: infestado con 32 metacercarias en el riñón y 4 en las glándulas pédeas; a 1 mes, disección de 1 ejemplar: infestado con 63 metacercarias en el riñón y ninguna en

las glándulas pédeas; a 1 mes y medio, disección de 1 ejemplar: infestado con 70 metacercarias en el riñón y 4 en las glándulas pédeas; a los 2 meses, disección de 1 ejemplar: infestado con 103 metacercarias en el riñón y 7 en las glándulas pédeas; a los 3 meses, disección de 1 ejemplar: infestado con 70 metacercarias en el riñón y 5 en las glándulas pédeas; a los 4 meses, disección de 1 ejemplar: infestado con 67 metacercarias en el riñón y 3 en las glándulas pédeas; a los 5 meses, disección de 1 ejemplar: infestado con 92 metacercarias en el riñón y 6 en las glándulas pédeas; a los 6 meses, disección de 4 ejemplares: todos infestados con 103, 22, 21 y 46 metacercarias en el riñón respectivamente y 4, 3, 3 y 3 metacercarias en las glándulas pédeas respectivamente; a los 7 meses, disección de 1 ejemplar: infestado con 61 metacercarias en el riñón y 6 en las glándulas pédeas; a los 8 meses, disección de 1 ejemplar: infestado con 106 metacercarias en el riñón y 8 en las glándulas pédeas; a los 9 meses, disección de 1 ejemplar: infestado con 97 metacercarias en el riñón y 6 en las glándulas pédeas; de los 15 ejemplares ensayados y examinados en total: todos infestados con metacercarias (100%);

b) *Ejemplares procedentes de Formentera* (no indicamos aquí aquellas metacercarias halladas provenientes de infestaciones naturales):

- Otala (Otala) punctata: ensayo de infestación de 10 ejemplares, durante 1 día sólamente, posteriormente examinados en distintos tiempos; a los 3 meses de la infestación, disección de 3 ejemplares: todos negativos; a los 8 meses, disección de 7 ejemplares: 1 infestado con 1 metacercaria en el riñón; de los 10 ejemplares ensayados y examinados en total: 1 infestado con metacercarias (10%);
- Eobania vermiculata: ensayo de infestación de 53 ejemplares,

durante 1 día sólamente, posteriormente examinados en distintos tiempos; a los 2 días de la infestación, disección de 1 ejemplar: fué negativo; a los 7 días, disección de 1 ejemplar: fué negativo; a los 45 días, disección de 3 ejemplares: 1 infestado con 15 metacercarias en el riñón; a los 3 meses, disección de 16 ejemplares: todos negativos; a los 4 meses, disección de 1 ejemplar: infestado con 5 metacercarias en el riñón; a los 5 meses, disección de 1 ejemplar: fué negativo; a los 6 meses, disección de 11 ejemplares: 2 infestados con 1 metacercaria cada uno en el riñón; a los 7 meses disección de 14 ejemplares: 1 infestado con 1 metacercaria en el riñón; a los 10 meses, disección de 5 ejemplares: todos negativos; de los 53 ejemplares ensayados y examinados: 5 infestados con metacercarias (9,4%);

- Theba pisana:

  - ensayo de infestación de 5 ejemplares, durante 1 hora sólamente,con el fin de comprobar la vía de entrada de la cercaria en el segundo hospedador, posteriormente examinados en distintos tiempos; estos ejemplares fueron diseccionados transcurridos 1 minuto, 1/2 hora, 1 hora, 1 1/2 horas y 2 horas respectivamente a partir del momento de la infestación: todos resultaron negativos;

  - ensayo de infestación de 28 ejemplares, durante 1 día, para ser diseccionados posteriormente a las pocas horas; a las 24 horas, disección de 4 ejemplares: 2 infestados con cercarias, presentando en el riñón 14 y 2 cercarias respectivamente y en la cavidad pericárdica 2 cercarias cada uno; a las 30 horas, disección de 3 ejemplares: todos infestados con cercarias a distintos niveles, en 1 ejemplar aparecen 2 cercarias a nivel de pneumostoma, en los otros 2 ejemplares aparecen en el pneumostoma 5 y 1 respectivamente en el riñón 11 en cada uno y en la

cavidad pericárdica 5 y 2 respectivamente; a las 48 horas, disección de 3 ejemplares: 2 infestados con 2 y 31 cercarias cada uno a nivel de riñón; a las 60 horas, disección de 18 ejemplares: se hallan cercarias a nivel de riñón y cavidad pericárdica;

- ensayo de infestación de 234 ejemplares, durante 1 día, posteriormente examinados a distintos tiempos; a 1 mes de la infestación, disección de 6 ejemplares: 1 infestado con 1 metacercaria en el riñón; a los 3 meses, disección de 50 ejemplares: todos negativos; a los 4 meses, disección de 41 ejemplares: todos negativos; a los 4 meses y medio, disección de 40 ejemplares: todos negativos; a los 5 meses, disección de 16 ejemplares: todos negativos; a los 6 meses, disección de 24 ejemplares: todos negativos; a los 8 meses, disección de 33 ejemplares: todos negativos; a los 9 meses, disección de 24 ejemplares: todos negativos; de los 234 ejemplares ensayados y examinados: sólo 1 infestado con metacercarias (0,42%);

- Trochoidea (Xeroplexa) caroli: ensayo de infestación de 19 ejemplares, durante 1 día, posteriormente examinados a distintos tiempos; a los 2-3 días de la infestación, disección de 18 ejemplares: algunos ejemplares infestados con cercarias a nivel renal; a los 18 días, disección de 1 ejemplar: infestado con 10 metacercarias en el riñón.

De los ensayos de infestación realizados cabe deducir que la especie idónea como segundo hospedador intermediario la constituye Rumina decollata. En esta especie se consigue el estadío de metacercaria infestante sin mayor problema, incluso con porcentajes individuales de infestación individuales notables.

En cuanto a las otras especies de Gasterópodos en las que se ensayó la infestación experimental (Helícidos) los resultados obtenidos ofrecen serias dificultades de interpretación. Nos encontramos con que inicialmente no pa-

rece existir diferencia de receptividad entre las distintas especies; en otras palabras, las cercarias son capaces de entrar indistintamente en todas las especies de Helícidos ensayados. Así, distintos ejemplares de Theba pisana examinados a las 24-48 horas tras su infestación mostraban siempre un gran número de cercarias a nivel renal (hasta 31 cercarias). No obstante, disecciones efectuadas algunos meses más adelante parecían demostrar la incapacidad de esta especie de caracol para actuar como segundo hospedador intermediario (253 ejemplares negativos).

3.1.1.3.2.- METACERCARIAS

En este apartado se considerará la vía o camino seguido por la cercaria tras su penetración en el segundo hospedador intermediario hasta su localización en el microhábitat definitivo dentro del mismo caracol, así como el proceso morfo-evolutivo que sufre el Digénido en el microhábitat final hasta alcanzar el estadío de metacercaria infestante.

A) VIA SEGUIDA Y LOCALIZACION

Las cercarias, una vez han contactado con el caracol segundo hospedador intermediario, reptan por su superficie hasta alcanzar en su mayoría el pneumostoma, por el que penetran. Este hecho, ya antes comentado, es observable bajo la lupa binocular. Con el propósito de poder discernir el camino seguido por las cercarias desde el pneumostoma hasta su localización final y el tiempo invertido en esta migración, se procedió a infestar, mediante cercarias recién emitidas por caracoles primeros hospedadores intermediarios naturalmente infestados (de la especie Rumina decollata), una serie de Gasterópodos para poder realizar su posterior disección en períodos de tiempo consecutivos dentro de las 48 horas siguientes a partir del momento de la infestación. Estos ensayos fueron efectuados únicamente con caracoles de la especie Theba pisana procedentes de Formentera. El examen de los caracoles mostró la presencia de cercarias recién penetradas a nivel de pneumostoma, de conducto excretor, de riñón y de cavidad pericárdica. Con el tiempo se pudo

observar como el número de cercarias iba aumentando en el riñón, órgano que constituye su microhábitat definitivo concreto. En consecuencia, cabe suponer sin lugar a dudas que el camino seguido por las cercarias desde que penetran por el pneumostoma hasta que alcanzan el riñón transcurre vía poro excretor - canal excretor o uréter - riñón, si bien según parece, las cercarias trasiegan a veces perdidas tal y como nos lo demuestra el hallazgo de unas pocas cercarias en la cavidad pericárdica a la que habían accedido indudablemente vía conexión reno-pericárdica.

A todo ello, hay que añadir el hecho de que en nuestros estudios, tanto experimentales como los efectuados con material de la Naturaleza, hemos podido apreciar la presencia de metacercarias de la misma especie a nivel de glándulas pédeas de los caracoles segundos hospedadores intermediarios, además de las que aparecen normalmente en el riñón, por lo menos en el caso de la especie Rumina decollata. Sin embargo, en un mismo caracol hospedador el número de metacercarias que aparece a nivel de glándulas pédeas es siempre bastante inferior al alcanzado por las metacercarias parásitas del riñón, lo que nos induce a pensar que el microhábitat definitivo preferente y habitual de la metacercaria de Brachylaima ruminae n. sp. sea la glándula renal, constituyendo las glándulas pédeas una segunda alternativa como microhábitat definitivo.

El camino seguido por este grupo minoritario de cercarias hasta alcanzar las glándulas pédeas no ha sido dilucidado en nuestros estudios al no haberse efectuado cortes histológicos aclaratorios de los caracoles infestados hasta la fecha. Los estudios histológicos actualmente en marcha habrán de dilucidarnos esta cuestión.

Tanto las metacercarias que parasitan el riñón como las que se encuentran en las glándulas pédeas, se hallan siempre en forma no enquistada, estando las primeras con frecuencia adheridas con sus ventosas a las estructuras renales mientras que las últimas se hallan siempre libres en el medio viscoso del mucus que constituye la secreción de las glándulas pédeas.

B) EVOLUCION MORFO-ANATOMICA

En el estudio experimental del ciclo evolutivo de Brachylaima ruminae

n. sp. nos ha sido posible obtener una gran cantidad de material en los distintos ensayos experimentales de infestación de Gasterópodos mediante cercarias recién emitidas realizados en el Laboratorio. Ello nos permite poder describir con detalle la evolución del Digénido en el segundo hospedador intermediario, esto es, el crecimiento y maduración del parásito hasta estadío infestante. Hay que añadir además que la evolución experimental completa de la metacercaria se ha conseguido en Rumina decollata (ejemplares nacidos en el Laboratorio) y , por tanto, en la especie de Pulmonado a la cual el Digénido se halla totalmente adaptado en la isla de Formentera. Por nuestros ensayos sabemos que la metacercaria de Brachylaima ruminae n. sp. es ya infestante a la corta edad de 2 meses, habiendo alcanzado este punto en el caracol hospedor a la temperatura ambiente del Laboratorio. Es muy problable que en el caso de Formentera este desarrollo sea bastante semejante al obtenido experimentalmente, debido a la climatología benigna que ostenta esta isla, la más meridional del Archipiélago Balear.

Distinguiremos por separado en este apartado el desarrollo evolutivo sufrido por la metacercaria primeramente en su microhábitat habitual y más frecuente, el riñón, y en segundo lugar en su otro microhábitat secundario, las glándulas pédeas.

a) A nivel renal

La evolución que experimenta el parásito en el riñón del Gasterópodo segundo hospedador intermediario está marcada principalmente por un aumento de tamaño progresivo y unas modificaciones de la organización interna, tal y como se observa en la Tabla 5 y en las Figuras 50, 51 y 52.

A los 15 días de la infestación del Gasterópodo, cabe distinguir principalmente en la larva un crecimiento corporal apreciable y sólamente se detecta alguna modificación en el aparato digestivo, habiéndose prolongado los ciegos intestinales hasta un nivel anterior-medio del primordio genital cercariano.

En las metacercarias de 24 días, el crecimiento corporal sufrido es notable y los ciegos adquieren ya su configuración definitiva alcanzando sus

extremos casi la parte posterior del cuerpo. A esta temprana edad las metacercarias han dividido ya totalmente el primordio genital en las distintas estructuras sexuales, si bien su apreciación al microscopio resulta bastante laboriosa por no tener éstas aún una conformación muy delimitada. Se distingue entre estas estructuras las gónadas, detectándose el ovario muy confusamente entre la gran masa que forma el ootipo, un esbozo de útero que no llega a alcanzar el acetábulo, así como un principio de formación de la bolsa del cirro y poro genital. Como característica de este grupo de metacercarias, cabe señalar que la mayoría de ellas, por no decir todas, ostentan aún la cola en muñón propia del estadío de cercaria.

Al alcanzar el mes de edad, las metacercarias, que siguen experimentando un crecimiento corporal importante, presentan una configuración definitiva de las estructuras sexuales excepto en la extensión del útero y las glándulas vitelógenas, las cuales todavía no son distinguibles. El conducto uterino alcanza ya en su límite anterior un nivel post-acetabular, siguiendo los tramos ascendente y descendente un curso sinuoso y centrado con respecto a los laterales del cuerpo. Se distingue perfectamente en casi todos los ejemplares un poro genital bien definido que se sitúa a un nivel ligeramente anterior al primer testículo, y al que van a desembocar un metratermo de paredes gruesas bastante apreciable y una bolsa del cirro casi totalmente conformada. Las espinas de la cutícula propias del estadío adulto son observables aunque ténuemente, llegando en su límite posterior hasta el nivel de las gónadas.

En el siguiente grupo de metacercarias, de un mes y medio de edad, cabe destacar ya una configuración completa de todas las estructuras. El útero se extiende anteriormente hasta un nivel medio entre acetábulo y bifurcación intestinal, que constituye el límite de extensión propio de las metacercarias infestantes. Se distingue a ambos lados del verme, y extracecalmente, los esbozos de las futuras glándulas vitelógenas que ostentarán los adultos y que se extienden desde un nivel post-acetabular hasta el nivel de la primera gónada, así como los finos y transparentes conductos que conforman los viteloductos y que se unen por debajo mismo del ovario. El muñón caudal, si bien está presente en algunas de las metacercarias, ha dejado de ser funcional y se ha desprendido en la gran mayoría. Aunque experimentalmente no se haya comprobado la capacidad infestante de estas metacercarias, sería bastante

probable que ya la hubiesen adquirido dada la definitiva configuración de todas sus estructuras.

A partir de los 2 meses de edad, en la que las metacercarias son ya infestantes, hecho comprobado experimentalmente, hasta alcanzar el año, en el que las metacercarias alcanzan su crecimiento prácticamente definitivo, no cabe apreciar ya ningún cambio morfo-anatómico sino que sólamente se observa un crecimiento corporal junto con todas las estructuras y que se manifiesta de un modo progresivo y constante.

En la Tabla 5 incluimos únicamente los datos obtenidos en metacercarias desde los 15 días hasta los 9 meses de edad y concretamente de metacercarias obtenidas en caracoles nacidos en el Laboratorio. Las metacercarias de 19 y 24 meses de edad fueron obtenidas desgraciadamente en caracoles procedentes de la Naturaleza, por lo que resulta imposible asegurar que todas ellas fuesen de procedencia experimental. Este es el motivo por el que estas metacercarias no sean expuestas en la tabla en cuestión. De todos modos, y a pesar de ello, sí que nos proporcionan información válida en el aspecto concreto de la evolución morfo-anatómica sufrida por la metacercaria en casos de edades de 19 meses o superiores. Como conclusión del análisis de estas metacercarias cabe resaltar el hecho de que el crecimiento general, tanto corporal como de las diferentes estructuras, resulta ser, aunque existente, mucho menos aparente comparado con el que cabe observar tiene lugar entre el momento de la infestación con cercarias y los primeros nueve meses.

En lo que se refiere a la evolución general de la metacercaria son de destacar algunos puntos concretos. Así, resalta inmediatamente el paralelismo existente entre el incremento de la distancia entre ventosas (VO-VV) y el de la distancia entre acetábulo y primer testículo (VV-TI) por un lado, y el crecimiento corporal por el otro, manteniéndose pues dentro de márgenes de gran constancia los correspondientes valores relativos (véase por ejemplo VO-VV/long.). Asimismo, destaca también idéntico crecimiento paralelo entre ventosa oral, acetábulo y dimensiones corporales, fenómenos de entre los cuales nos interesa muy particularmente la relación entre ventosas (VO/VV), que en este caso de la metacercaria de Brachylaima ruminae n. sp. se mantiene entre los valores de 1,12 y 1,41 (valores promedios).

Edad	15 días n=25			24 días n=27			30 días n=58		
	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	425-607	498	49,8	507-775	659	71,3	670-976	806	73,7
Anch. máx.	144-206	174	15,2	176-281	235	31,5	211-387	281	41,1
Vent. oral	82-101/71-92	91/83	4,8/4,9	97-127/80-118	113/103	9/8,3	101-150/93-135	123/112	10,5/9,8
Acetábulo	71-90/67-86	81/77	4,3/4,5	86-116/82-107	103/94	9/6,6	93-138/75-112	107/97	10,5/7,2
Rel. VO/VV	1,04-1,61	1,21	0,13	0,96-1,44	1,20	0,10	1,00-1,66	1,33	0,15
Faringe	28-37/37-56	34/44	2,4/5,7	34-56/47-71	47/63	4,2/7,3	45-60/52-76	51/68	4,5/5,9
Test. I	-	-	-	-	-	-	22-41/16-35	31/23	5/5,8
Test. II	-	-	-	-	-	-	24-45/18-31	31/23	4,6/3
Ovario	-	-	-	-	-	-	22-37/18-36	29/22	4,1/4,5
Ap. caudal (l.x a.b.)	19-37/15-31	31/26	4,4/3,7	30-48/24-33	39/30	5,9/3	41-65/22-30	51/28	7,8/3,2
Dist. VO-VV	94-176	130	24	108-219	164	29,9	123-253	193	29,2
Dist. VV-TI	-	-	-	-	-	-	165-253	207	25,5
Superf. VO	4633-6644	5941	527	6126-11465	9149	1347	7711-13684	10755	1604
Superf. VV	3790-6114	4950	508	5572-9622	7423	1739	5508-11150	8216	1229
Superf. corp.	63541-85553	73439	5795	71676-167730	123768	27527	114538-263104	178855	36435
VO-VV/long.	0,22-0,32	0,26	0,03	0,21-0,31	0,25	0,03	0,17-0,30	0,24	0,03

Tabla 5 A) Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfométrica de metacercarias experimentales a nivel renal en Rumina decollata. Apéndice caudal: l.x a.b.= longitud x anchura base. Dimensiones en μ y superficies en μ^2.

Edad	1,5 meses n=66			2 meses n=28			3 meses n=11		
	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	654-1015	833	95,9	700-1051	869	97,8	894-1081	991	54,1
Anch. máx.	245-402	314	37,8	261-432	345	43,1	305-432	362	36,6
Vent. oral	105-161/97-135	125/116	18,6/10,3	105-157/105-142	127/121	11,2/10,6	123-150/120-138	139/131	9,2/5,8
Acetábulo	87-150/80-116	110/100	11/9,6	90-123/82-120	105/101	18,6/10,5	103-135/99-116	117/111	8,5/5,9
Rel. VO/VV	1,14/1,74	1,35	0,12	1,14-1,73	1,39	0,11	1,20-1,56	1,41	0,10
Faringe	48-63/60-87	48/74	9,3/6,6	45-60/60-87	53/74	4,5/7,4	48-63/69-82	58/77	4,4/4,6
Test. I	26-54/22-45	38/29	6,7/5,7	26-52/18-48	41/31	7,7/7,5	37-55/26-41	47/33	6/4,7
Test. II	26-60/18-45	39/29	7,3/4,9	30-60/20-46	44/32	7,8/7,4	45-67/24-41	53/33	6,5/4,8
Ovario	26-60/22-37	37/27	5,6/3,8	26-48/18-41	40/31	6,1/5,2	37-52/30-41	42/34	4,8/3,9
Dist. VO-VV	112-251	176	32,2	120-230	176	26,8	171-238	210	20,7
Dist. VV-TI	142-268	213	31,3	165-283	226	33,2	223-298	264	19,8
Superf. VO	8329-15639	11567	2009	8659-15948	12154	1961	11979-15904	14252	1501
Superf. VV	5670-13195	8669	1606	5831-11310	8795	1543	8170-12299	10164	1172
Sup. corp.	144664-299369	207491	45466	151848-334590	237595	50853	214626-343852	282878	39135
VO-VV/long.	0,16-0,27	0,21	0,02	0,17- 0,22	0,20	0,01	0,19-0,24	0,21	0,02

Tabla 5 B) Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfométrica de metacercarias experimentales a nivel renal en Rumina decollata (continuación). Dimensiones en μ y superficies en μ^2.

Edad	4 meses n=46			5 meses n=85			6 meses n=21		
	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	700-1073	913	80,3	922-1394	1188	87,4	1081-1416	1268	86,9
Anch. máx.	261-380	315	29,8	395-544	462	32,5	425-536	487	31,1
Vent. oral	112-146/108-140	130/121	8,4/9	140-180/123-173	164/149	8,2/9,6	153-176/142-174	170/159	6,7/8
Acetábulo	105-123/93-120	112/106	5,1/6,7	112-155/101-146	139/130	7,1/9,4	138-157/123-150	149/141	5/6,9
Rel. VO/VV	1,04-1,76	1,33	0,14	1,11-1,68	1,36	0,11	1,10-1,50	1,29	0,09
Faringe	48-67/63-82	55/73	3,8/4,8	52-75/78-105	61/91	4,8/5	60-76/86-102	66/91	4,6/6,9
Test. I	27-48/22-37	38/28	4,6/3,8	45-91/33-63	67/48	8,9/6,7	42-97/37-63	72/51	12/7,2
Test. II	30-56/18-39	42/28	5,6/4,9	56-108/33-72	74/50	10,1/7,6	52-116/39-75	78/55	12,3/9,5
Ovario	26-45/20-33	36/28	4,5/8,9	45-80/35-60	60/46	6,6/5,7	48-78/33-60	66/50	8,6/6,9
Dist. VO-VV	142-246	195	25,8	194-329	255	26,7	223-372	276	28,3
Dist. VV-TI	140-298	245	36	246-407	321	32,7	253-417	342	35,7
Superf. VO	9459-15881	12380	1574	14844-232291	19250	1980	17179-24052	21188	1700
Superf. VV	7710-11639	9334	957	9277-17200	14276	1466	13822-18083	16468	1103
Sup. corp.	166041-307810	225887	31130	291465-558425	433011	54222	367200-569688	486193	54233
VO-VV/long.	0,18-0,24	0,21	0,02	0,19-0,28	0,22	0,02	0,21-0,24	0,22	0,01

Tabla 5 C) Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfométrica de metacercarias experimentales a nivel renal en Rumina decollata (continuación). Dimensiones en μ y superficies en μ^2.

Edad	7 meses n=14			8 meses n=7			9 meses n=12		
	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	1118-1491	1290	118,3	1148-1286	1237	61,3	1140-1398	1281	87,3
Anch. máx.	462-574	511	31,3	462-536	507	26,4	509-600	544	28,4
Vent. oral	153-183/140-180	170/160	10,1/14,1	153-168/150-157	159/155	4,9/2,7	169-183/155-180	176/166	5,3/7,6
Acetábulo	140-168/112-157	154/140	7,3/11,5	150-157/135-150	154/143	2,9/5,5	149-173/137-158	161/150	7,4/8,2
Rel. VO/VV	1,10-1,42	1,27	0,11	1,03-1,23	1,12	0,08	1,14-1,38	1,22	0,07
Faringe	56-75/82-108	66/94	6,7/8	60-71/86-93	66/90	4,1/2,5	65-77/90-108	71/98	3,4/5,1
Test. I	67-90/48-78	75/59	8,1/8,5	67-82/45-71	90/57	12,5/10,7	57-97/39-54	75/47	13,5/5,5
Test. II	71-105/45-78	84/58	10,3/10,7	75-106/52-71	90/60	12,5/6,5	54-101/36-57	77/49	13/7,1
Ovario	60-86/41-43	70/53	7,2/6	63-78/48-71	71/54	5,1/8,2	54-81/38-65	67/53	7,6/10,6
Dist. VO-VV	225-343	270	34,3	213-255	238	19,1	228-289	260	21,3
Dist. VV-TI	251-387	331	42,7	298-365	337	27,2	281-410	352	37,7
superf. VO	17179-26719	21537	3050	18083-20314	19287	730	20817-29084	23521	2290
Superf. VV	12370-19915	16275	1744	15904-18555	17311	880	16086-21536	18938	1541
Sup. corp.	405853-628258	519079	68299	463893-538296	499857	25963	475283-630687	547018	49986
VO-VV/long.	0,20-0,23	0,21	0,01	0,18-0,20	0,19	0,01	0,18-0,23	0,21	0,02

Tabla 5 D) Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfométrica de metacercarias experimentales a nivel renal en Rumina decollata (continuación y fin). Dimensiones en μ y superficies en μ^2.

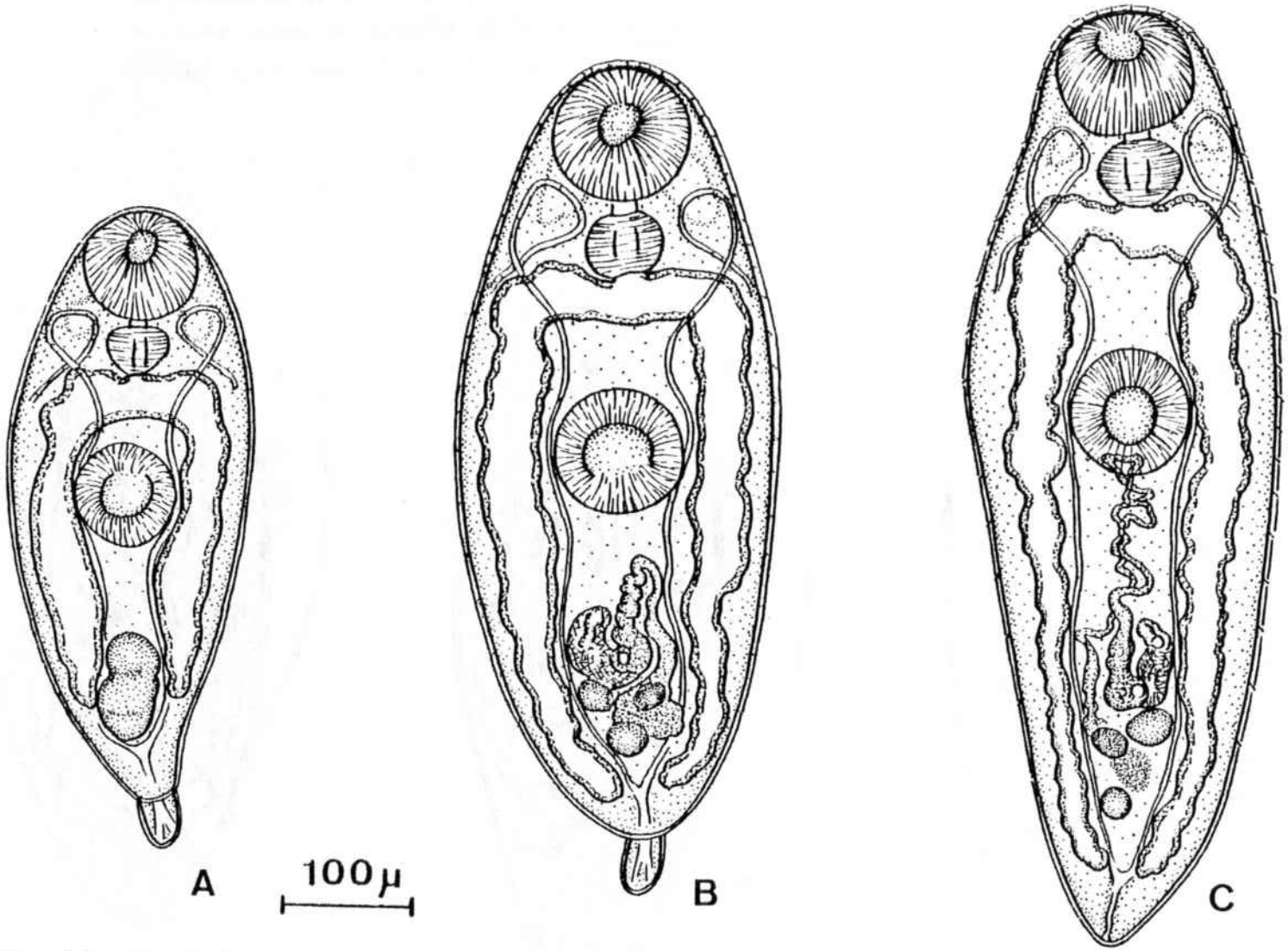


Fig. 50.- Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfo-anatómica experimental de la metacercaria a nivel renal en Rumina decollata: A) ejemplar de 15 días; B) ejemplar de 24 días; C) ejemplar de 1 mes. Todos en visión ventral.

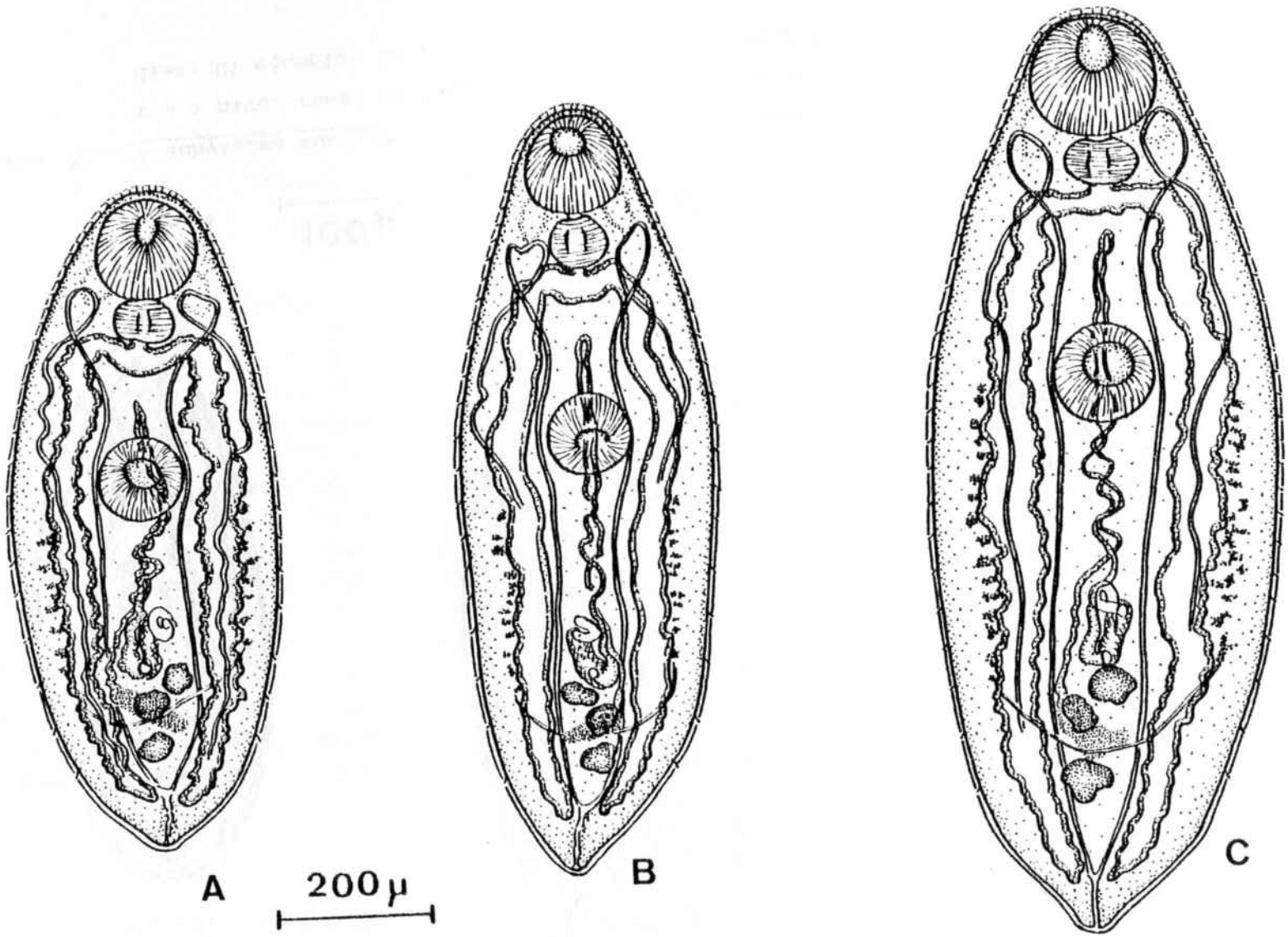


Fig. 51.- Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfo-anatómica experimental de la metacercaria a nivel renal en Rumina decollata: A) ejemplar de 1,5 meses; B) ejemplar de 3 meses; C) ejemplar de 5 meses. Todos en visión ventral.

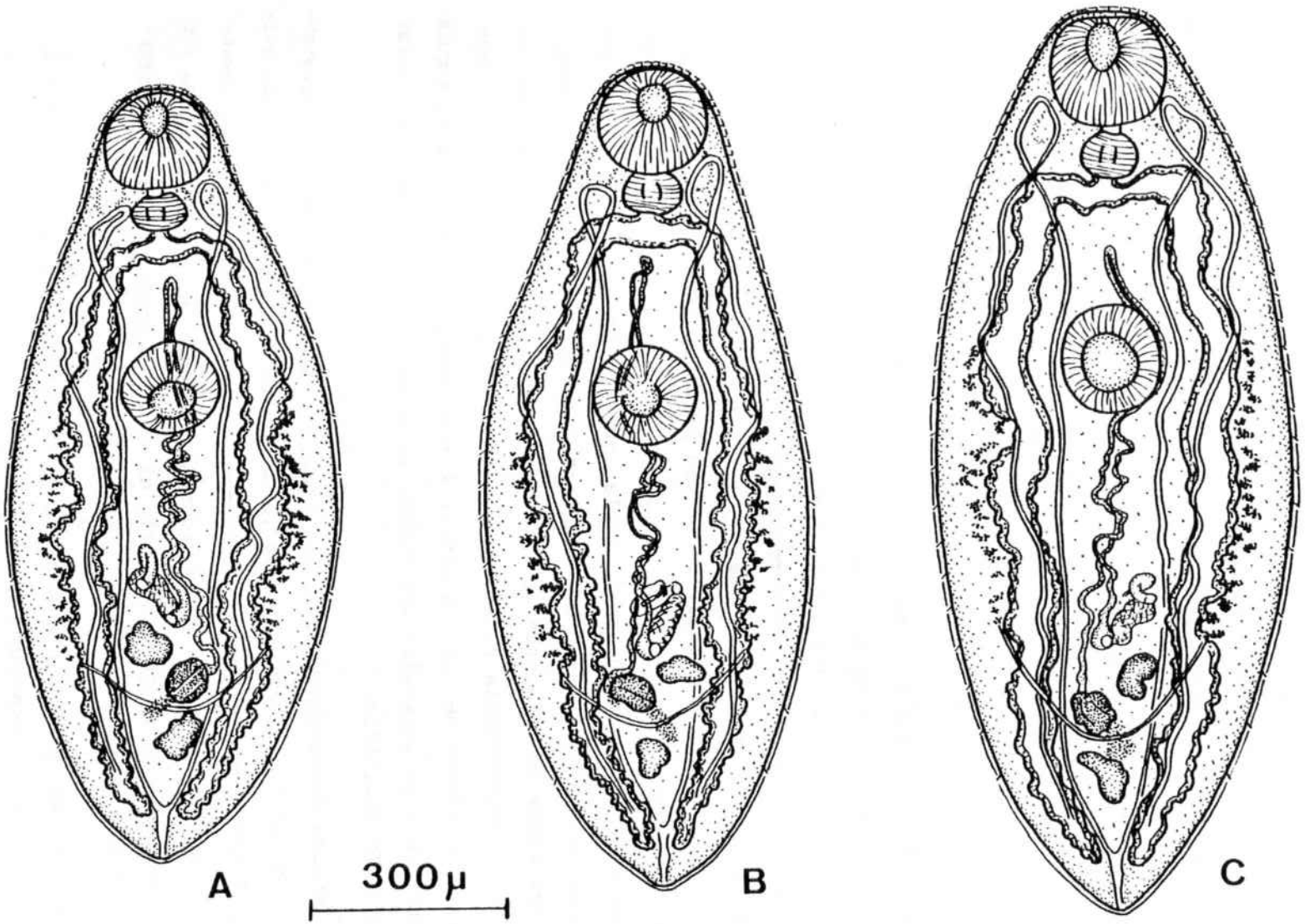


Fig. 52.- Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfo-anatómica experimental de la metacercaria a nivel renal en Rumina decollata: A) ejemplar de 7 meses; B) ejemplar de 9 meses; C) ejemplar de 19 meses. Todos en visión ventral.

b) A nivel de glándulas pédeas

En casi todas las muestras de metacercarias analizadas y que se hallaban parasitando el riñón del hospedador infestado experimentalmente, hemos podido encontrar, asimismo, algunas metacercarias a nivel de glándulas pédeas, aunque siempre en un número muy inferior al de dichas muestras, por constituir éstas un microhábitat secundario para las metacercarias de Brachylaima ruminae n. sp. A pesar del bajo número de metacercarias hallado en esta localización, nos ha sido posible analizarlas y comparar su evolución morfo-anatómica hasta alcanzar el estadío infestante con la experimentada por aquellas que parasitan el riñón.

La evolución que sufre la metacercaria en este microhábitat secundario podríamos decir que sigue un curso muy parecido al de la metacercaria renal, estando marcada fundamentalmente por un aumento de tamaño progresivo acompañado de unas modificaciones en la organización interna. Sin embargo, existe una diferencia importante que reside en el claro retraso en el tiempo que experimenta el crecimiento y desarrollo de las metacercarias de las glándulas pédeas con respecto al que se da en las del riñón, tal y como cabe observar en la Tabla 6 en comparación con la tabla anterior (Tabla 5). En otras palabras, la metacercaria en este microhábitat secundario no parece alcanzar las características de metacercaria infestante a los 1,5-2 meses de edad, como sucede en la metacercaria renal, sino que aparentemente necesita un tiempo más largo, alrededor de los 3-4 meses. A esta edad, la metacercaria adquiere presumiblemente su capacidad infestante al poseer ya todas sus estructuras su configuración definitiva.

Este retraso sufrido por la metacercaria en alcanzar el estadío infestante con respecto al tiempo empleado por la metacercaria renal, deja de ser evidente a los 4 meses, edad a partir de la cual las metacercarias, ya infestantes, experimentarán únicamente ya un progresivo crecimiento corporal y de sus estructuras que seguirá un curso paralelo al experimentado por las metacercarias del riñón de la misma edad.

Este paralelismo evidente se observa con facilidad cuando se procede a comparar las tablas correspondientes a metacercarias renales (Tabla 5) y a metacercarias de glándulas pédeas (Tabla 6).

Edad	15 días n=3			24 días n=3		
	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	298-350	316	30,2	416-447	430	15,8
Anch. máx.	105-150	132	23,8	161-187	164	22,6
Vent. oral	60-73/52-67	69/61	7,3/7,5	78-86/69-78	82/74	3,7/4,5
Acetábulo	60-71/56	64/56	6,6/0	69-78/67-71	73/70	4,8/2
Rel. VO/VV	0,93-1,46	1,16	0,27	1,16-1,22	1,20	0,03
Faringe	20-24/30-41	22/36	2/5,8	33-35/41-45	34/30	1,1/24,8
Prim. genit.	33-45/24-30	41/26	6,6/3,2	78/41-48	78/45	0/5,3
Ap. caudal (l.x a.b.)	19-24/18-26	21/23	2,9/4,1	24-30/26-30	28/17	3,2/13,6
Dist. VO-VV	57-93	80	19,8	75-120	97	22,5
Dist. VV-TI	-	-	-	-	-	-
Superf. VO	2474-3896	3284	731	4839-5065	4802	283
Superf. VV	2662-3172	2832	294	3684-4377	4007	348
Sup. corp.	25853-41999	34190	8085	50028-61621	55052	5709
VO-VV/long.	0,19-0,30	0,25	0,06	0,18-0,27	0,23	0,05

Tabla 6 A) Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfométrica de metacercarias experimentales a nivel de glándulas pédeas en Rumina decollata. Apéndice caudal: L.x a.b. = longitud x anchura base. Dimensiones en μ y superficies en μ^2.

Edad	1,5 meses n=4			2 meses n=6			3 meses n=5		
	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	554-738	629	77,5	723-778	753	21,9	687-845	782	63,3
Anch. máx.	165-232	200	34,7	231-276	245	18	253-305	280	19,4
Vent. oral	86-108/86-106	97/94	10/9,9	101-117/93-112	107/104	6,6/7,4	116-123/112-123	121/118	3,3/4,1
Acetábulo	82-97/71-90	88/82	6,8/8	82-101/78-99	95/89	7/6,9	93-105/90-102	101/98	4,7/4,8
Rel. VO/VV	1,02-1,39	1,27	0,17	1,12-1,58	1,33	0,15	1,36-1,55	1,45	0,08
Faringe	37-41/52-61	39/56	2/4,2	38-45/60-63	42/62	2,7/1,8	45-48/67-71	46/69	1,9/1,7
Test. I	24-31/18-24	27/21	3,2/2,8	22-33/18-22	28/20	4,5/2,2	30-37/22-33	35/25	3,4/4,8
Test. II	22-33/18-22	22/20	12,1/1,9	22-37/18-22	30/20	4,7/1,8	33-45/18-26	41/22	5,2/2,9
Ovario	16-18/15-17	17/16	1,4/1,4	20-30/18-20	25/19	3,4/0,8	30-41/20-26	33/23	4,8/2,8
Dist. VO-VV	127-170	144	18,2	142-187	165	16	126-171	144	17,3
Dist. VV-TI	127-185	155	23,7	187-213	202	10,5	179-253	218	29,1
Superf. VO	5808-9075	7200	1502	7710-10382	8227	1117	10249-11979	11239	672
Superf. VV	4572-6891	5677	949	5086-7697	6675	940	6609-8452	7769	697
Sup. corp.	71858-134762	100085	27855	131172-164853	144733	11298	136780-184273	172494	20144
VO-VV/long.	0,23	0,23	0,00	0,19-0,25	0,22	0,02	0,17-0,20	0,18	0,01

Tabla 6 B) Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfométrica de metacercarias experimentales a nivel de glándulas pédeas en Rumina decollata (continuación). Dimensiones en μ y superficies en μ^2.

Edad	4 meses n=3			5 meses n=5			6 meses n=3		
	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	857-924	888	33,9	1075-1215	1150	55,2	1312-1498	1426	100
Anch. máx.	276-335	298	32,4	358-432	389	27,9	440-492	465	26,1
Vent. oral	129-142/120-129	134/123	7,3/4,8	146-161/146-157	153/149	6,1/4,8	168-176/153-172	172/165	3,8/10,1
Acetábulo	108-120/105-112	114/107	5,8/4,3	131-146/112-140	138/128	6,1/9,8	150-157/148-150	154/148	3,7/2
Rel. VO/VV	1,31-1,40	1,36	0,05	1,24-1,37	1,30	0,05	1,22-1,27	1,25	0,03
Faringe	48-60/75-82	54/79	5,7/3,8	52-61/72-82	58/78	3,7/4,5	60-67/87-93	62/91	4,3/3,5
Test. I	33-37/24-37	36/30	2,3/6,8	60-78/41-60	68/47	7,5/7,7	71-75/52-72	74/63	2,3/10
Test. II	35-45/24-33	39/28	5,2/4,7	60-77/45-52	70/49	6,3/2,7	82-99/60-63	89/62	8,7/1,8
Ovario	35-41/22-33	37/27	3/5,8	52-60/37-45	55/40	4,1/3,1	48-72/41-52	62/47	12,3/5,8
Dist. VO-VV	165-199	185	17,8	210-268	235	22,4	261-313	291	27,1
Dist. VV-TI	238-280	254	22,1	298-343	317	19,6	402-441	420	19,4
Superf. VO	12158-14437	13032	1229	16741-19915	17955	1230	21218-23370	22296	1076
Superf. VV	8947-10602	9609	876	12900-15668	13807	1080	17435-18555	17864	604
Sup. corp.	185880-232408	208046	23341	314503-402401	351828	36867	453395-579045	521764	63554
VO-VV/long.	0,19-0,22	0,21	0,02	0,18-0,22	0,20	0,02	0,18-0,23	0,21	0,02

Tabla 6 C) Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfométrica de metacercarias experimentales a nivel de glándulas pédeas en Rumina decollata (continuación). Dimensiones en μ y superficies en μ^2.

Edad	7 meses n=5			8 meses n=3			9 meses n=6		
	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	1103-1521	1296	156	1178-1227	1202	34,6	1223-1337	1275	42,6
Anch. máx.	455-551	502	38,9	507-544	524	18,9	441-532	475	31,7
Vent. oral	157-187/157-180	173/164	11,9/9	161-168/133-153	165/146	3,7/9,6	165-180/151-165	173/159	5,7/4,8
Acetábulo	150-165/143-157	158/150	5,5/5,1	142-153/127-142	148/133	5,5/8,1	153-162/126-153	158/144	3,6/10
Rel. VO/VV	1,05-1,35	1,20	0,12	1,16-1,29	1,23	0,07	1,01-1,41	1,22	0,12
Faringe	56-67/86-97	62/92	4/4,3	52-63/92-97	59/94	5,6/2,8	54-65/85-95	61/89	4,5/3,9
Test. I	67-93/45-67	79/58	9,5/8,2	56-71/48-63	66/56	8,4/7,5	54-77/41-54	66/49	8,7/5,4
Test. II	95-97/48-75	96/60	1,4/9,7	77-86/45-48	82/47	4,5/2	70-97/39-54	83/45	10,2/5,9
Ovario	67-78/48-54	73/51	4,2/2,5	70-78/41-48	74/45	4,3/3,7	54-65/36-54	59/46	4,5/6,6
Dist. VO-VV	187-310	252	46,4	232-243	238	7,8	211-245	233	12,1
Dist. VV-TI	296-410	348	48,1	268-358	311	44,9	311-387	354	28
Superf. VO	19482-26507	22373	2640	17494-19851	18897	1240	19627-23397	21702	1236
Superf. VV	17671-19668	18678	727	14269-17179	15500	1505	15140-19212	17838	1438
Sup. corp.	394343-569821	511802	71150	503044-503772	593408	514	423773-558885	476449	44695
VO-VV/long.	0,17-0,21	0,19	0,01	0,19-0,21	0,20	0,01	0,17-0,19	0,18	0,01

Tabla 6 D) Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfométrica de metacercarias experimentales a nivel de glándulas pédeas en Rumina decollata (continuación y fin). Dimensiones en μ y superficies en μ^2.

C) MORFOLOGIA Y ANATOMIA DEL ESTADIO INFESTANTE

Para la descripción de la morfología y anatomía, así como las medidas, de las metacercarias infestantes han sido utilizados aquellos especímenes que presentaban una forma madura y que procedían de su hospedador habitual, Rumina decollata, infestado por los mismos tanto experimentalmente como naturalmente.

La metacercaria infestante de Brachylaima ruminae n. sp. se caracteriza principalmente por su considerable tamaño, mostrando un cuerpo alargado que presenta su anchura máxima a nivel acetabular, ligeramente pre-ecuatorial. Su cutícula es bastante gruesa y presenta ya la espinulación típica que caracteriza al adulto.

Las ventosas son musculosas, circulares y subiguales, no estando muy desarrolladas en relación a las dimensiones del cuerpo. La ventosa oral es subterminal, ventral y de tamaño mayor que el del acetábulo que se sitúa a un nivel ligeramente pre-ecuatorial, dejando un gran espacio entre el mismo y la región posterior del cuerpo.

El aparato digestivo está constituido por una faringe globulosa que puede o no presentar un corto espacio prefaríngeo entre la misma y la ventosa oral. Cabe observar a continuación un esófago corto, casi inexistente, que da lugar al nacimiento de los dos ciegos intestinales. Estas ramas ciegas son más o menos anchas y contorneadas y se extienden a lo largo de la metacercaria por ambos lados del acetábulo hasta alcanzar la región posterior de la misma, si bien no llegan a rozar el mismo extremo terminal.

El sistema excretor, al igual que en la cercaria, es de tipo "stenostoma" y presenta una serie de tubos colectores en cada lado del cuerpo muy ramificados y bastante difíciles de observar al microscopio debido a la opacidad que presenta el parénquima. Se aprecia con claridad, sin embargo, los dos tubos colectores principales en donde puede verse batir los cilios vibrátiles con facilidad, así como la vesícula excretora y el poro excretor que es terminal. Las células flamígeras, difíciles de contar, se presentan en un número mucho más elevado que en el caso de la cercaria.

El aparato genital está ya totalmente desarrollado, con dos testículos y un ovario bien visibles dispuestos intracecalmente y del modo caracterís-

tico y propio de representantes de la familia Brachylaimidae, esto es, ovario intertesticular desplazado ligeramente, en general, hacia el lado derecho del verme. Cabe añadir aquí algunas anormalidades detectadas en cuanto a la localización de las tres gónadas; así, el ovario puede encontrarse detrás de los dos testículos, hallándose éstos a un mismo nivel, anormalidad que había sido detectada ya a nivel de adulto en ejemplares del mismo género Brachylaima procedentes de infestación natural. Las tres gónadas presentan un aspecto esferoidal u ovalado, de contorno en general liso, siendo el ovario generalmente menor que los testículos. Las glándulas vitelógenas están ya bastante diferenciadas, pudiéndose distinguir claramente su extensión según dos campos latero - posteriores desarrollados extracecalmente entre un nivel generalmente acetabular medio y un nivel que oscila entre el poro genital y el primer testículo. Los conductos vitelógenos se distinguen también con bastante claridad, naciendo más o menos en los extremos posteriores alcanzados por las glándulas vitelógenas y uniéndose por debajo del ovario, formando como un pequeño receptáculo.

El poro genital se abre ventralmente y su situación oscila entre un nivel ligeramente superior al primer testículo y el nivel del margen anterior del mismo. En dicho poro desembocan el útero y la bolsa del cirro, cuya configuración es bien evidente. El tubo uterino, asimismo, aparece bien diferenciado, pudiéndose seguir sin dificultad su trayecto desde su nacimiento en el ootipo, posterior al ovario, hasta su desembocadura en el poro genital. Su camino ascendente se inicia por entre el ovario y primer testículo para transcurrir sin dar muchas vueltas por detrás del acetábulo hasta alcanzar anteriormente casi la bifurcación intestinal, donde da la vuelta y desciende por el mismo camino recorrido hasta llegar al poro genital donde se ensancha ligeramente. La metacercaria infestante presenta ya, pues, una configuración uterina como la que mostrará en la forma adulta.

En cuanto a las dimensiones de las metacercarias infestantes cabe dirigirse a las Tablas 5 y 6 de metacercarias experimentales y a la Tabla 7 sobre metacercarias de infestación natural en Rumina decollata (téngase en cuenta en este último caso la imposibilidad de tener la certeza absoluta de que éstas pertenezcan a Brachylaima ruminae n. sp.).

Microhábitat	Riñón n=16			Glándulas pédeas n=7		
	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	1237-1543	1378	106	1237-1461	1338	73,5
Anch. máx.	507-596	562	34	536-611	581	23
Vent. oral	157-181/153-176	173/166	6,3/7,8	172-187/161-172	180/168	5,1/5,1
Acetábulo	146-176/131-161	160/150	6,7/8,3	153-174/140-165	165/156	8,3/9
Rel. VO/VV	1,00-1,48	1,20	0,10	0,98-1,41	1,19	0,14
Faringe	60-76/86-101	71/94	4,6/3,7	56-75/90-106	64/97	6,7/5,2
Test. I	71-97/35-67	87/54	9,3/9	71-86/56-75	79/62	4,8/9
Test. II	63-101/45-78	80/57	11,7/8,8	67-93/48-69	86/61	9/7,6
Ovario	63-86/41-72	75/59	6,7/8,1	63-82/48-63	75/58	6,2/4,7
Dist. VO-VV	253-370	289	29,8	208-298	257	32,4
Dist. VV-TI	276-432	360	44,4	350-425	370	31,6

Tabla 7.- Brachylaima spp.: dimensiones en µ de metacercarias infestantes halladas en ejemplares de Rumina decollata procedentes de la isla de Formentera infestados naturalmente.

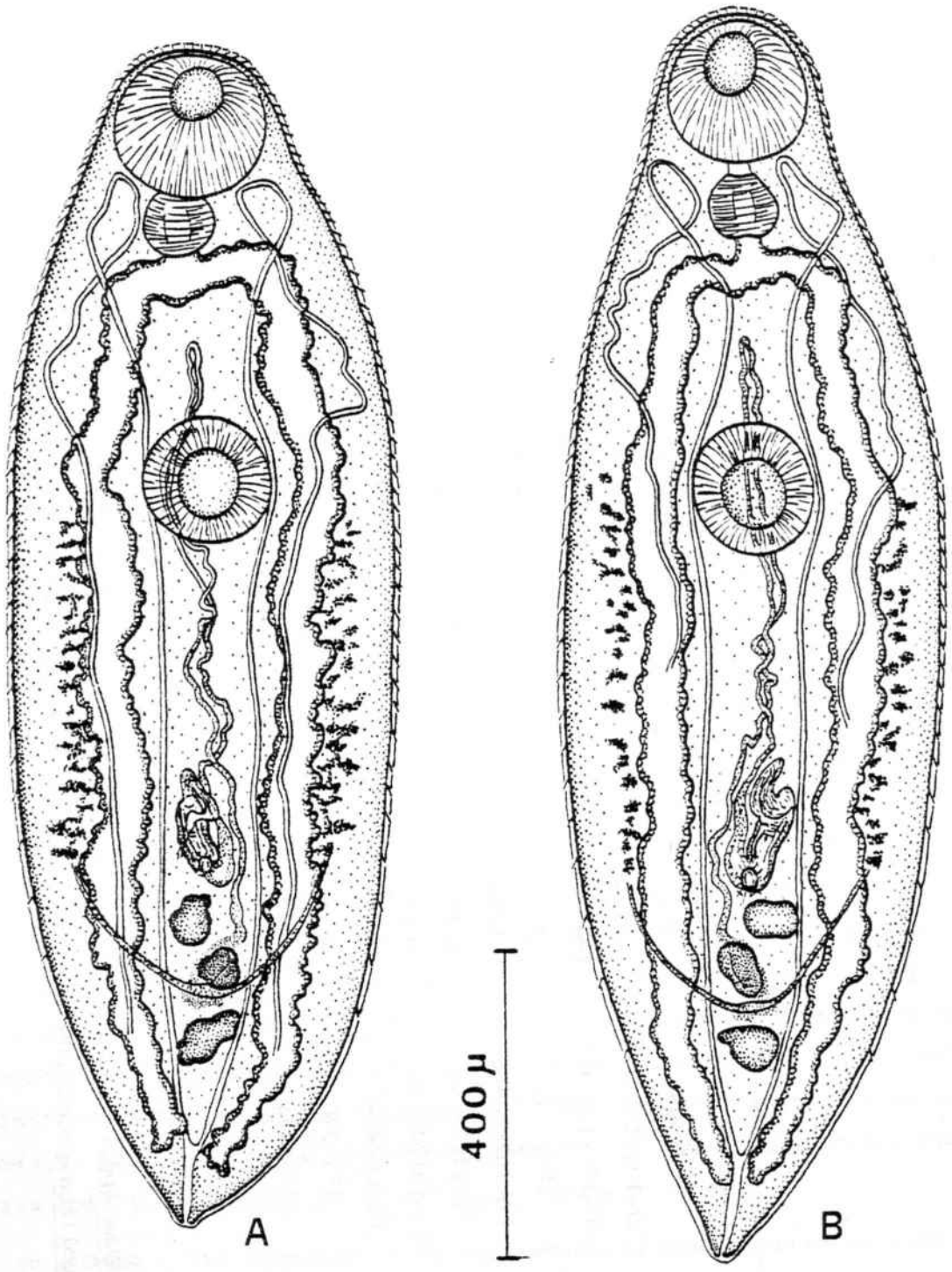


Fig. 53.- Brachylaima ruminae n. sp.: morfología general de la metacercaria infestante en visión ventral: A) ejemplar de 2 años obtenido experimentalmente en Rumina decollata a nivel de glándulas pédeas; B) ejemplar de 19 meses obtenido experimentalmente en Rumina decollata a nivel renal.

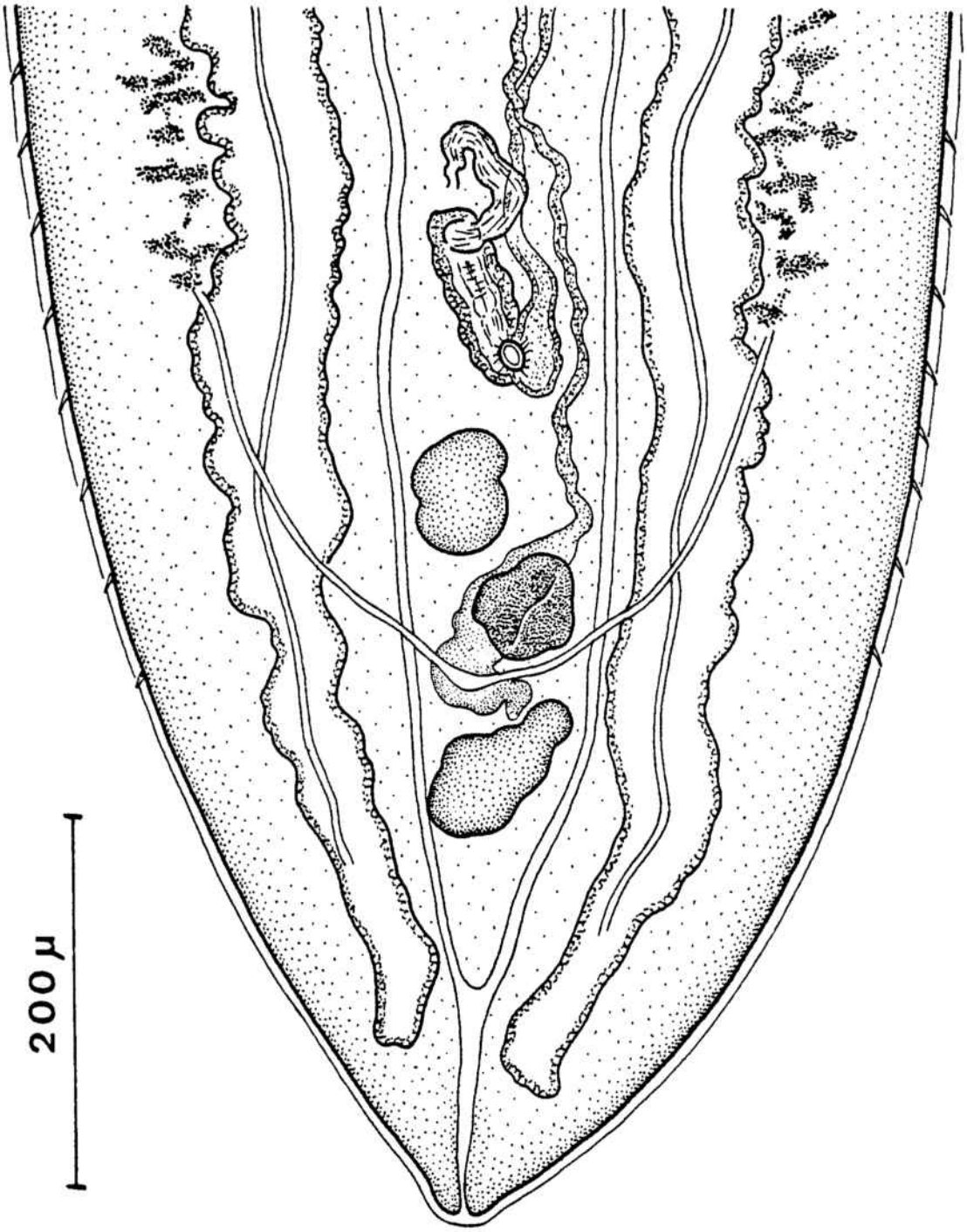


Fig. 54.- Brachylaima ruminae n. sp.: detalle de la morfología general de la región posterior de una metacercaria infestante, en visión ventral.

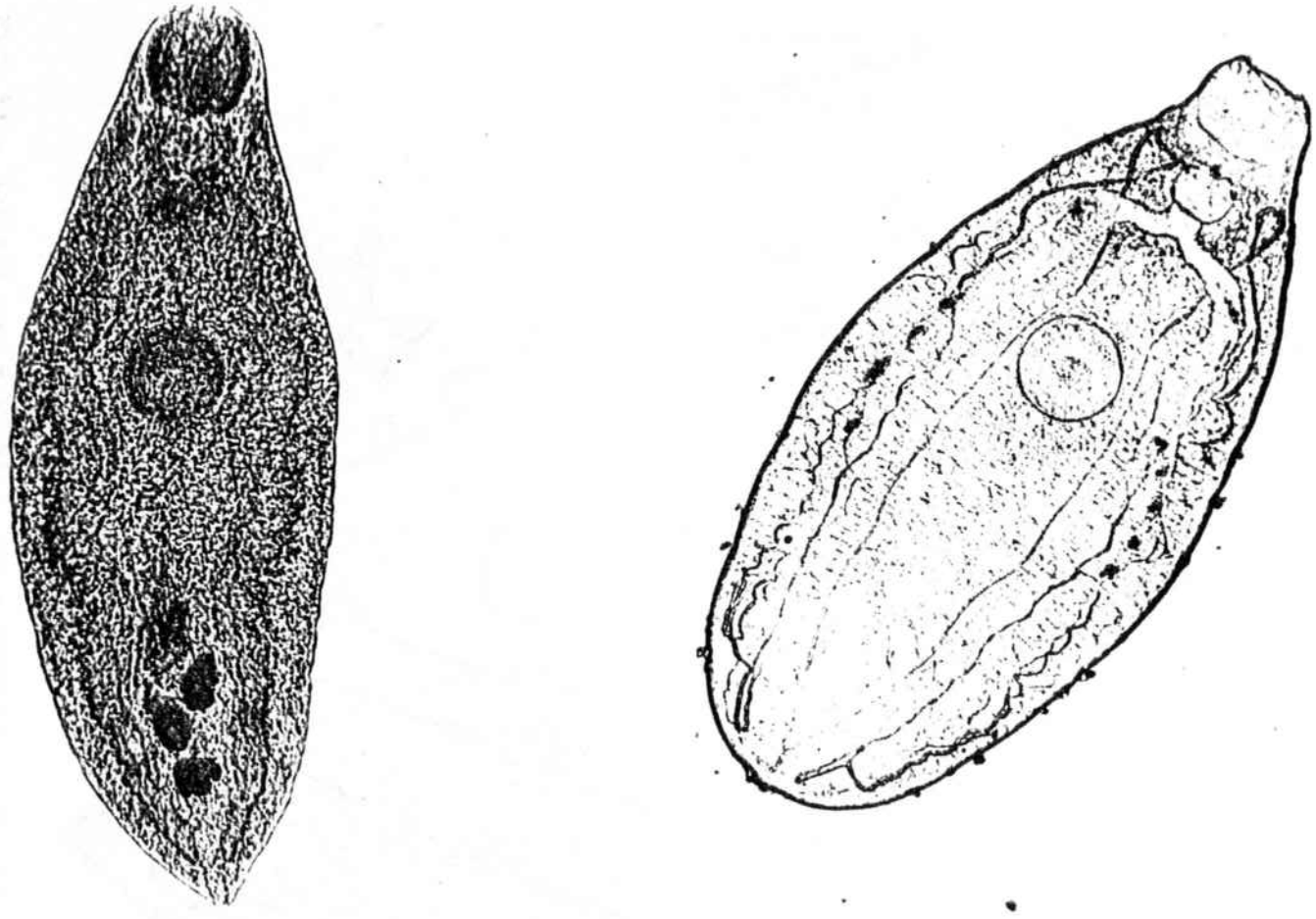


Fig. 55.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografías de dos metacercarias infestantes procedentes del riñón de Rumina decollata en visión ventral: A) ejemplar experimental de 13 meses; B) ejemplar montado in vivo mostrando el aparato excretor (infestación natural). x 80 y x 78 respectivamente.

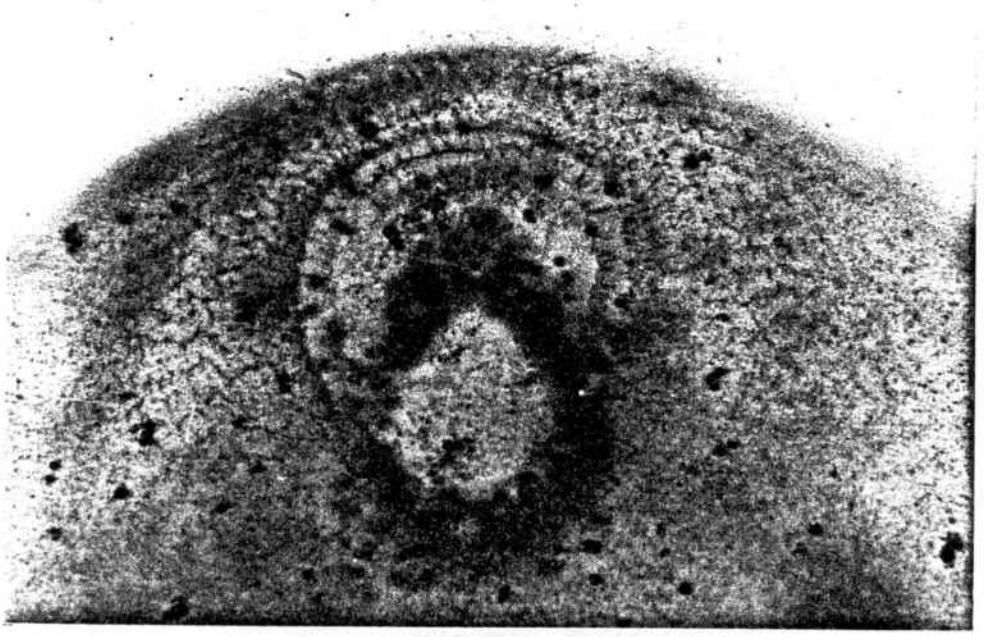


Fig. 56.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografía de una metacercaria mostrando la quetotaxia de la región cefálica en visión ventral. x 525.

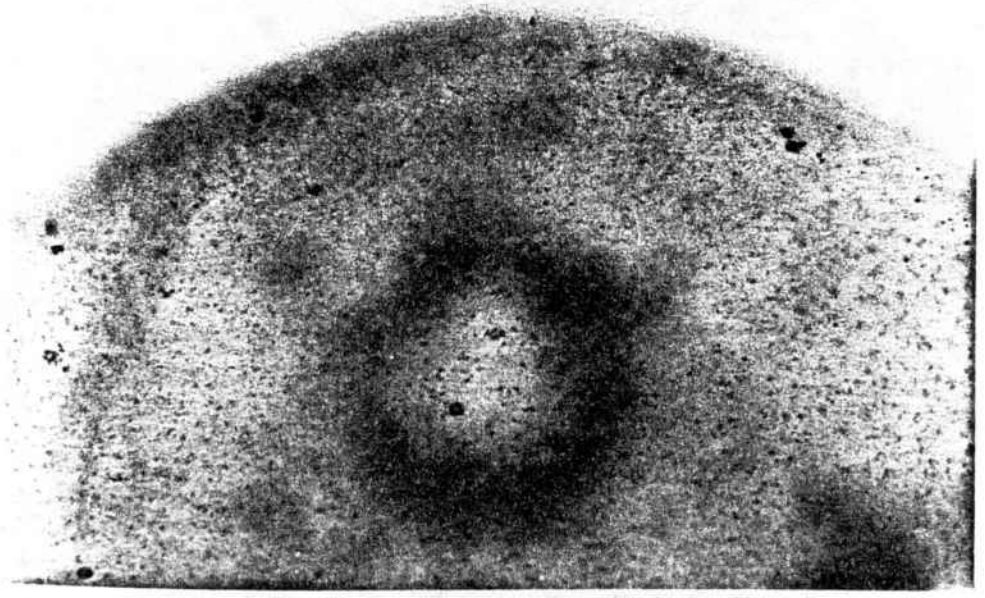


Fig. 57.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografía de la misma metacercaria mostrando la quetotaxia de la región cefálica en visión dorsal. x 525.

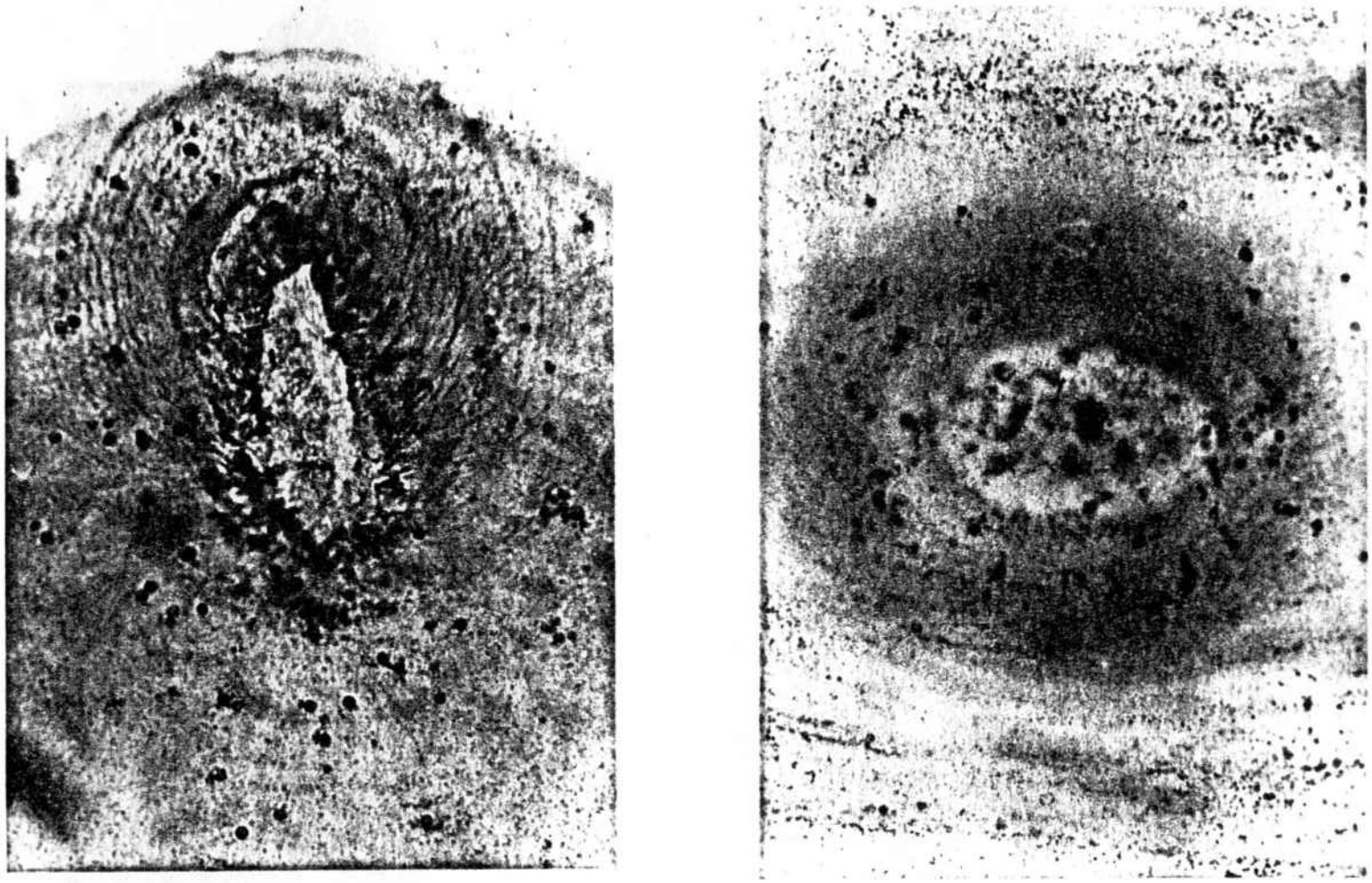
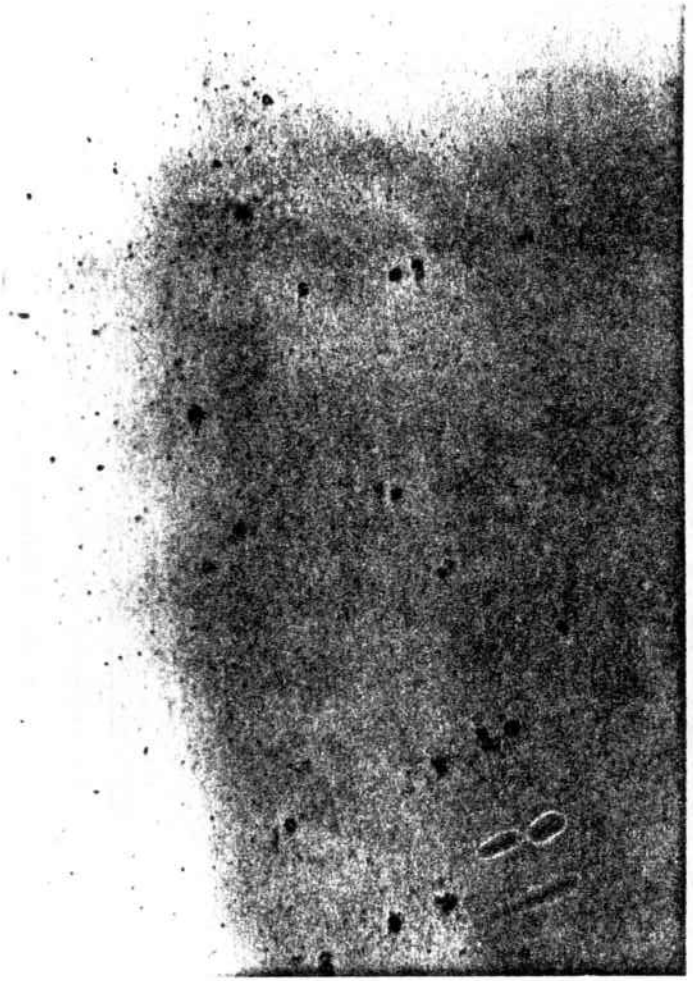


Fig. 58, 59.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografías de dos metacercarias mostrando respectivamente las quetotaxias de las regiones bucal y acetabular en visión ventral. x 546 y x 530 respectivamente.



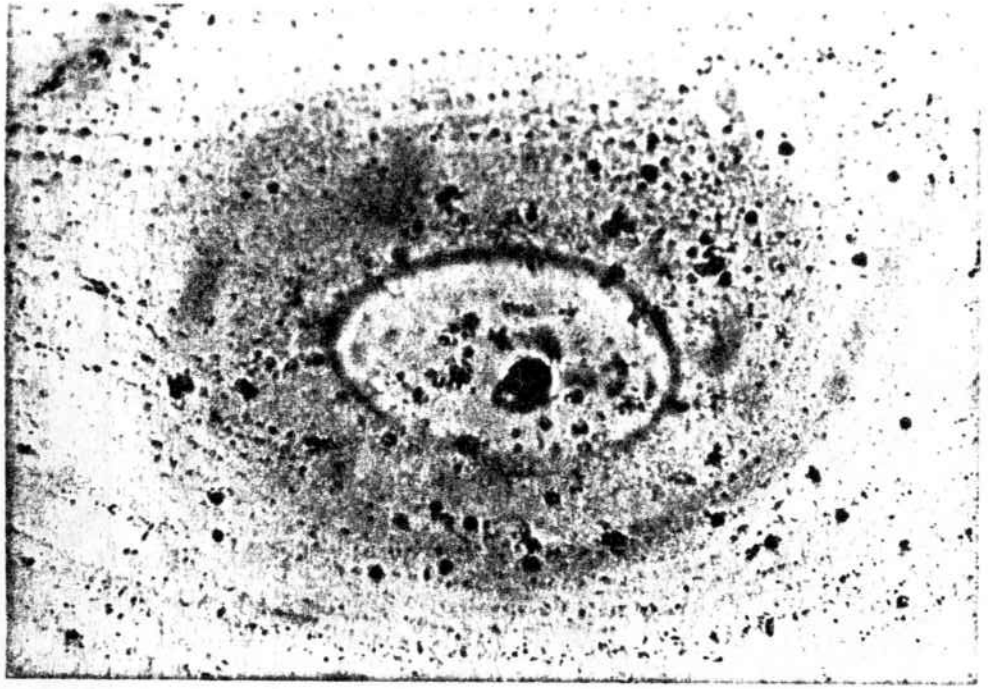


Fig. 60, 61.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografías de dos metacercarias mostrando respectivamente las quetotaxias de las regiones corporal - lateral y acetabular en visión ventral. x 530.

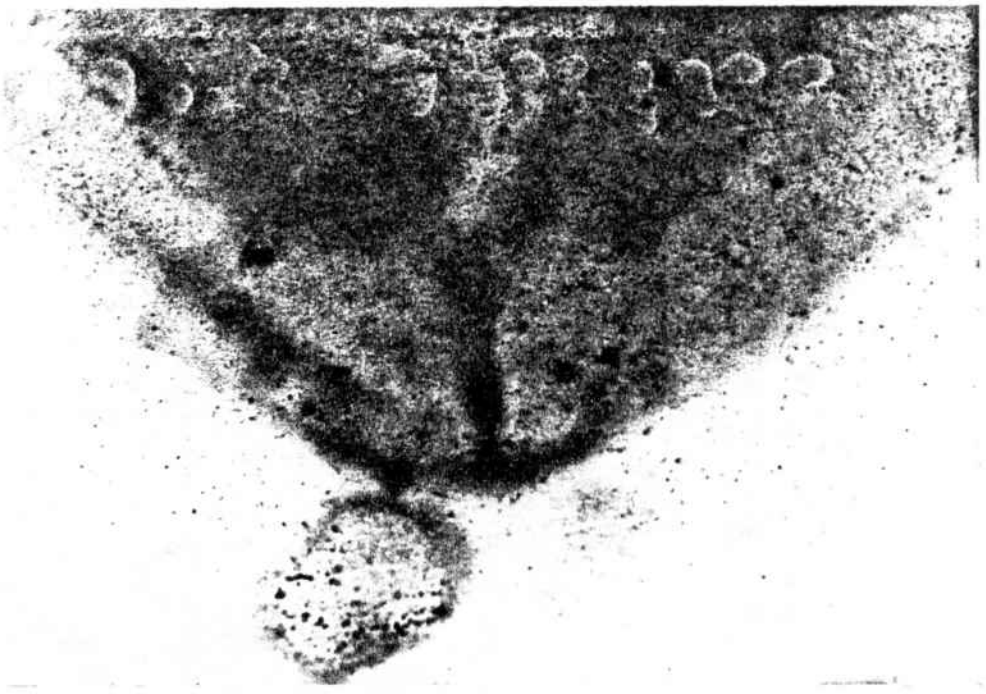


Fig. 62.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografía de una metacercaria mostrando la quetotaxia de la región caudal en visión ventral. x 530.

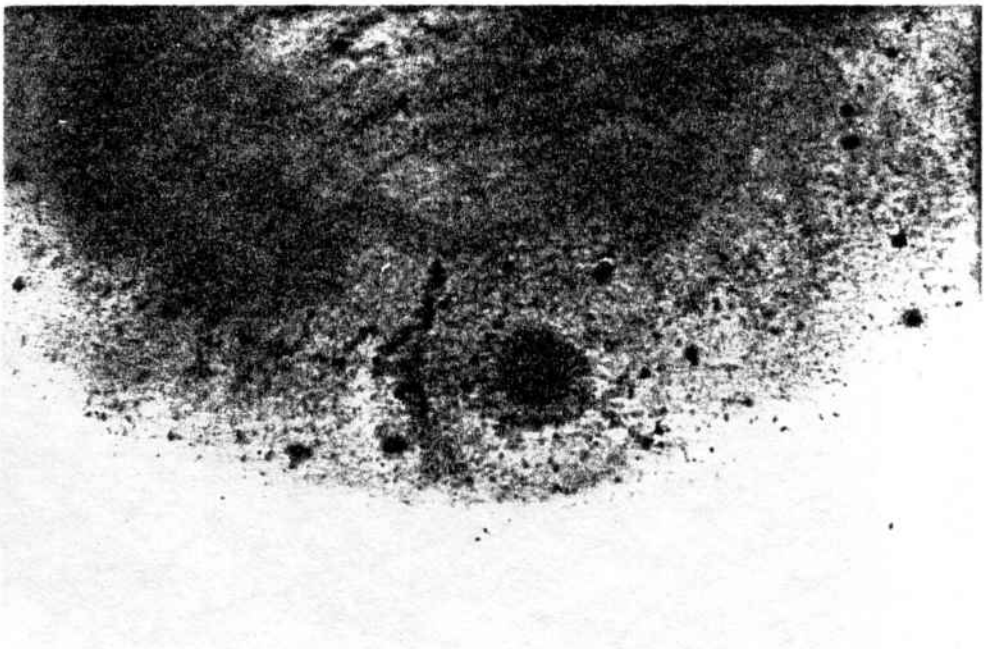


Fig. 63.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografía de otra metacercaria mostrando la quetotaxia de la región caudal - poro excretor en visión ventral. x 530.

D) QUETOTAXIA

La disposición de un elevado número de metacercarias hallándose en niveles distintos de evolución, nos indujo a intentar efectuar impregnaciones de las mismas con Nitrato de Plata con el fin de dilucidar la ausencia o presencia, y en este caso su número y distribución, de las papilas sensoriales a nivel de metacercaria. Y es que hay que resaltar aquí el hecho de que nunca hasta la fecha se ha estudiado la quetotaxia de metacercarias en Digénidos, salvo en un único caso (véase BAYSSADE-DUFOUR & BOURGAT, 1975). Ello es debido a que en general se sostenía que los Digénidos perdían sus papilas sensoriales, típicas de la cercaria, a nivel de metacercaria puesto que ésta, dada su biología, no las precisaba. Las numerosas preparaciones que hemos podido efectuar nos demuestran la existencia de sensores en la metacercaria de Brachylaima ruminae n. sp., y además cabe observar que su número se incrementa y su distribución se hace cada vez más compleja a medida que la metacercaria va avanzando en su desarrollo.

Desgraciadamente, la complejidad de la quetotaxia de la metacercaria de Brachylaima ruminae n. sp. es tal que a nosotros nos es difícil llegar a dilucidar su formulación, hecho para el cual tendrá que recurrirse a estudios futuros. De todos modos, es evidente que con ello se abre un extenso y vasto campo de posibilidades de gran interés. Así, por ejemplo, desconocemos en la actualidad si las papilas sensoriales de la cercaria desaparecen a nivel de metacercaria, siendo las de esta última todas de nuevo origen, o si por el contrario se mantienen junto a las de nueva aparición. Asimismo, ignoramos la evolución de la quetotaxia metacercariana, si bien nuestras preparaciones parecen evidenciar un incremento del número y complejidad de las papilas paralelo al desarrollo de la metacercaria. Y por último, resta aún por ver si la quetotaxia metacercariana podrá llegar a alcanzar una utilidad sistemática similar a la quetotaxia cercariana.

A pesar de no poder dar aquí la fórmula quetotáxica de la metacercaria, sí que podemos mostrar el aspecto que ofrece a través de las varias microfotografías de las figuras adjuntas.

3.1.1.4.- EVOLUCION EN EL HOSPEDADOR DEFINITIVO

En esta última fase del ciclo se considerará la evolución seguida por el Digénido Brachylaima ruminae n. sp. desde el momento de la infestación del hospedador definitivo con la metacercaria por ingestión de un Gasterópodo segundo hospedador intermediario hasta la consecución del estadío adulto grávido en el microhábitat final dentro del hospedador definitivo.

3.1.1.4.1.- RECEPTIVIDAD DE LOS HOSPEDADORES DEFINITIVOS

El estudio del parasitismo de los Micromamíferos por adultos de Brachylaima ruminae n. sp. sólo ha sido efectuado con material obtenido experimentalmente. A nivel de hospedadores naturales en la isla de Formentera, únicamente podemos llegar a hacer un estudio de la parasitación de éstos por Digénidos adultos pertenecientes al género Brachylaima sin poder determinar la especie debido a los motivos ya aludidos anteriormente. En otras palabras, existen en Formentera más de una especie de Brachylaima que se encuentran parasitando a Micromamíferos y cuyas formas adultas son morfo-anatómicamente indiferenciables, siéndolo sólamente hasta la fecha por sus quetotaxias cercarianas principalmente.

Así pues, las especies de Micromamíferos parasitados naturalmente, por adultos pertenecientes a Brachylaima sp., y las infestadas experimentalmente en el Laboratorio con adultos de la especie Brachylaima ruminae n. sp., así como los resultados obtenidos de su examen, son debidamente consideradas a continuación.

A) POR INFESTACION NATURAL

Dada la bien conocida escasa especificidad de los adultos de especies del género Brachylaima, a lo que hay que añadir la problemática ya comentada de la imposibilidad de identificación específica de los mismos, no queda otro remedio que pasar a exponer simplemente todos los individuos de Micromamífede la isla de Formentera en los cuales se ha detectado, en las prospecciones

efectuadas hasta la fecha, adultos de Brachylaima spp. Las especies de Micromamíferos de la isla de Formentera estudiadas, junto a sus tasas de infestación son las siguientes:

- Erinaceus (Aethechinus) algirus cf. vagans: 15 ejemplares procedentes de La Mola, todos negativos (0%); 25 ejemplares procedentes de San Fernando, todos negativos (0%); 4 ejemplares procedentes del Km 4 de La Sabina, todos negativos (0%); 44 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%);

- Eliomys quercinus ophiusae: 14 ejemplares procedentes de La Mola, 9 infestados con adultos (64,3%); 3 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 1 infestado con adultos (33,3%); 66 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, 46 infestados con adultos (69,7%); 3 ejemplares procedentes de Playa Mitjorn, 1 infestado con adultos (33,3%); 6 ejemplares procedentes de Es Caló, 2 infestados con adultos (33,3%); 4 ejemplares procedentes de Ca'n Marí, 2 infestados con adultos (50%); 1 ejemplar procedente de San Fernando, infestado con adultos (100%); 2 ejemplares procedentes de Las Salinas, ambos negativos (0%); 8 ejemplares procedentes de Cala Sahona, 1 infestado con adultos (12,5%); 2 ejemplares procedentes del Km 4 de La Sabina, ambos negativos (0%); 1 ejemplar procedente de Ca'n Rocavella, negativo (0%); 110 ejemplares examinados en total, 63 infestados con adultos (57,3%); los adultos encontrados se hallaban a nivel de intestino delgado y grueso así como en algunos casos en el estómago, oscilando el número de parásitos por animal entre 1 y 69 (en un caso hasta 120) (media = 5,3);

- Rattus rattus: 10 ejemplares procedentes de La Mola, 5 infestados con adultos (50%); 4 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 3 infestados con adultos (75%); 23 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, 4 infestados con adultos (17,4%);

1 ejemplar procedente de Playa Mitjorn, negativo (0%); 1 ejemplar procedente de Es Caló, infestado con adultos (100%); 1 ejemplar procedente de Ca'n Marí, infestado con adultos (100%); 5 ejemplares procedentes de Cala Sahona, 1 infestado con adultos (20%); 2 ejemplares procedentes de Cap Berbería, ambos negativos (0%); 1 ejemplar procedente del Km 4 de La Sabina, infestado con adultos (100%); 48 ejemplares examinados en total, 16 infestados con adultos (33,3%); los adultos encontrados se hallaban a nivel del intestino delgado, oscilando el número de parásitos por animal entre 1 y 15 (media = 2,6);

- Mus musculus: 2 ejemplares procedentes de La Mola, ambos negativos (0%); 4 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 1 infestado con adultos (25%); 2 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, ambos negativos (0%); 1 ejemplar procedente de Es Caló, infestado con adultos (100%); 6 ejemplares procedentes de Ca'n Pep Mayans, todos negativos (0%); 15 ejemplares examinados en total, 2 infestados con adultos a nivel de intestino delgado (13,3%), oscilando el número de parásitos por animal entre 2 y varios;

- Apodemus sylvaticus frumentariae: 3 ejemplares procedentes de La Mola, todos negativos (0%); 4 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 4 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 16 ejemplares procedentes de Playa Mitjorn, todos negativos (0%); 6 ejemplares procedentes de Es Caló, todos negativos (0%); 1 ejemplar procedente de San Francisco, negativo (0%); 1 ejemplar procedente de Cala Sahona, negativo (0%); 35 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Cabe añadir que hasta el momento no se ha podido estudiar helmintológicamente ningún ave ni animal no Micromamífero de la isla. No obstante las prospecciones realizadas en los pequeños Mamíferos son suficientes para indicar claramente que las especies de Brachylaima presentes en Formentera se hallan

distribuidas por toda la isla y en todo tipo de biotopos.

B) POR INFESTACION EXPERIMENTAL

Se procedió a ensayar en el Laboratorio, mediante metacercarias infestantes de Brachylaima ruminae n. sp. obtenidas experimentalmente en Gasterópodos de la especie Rumina decollata, la infestación de distintas especies de Micromamíferos con el fin de averiguar su viabilidad experimental como hospedadores definitivos del Digénido así como dilucidar el desarrollo evolutivo que experimenta el parásito en su microhábitat final.

En concreto, se ensayó la infestación con las siguientes especies de Micromamíferos:

a) Ejemplares de Laboratorio (incluimos aquí todas las experiencias efectuadas con Micromamíferos nacidos en cautividad):

- Mus musculus (cepa salvaje mantenida en el Laboratorio):
  - ensayo de infestación de 2 ratones con metacercarias experimentales de 2 meses de edad, posteriormente diseccionados a distintos tiempos; a los 15 días, disección de 1 ♂ (intubado con 24 metacercarias): infestado con 10 adultos en el duodeno; a los 21 días, disección de 1 ♀ (intubada con 25 metacercarias): infestada con 9 adultos en el duodeno;
  - ensayo de infestación de 22 ratones con metacercarias experimentales de 2 meses y medio de edad, posteriormente diseccionados a distintos tiempos; a los 3 días, disección de 1 ♀ (intubada con 13 metacercarias) y 1 ♂ (intubado con 15 metacercarias): ambos infestados con 5 adultos en el duodeno; a los 6 días, disección de 1 ♀ (intubada con 14 metacercarias) y 1 ♂ (intubado con 13 metacercarias): sólo el macho infestado con 10 adultos

en el duodeno; a los 9 días, disección de 1 ♀ y 1 ♂ (intubados con 14 metacercarias cada uno): ambos infestados en el duodeno con 2 y 6 adultos respectivamente; a los 12 días, disección de 1 ♀ y 1 ♂ (intubados con 16 metacercarias cada uno): ambos infestados en el duodeno con 10 y 3 adultos respectivamente; a los 15 días, disección de 1 ♀ y 1 ♂ (intubados con 17 metacercarias cada uno): sólo el macho resultó infestado con 7 adultos en el duodeno; a los 18 días, disección de 1 ♀ y 1 ♂ (intubados con 17 metacercarias cada uno): ambos infestados en el duodeno con 11 y 8 adultos respectivamente; a los 21 días, disección de 1 ♀ y 1 ♂ (intubados con 17 metacercarias cada uno): sólo el macho resultó infestado en el duodeno con 7 adultos; a los 24 días, disección de 2 ♀♀ y 1 ♂ (intubados con 15 metacercarias cada uno): sólo el macho y una de las hembras resultaron infestados con 11 y 3 adultos en el duodeno respectivamente; a los 27 días, disección de 2 ♀♀ (intubadas con 12 y 16 metacercarias): ambas infestadas en el duodeno con 5 adultos cada una; a los 30 días, disección de 1 ♂ (intubado con 18 metacercarias): infestado con 17 adultos en el duodeno; a los 40 días, disección de 1 ♀ (intubada con 15 metacercarias): infestada con 15 adultos en el duodeno; a los 50 días, disección de 1 ♀ (intubada con 14 metacercarias): infestada con 2 adultos en el duodeno;

- ensayo de infestación de 3 ratones con metacercarias experimentales de 3 meses de edad; disección de los 3 ratones, 1 ♀ (intubada con 20 metacercarias) y 2 ♂♂ (intubados con 12 y 19 metacercarias), a los 21 días de la infestación: todos infestados en el duodeno con 10, 8 y 10 adultos respectivamente;

- ensayo de infestación de 8 ratones con metacercarias experimentales de 6 meses de edad, posteriormente examinados a distintos tiempos; a los 15 días, disección

de 2 ♀♀ y 1 ♂ (intubados con 20 metacercarias cada uno): todos infestados en el duodeno con 1, 12 y 8 adultos respectivamente; a los 20 días, disección de 1 ♂ (intubado con 20 metacercarias): infestado en el duodeno con 12 adultos; a los 22 días, disección de 1 ♂ (intubada con 22 metacercarias) y 3 ♂♂ (intubados con 17, 19 y 20 metacercarias): todos menos uno, el macho intubado con 19 metacercarias, infestados en el duodeno con 3, 5 y 4 adultos respectivamente;

- ensayo de infestación de 4 ratones con metacercarias experimentales de 7 meses de edad; disección de los 4 ratones (intubados con 17, 4, 10 y 15 metacercarias cada uno) a los 21 días de la infestación: todos infestados en el duodeno con 3, 1, 1 y 8 adultos respectivamente;

- ensayo de infestación de 4 ratones con metacercarias experimentales de 8 meses de edad; disección de los mismos, 2 ♀♀ (intubadas con 25 y 22 metacercarias) y 2 ♂♂ (intubados con 19 y 22 metacercarias), a los 21 días de la infestación: todos infestados en el duodeno con 16, 21, 12 y 14 adultos respectivamente;

- ensayo de infestación de 3 ratones con metacercarias experimentales de 9 meses de edad; disección de los mismos, 2 ♀♀ (intubadas con 21 y 20 metacercarias) y 1 ♂ (intubado con 20 metacercarias), a los 21 días: todos infestados en el duodeno con 14, 20 y 17 adultos respectivamente;

- ensayo de infestación de 9 ratones con metacercarias de una edad mínima de 13 meses (metacercarias obtenidas experimentalmente en caracoles procedentes de la Naturaleza) y posteriomente examinados a distintos tiempos; a los 2 días, disección de 1 ratón (intubado con 7 metacercarias): infestado en el duodeno con 1 adulto; a los 4 días, disección de 4 ratones (intubados con 14, 18,

10 y 15 metacercarias): sólo 2 infestados en el duodeno (los dos primeros) con 2 y 7 adultos respectivamente; a los 15 días, disección de 3 ratones, 1 ♀ (intubada con 5 metacercarias) y 2 ♂♂ (intubados con 10 y 5 metacercarias): sólo el primero de los machos infestado en el duodeno con 6 adultos y la hembra asimismo infestada en el duodeno con 2 adultos; a los 21 días, disección de 1 ♀ (intubada con 10 metacercarias): infestada en el duodeno con 1 adulto;

- ensayo de infestación de 10 ratones con 20 metacercarias cada uno de una edad mínima de 2 años; disección de los mismos a los 21 días: todos infestados en el duodeno con 16, 8, 17, 15, 11, 19, 1, 21, 12 y 11 adultos cada uno;

- Rattus rattus (ejemplares albinos de Laboratorio): ensayo de infestación de 1 ♂ con 13 metacercarias de edad mínima de 13 meses; disección del mismo a los 10 días de la infestación: infestado con 8 adultos en el duodeno;

b) Ejemplares procedentes de la isla de Formentera (para solventar el problema planteado por el hecho de que los Micromamíferos a infestar experimentalmente procediesen de la Naturaleza, se les tuvo en cautividad el tiempo suficiente antes de proceder a su infestación):

- Eliomys quercinus ophiusae: ensayo de infestación de 1 lirón ♂ con 8 metacercarias de edad mínima de 11 meses; disección del mismo a los 15 días de la infestación: infestado con 5 adultos en el duodeno.

Cabe añadir aquí que los datos proporcionados por los ensayos de infestación deben estimarse con cautela. Y nos referimos con ello concretamente al hecho de que si bien estos ensayos demuestran la escasa especificidad de los

Digénidos adultos en cuestión, o lo que es lo mismo, la viabilidad como hospedadores definitivos de todas las especies de Micromamíferos ensayadas, resulta imposible intuir si existe o no una preferencia por una u otra especie de Roedor. Ni es posible distinguir, a partir de los ensayos efectuados, diferencias en cuanto a una mayor o menor capacidad de implantación (mayor porcentaje de adultos obtenidos a partir del número de metacercarias suministradas), ni tampoco diferencias en cuanto al desarrollo del adulto en el intestino de una u otra especie. Ello no quiere decir que estas diferencias no existan, puesto que en realidad, y tal y como se verá más adelante, en la isla de Formentera el carácter ecológico dominante del lirón careto le convierte sin lugar a dudas en el hospedador definitivo preferente. Somos de la opinión de que ensayos experimentales futuros habrán de demostrar en el Laboratorio las preferencias, tanto en cuanto a implantación como a óptimo desarrollo, que probablemente ostentan los adultos de Brachylaima ruminae n.sp. para con el lirón careto en comparación con los Múridos.

3.1.1.4.2.- ADULTOS

Consideraremos en este apartado la vía de entrada y la migración del Digénido hasta alcanzar el microhábitat definitivo dentro del hospedador definitivo, así como la consiguiente evolución morfo-anatómica que sufre la metacercaria hasta convertirse en adulto grávido, para por último terminar con la exposición de la morfología y anatomía generales del adulto al tiempo que con un análisis detallado de la variabilidad intraespecífica del mismo.

A) MIGRACION Y MICROHABITAT FINAL

En la Naturaleza, la penetración de las metacercarias en el hospedador definitivo tiene lugar de un modo pasivo mediante la ingestión de los caracoles segundos hospedadores intermediarios. En las infestaciones experimentales realizadas en el Laboratorio se ha suministrado las metacercarias directamente y oralmente mediante sonda gástrica, método que además nos permite saber exactamente el número de metacercarias con que se ha infestado al hospeda-

dor definitivo. El microhábitat definitivo por excelencia lo constituye la primera fracción intestinal, concretamente el duodeno, como bien lo demuestran los resultados obtenidos en las infestaciones experimentales realizadas. Los adultos, probablemente de ésta y otras especies del género Brachylaima, se presentan en la isla de Formentera parasitando generalmente también el duodeno de los Micromamíferos si bien cabe encontrarlos en raras ocasiones en la parte posterior del intestino delgado y comienzo del grueso cuando el hospedador es el lirón careto (recuérdese que los Glíridos no presentan intestino ciego).

El acceso al microhábitat final por excelencia, el duodeno, debe tener lugar indudablemente poco después de la infestación, siguiendo evidentemente el camino del tracto digestivo (esófago-estómago-duodeno).

B) EVOLUCION MORFO-ANATOMICA EN EL MICROHABITAT FINAL

Se analizará en este apartado la evolución morfo-anatómica seguida por el Digénido Brachylaima ruminae n.sp. en el microhábitat final del hospedador definitivo a partir de ejemplares de diferentes edades, comprendidas entre los 3 y los 50 días, conseguidos experimentalmente en el duodeno de ratones caseros, Mus musculus (ejemplares procedentes de una cepa salvaje mantenida en el Laboratorio), los cuales habían sido infestados previamente con metacercarias de la especie parásita en cuestión, asimismo experimentales y de unos 2 meses y medio de edad. Es muy posible que en la Naturaleza, la isla de Formentera, este Digénido siga un desarrollo muy parecido, en lo que a tiempo de maduración requerido para alcanzar la gravidez se refiere.

La evolución morfométrica que experimenta el Digénido en el microhábitat final desde el momento en que penetra en forma de metacercaria hasta que alcanza el estadío de adulto grávido queda claramente representada en la Tabla 8 , en la que se expone las medidas de los adultos experimentales en todas las edades estudiadas.

Una vez en el microhábitat definitivo, el duodeno, la metacercaria inicia rápidamente un proceso de transformación morfo-anatómica marcado principalmente por un aumento de las dimensiones del cuerpo, ventosas y estructu-

ras internas, y finalmente por la producción de huevos como resultado de la fecundación, momento en que alcanza el estadío de madurez.

A los 3 días de la infestación el Digénido ha aumentado ya notablemente sus dimensiones corporales, incremento de tamaño que aparentemente se ve seguido de un modo paralelo por el aumento de las dimensiones de las dos ventosas. Las gónadas, en cambio, demuestran haber experimentado un aumento muy considerable en su tamaño, remarcándose la diferenciación entre gónadas masculinas y gónada femenina las cuales a nivel de metacercarias eran casi indiferenciables. Así, mientras los testículos ya han más que duplicado sus diámetros, el ovario comparativamente queda más reducido. Este hecho puede ilustrar una primera fase de la evolución caracterizada por una entrada en actividad anterior del aparato sexual masculino que del femenino, en otras palabras, el reflejo esperado de la protandria, hecho general en los Digénidos (véase BAER & JOYEUX, 1961). Cabe detectar ya, asimismo, en este grupo de adultos la presencia de las glándulas vitelógenas extendiéndose anterior y posteriormente entre los límites normales a nivel de adulto. Sus folículos no muestran todavía, sin embargo, su configuración definitiva.

En los ejemplares de 6 días el cuerpo experimenta un aumento de tamaño, sobre todo en longitud, si bien las ventosas han seguido su lento crecimiento. En esta etapa son las gónadas las estructuras que más marcadamente han proseguido la evolución, habiéndose incrementado aún más la diferencia entre testículos y ovario, lo que viene a sugerir la continuación del proceso protándrico. Las glándulas vitelógenas muestran ya una configuración prácticamete definitiva.

Estos individuos adultos de 6 días presentan ya en las primeras partes del tubo uterino la existencia de algunos huevos recién formados, pudiéndose contar un número de huevos oscilante entre 25 y 60 según los individuos a excepción de un sólo ejemplar que no presentaba ninguno pero que resulta poco significativo al ostentar éste unas dimensiones muy por debajo de la media del resto de la muestra analizada. Este hecho sugiere que el fenómeno de la fecundación debe de tener lugar presumiblemente, en este determinado ensayo experimental realizado en unas condiciones determinadas, en el límite entre el cuarto y sexto día a partir de la infestación. Las dimensiones de estos primeros huevos no varían significativamente respecto de los observables en

Digénidos maduros.

En otros ensayos de infestación efectuados, también con Mus musculus, no incluidos en la serie que en este apartado nos está ocupando, se obtuvo resultados ligeramente discordantes. Así, la infestación con metacercarias de una edad mínima de 13 meses permitió la obtención, en disección a los 2 y 4 días, de adultos significativamente mayores que los de 3 y 6 días de edad de la serie anterior y en los que la aparición de los primeros huevos es detectada con ligera antelación, concretamente entre el tercer y cuarto día. De estos resultados se deduce el hecho de que la edad de la metacercaria influya decisivamente en la mayor o menor rapidez del funcionamiento de las gónadas, independientemente de la especie hospedadora de que se trate (compárese la Tabla 9 con la Tabla 8).

Al alcanzar la edad de 9 días las gónadas siguen siendo, a pesar de que todavía se experimenta un notable aumento del tamaño del cuerpo, las estructuras que más exageradamente marcan el desarrollo evolutivo. Sus dimensiones se incrementan considerablemente si bien se mantiene prácticamente ya la misma relación existente entre testículos y ovario. El conducto uterino se encuentra ya ocupado por huevos inmaduros en toda su extensión, si bien en menor cantidad que la detectable en adultos grávidos, aunque ya llenan prácticamente el espacio libre situado entre el acetábulo y la bifurcación intestinal pero siempre sin llegar a rozar las paredes de los ciegos.

En los diás siguientes el Digénido proseguirá con un crecimiento lento que afecta en general a todas sus estructuras. Asimismo, la función reproductora continuará originando gran número de huevos que se irán acumulando en el útero.

A los 12 días cabe observar ya el tubo uterino repleto de estos huevos, sin que, no obstante, quepa detectar la presencia de huevos maduros en las porciones finales del útero.

Los primeros huevos maduros, de color parduzco oscuro, aparecen en los ejemplares de 15 días y es en esta fase, pues, cuando se deberá producir presumiblemente la liberación por parte del Digénido, de huevos maduros al microhábitat intestinal, huevos que posteriormente alcanzarán el medio ambiente externo mediante las defecaciones del hospedador definitivo.

Estadío evolutivo / Edad	Metacercarias 2,5 meses n=10		Adultos 3 días n=10			Adultos 6 días n=10			Adultos 9 días n=8		
	V.E.	$\bar{x}$	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	890-1386	1075	1176-1660	1444	169	1590-2386	2019	207	2136-2523	2385	144
Anch. máx.	273-469	377	335-432	390	28,7	425-492	456	22,5	429-619	536	39,7
Vent. oral	112-168/108-150	144/138	123-168/120-168	158/151	13,1/14,9	168-202/165-189	186/177	10,5/7,8	174-206/174-198	195/188	10,6/9,1
Acetábulo	95-146/91-144	124/117	127-150/105-147	140/130	8,3/12,1	150-176/135-166	166/156	8,6/10,1	168-185/165-181	181/174	5,2/6,5
Rel. VO/VV	1,10-1,64	1,38	1,11-1,50	1,31	0,11	1,13-1,43	1,27	0,12	1,02-1,27	1,17	0,09
Faringe	46-71/52-90	58/74	56-75/69-93	69/85	7,7/7	70-86/90-108	80/98	4,9/6,5	86-90/101-136	88/111	1,7/10,9
Test. I	31-75/26-56	51/38	75-120/61-116	102/88	14,9/16,4	161-232/120-198	199/168	21,9/20,4	232-315/183-251	269/217	28,4/27
Test. II	37-86/24-61	60/40	82-135/76-120	114/98	18,1/18	168-237/142-213	207/185	22,6/19,7	236-315/296-281	280/246	31,2/26,5
Ovario	30-65/26-48	43/34	60-93/52-86	80/67	12,3/10,7	120-176/97-161	149/132	16,4/17,9	161-206/138-181	181/158	12,9/14,7
Huevos	-	-	-	-	-	22,5-30/12,5-16,5	22,9/14,7	2,5/1,3	23,5-31,5/13-18,5	26,6/15,6	2,6/1,4
Dist. VO-VV	179-298	195	231-335	296	34,1	276-440	351	50,4	335-499	395	54,9
Dist. VV-TI	236-387	297	341-584	430	76,1	426-760	630	89,6	715-999	797	93,6
Superf. VO	-	-	11639-22299	18850	3050	22299-30059	25889	2259	23778-32115	28966	2875
Superf. VV	-	-	10514-17377	14383	2016	16787-22753	20420	1958	21836-26371	24772	1517
Sup. corp.	-	-	335964-534543	400227	152513	558831-838599	722661	87660	825386-1122556	997061	88588
VO-VV/long.	-	-	0,18-0,28	0,21	0,03	0,16-0,20	0,17	0,01	0,16-0,20	0,17	0,02

Tabla 8 A) Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfométrica en el microhábitat final de adultos experimentales obtenidos en Mus musculus a partir de metacercarias asimismo experimentales de 2,5 meses de edad. Dimensiones en μ y superficies en μ^2.

Edad	12 días n=13			15 días n=7			18 días n=19		
	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	2762-3750	3471	268	3363-3750	3580	171	3431-4090	3710	164
Anch. máx.	551-641	590	35,2	604-686	629	28,8	507-686	610	53,5
Vent. oral	213-232/191-226	223/216	6,7/9,9	213-226/202-222	221/216	4,4/7,3	210-236/195-228	221/210	7/9
Acetábulo	198-221/180-210	210/202	6,8/8,2	202-232/195-206	216/201	11,8/4,1	200-228/191-213	214/204	8,5/6,6
Rel. VO/VV	1,00-1,25	1,14	0,07	1,02-1,19	1,10	0,06	0,97-1,26	1,07	0,08
Faringe	90-108/108-131	97/120	6,7/9,9	90-108/112-135	100/121	5,9/8,6	82-105/110-135	99/123	5,5/6,9
Test. I	291-358/253-328	330/287	6,8/8,2	328-343/283-313	335/292	7,5/11,6	310-440/268-328	351/297	32,6/19,7
Test. II	343-410/268-313	360/294	5,7/7,1	343-372/291-335	362/318	10,8/15,9	328-447/283-343	374/309	36,7/16,8
Ovario	194-231/171-208	217/193	17,7/20	216-238/194-223	227/208	7,3/8,5	186-231/141-208	213/189	12,4/15,3
Huevos	25-31,5/14-16,5	27/15,4	1,5/0,8	25-30/14,5-16,5	26,7/15,2	1,2/0,6	24-29,5/13,5-16,5	26,8/15	1,2/0,4
Dist. VO-VV	372-638	517	80,3	536-671	607	58,3	499-668	578	45,8
Dist. VV-TI	1000-1613	1400	156	1227-1523	1422	108	1386-1831	1550	106
Superf. VO	32627-41360	37840	2374	33958-39581	37571	1909	32698-42353	36585	2396
Superf. VV	28627-35873	33292	2081	31549-36977	34122	2378	30630-37110	34400	2124
Sup. corp.	1390505-1738886	1605024	98860	1653699-1909994	1768751	86088	1429729-2060480	1777530	162316
VO-VV/long.	0,12-0,17	0,15	0,02	0,15-0,18	0,17	0,01	0,13-0,17	0,16	0,01

Tabla 8 B) Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfométrica en el microhábitat final de adultos experimentales obtenidos en Mus musculus a partir de metacercarias asimismo experimentales de 2,5 meses de edad (continuación). Dimensiones en μ y superficies en μ^2.

Edad	21 días n=7			24 días n=14			27 días n=10		
	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	3341-3795	3617	152	3220-4477	3776	378	3795-4545	4095	228
Anch. máx.	551-596	576	14,8	574-708	650	36,9	566-700	661	50,2
Vent. oral	206-243/198-237	226/216	13,5/12,4	219-251/202-234	229/217	9,2/9,2	210-247/204-228	235/218	11,1/7,4
Acetábulo	198-228/187-217	215/206	9,6/10,4	198-225/183-221	215/203	7,1/10,4	213-236/191-221	226/206	7,2/8,4
Rel. VO/VV	1,02-1,21	1,10	0,06	1,03-1,33	1,14	0,09	0,93-1,29	1,11	0,09
Faringe	93-101/112-131	97/123	2,8/6,9	86-105/105-135	92/120	5,4/10,2	105-116/123-150	110/135	3,6/8,3
Test. I	283-372/209-320	332/273	33/34,8	343-469/298-387	396/340	40,3/29	350-432/298-365	375/40	26,5/24,4
Test. II	335-387/298-350	359/322	19,8/20,5	365-536/208-372	417/352	47,5/22,1	358-440/298-402	399/347	28,7/32,4
Ovario	194-238/179-198	215/192	16,3/6	194-253/179-238	227/203	18,4/18,2	223-268/179-223	243/201	14,4/13,8
Huevos	25-27,5/15-16,5	26,1/15,2	0,8/0,5	25-27,5/13,5-18,5	26/15,1	0,4/0,8	25,5-27,5/15-16,5	26,7/15,8	1/0,5
Dist. VO-VV	522-641	584	47,9	492-738	604	73,9	507-745	637	81,6
Dist. VV-TI	1318-1605	1505	99,1	1272-1909	1618	205	1659-2181	1830	185
Superf. VO	32115-45420	38435	4347	34830-45027	38990	2824	33976-42959	40165	2604
Superf. VV	29231-39033	34858	3185	29231-39054	34372	2691	33152-39054	36610	2172
Sup. corp.	1525868-1755800	1636708	85163	1583146-2303185	1924552	205105	1728994-2475547	2126726	199088
VO-VV/long.	0,14-0,18	0,16	0,02	0,14-0,19	0,16	0,01	0,12-0,18	0,16	0,02

Tabla 8 C) Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfométrica en el microhábitat final de adultos experimentales obtenidos en Mus musculus a partir de metacercarias asimismo experimentales de 2,5 meses de edad (continuación). Dimensiones en μ y superficies en μ^2.

Edad	30 días n=17			40 días n=15			50 días n=2		
	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	3704-4272	3960	176	3908-4795	4408	243	4720-4727	4723	4,9
Anch. máx.	626-687	655	18,7	604-686	631	23	626-671	648	31,8
Vent. oral	217-241/206-232	230/222	7,3/6,4	225-255/206-240	234/222	8,1/8,3	243-249/241-245	246/243	3,9/2,5
Acetábulo	213-258/202-232	236/213	11,3/7,9	213-251/191-228	234/213	8,9/9,5	241-243/213-237	242/225	1,4/16,9
Rel. VO/VV	0,91-1,13	1,01	0,07	0,97-1,10	1,04	0,04	1,05-1,14	1,09	0,06
Faringe	101-123/131-146	114/140	5,8/4,3	97-121/131-153	108/141	5,7/6,3	102-120/135-136	111/136	12,4/1,1
Test. I	328-447/298-343	368/320	30,7/13	343-477/298-358	392/340	34,4/18,5	372-395/283-313	384/298	15,9/21,2
Test. II	358-402/268-372	379/326	15/29,5	358-507/298-455	415/366	46,1/41,4	372-425/268-335	399/302	37,1/47,4
Ovario	223-283/179-231	247/207	17,1/11,4	223-298/182-240	255/212	18,6/18	208-235/194-205	222/199	18,7/7,8
Huevos	26-30/14-17	26,4/15,5	0,8/0,7	26-30/15-18	26,8/16,1	1,1/0,7	26-27,5/15-16,5	26,7/15,7	0,6/0,9
Dist. VO-VV	532-671	594	38,1	581-760	675	46,7	656-671	663	10,6
Dist. VV-TI	1523-1977	1744	120	1659-2454	2071	226	2136-2159	2147	16,3
Superf. VO	35189-43825	39999	2233	37728-46652	40884	2381	46185-47913	47049	1221
Superf. VV	34542-44464	39717	2857	35800-42411	39174	1825	40495-45420	42958	3482
Sup. corp.	1892939-2150953	2035159	73225	1854120-2546833	2191499	180648	2320637-2491145	2405891	120567
VO-VV/long.	0,14-0,17	0,15	0,01	0,14-0,17	0,15	0,01	0,14	0,14	0,00

Tabla 8 D) Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfométrica en el microhábitat final de adultos experimentales obtenidos en Mus musculus a partir de metacercarias asimismo experimentales de 2,5 meses de edad (continuación y fin). Dimensiones en μ y superficies en μ^2.

Estadío evolutivo / Edad	Metacercarias 13,5 meses n=15		Adultos 2 días n=2		Adultos 4 días n=8	
	V.E.	$\bar{x}$	V.E.	$\bar{x}$	V.E.	$\bar{x}$
Longitud	1304-1721	1494	2015-2060	2037	1899-2294	2151
Anch. máx.	477-641	566	593-643	618	608-706	652
Vent. oral	161-202/159-187	184/177	173-180/169	176/169	180-198/176-187	191/182
Acetábulo	150-185/146-180	168/161	163-175/160-169	169/164	167-187/144-180	179/171
Rel. VO/VV	1,07-1,41	1,21	1,03-1,12	1,08	1,08-1,45	1,14
Faringe	61-82/90-105	73/98	83/83-79	83/81	86-104/79-90	96/86
Test. I	75-117/48-71	87/62	162/137	162/137	187-266/151-223	226/196
Test. II	69-106/42-82	88/64	144-173/129-140	158/135	205-266/155-227	241/200
Ovario	63-86/48-75	75/60	119-137/93-99	128/96	137-176/97-155	160/135
Huevos	-	-	-	-	30,5-37,5/16-21,5	33,9/19,1
Dist. VO-VV	281-380	322	426-433	429	395-501	447
Dist. VV-TI	305-521	403	669-684	676	547-760	673

Tabla 9.- Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfométrica en el microhábitat final de adultos experimentales obtenidos en Mus musculus a partir de metacercarias asimismo experimentales de 13,5 meses de edad. Dimensiones en µ.

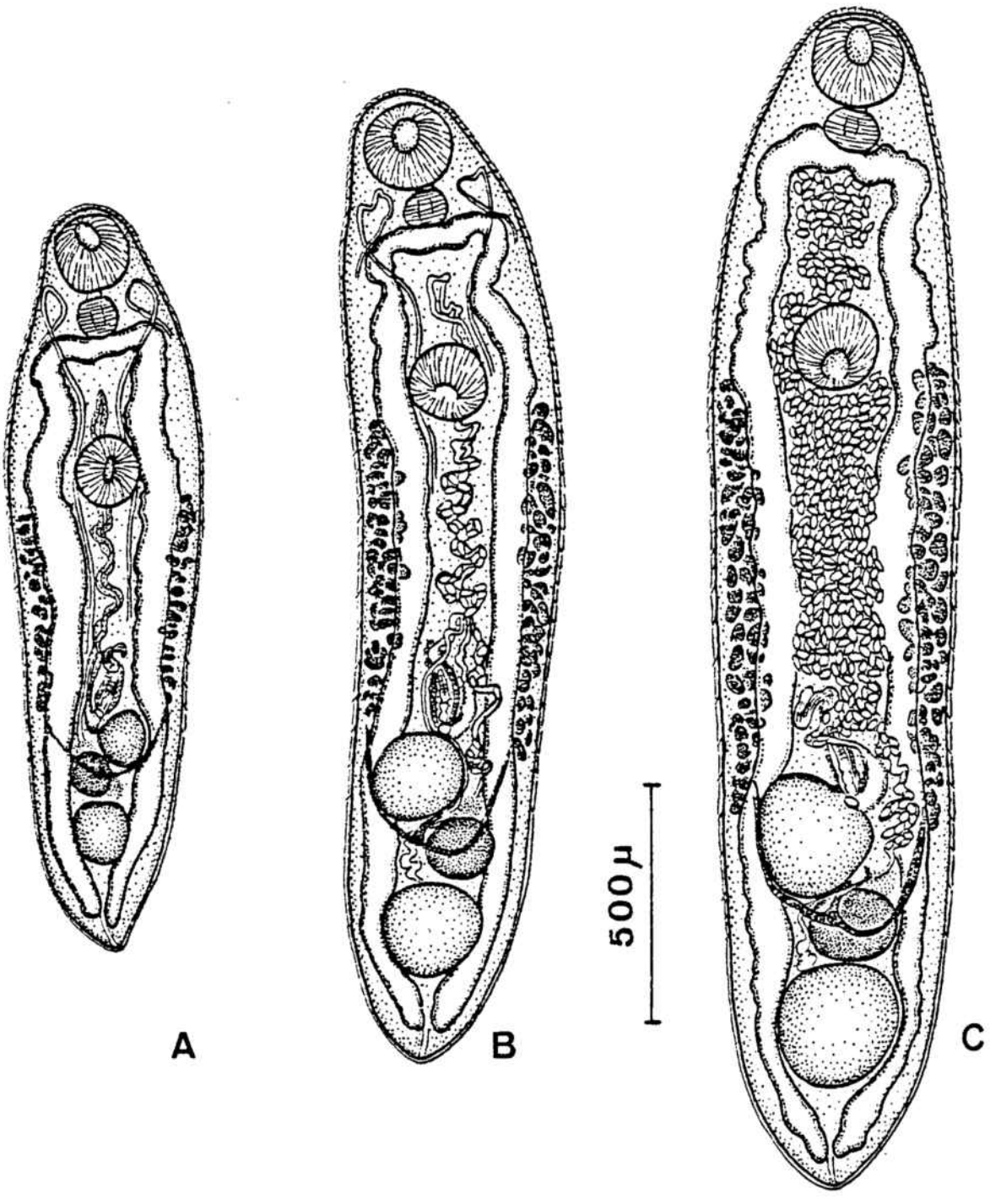


Fig. 64.- Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfo-anatómica experimental del adulto en el microhábitat final realizada en Mus musculus: A) ejemplar de 3 días; B) ejemplar de 6 días; C) ejemplar de 9 días. Todos en visión ventral.

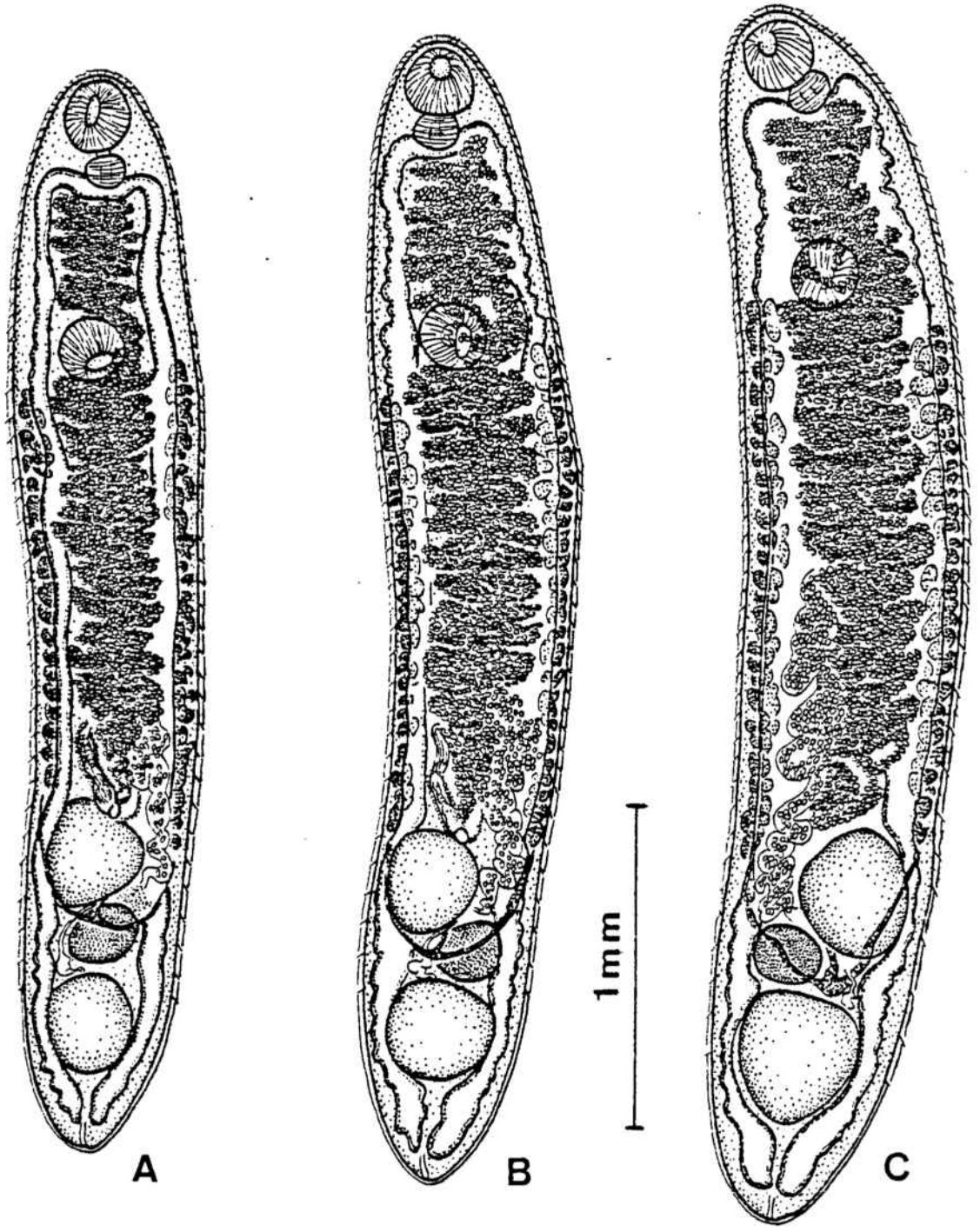


Fig. 65.- Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfo-anatómica experimental del adulto en el microhábitat final realizada en Mus musculus: A) ejemplar de 12 días; B) ejemplar de 18 días; C) ejemplar de 27 días. Todos en visión ventral.

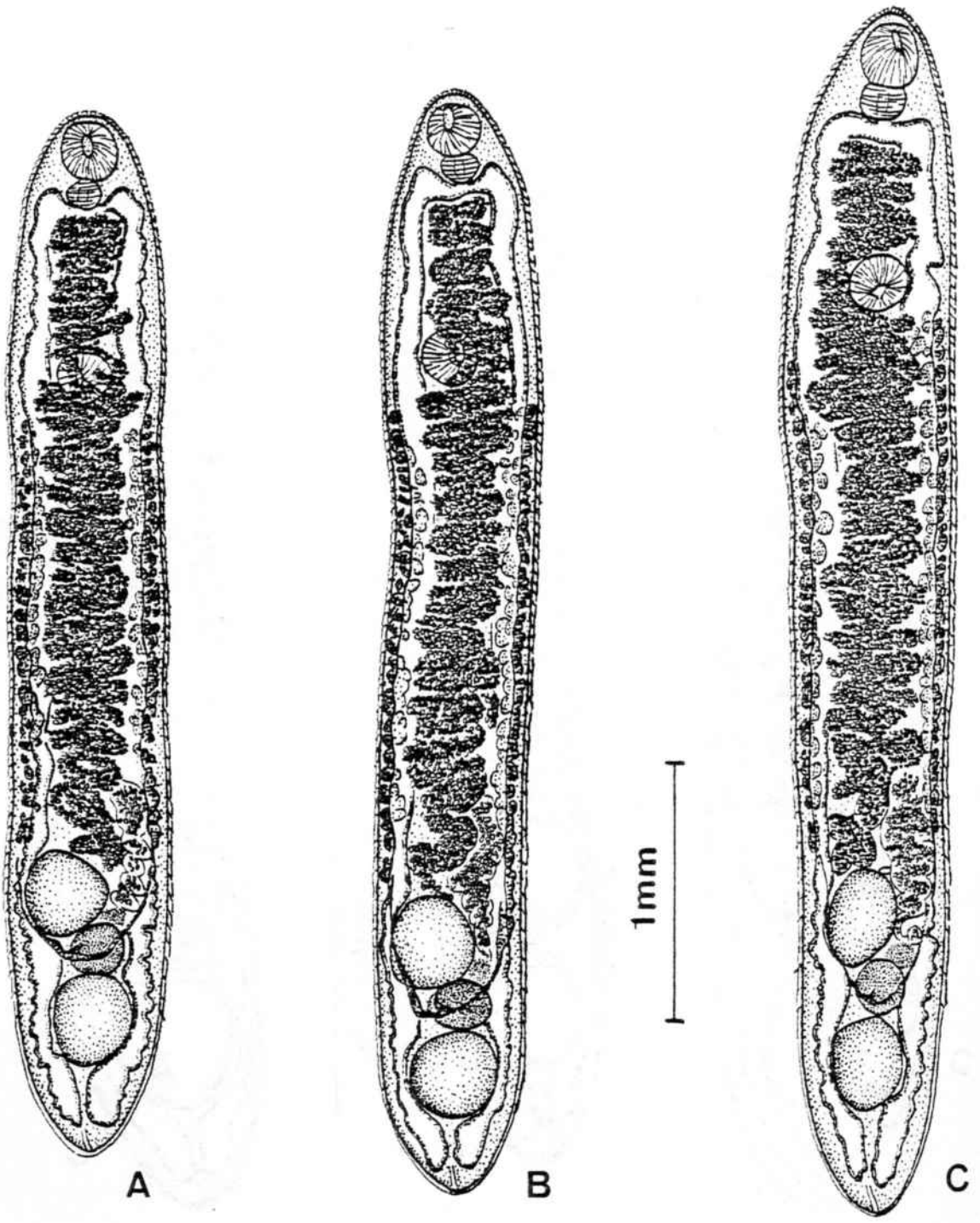


Fig. 66.- Brachylaima ruminae n. sp.: evolución morfo-anatómica experimental del adulto en el microhábitat final realizada en Mus musculus: A) ejemplar de 30 días; B) ejemplar de 40 días; C) ejemplar de 50 días. Todos en visión ventral.

A los 18-21 días los adultos muestran un mayor número de huevos maduros en el útero lo que nos permite considerarlos como individuos tipo de adultos grávidos del Digénido en cuestión.

El crecimiento corporal que experimenta el adulto a partir de este momento, e incluso desde antes, hasta los 50 días, queda reflejado principalmente en el incremento constante de la longitud corporal la cual viene marcada exclusivamente por el alargamiento progresivo de la distancia existente entre acetábulo y primer testículo (VV-TI) mientras que el valor de la distancia entre ventosas (VO-VV) permanece prácticamente constante. La anchura corporal así como las dimensiones de las ventosas y gónadas permanecen durante esta última etapa, asimismo, prácticamente constantes tal y como se observa en la Tabla 8.

Muy poco puede adelantarse sobre la longevidad del adulto en el hospedador definitivo. De todos modos, todo parece indicar que la vida de estos Digénidos en el microhábitat final no debe de ser muy larga. Ninguno de los 9 lirones procedentes de Formentera examinados en el Laboratorio tras un período de tiempo más o menos prolongado de cautividad (concretamente a 1 año y 2 meses, 1 año y 3 meses, 2 años y 1 mes, 2 años y 9 meses, 3 años, 3 años y 1 mes, 3 años y 4 meses, 3 años y 6 meses y 3 años y 9 meses respectivamente) mostró la presencia de estos Trematodos.

C) MORFOLOGIA Y ANATOMIA DEL ADULTO

La siguiente descripción morfo-anatómica del adulto de Brachylaima ruminae n.sp. está basada en ejemplares fijados y montados in toto. Los especímenes analizados proceden únicamente de infestaciones experimentales realizadas en los distintos hospedadores utilizados, el ratón, la rata y el lirón. No podemos incluir aquí aquellos Brachylaima spp. procedentes de infestaciones naturales por su indeterminación específica, debida a motivos ya aludidos anteriormente.

a) Cuerpo

El cuerpo del verme es ovalado, alargado, y provisto de una gruesa cutícula. Presenta una espinulación bien marcada en la parte anterior del Digénido y que se extiende posteriormente, en general hasta un nivel acetabular. No obstante, el límite inferior de la extensión de las espinas cuticulares es muy variable, pudiendo llegar a alcanzar hasta el nivel anterior del ovario. La ostensibilidad de dicha espinulación depende principalmente de la fijación por cuanto la cutícula externa se pierde fácilmente en casos de fijación defectuosa entre portaobjetos y cubreobjetos.

b) Ventosas

Las ventosas son relativamente pequeñas comparadas con las dimensiones del cuerpo y son subiguales en tamaño. La oral es subterminal ventral y bastante musculosa. El acetábulo está localizado en el límite del primer tercio anterior del cuerpo, de similares características que la ventosa oral.

c) Aparato excretor

El sistema excretor es de tipo "stenostoma", con dos canales colectores principales bien visibles que se reunen en una vesícula excretora posterior, corta, y que desemboca en la parte posterior del cuerpo en un poro excretor final.

d) Aparato digestivo

El aparato digestivo se inicia con un espacio prefaríngeo variable, que va de casi imperceptible en algunos individuos hasta bien visibles en otros. Luego sigue una faringe ovalada, relativamente grande, que da lugar a su vez al nacimiento, tras un trayecto esofágico casi inexistente, a dos ciegos intestinales más o menos anchos que se extienden paralelamente a las paredes

del cuerpo hasta alcanzar posteriormente el extremo final del cuerpo.

e) Aparato genital masculino

Los dos testículos son subiguales, localizándose en el último tercio del cuerpo, intracecalmente. Su forma es ovalada y están situados según la disposición típica de los Brachyláimidos, uno anterior al ovario y el otro posterior al mismo. Los dos conductos deferentes, discernibles en muchas ocasiones, van a unirse para converger en una bolsa del cirro grande, larga y contorneada. Esta bolsa contiene un cirro inerme que emerge al evaginarse por un atrio genital ventral.

El poro genital se localiza en la línea central del cuerpo o próximo a la misma, a un nivel oscilante entre ligeramente anterior al primero de los testículos y a nivel del mismo testículo, nunca posterior al nivel medio de éste.

f) Aparato genital femenino

El ovario es de tendencia redondeada y se sitúa en general entre los testículos, formando un triángulo con éstos en el que generalmente la gónada femenina se dispone hacia la derecha del verme.

Las glándulas vitelógenas se disponen según dos campos laterales y extracecalmente. Su extensión va desde un nivel más o menos acetabular hasta un nivel medio del primer testículo. Los viteloductos parten lateralmente, de la parte posterior de las glándulas vitelógenas, dividiéndose hacia la parte central del cuerpo y convergiendo en un pequeño reservorio vitelógeno situado directamente por debajo del ovario.

El útero comienza su recorrido en el ootipo, esto es, a nivel post-ovárico para ascender luego por entre ovario y testículo anterior, describiendo a continuación una serie de circunvalaciones y sobrepasando la ventosa ventral hasta llegar a alcanzar la bifurcación intestinal. Su trayecto descendente describe también un considerable número de asas uterinas hasta llegar

Hospedador	Rattus rattus		Eliomys quercinus ophiusae		Mus musculus	
Edad adultos	10 días		15 días		22 días	
Edad metacerc.	13 meses		11 meses		6 meses	
	n=5		n=5		n=10	
	V.E.	$\bar{x}$	V.E.	$\bar{x}$	V.E.	$\bar{x}$
Longitud	2407-2662	2541	2870-3194	3028	2863-3681	3273
Anch. máx.	517-557	528	547-593	570	536-656	581
Vent. oral	211-223/180-209	218/198	223-230/210-219	227/215	204-225/195-225	217/208
Acetábulo	194-201/181-194	198/186	206-219/198-212	215/201	202-225/187-202	213/195
Rel. VO/VV	1,00-1,27	1,16	1,08-1,22	1,13	0,89-1,24	1,09
Faringe	86-93/104-111	90/108	97-109/108-122	102/115	67-112/105-127	97/115
Test. I	259-296/187-252	277/209	255-296/201-237	281/219	268-313/238-283	292/265
Test. II	266-304/209-263	288/237	252-304/227-252	288/238	213-358/246-298	262/268
Ovario	187-205/137-170	196/158	180-198/137-160	189/147	194-238/171-208	217/193
Huevos	26,5-32,5/14,5-16	29/15,5	25-30,5/14,5-16	28/16	26-30/15-16,5	27,2/15,5
Dist. VO-VV	365-456	418	532-653	597	417-641	517
Dist. VV-TI	836-957	901	1041-1201	1131	1203-1636	1409

Tabla 10.- Brachylaima ruminae n. sp.: cuadro comparativo de las dimensiones en μ de adultos experimentales obtenidos en distintos hospedadores.

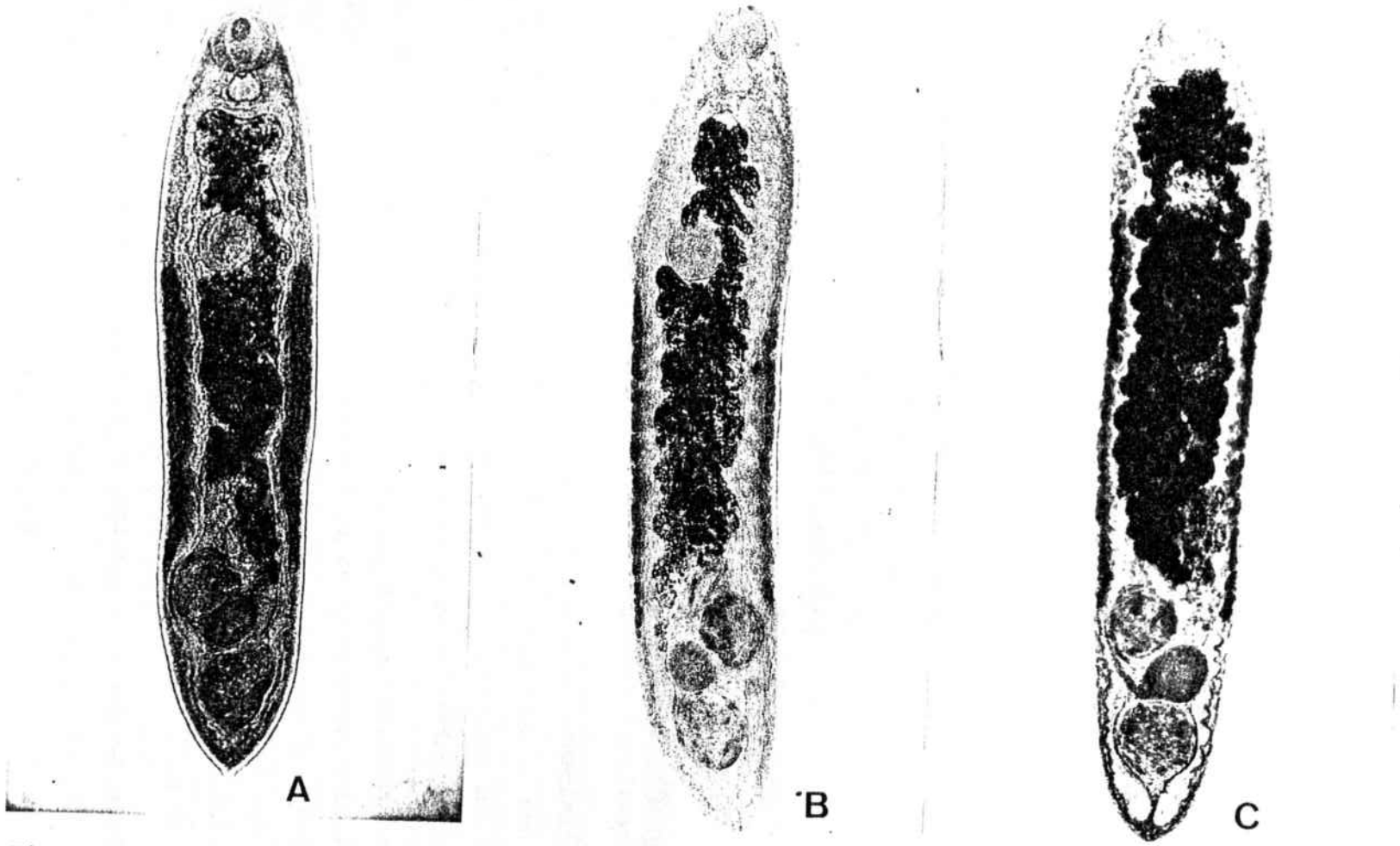


Fig. 67.- Brachylaima ruminae n. sp.: microfotografías de ejemplares adultos experimentales en visión ventral: A) ejemplar de 10 días obtenido en Rattus rattus; B) ejemplar de 15 días obtenido en Eliomys quercinus ophiusae; C) ejemplar de 22 días obtenido en Mus musculus. x 47, x 40 y x 40 respectivamente.

a la parte uterina final en la cual se distingue un metratermo bien evidente que por último desemboca en el poro genital.

En el interior del útero cabe observar un número mayor o menor de huevos según la madurez que presente el verme, siendo en general estos huevos tanto más amarillento parduzcos cuanto más próximos al poro genital se encuentren. Estos huevos son de forma ovalada, operculados y embrionados en el momento de la puesta.

En la Tabla 10 se expone los datos de las mediciones realizadas en ejemplares adultos obtenidos experimentalmente en las tres especies de Roedores que actúan asimismo en la isla de Formentera como hospedadores definitivos, esto es, Eliomys quercinus ophiusae, Rattus rattus y Mus musculus, siendo los animales utilizados de estas dos últimas especies procedentes de las cepas mantenidas en el Laboratorio. Asimismo, se indica en esta misma tabla la edad de las metacercarias que han sido utilizadas en cada caso para la infestación de los Micromamíferos ensayados.

D) VARIABILIDAD MORFO-ANATOMICA EXPERIMENTAL DEL ADULTO

Existe actualmente un gran confusionismo sistemático dentro del género Brachylaima y que se debe básicamente a la alta variabilidad que presentan los adultos de sus especies y a la escasa especificidad, ya conocida, de los mismos en especies parásitas de hospedadores como Roedores y Aves.

Para poder dilucidar cuales son los caracteres morfo-anatómicos de los adultos con validez sistemática en la diferenciación de especies de Brachylaima, se procedió al estudio de ejemplares adultos de Brachylaima ruminae n. sp. obtenidos por infestación experimental en el ratón casero, Mus musculus, a partir de metacercarias infestantes de 2 meses de edad también experimentales obtenidas en el Gasterópodo Rumina decollata.

Las muestras que han sido analizadas se corresponden a adultos de 3, 6, 9, 12, 15, 18, 21, 23, 27, 30, 40 y 50 días, habiéndose estudiado un total de 132 especímenes, todos fijados y montados in toto.

Como ejemplos de variabilidad morfo-anatómica podemos citar la extensión

del útero y de las glándulas vitelógenas, cuyos límites son relativamente constantes, llegando el conducto uterino hasta la bifurcación intestinal y extendiéndose las glándulas vitelógenas, a ambos lados del verme, desde el nivel posterior del acetábulo hasta el nivel anterior del primer testículo. Sin embargo, se presentan individuos en los que estos límites se salen de las características generales, apareciendo por ejemplo individuos cuyas glándulas vitelógenas en su extensión anterior no alcanzan la ventosa ventral o bien son desiguales en longitud a ambos lados.

Como también puede ocurrir en la Naturaleza, pueden presentarse casos de adultos que ostenten alguna anormalidad en su anatomía, y que, en realidad, no cabría considerar dentro de los límites de variabilidad específica propiamente dicha. Concretamente, han aparecido tres individuos presentando alguna que otra anomalía como es el hecho de presentar, en el caso de un ejemplar de 15 días de edad, un conducto uterino más grueso de lo normal y que no sobrepasa el acetábulo, o bien en otro ejemplar de 18 días de edad la presencia de una ventosa oral extremadamente pequeña cuyas dimensiones se salen de los límites normales de variabilidad, y por último, en un ejemplar de 40 días de edad, la particularidad de que le falte un testículo.

Hasta aquí hemos visto algunas muestras de variabilidad morfo-anatomica, incluyendo casos excepcionales. Pasamos seguidamente a analizar las características de la variabilidad morfométrica que para su mayor comprensión hemos ilustrado a modo de gráficas. Se presenta, pues, una serie de gráficas en las que se muestra la evolución de los caracteres morfométricos de los adultos en relación a la edad de los mismos, estimada como días a partir del momento de la infestación. Cada una de los puntos que constituyen las curvas son los valores medios de cada una de las muestras.

En la gráfica de la Figura 68 se ilustra la relación que pueda existir entre la evolución de los caracteres morfométricos, longitud corporal y anchura máxima corporal, respecto de la variación que sufre la superficie corporal. Tal y como se aprecia en la gráfica, cabe observar un paralelismo evidente entre la superficie corporal y la longitud corporal. Es interesante destacar aquí la escasa variabilidad que presenta la anchura máxima corporal durante el crecimiento y que, por consiguiente, cabe estimar como una característica morfométrica distintiva a nivel de especie.

En la siguiente gráfica (Figura 69) se señala la evolución que sigue la relación entre ventosas con respecto al crecimiento, el cual está representado por la superficie corporal. Hay que apuntar aquí que al hablar de relación entre ventosas (VO/VV) nos referimos concretamente a la relación entre la superficie de la ventosa oral respecto de la superficie de la ventosa ventral. Cabe observar que esta relación entre ventosas se mantiene entre unos márgenes reducidos, concretamente entre 1,01 y 1,31. Esta característica es, pues, a nuestro entender, uno de los principales distintivos específicos, sobre todo teniendo en cuenta que los valores que más se alejan de la relación media, ligeramente superior a la unidad, son precisamente aquellos que se corresponden a especímenes muy jóvenes y todavía no grávidos.

La evolución seguida por la relación existente entre la distancia entre ventosas (VO-VV) con respecto a la relación entre la misma y la longitud corporal (VO-VV/Long.corp.), queda bien ilustrada en la gráfica de la Figura 70. En este caso, nos encontramos con que mientras la distancia entre ventosas, considerada en valores absolutos, es una dimensión que oscila entre márgenes muy amplios, en cambio la relación de la misma con respecto a la longitud corporal se mantiene dentro de unos márgenes de variabilidad muy reducidos, sobre todo si al igual que en el caso anterior excluimos los especímenes jóvenes y no grávidos.

Si comparamos la evolución seguida por la distancia entre acetábulo y primer testículo (VV-TI) con la seguida por la superficie corporal, reflejadas ambas en la gráfica de la Figura 71, nos encontramos con que el paralelismo de ambos parámetros es evidente. Ello nos permite explicar el hecho de que si efectuamos la relación entre la distancia en cuestión respecto del cociente VV-TI/longitud corporal obtengamos, asimismo, un índice que también se mantiene dentro de unos márgenes de variabilidad próximos y que por tanto cabe estimar también como distintivo específico. Al igual que en los casos anteriores los individuos de pocos días son los que más se alejan de la media respectiva. (véase Fig. 72).

En último lugar, analizaremos la evolución comparada de la superficie de las tres gónadas, testículos y ovario, con respecto de la superficie corporal, la cual queda reflejada en la gráfica de la Figura 73. Tal y como nos muestran las curvas no creemos que las gónadas y sus dimensiones puedan tener utilidad

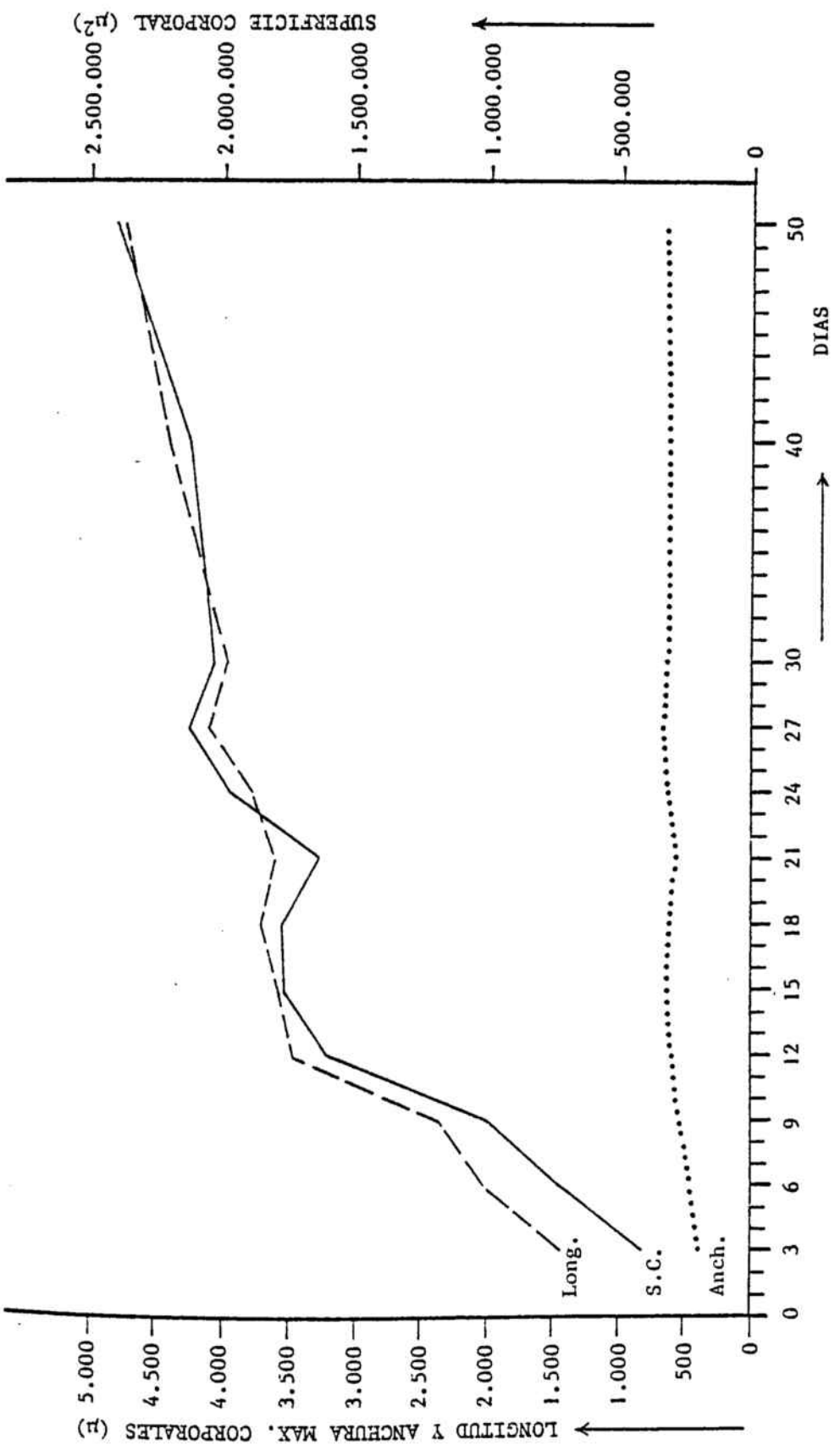


Fig. 68.- Brachylaima ruminae n. sp.: variabilidad morfométrica experimental del adulto: gráfica ilustrando la relación existente entre la evolución de los caracteres morfométricos longitud corporal y anchura máxima respecto de la variación que sufre la superficie corporal (véase texto).

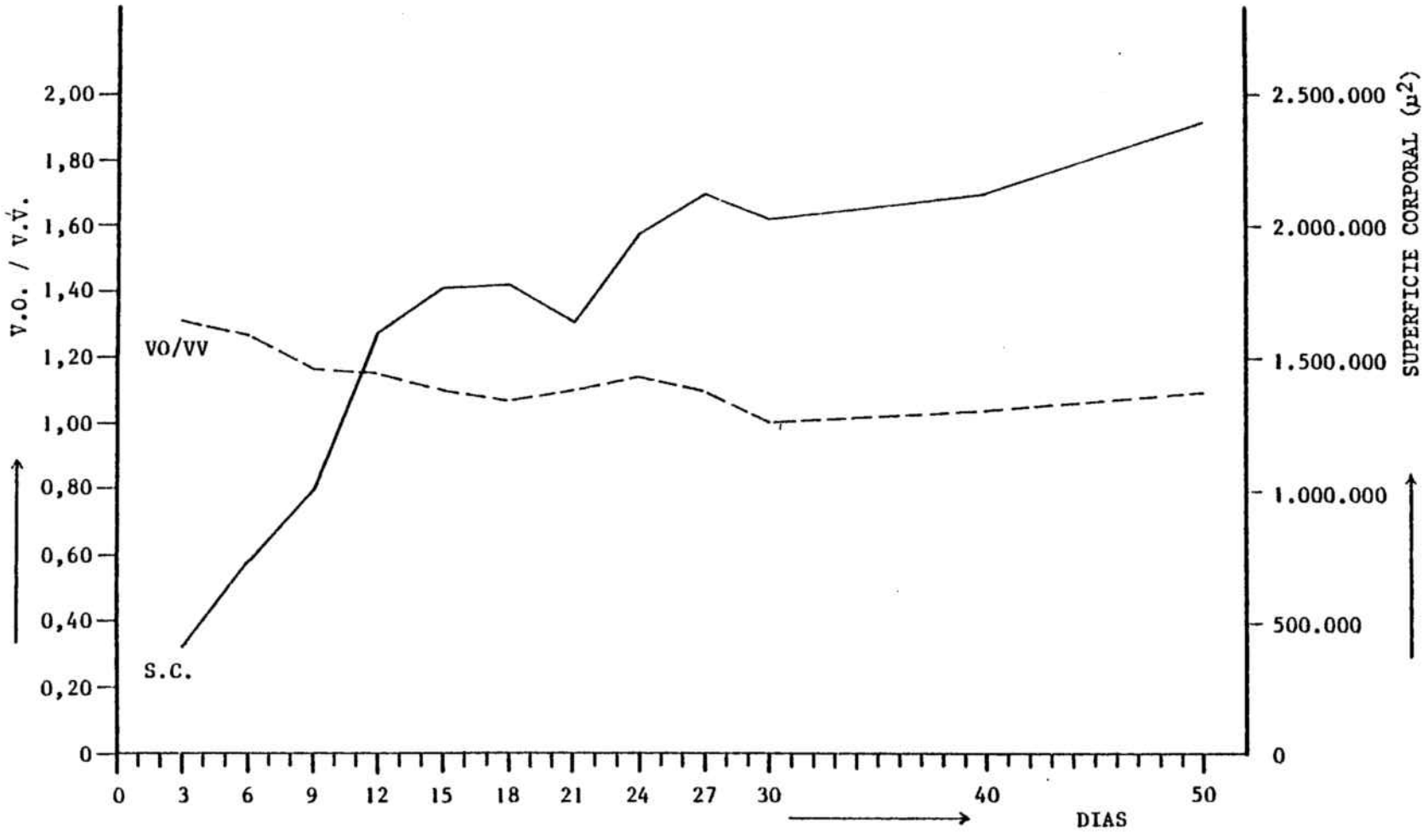


Fig. 69.- Brachylaima ruminae n. sp.: variabilidad morfométrica experimental del adulto: gráfica ilustrando la relación existente entre la evolución que sigue la relación entre ventosas respecto de la que sufre la superficie corporal (véase texto).

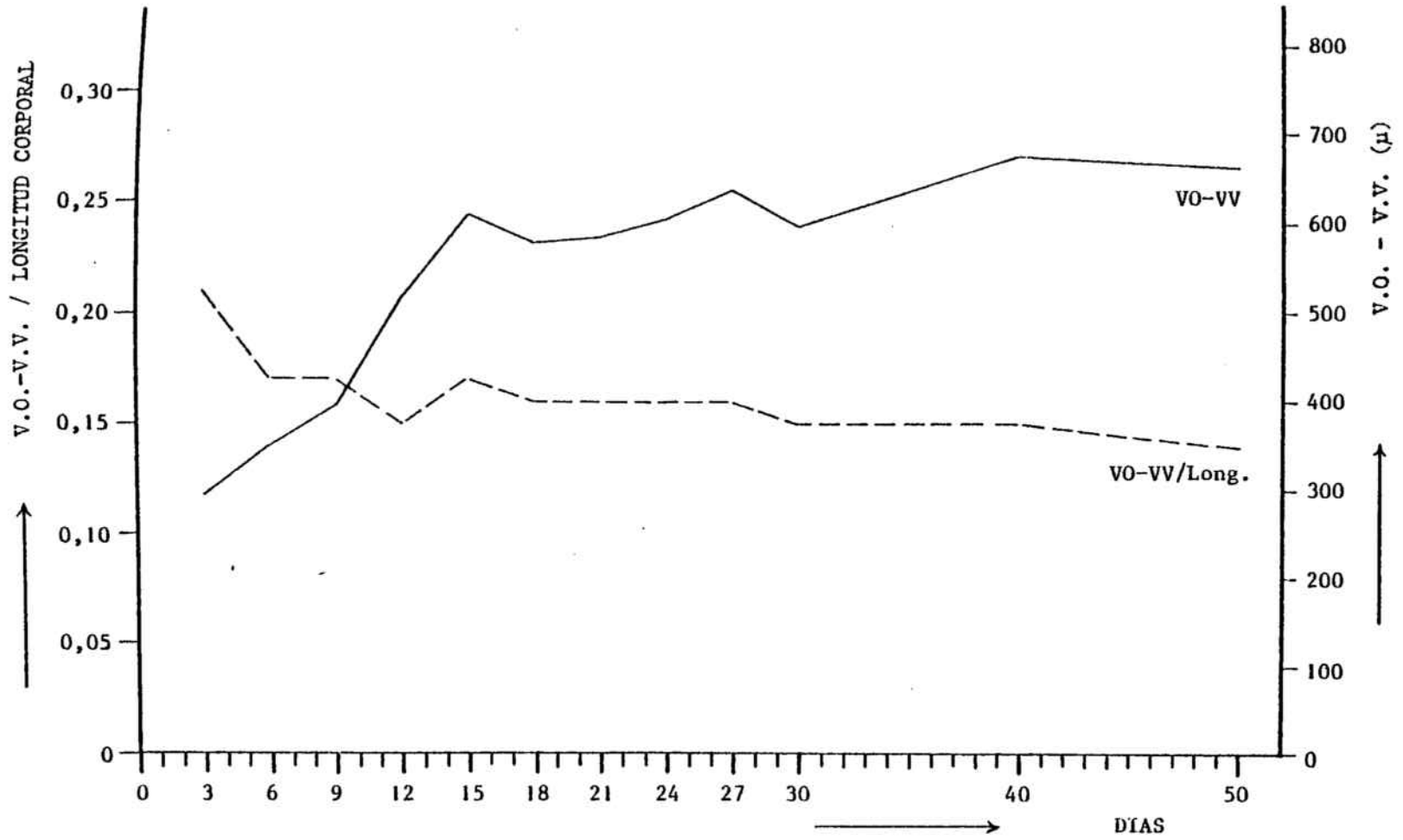


Fig. 70.- Brachylaima ruminae n. sp.: variabilidad morfométrica experimental del adulto: gráfica ilustrando la relación existente entre la evolución que sigue el parámetro distancia entre ventosas respecto de la que sufre la relación entre este mismo y la longitud corporal (véase texto).

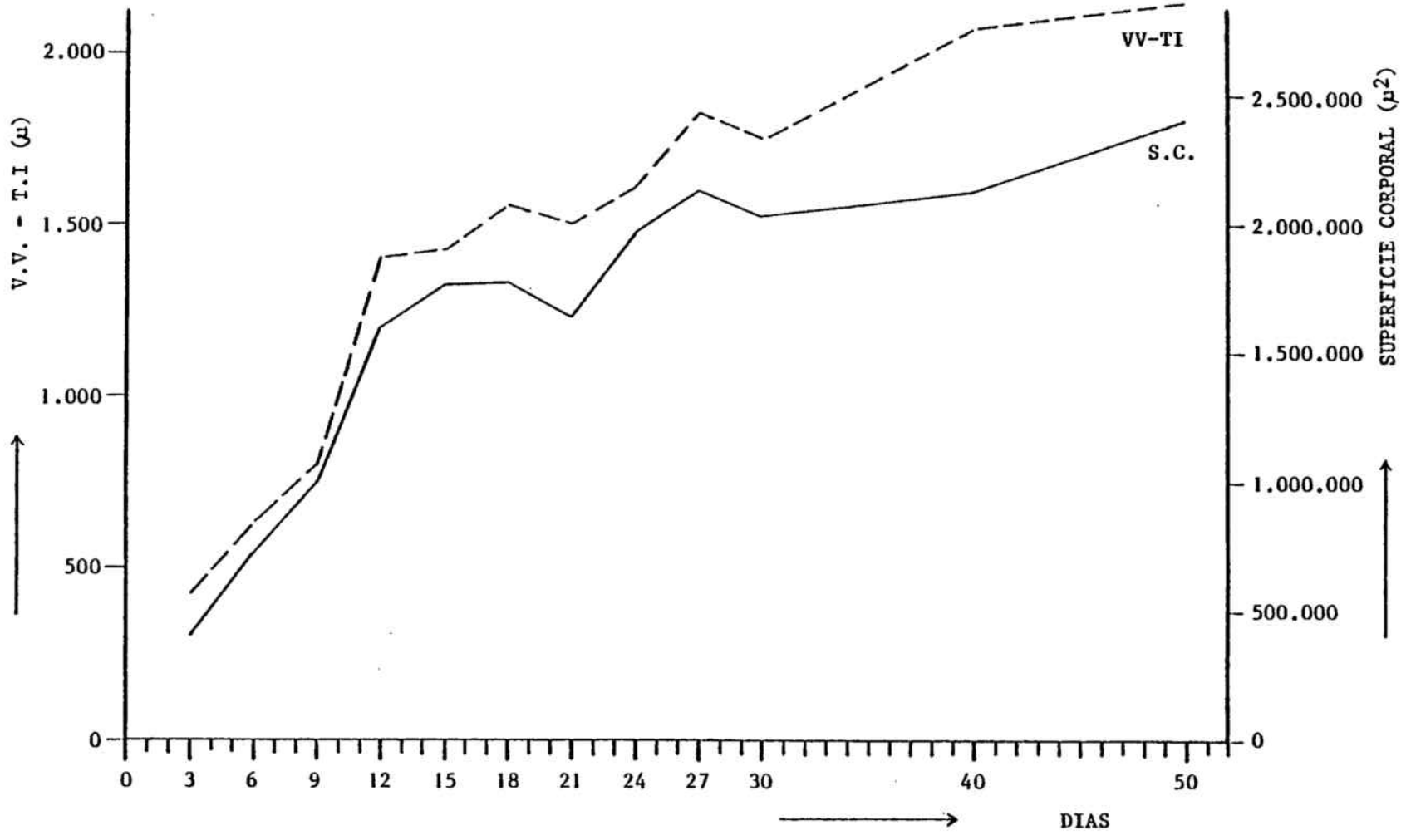


Fig. 71.- Brachylaima ruminae n. sp.: variabilidad morfométrica experimental del adulto: gráfica ilustrando la relación existente entre la evolución que sigue el parámetro distancia entre acetábulo y primer testículo respecto de la que sufre la superficie corporal (véase texto).

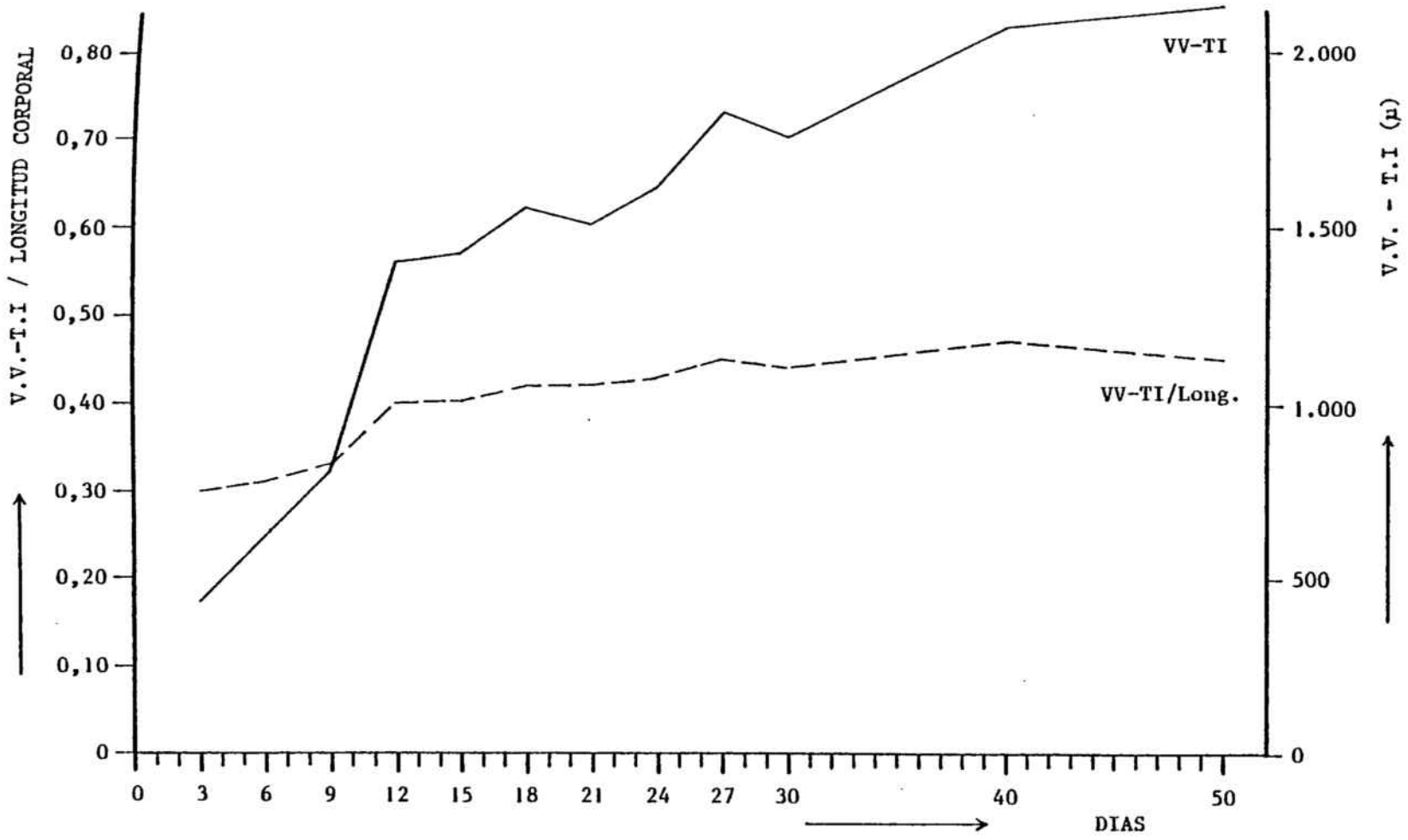


Fig. 72.- Brachylaima ruminae n. sp.: variabilidad morfométrica experimental del adulto: gráfica ilustrando la relación existente entre la evolución que sigue el parámetro distancia entre acetábulo y primer testículo respecto de la que sufre la relación entre este mismo y la longitud corporal (véase texto).

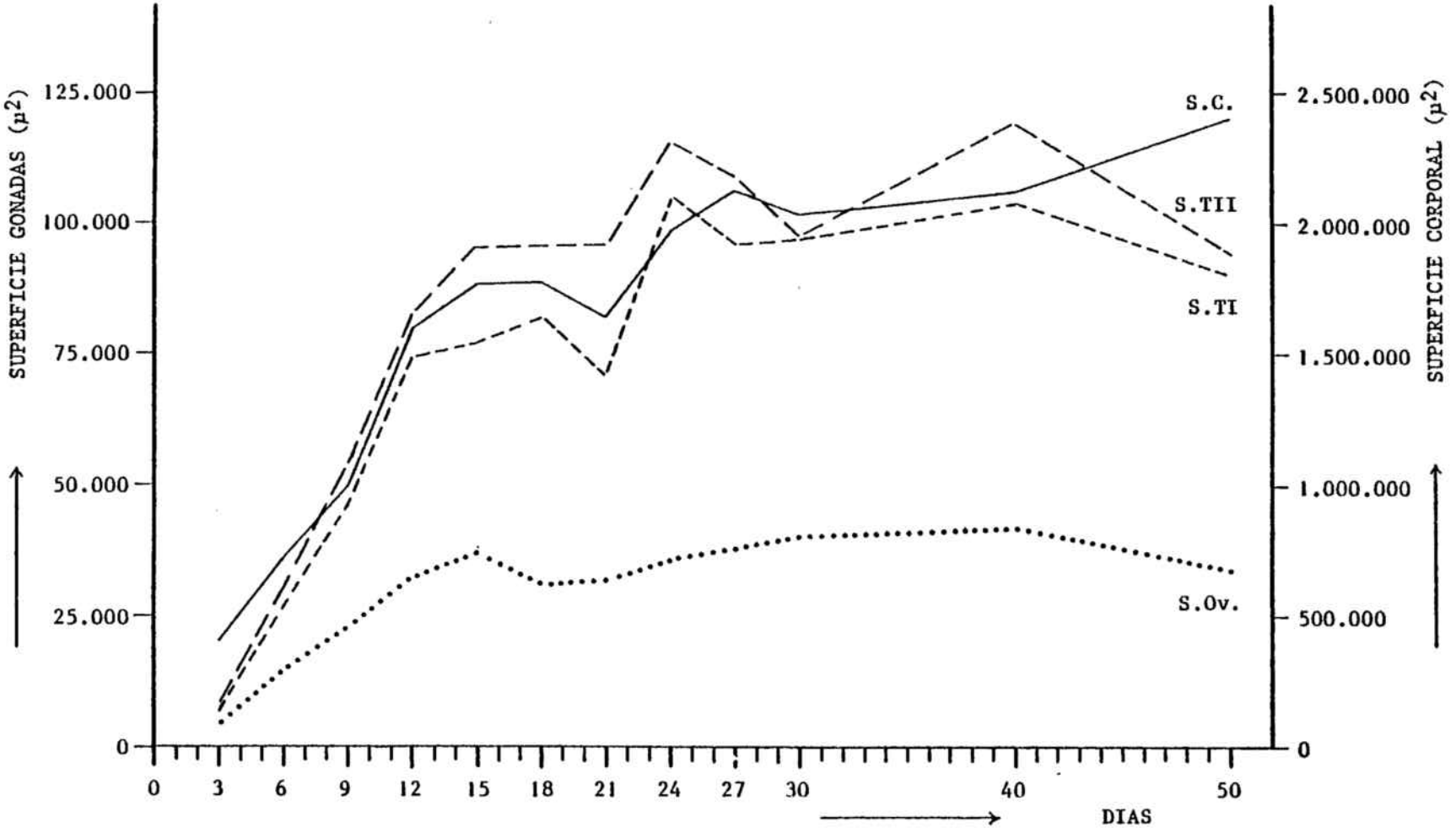


Fig. 73.- Brachylaima ruminae n. sp.: variabilidad morfométrica experimental del adulto: gráfica ilustrando la relación existente entre la evolución comparada de la superficie de las tres gónadas, testículos y ovario, respecto de la que sufre la superficie corporal (véase texto).

en la clasificación sistemática de especies. De todos modos resulta curioso observar el paralelismo relativo que siguen los testículos respecto al crecimiento corporal, a diferencia del ovario cuyo crecimiento parece estancarse precozmente. Como punto final digamos que la evolución que sufren dichos parámetros entre las muestras de 40 y 50 días debe ser analizada con cautela por cuanto la muestra de 50 días sólo pudo consistir en 2 especímenes.

En definitiva, el análisis en cuestión demostró la existencia de algunos caracteres morfométricos mostrando una escasa variabilidad, cuyos límites pueden ser considerados como distintivos específicos. Estos caracteres son los siguientes:

- relación entre ventosas (VO/VV);
- relación entre longitud corporal y anchura máxima (Long. corp./Anch.máx.);
- relación de la distancia entre ventosas respecto de la longitud corporal (VO-VV/Long.corp.);
- relación de la distancia entre acetábulo y testículo anterior con respecto de la longitud corporal (VV-TI/Long.corp.).

Los caracteres anatómicos relativamente constantes los constituyen la extensión anterior del útero y los límites anterior y posterior de las glándulas vitelógenas.

Las dimensiones de otras estructuras como la faringe y las gónadas no parecen ser idóneas para distinguir entre especies aún cuando mantienen una cierta relación con el crecimiento del Digénido. Un caso semejante ocurre con los huevos, cuyas dimensiones son muy similares entre la mayoria de las especies del género Brachylaima.

3.1.2.- ECOLOGIA DEL CICLO

A modo de introcucción diremos que el ciclo evolutivo de cualquier parásito en general, como el de todo ser viviente, sufre una sucesión de procesos favorables y desfavorables desencadenantes de incrementos o descensos poblacionales respectivamente. La diferencia que presenta respecto del ciclo bio-

lógico de un organismo libre reside en la complejidad de factores que intervienen. El equilibrio de la población parasitaria está sujeto, a resultas de las influencias de toda esta compleja gama de factores, a fluctuaciones con variaciones estacionales y accidentales. El mantenimiento a un nivel regular durante varios años de una población parasitaria puede ser un índice de condiciones mesológicas estables, al igual que la fluctuación de esta población puede ser el índice de la modificación de uno o varios factores ecológicos (véase COMBES, 1968).

Dado el hecho de que el estudio sobre el ciclo de Brachylaima ruminae n. sp. ha sido realizado concretamente con material procedente de la isla de Formentera, deberemos, además, superponer lo antedicho al fenómeno de la insularidad y, consecuentemente, a las influencias que este aislamiento geográfico implica sobre todos los organismos que intervienen en el ciclo, parásito y hospedadores (véase MARGALEF, 1974 y MAS-COMA, 1976, 1978 a y b, 1979).

Con el fin de adelantar datos al respecto e incluso proporcionar una visión general aproximada de cómo debe evolucionar el ciclo de Brachylaima ruminae n.sp. en la isla de Formentera, se procede a continuación a la exposición previa de las modalidades que presenta el ciclo en la Naturaleza y de los conocimientos básicos e imprescindibles sobre el ecosistema natural en el que tiene lugar el ciclo, la isla de Formentera, así como el análisis de los enclaves estudiados y los resultados de nuestras prospecciones efectuadas en los mismos para finalmente acometer la presumible ecología del ciclo en la isla de Formentera.

3.1.2.1.- MODALIDADES DEL CICLO EN LA NATURALEZA

Según los estudios experimentales efectuados y los datos obtenidos de la Naturaleza, la especie Brachylaima ruminae n.sp. evoluciona probablemente en la isla de Formentera en los siguientes hospedadores:

Primer hospedador intermediario: Rumina decollata

Segundo hospedador intermediario: Rumina decollata
Milax gagates
Otala (Otala) punctata

Eobania vermiculata
Theba pisana
Trochoidea (Xeroplexa) caroli

Hospedador definitivo: Eliomys quercinus ophiusae
Rattus rattus
Mus musculus

En lo que se refiere al primer hospedador intermediario, cabe decir que nuestros estudios indican en el sentido de una marcada especificidad del Digénido a este nivel, actuando como tal únicamente una sóla especie de Gasterópodo Pulmonado terrestre, la especie Rumina decollata. Hay que añadir aquí, empero, que desgraciadamente no se ha llevado a cabo hasta la fecha ningún ensayo de infestación en el Laboratorio de distintas especies de Gasterópodos también procedentes de Formentera mediante huevos del Digénido en cuestión.

Por lo que respecta al segundo hospedador intermediario, se plantea la problemática de la imposibilidad de dilucidar a que especie de Brachylaima pertenecen las metacercarias halladas en las distintas especies de Gasterópodos Pulmonados de la isla analizados. A ello cabe añadir además, la bien conocida relativamente escasa especificidad que muestran las especies de Brachylaima a nivel de segundo hospedador intermediario. De todos modos, los ensayos de infestación experimental efectuados en el Laboratorio conjuntamente con los conocimientos que sobre la ecología de los distintos caracoles terrestres de la isla de Formentera tenemos en la actualidad, nos vienen a sugerir que el segundo hospedador intermediario preferente de Brachylaima ruminae n. sp. está constituido por la especie Rumina decollata.

Los estudios efectuados en la isla de Formentera vienen a sugerir que tres especies de Micromamíferos, el lirón, la rata y el ratón casero pueden actuar y actúan de hecho como hospedador definitivo de Brachylaima ruminae n. sp. en la isla de Formentera. De todos modos, y teniendo en cuenta la bien conocida escasa especificidad de los adultos de especies de Brachylaima, muy probablemente quepa contar en dicha isla con el ratón campestre, Apodemus sylvaticus frumentariae, como un hospedador definitivo más, con lo cual cabe concluir en que el Brachyláimido en cuestión es en la isla un parásito capaz de infestar a todas las especies de Roedores habitantes en la misma. El único interrogante se plantea en cuanto al único Insectívoro insular, el erizo Erina-

ceus (Aethechinus) algirus cf. vagans, puesto que por el momento nos resulta imposible especular sobre la posibilidad de que el Digénido que nos ocupa pueda llegar a infestar al erizo con éxito. Sin embargo, el hecho de que los numerosos erizos de Formentera examinados nunca hayan presentado la parasitación por ninguna especie de Brachylaima, a pesar de ser el erizo un animal en cuya dieta alimenticia los Gasterópodos Pulmonados constituyen un componente esencial, nos sugiere una respuesta negativa.

3.1.2.1.1.- CARACTERIZACION DE LA ISLA DE FORMENTERA

Formentera es la más meridional de las islas del Archipiélago Balear y con sus 115 Km^2 es, tras Ibiza, la segunda en extensión de las denominadas Islas Pitiusas. Emplazada únicamente a 15 Km de Ibiza, dista tan sólo 220 Km del Norte de Africa.

La isla de Formentera tiene una forma que recuerda un hacha de guerra con la hoja dirigida hacia el Sur (Cap Berbería) y con el mango en el istmo insular. Su mayos altitud, 192 m sobre el nivel del mar, se da en La Mola, en lo que sería la empuñadura del hacha, en su extremo más oriental. Es en estos dos extremos citados de La Mola y Cap Berbería donde se encuentran los acantilados más altos y pronunciados de la isla, exteriorizando claramente el proceso geológico que actualmente sufre la isla. Parece ser que cada año la isla experimenta un hundimiento de unos 2 cm por su istmo, evolución que daría lugar en un futuro a dos islas independientes.

El suelo insular es pobre, predominantemente arenoso en los lugares de escasa o nula altitud y muy pedregoso en las partes más altas. Esta pobreza obliga a los agricultores a dejar descansar sus campos con frecuencia.

El clima de la isla de Formentera está bajo la influencia del desierto del Sáhara. Salubre y templado, posee una ligera brisa permanente, motivada por la llana estructura de la isla, creando temperaturas agradables por lo que ni siquiera en pleno verano hace un calor tan excesivo como a veces en la costa peninsular. En otoño, invierno y primavera hay vientos que hasta pueden durar una semana. En la Tabla 11, expuesta ya por MAS-COMA (1976), se esquematiza los datos climatológicos generales que permiten formarse una idea su-

ficiente y que ahorra todo comentario sobre las condiciones de la isla a lo largo de todo el año.

El agua dulce es escasa en Formentera. Por sus bajas precipitaciones y ausencia de agua dulce superficial, agua subterránea o manantiales, la formación de rocio, escasa también en los meses de verano, debe ser indudablemente de gran valor para todos los animales y vegetales de la isla.

Además del turismo, fenómeno humano que está destruyendo a pasos agigantados no sólo el equilibrio ecológico de la isla, sino incluso la belleza natural de la misma, con preponderancia en las playas, los sectores económicos más importantes de la isla son la obtención de sal marina en el Norte de la isla y la construcción.

Finalmente, puede destacarse como característica del paisaje insular, a los innumerables muros de piedra natural levantados por doquier rodeando campos y jardines como protección contra el viento.

En lo que se refiere a la vegetación de la isla, se da en la misma el bosque de pinos mediterráneos, Pinus halepensis L., se extiende por el istmo abarcando hacia el oeste la colina de La Mola. Otro bosque similar se levanta más o menos limitado en la parte occidental de la isla, al sur de la población de San Francisco Javier, extendiéndose casi hasta el Cap Berbería.

Entre la flora inferior de tipo matorral destaca principalmente Juniperus phoenica L., frecuentemente de tronco grueso y alcanzando la altura de un pino. Se trata de un vegetal muy abundante en frutos. A su lado, aunque raramente, Juniperus oxycedrus L. y con frecuencia los arbustos de Pistacia lentiscus L. En lugares abiertos del bosque, en descubiertos y márgenes crece como matorral característico, a veces de altura considerable, Rosmarinus officinalis L., existencias que, a semejanza de los pinos jóvenes, van desapareciendo cada vez más como consecuencia de la invasión de líquenes. Claros del bosque, aprovechados en su tiempo como cultivos, se hallan poblados de toda clase de plantas de la garriga, matojos aromáticos y gramíneas, generalmente en distribución muy abierta.

En aquellos lugares donde los claros son aprovechados todavía se cultiva cereales, habas y demás, así como viñedos y cultivos de árboles, principalmente higueras (Ficus) y almendros (Amygdalus), y en su círculo algunos árbo-

les frutales aún aprovechados, como granados (Punica), nísperos (Mespilus) y algunos olivos (Olea), pero, sin embargo, cada vez en menor número debido al creciente turismo. El nopal o chumbera (Opuntia) tampoco falta, sobre todo en las proximidades de granjas y corrales.

En cuanto a la fauna general que habita la isla, la característica principal de la misma es su pobreza en especies. De todos modos, esta escasez, resaltada ya por ESPAÑOL (1954) en el caso de los Insectos, por GASULL (1963, 1964, 1965) en el de los Gasterópodos terrestres, por MAS-COMA (1976, 1978 c) en el de los Helmintos y evidente en lo que concierne a los Vertebrados a la luz de los trabajos de VERICAD & BALCELLS (1965), COMTE-SART (1966), KAHMANN & LAU (1972), KAHMANN & THOMS (1974), SANS-COMA & KAHMANN (1977) y ALCOVER (1979) no resulta muy sorprendente dada la fisiografía insular ya comentada. Parece ser que la adversidad ambiental de la isla es la causante, entre otras cosas, del escaso número de especies zoológicas habiendo subsistido aquellas formas con mayor capacidad de adaptación.

En el caso de los Invertebrados, la fauna entomológica proporciona una impresión de pobreza apreciable en las Baleares en general. Si en lo que concierne a los Coleópteros Tenebriónidos este hecho es destacado ya por ESPAÑOL (1954), en el caso de los restantes grupos de Insectos la escasez de formas todavía se ve más incrementada. Según el mismo autor, el Archipiélago Balear presenta, como carácter notable, una elevada proporción de endemismos (24 especies de Tenebriónidos de un total de 78 especies conocidas en 1954), de cuya consideración se deduce lo que parece indicar un aislamiento reciente de las islas, suficiente, no obstante, para originar un número muy elevado de especies autóctonas.

Concretando sobre las Pitiusas (Baleares Occidentales), señala ESPAÑOL (loc. cit.) el hecho contrario al observado en el conjunto de las Baleares Orientales, dando la impresión de poseer una historia reciente, sin las aportaciones orientales tan típicas del conjunto anterior. Añade, sin embargo, que algún que otro caso muestra de modo bien elocuente que las influencias corso-sardas han alcanzado, asimismo, el archipiélago de las Pitiusas. ESPAÑOL (loc. cit.) estima que, excluyendo este caso y los pocos endemismos que comparte con el resto de las Baleares, el conjunto de las Pitiusas podría considerarse como un típico enclave ibérico o bético-rifeño, habida cuenta

la influencia ibérica que presenta, tanto en sus formas endémicas como en las demás. Finalmente, escribe dicho autor que la fragmentación relativamente reciente de las Pitiusas ha conducido al aislamiento de diferentes poblaciones en cada una de las islas e islotes resultantes de dicha fragmentación; ello ha motivado la iniciación de un proceso de diferenciación racial en aquellas especies dotadas de cierta plasticidad y aptitud para la evolución.

La Malacología de las Islas Pitiusas ha sido motivo de numerosos trabajos y monografías. Una primera revisión fué efectuada por BOFILL I POCH & AGUILAR-AMAT (1924), tras la cual se puede contar otros escritos, como los de JAECKEL (1952, 1954) y JAECKEL & PLATE (1964), hasta la aparición de las obras posteriores de GASULL (1963, 1964, 1965, 1969) y GASULL & VAN REGTEREN ALTENA (1969). En el conjunto final de los trabajos de este último autor se cita únicamente 20 especies de Gasterópodos terrestres en la isla de Formentera, de las cuales 3 son endemismos baleáricos. En su conjunto, se trata evidentemente de una fauna mediterránea con los matices propios del Archipiélago Balear.

En cuanto a los Vertebrados, excluyendo a las Aves (véase MAYOL SERRA , 1978) y limitándonos a los terrestres, cabe destacar en primera instancia a Lacerta pityusensis spp., reptil de hábitos diurnos extendido en la isla por doquier en densidades poblacionales francamente considerables.

Bien pocas son también las especies de Mamíferos existentes en la isla. Entre los de vida libre se cuenta al conejo, Onyctolagus cuniculus Linnaeus, 1758, y entre los Quirópteros a Rhinolophus ferrum-equinum Schreber, 1774, Rh. hipposideros Bechstein, 1800, Eptesicus serotinus Schreber, 1774, Pipistrellus pipistrellus Schreber, 1774, cuyas citas se hallan todavía por confirmar (VERICAD & BALCELLS, 1965). La fauna de Insectívoros se reduce a una sóla especie, el erizo moruno Erinaceus (Aethechinus) algirus cf. vagans cuya sistemática está aún por decidir (KAHMANN, com. pers.). Los Roedores se encuentran representados exclusivamente por cinco especies, de las cuales cuatro pertenecen a los Múridos, Rattus rattus, Rattus norvegicus, Mus musculus y Apodemus sylvaticus frumentariae, y una a los Glíridos, el lirón careto Eliomys quercinus ophiusae.

Tampoco debe olvidarse a los animales domésticos y cimarrones, entre los que se puede contar a perros (Canis familiaris Linnaeus, 1758) y gatos (Felis catus Linnaeus, 1758), el ganado cabrío (Capra hircus Linnaeus, 1758) y lanar

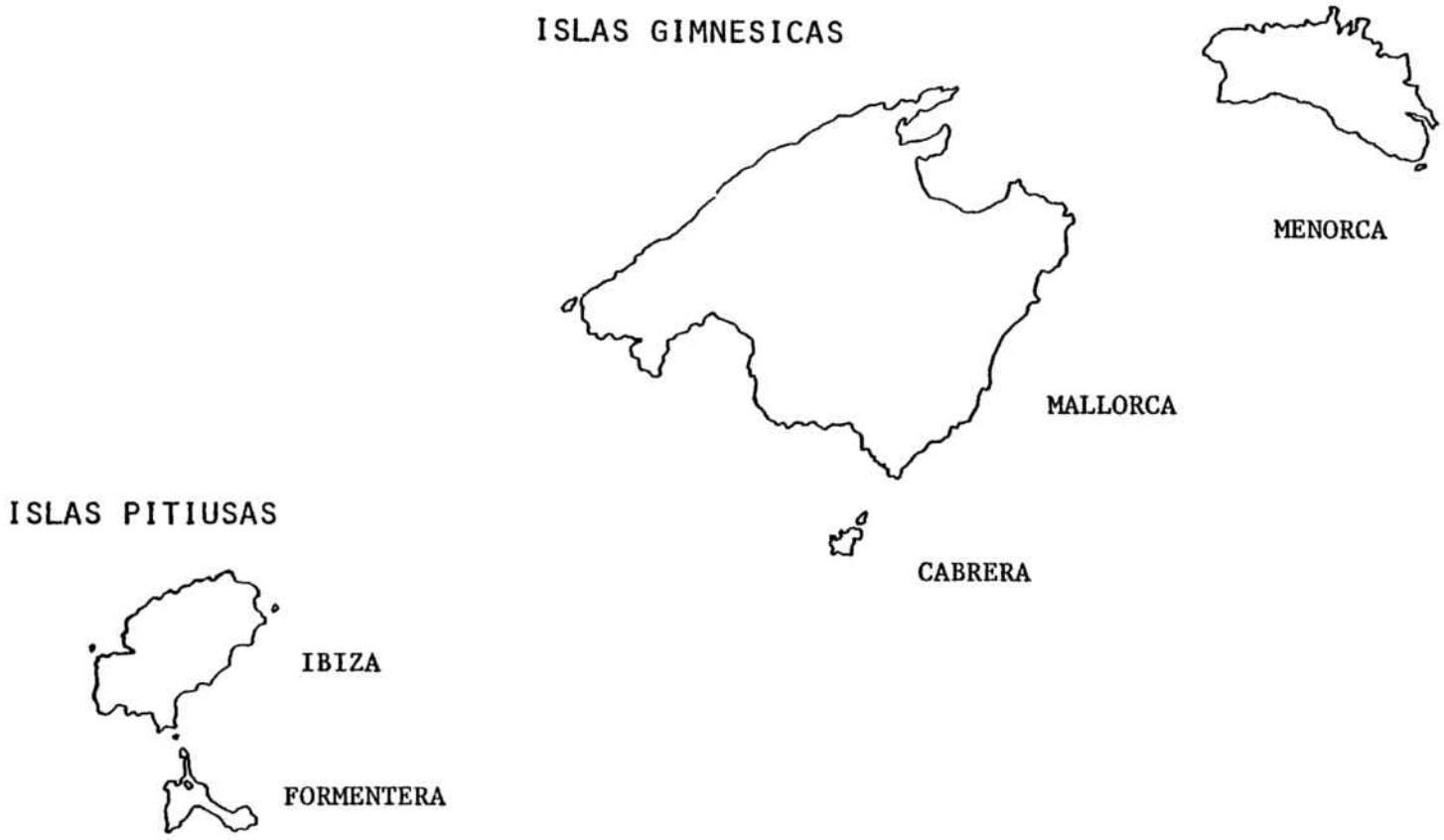


Fig. 74.- Localización geográfica de la isla de Formentera dentro del conjunto de islas que constituyen el Archipiélago Balear (Islas Gimnésicas e Islas Pitiusas).

(Ovis aries Linnaeus, 1758), y los cerdos (Sus suis Linnaeus, 1758), los caballos (Equus caballus Linnaeus, 1758) y asnos (Equus asinus Linnaeus, 1758) y entre las aves de corral principalmente las gallinas.

La helmintofauna de Formentera es conocida únicamente en cuanto a Micromamíferos (MAS-COMA, 1976, 1977 a, 1978 c, 1979; MAS-COMA & FELIU, 1977; MAS-COMA & GALLEGO, 1975 b, 1977 a y b, 1978); MAS-COMA & KAHMANN, 1978, MAS-COMA & MONTOLIU, 1976, 1978 a, b y c, 1979 , 1982). MAS-COMA y colaboradores distinguen tres grupos bien delimitados: un primer grupo de especies que constituyen muestras indudables de la influencia del continente africano sobre Formentera; un segundo grupo de especies en el que cabe encuadrar a las de distribución europea-mediterránea, a las circummediterráneas y a las europeas en general; y un tercer grupo de especies típicamente cosmopolitas.

Tal y como remarcan ya MAS-COMA y colaboradores, la parasitofauna de Formentera (helmintofauna a la que debe añadirse los datos sobre Sifonápteros de Micromamíferos aportados por GALLEGO & PORTUS, 1976) muestra un paralelismo evidente con respecto a los conocimientos de que se dispone sobre el resto de la fauna de la isla, tanto a nivel de Invertebrados como de Vertebrados, hecho lógico si se considera que unos y otros constituyen los hospedadores intermediarios y definitivos respectivamente.

Posteriomente MAS-COMA (1978 d) habría de profundizar más en la biogeografía de los Helmintos de Formentera, aportando nuevos argumentos con que sostener una migración de Roedores de la familia Gerbillidae del Africa a España en el Cuaternario y nuevos argumentos en favor de la unión de las Baleares al arco bético-rifeño-maghrebino.

3.1.2.1.2.- ENCLAVES INSULARES PROSPECTADOS

Aquellos lugares, estaciones o biotopos de la isla en los cuales han sido efectuadas prospecciones quedan bien ilustrados en el mapa de Formentera de la Figura 75, y se corresponden numéricamente a los siguientes enclaves o biotopos:

1 y 2.- La Mola: campos de cultivo con muros de piedra; altitud de 192 m sobre el nivel del mar;

3.- Ca'n Campanich: casa en ruinas, a mitad de trayecto ascendente camino de La Mola; altitud de 100 m;

4.- Ca'n Carlos: campos de cultivo rodeados de muros de piedra lindantes con garriga y bosque; a nivel del mar;

5.- Playa Mitjorn: dunas de arena próximas a la playa, con vegetación arbustiva de Juniperus phoenica y Rosmarinus officinalis principalmente; a nivel del mar;

6.- Es Caló: zona lindante entre campos de cultivo y bosque, cerca de un pequeño establo a nivel del mar;

7.- Ca'n Marí: paraje no cultivado, de forma rectangular, con vegetación arbustiva, rodeado de campos de cultivo; altitud de unos 20 m;

8.- Playa Mitjorn: lugar arenoso y pedregoso, con matorrales, próximo a la playa;

9.- San Fernando: campos de cultivo rodeados por numerosos muros de piedra; altitud de unos 30 m;

10.- San Francisco: paraje semejante al anterior y a la misma altitud;

11.- Es Pujols: dunas de arena próximas a la playa con vegetación arbustiva semejante al biotopo ya descrito de Playa Mitjorn; a nivel del mar;

12.- Las Salinas: biotopo bastante abierto, con pinos y matorrales, cerca de un pequeño campo de cultivo; altitud escasa;

13.- Cala Sahona: dos pequeños valles confluyentes en la playa; altitud desde o hasta unos 20 m;

14.- Pla del Rey: muro de piedra en medio de una gran planicie; altitud de unos 100 m;

15.- Cap Berbería: hábitat muy pedregoso, con vegetación arbustiva escasa; altitud de unos 20 m;

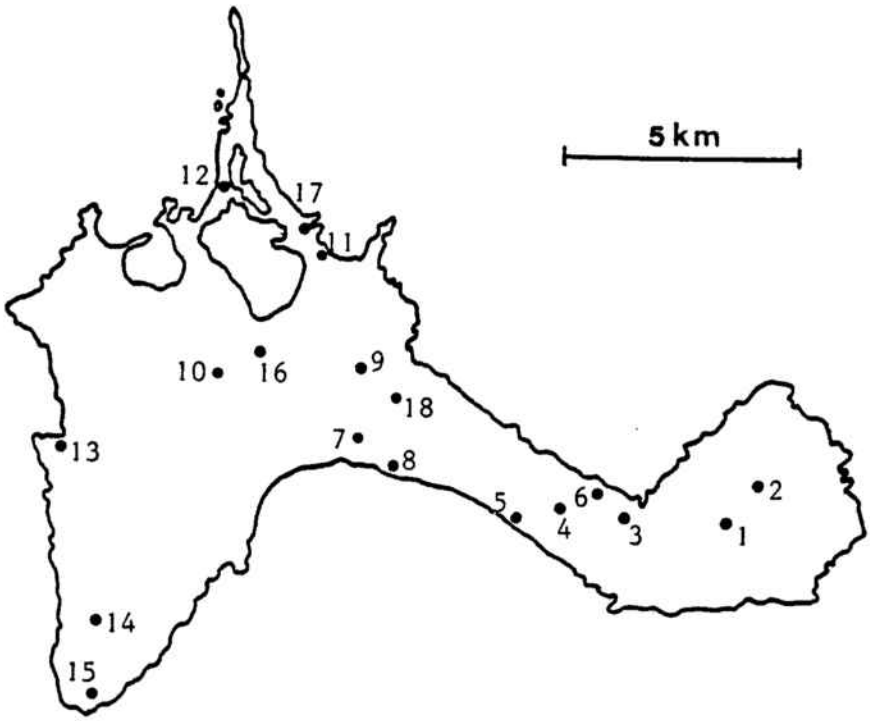


Fig. 75.- Isla de Formentera: distribución geográfica de los diferentes enclaves prospectados (véase texto).

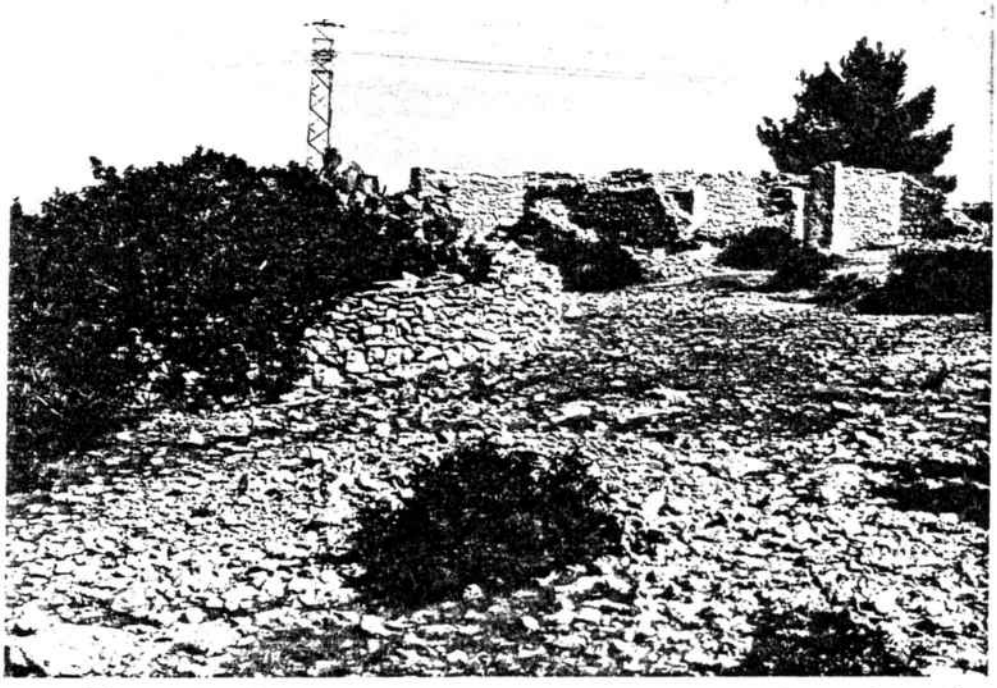


Fig. 76.- Isla de Formentera: biotopo prospectado en el enclave de Ca'n Campanich mostrando los alrededores de una casa en ruinas.

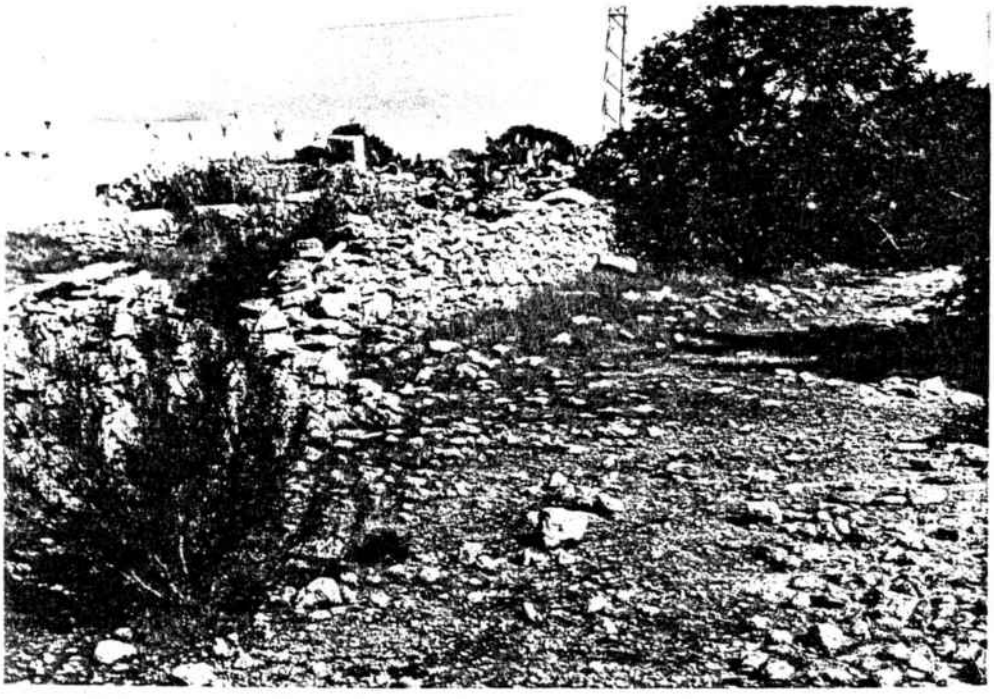


Fig. 77.- Isla de Formentera: muro de piedra de un paraje de Ca'n Campanich. Hábitat ocupado por Eliomys quercinus ophiusae.

Fig. 78.- Isla de Formentera: vista de un paraje en el enclave de Ca'n Campanich.

Fig. 79.- Isla de Formentera: muros de piedra de los alrededores de Ca'n Campanich. Biotopo principal en la recolección de Rumina decollata.

Fig. 80.- Isla de Formentera: muros de piedra bordeando un campo de cultivo en un paraje de Ca'n Carlos. Hábitat típico de Eliomys quercinus ophiusae.

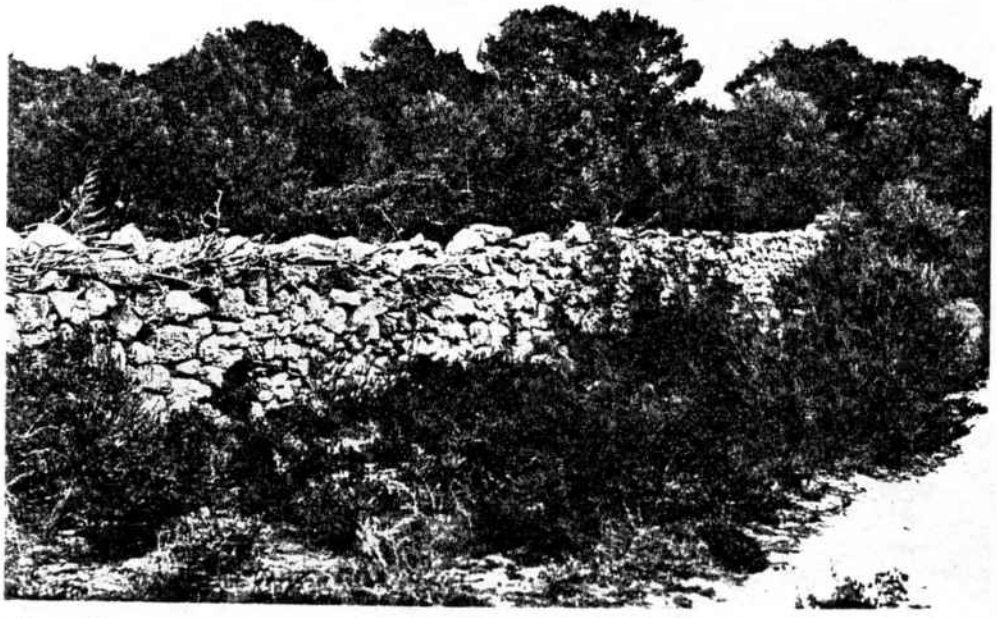


Fig. 81.- Isla de Formentera: muros de piedras en el enclave prospectado de Ca'n Carlos. Hábitat típico de Eliomys quercinus ophiusae.

Fig. 82.- Isla de Formentera: paraje de Ca'n Carlos mostrando la presencia de higueras (Ficus) y granados (Punica), árboles cuyos frutos son muy apreciados por el lirón careto.

Fig. 83.- Isla de Formentera: garriga y principio de bosque en un paraje de Ca'n Carlos. Biotopo ocupado por Eliomys quercinus ophiusae y Rattus rattus.

16.- Km 4 de La Sabina: muro de piedra lindante a la carretera; altitud de unos 20 m;

17.- Ca'n Rocavella: bosque de pinos abierto con suelo arenoso próximo a la población de Es Pujols; a nivel del mar;

18.- Ca'n Pep Mayans: granero de casa de campo próximo a la población de San Fernando.

3.1.2.1.3.- PORCENTAJES DE INFESTACION DETECTADOS

En esta apartado procederemos a resumir brevemente los resultados obtenidos en las investigaciones efectuadas con materiales procedentes de la isla de Formentera en lo que se refiere a los porcentajes de infestación detectados en los distintos hospedadores que intervienen en el ciclo evolutivo de Brachylaima ruminae n. sp. Dichos porcentajes fueron ya reseñados separadamente en los distintos apartados correspondientes a la biología del ciclo y constituyen unos datos imprescindibles en la consideración que posteriormente llevaremos a cabo sobre la ecología del ciclo.

Recordemos aquí que sólamente a nivel de primer hospedador intermediario, dada la marcada especificidad que presenta el Digénido para con la especie Rumina decollata, podemos incluir los porcentajes de infestación detectados en este Gasterópodo como propios de la especie Brachylaima ruminae n. sp. Por los motivos ampliamente aludidos con anterioridad, los porcentajes que exponemos a continuación referentes a segundos hospedadores intermediarios y hospedadores definitivos se refieren a infestación por especies del género Brachylaima en general, por lo que dichos datos no deben ser estimados en modo alguno como significativos, ya que las otras especies de Brachylaima presentes en la isla de Formentera e incluidas en dichos porcentajes ostentan bioecologías nétamente diferentes a la de Brachylaima ruminae n. sp.

Para una mayor claridad de exposición, reseñaremos los porcentajes de infestación detectados en forma de tablas, distinguiendo por separado los correspondientes al primer hospedador intermediario, segundo hospedador intermediario y hospedador definitivo. Se incluirá en cada caso las especies hospedadoras en Formentera, detallándose separadamente los porcentajes de

de parasitación de cada una de estas especies por enclaves prospectados y fechas de recolección (véase Tablas 12 y 13).

En estas tablas cabe observar como los estudios sobre la biología de los estadíos larvarios se llevaron a cabo preferentemente en los enclaves de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, mientras que en el caso de los hospedadores definitivos, si bien se ha hecho mayor hincapié en algunos determinados enclaves, lo cierto es que se ha procurado llegar a alcanzar una visión completa de toda la isla de Formentera.

Hay que destacar aquí el hecho de que los porcentajes de infestación a nivel de hospedadores intermediarios se ven siempre mucho más marcados por el enclave estudiado, dada la mínima capacidad de migración de los Gasterópodos terrestres. En cambio, sucede todo lo contrario a nivel de hospedador definitivo, por cuanto los Micromamíferos son capaces de mayores desplazamientos, reduciéndose pues la influencia de los enclaves al hallarnos en una isla de tan reducidas dimensiones.

3.1.2.2.- EVOLUCION DEL CICLO EN FORMENTERA

En la isla de Formentera el ciclo biológico de Brachylaima ruminae n. sp. evoluciona siguiendo las características generales típicas de un ciclo triheteroxeno que se desarrolla únicamente en el ecosistema terrestre.

Analizaremos aquí, en el transcurso de la exposición de la ecología de este ciclo y dentro de un notable número de factores mesológicos, etológicos y corológicos implicados, dos grupos de condicionantes según afecten de un modo particular sobre alguna fase determinada del ciclo o de un modo general sobre todo el mismo.

3.1.2.2.1.- FACTORES CONDICIONANTES PARTICULARES

Se expone es este apartado el análisis de todos aquellos factores que, a nivel de una fase determinada del ciclo, influyen en el mismo. Siguiendo el mismo orden que en la biología distinguiremos entre los factores que in-

	A	B	C	D
Enero	5,0	10,2	13,3	8,4
Febrero	5,8	10,5	13,3	7,1
Marzo	6,5	12,2	13,3	7,6
Abril	7,6	14,3	14,4	5,9
Mayo	9,5	16,4	16,7	4,8
Junio	10,3	21,3	19,4	3,2
Julio	11,4	24,1	22,2	1,1
Agosto	10,5	24,4	24,4	2,7
Septiembre	7,6	22,5	23,3	5,8
Octubre	6,0	18,3	20,6	9,9
Noviembre	5,2	14,3	17,8	9,0
Diciembre	4,4	11,6	15,0	10,7
Anual	7,5	16,6	17,8	6,3

Tabla 11.- Datos climatológicos de la isla de Formentera (según MAS-COMA, 1976). A = media diaria de horas de sol; B = temperatura media atmosférica; C = temperatura media del agua de mar; D = días de lluvia.

	Primer hospedador intermediario			Segundos hospedadores intermediarios					
	Rumina decollata			*Rumina decollata*			*Milax gagates*		
	n	+	%	n	+	%	n	+	%
Octubre 1975	6	1	16,66	5	5	100	-	-	-
Octubre 1976	20	3	15,00	1	1	100	-	-	-
Octubre 1978	39	13	33,33	-	-	-	-	-	-
Octubre 1979	160	14	8,75	-	-	-	31	31	100
Octubre 1981	449	10	2,23	50	50	100	-	-	-
Total	674	41	6,08	56	56	100	31	31	100

Tabla 12.- Porcentajes de infestación detectados a nivel de primer hospedador intermediario (*Brachylaima ruminae* n. sp.) y segundo hospedador intermediario (*Brachylaima* spp.) en el enclave de Ca'n Campanich (isla de Formentera). n=nº de caracoles examinados; +=nº de caracoles parasitados.

ELIOMYS QUERCINUS OPHIUSAE

	La Mola		Ca'n Campanich		Ca'n Carlos		Playa Mitjorn		Es Caló		Ca'n Marí		San Fernando		Las Salinas		Cala Sahona		Cap Berbería		Km 4 La Sabina		Ca'n Rocavella		Ca'n Pep Mayans		Total isla		
	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	%
1974	-	-	2	1	25	18	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	7	1			-	-	-	-			37	21	56,7
1975	7	6	1	0	25	15	-	-	2	2	4	2	1	1	2	0	-	-			2	0	1	0			45	26	57,7
1977	3	2	-	-	16	13	-	-	4	0	-	-	-	-	-	-	1	0			-	-	-	-			24	15	62,5
1979	4	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			-	-	-	-			4	1	64,3
Total	14	9	3	1	66	46	3	1	6	2	4	2	1	1	2	0	8	1			1	0	1	0			110	63	57,3
		64,3%		33,3%		69,7%		33,3%		33,3%		50,0%		100%		0%		12,5%				0%		0%					

RATTUS RATTUS

1974	-	-	1	1	1	1	1	0	-	-	-	-					2	1	-	-	-	-					5	3	60,0
1975	8	5	3	2	9	1	-	-	-	-	1	1					3	0	2	0	1	1					27	10	37,0
1977	-	-	-	-	13	2	-	-	1	1	-	-					-	-	-	-	-	-					14	3	21,4
1979	2	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-					-	-	-	-	-	-					2	0	0
Total	10	5	4	3	23	4	1	0	1	1	1	1					5	1	2	0	1	1					48	16	33,3
		50,0%		75,0%		17,4%		0%		100%		100%						20,0%		0%		100%							

MUS MUSCULUS

1974	-	-	1	1	1	0			-	-															-	-	2	1	50,0
1975	-	-	3	0	1	0			-	-															-	-	4	0	0
1977	-	-	-	-	-	-			1	1															-	-	1	1	100
1978	-	-	-	-	-	-			-	-															6	0	6	0	0
1979	2	0	-	-	-	-			-	-															-	-	2	0	0
Total	2	0	4	1	2	0			1	1															6	0	15	2	13,3
		0%		25,0%		0%				100%																0%			

Tabla 13.- Brachylaima spp.: porcentajes de infestación detectados a nivel de hospedador definitivo según enclaves (isla de Formentera) y fechas de captura. n = nº de micromamíferos examinados; + = nº de micromamíferos parasitados.

fluyen a nivel de huevo, de primer hospedador intermediario, de fase libre de cercaria, de segundo hospedador intermediario y finalmente a nivel de hospedador definitivo.

A) A NIVEL DE FASE LIBRE DE HUEVO

En la fase libre de huevo uno de los factores que puede influir en el ciclo de un modo más marcado lo constituye las condiciones del medio externo en que los huevos son evacuados, pues de ellas depende en gran parte la mayor o menor viabilidad del huevo. Indudablemente, las características geológicas (suelo arenoso y pedregoso) y climáticas (escasas lluvias, temperaturas moderadas o elevadas) de la isla de Formentera actuarán en este punto como factores desfavorables, influyendo la aridez de modo general negativamente sobre la viabilidad de las fases libres. Influencias semejantes de factores abióticos sobre la viabilidad de los huevos han sido determinados ya con detalle en otros Digénidos de ciclo terrestre como Dicrocoelium dentriticum (ALUNDA, 1982).

Otro hecho que resulta, asimismo, vital en esta fase del ciclo es la necesidad de que los huevos sean evacuados por los Micromamíferos hospedadores definitivos en aquellos biotopos en los que se halle presente el primer hospedador intermediario, Rumina decollata, dada la marcada especificidad que Brachylaima ruminae n. sp. parece mostrar a nivel de primer hospedador. Teniendo en cuenta la escasa variedad de biotopos que se presenta en la isla de Formentera, así como las características etológicas del primer hospedador intermediario y hospedadores definitivos, resulta lógico suponer que los biotopos de dicha isla que deben ofrecer un mayor número de probabilidades de éxito a la fase de huevo son aquellos constituidos por muros de piedra, muros en cuyo interior y proximidades se dan unas condiciones más o menos estables de humedad y en los que Rumina y Micromamíferos coexisten en densidades poblacionales considerables.

B) A NIVEL DE PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO

En esta fase del ciclo, las características ecológicas del Gasterópodo Rumina decollata jugarán un papel decisivo dada la aparente marcada especificidad que el Digénido muestra para con esta especie de caracol en la isla de Formentera. Tal y como se apuntó ya con anterioridad este Pulmonado es muy abundante en dicha isla, mostrando una relativamente amplia ecología pero con marcada preferencia para con los hábitats más húmedos (garriga, cultivos de regadío , etc.) en los que se encuentra bajo grandes piedras con gran contacto con la superficie húmeda del suelo; a pesar de la gran capacidad de adaptación que ostenta en la isla no se la puede catalogar de especie resistente. Estas características de Rumina decollata juegan evidentemente en sentido favorable en Formentera, determinando de hecho la presencia de este caracol los límites del "endemiotopo". La capacidad de desplazamiento de los hospedadores definitivos será suficiente para que el Digénido alcance una distribución isleña general, dadas las reducidas dimensiones de la isla, detectándose la presencia de los adultos en Micromamíferos capturados en todo tipo de biotopos.

Existen otros dos factores que también deben influir de modo indudable en la evolución de esta fase del ciclo. Así, la infestación de Rumina decollata se efectúa de manera pasiva por ingestión de huevos, por lo que el comportamiento coprofágico de este Gasterópodo ha de jugar un papel decisivo en su infestación. Además, en este Pulmonado pueden originarse infestaciones masivas por esporocistos que, dada su gran capacidad generadora y su larga vida, hacen que un único caracol llegue a emitir un inmenso número de cercarias, hecho destinado evidentemente a paliar las enormes pérdidas que el ciclo sufre en todas sus otras fases y por tanto factor primordial en la aseguración de la supervivencia de la especie.

C) A NIVEL DE FASE LIBRE DE CERCARIA

En nuestro caso concreto, el caracol emisor de cercarias, si bien pudiera albergar alguna metacercaria de la misma especie procedente presumiblemente de infestaciones previas mediante cercarias de otro caracol emisor, no su-

fre el fenómeno de la autoinfestación por parte de las cercarias por él emitidas, sino que éstas necesitarán de un segundo caracol de igual o distinta especie que actuará como segundo hospedador intermediario.

En esta fase libre de cercaria, en la que las cercarias deben conseguirse por sus propios medios el siguiente hospedador intermediario, influyen determinados factores abióticos así como las características etológicas del Gasterópodo emisor. Así, pues, es necesaria la presencia de un mínimo de humedad para que tenga lugar la emisión de las cercarias y para que éstas a su vez, una vez emitidas, puedan desplazarse sin dificultad por el sustrato. Siendo Formentera una isla en la que se dan escasas lluvias, hay que recordar aquí la importancia que debe tener la formación de rocío para la consecución de este ciclo. La temperatura y la luz solar parecen constituir otros condicionantes ambientales en el desarrollo de este ciclo que probablemente actuarán sobre la emisión a través de la estimulación de la actividad de los caracoles emisores, tal y como se ha demostrado sucede gracias a los estudios efectuados en el Laboratorio sobre la cronobiología de la emisión de cercarias de esta especie de Digénido en concreto (véase apartado 3.1.1.2.4.-D).

Para que las cercarias recién emitidas logren cantactar con éxito con el segundo hospedador intermediario influirá, además, y de manera muy decisiva el comportamiento que presente el Gasterópodo emisor, habida cuenta la limitada autonomía de desplazamiento de las cercarias sobre el sustrato exterior dentro de su escasa longevidad en fase libre. Resulta, pues, un factor muy importante para el éxito de las cercarias el hecho de que el caracol emisor conviva con otros individuos de Gasterópodos de la misma o diferente especie. En el caso de Formentera este aspecto se ve favorecido por la convivencia que se da de colonias de caracoles bajo las grandes piedras protegidas del calor solar y debajo de las que se mantiene un microclima húmedo. Cabe añadir aquí que en la isla se encuentra con frecuencia la coexistencia próxima bajo una misma piedra de varios individuos de Rumina decollata, limacos de la especie Milax gagates y distintas especies de Helícidos, todos los cuales pueden actuar como segundos hospedadores intermediarios.

D) A NIVEL DE SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO

La infestación del Gasterópodo segundo hospedador intermediario se efectúa de modo activo, sin que no obstante las cercarias demuestren un comportamiento selectivo o tropismo, sino que aparentemente penetran en todo caracol que encuentran. En esta infestación debe darse también cuantiosas pérdidas de cercarias, sumándose, a aquellas que nunca llegan a alcanzar otro caracol, otras que acceden a nuevos individuos por vía equivocada (ano). Dada la inespecificidad que existe a nivel de segundo intermediario, nos encontramos con que el principal factor incidente en la infestación de los caracoles es su comportamiento, habida cuenta que la infestación sólo será posible en aquellos Pulmonados que se encuentren en las proximidades del ejemplar de Rumina decollata emisor de cercarias. Recordemos nuevamente la convivencia de Gasterópodos en Formentera bajo grandes piedras. Esta particularidad debe influir asimismo en el hecho de que Rumina decollata constituya en la Naturaleza el segundo hospedador preferente, ya que los ejemplares de esta especie suelen convivir en pequeñas colonias bajo las piedras. Por idénticas razones es por lo que otras especies de Helícidos, a pesar de ser segundos hospedadores potenciales, pasan a actuar como tales con mucha menor frecuencia. En efecto, los Helícidos de Formentera son en general especies resistentes que si bien cabe encontrarlos también bajo piedras conviviendo con Rumina decollata, ello se da más esporádicamente. En cambio, el limaco Milax gagates suele encontrarse por parejas con frecuencia bajo las piedras junto a las colonias de Rumina decollata, lo que permite comprender el hecho de que este limaco venga a constituir el segundo hospedador intermediario secundario en la isla.

Hemos comentado ya anteriormente que al tratarse de una isla de pequeñas dimensiones el primer hospedador intermediario, a pesar de ser específico, no determina el "endemiotopo" a nivel de adulto. Sin embargo, ésto sí debe suceder a nivel de segundo hospedador, dada la limitada autonomía de desplazamiento de los caracoles. En consecuencia, en los "endemiotopos" determinados por ejemplares de Rumina decollata emisores de cercarias es donde cabrá y cabe detectar unos porcentajes de infestación más elevados, tanto a nivel de segundo intermediario como de hospedador definitivo.

Cabe preguntarse si el papel del Helícido Otala (Otala) punctata, cuando

adulto, como segundo hospedador intermediario es efectivo. La solidez y dimensiones de su concha en la fase final de su desarrollo quizás sean suficientes como para impedir que puedan constituir parte de la dieta alimenticia de los animales hospedadores definitivos. Por lo tanto, mientras su actuación cuando joven puede ser perfectamente viable, cuando adulto podría llegar a representar un cajón sin salida.

La maduración de la metacercaria hasta estadío infestante necesita varias semanas. En el caso de los Helícidos su estivación podría influir quizás negativamente en la no maduración y degeneración de las metacercarias al incidir en la fisiología de estas larvas provocando una especie de aletargamiento paralelo, cosa que no sucede con Subulínidos y Milácidos. Sea como fuere, es indudable que el aletargamiento estival, y en menor grado el invernal, de los Helícidos debe implicar el origen de fluctuaciones poblacionales del parásito más o menos pronunciadas.

E) A NIVEL DE HOSPEDADOR DEFINITIVO

A nivel de hospedador definitivo tampoco cabe observar ningún tipo de especifidad en el sentido estricto de la palabra. Por lo tanto, todas las especies de Micromamíferos de Formentera, a las que probablemente quepa añadir diversas Aves de la isla, constituyen hospedadores definitivos potenciales. En consecuencia, las características de la dieta de estos animales en la isla habrán de ser aquellos factores que determinen cuales son los hospedadores efectivos. Limitándonos a los Micromamíferos, puede decirse que es bien sabido que los caracoles constituyen en general un elemento de la dieta alimenticia de todas las especies presentes en la isla. Sin embargo, cabe remarcar que de modo concreto en la isla de Formentera sólo se dispone de datos sobre la alimentación en el caso del lirón careto, y que si bien las otras especies son depredadoras de caracoles por doquier, el fenómeno del aislamiento geográfico y la consiguiente adaptación a la insularidad podrían haber originado modificaciones en la composición general de su dieta. De todos modos, los Brachyláimidos parecen mostrar a nivel de adultos una marcada preferencia por Eliomys quercinus ophiusae, afinidad que se halla de acuerdo con la composición de su dieta, en la que los caracoles entran a formar parte en un 100%

de los casos (véase KAHMANN & LAU, 1972).

La rata constituye el otro hospedador definitivo de preferencia, inmediatamente detrás del lirón. La cohabitación de este animal con el lirón en los mismos biotopos insulares y la naturaleza omnívora de su dieta, en la cual entran a formar parte los Gasterópodos, son los factores que indudablemente seleccionan a este Múrido como otro hospedador efectivo más en Formentera. No obstante, la escasa especificidad de las especies del género Brachylaima se opone al hecho de que no hayan sido encontradas más que dos veces en Mus musculus y nunca hasta la fecha en Apodemus o Erinaceus. La explicación de estos resultados debe buscarse momentáneamente en la ecología y etología de estos hospedadores definitivos en la isla. Así, mientras el lirón y la rata muestran su presencia en todos los parajes insulares, las poblaciones de los Múridos menores (Mus, Apodemus) parecen hallarse más restringidas. El ratón casero no es nada frecuente en el medio completamente silvestre, habitando en las proximidades humanas (hoteles, casas en ruinas, pueblos, establos, etc.). El ratón campestre muestra unas densidades poblacionales muy desiguales, siendo escaso o inexistente (= no detectado) en aquellos lugares en los que predominan el lirón y la rata; los biotopos insulares preferentes de este animal resultan ser hábitats pobres, arenosos y secos, próximos a la playa (Playa Mitjorn) y poblados de garriga a base de Juniperus phoenica, Pinus halepensis, Rosmarinus officinalis y gramíneas. El caso del erizo debe considerarse independientemente dada su naturaleza, pero añadamos que parece presentar sus densidades poblacionales más notables en los alrededores de San Fernando, detectándose facílmente su presencia al anochecer en los innumerables campos de cultivo bordeados de muros de piedra de Formentera.

Como consecuencia de que el lirón y la rata sean en Formentera los hospedadores definitivos por excelencia, el Digénido debe de presentar una distribución isleña general, detectándose por doquier en la isla de un modo paralelo a la presencia del lirón y la rata.

En el caso del lirón se ha visto como la infestación puede darse incluso en animales recién salidos del nido. Este hecho es extensible probablemente también a la rata, siendo el único requerimiento la ingestión de caracoles de manera precoz cuando aún son muy jóvenes.

La maduración del adulto en el microhábitat intestinal tiene lugar en un relativamente corto espacio de tiempo, generándose los primeros huevos al tercer-sexto día de la infestación (dependiendo de la edad de la metacercaria ingerida), hallándose el útero lleno a los 10 días y presentándose huevos maduros a partir de entonces. Este factor favorable para el ciclo encuentra sin embargo otros dos factores que juegan un papel contradictorio. Así, por un lado parece ser que la longevidad del adulto no es muy prolongada, y por otro lado se trata evidentemente de una especie con una capacidad de producción de huevos no muy remarcable. Consecuentemente, nos encontramos con que la única fase claramente destinada a suplir las enormes pérdidas que tienen lugar a lo largo de todo el ciclo es la fase de esporocisto con su gran capacidad de producción de cercarias.

A nivel de fase de adulto las pérdidas del ciclo deben ser insignificantes, habida cuenta de que en Formentera casi no existen otras especies de Vertebrados (quizás Carnívoros domésticos, pero usualmente no depredadores de caracoles) en los cuales podría no desarrollarse el Digénido hasta la madurez. En conclusión, pues, cabe decir que la interposición de depredadores no adecuados en la última fase del ciclo carece de interés.

3.1.2.2.2.- FACTORES CONDICIONANTES GENERALES

Si bien poco puede adelantarse en datos concretos sobre la dinámica de la población de Brachylaima ruminae n. sp. en la isla de Formentera, sí que nos es posible intuir la existencia de ciertas fluctuaciones tanto periódicas o estacionales como accidentales..

La salida de los caracoles de sus guaridas así como la emisión de cercarias por parte de los emisores deben estar provocadas por unas condiciones externas de humedad favorables. De este modo, las pocas lluvias que se dan en la isla al producir esta situación motivarán una ola de infestación de segundos hospedadores intermediarios. Observando la Tabla 11 (datos climatológicos de Formentera) es posible deducir que los meses de octubre, noviembre, diciembre y enero serán en los que con mayor frecuencia se producirán estas olas de infestación, para ir descendiendo paulativamente hasta mediados de verano.

La caracterización de la época estival como poco lluviosa, motiva en Formentera la estivación de los caracoles Helícidos. Este fenómeno constituye un factor estacional que habrá de influir desfavorablemente, si bien únicamente de modo secundario habida cuenta la ausencia de este fenómeno de aletargamiento en Rumina decollata y Milax gagates, segundos hospedadores por excelencia.

En la época invernal se puede dar asimismo otra fluctuación de naturaleza periódica que incidiría en la última fase del ciclo, la fase de adulto, y que aparecería a causa del sueño invernal de los lirones, el cual incidiría negativamente durante un período determinado en su infestación y en la evacuación de los huevos. De todos modos, este factor invernal tampoco debe de constituir una influencia marcada, puesto que en la isla de Formentera el sueño de los lirones es de corta duración y es muy posible incluso que en años muy benignos no tenga lugar. Además, ni la rata ni los otros pequeños Mamíferos de la isla duermen en invierno, por lo que la incidencia de este fenómeno siempre habrá de ser secundaria.

Otro factor que influirá indudablemente sobre el ciclo lo constituye el fenómeno de aislamiento geográfico al que se ve sometido la isla de Formentera. Parece que, en general, esta insularidad ejerce unas influencias favorables para el desarrollo evolutivo del ciclo, presentando generalmente los hospedadores, en consecuencia de la misma, unas densidades poblacionales superiores a las normalmente ostentadas en el continente. Ello acentúa el contacto entre todos los animales de la isla, lo cual ha de facilitar enormemente todos los pasos de Digénido de un hospedador a otro. Este mayor contacto da lugar a un mayor número de probabilidades de infestación y por tanto actúa facilitando la evolución del ciclo. En consecuencia, cabe suponer que el ciclo evolutivo medio, en igualdad de condiciones, sería de una menor duración en la isla que en el continente.

Este fenómeno de insularidad actúa principalmente a nivel de hospedador definitivo ya que son los Micromamíferos los que originan grandes densidades poblacionales ante la ausencia de depredadores, cosa que no sucede con los Gasterópodos que son presa de los anteriores. Asimismo, no podemos olvidar que las características fisiográficas de la isla de Formentera no son ni mucho menos propicias a la existencia de Gasterópodos terrestres. Así, pues,

la insularidad favorece la última fase del ciclo, teniendo en cuenta además que, como ya se ha dicho, las pérdidas en esta última etapa del ciclo por interposición de depredadores no adecuados es mínima, dado el hecho de la no existencia de otros animales de vida libre en la isla.

De todos estos determinantes favorables, el que indudablemente lo es en mayor grado es la notable densidad poblacional que ostenta el lirón careto, hospedador definitivo preferente, en la mayoría de los enclaves.

Hay que añadir aquí,sin embargo, y para finalizar, que la insularidad no implica exclusivamente factores favorables, sino que también los motiva desfavorables. En el caso concreto de Formentera, su fisiografía supone un verdadero problema para la consecución del ciclo. La pobreza de biotopos, la aridez general, la escasez de biotopos húmedos y de agua superficial son suficientes para contrarrestar los efectos positivos anteriormente expuestos, resultando unos índices de infestación a todos los niveles, esto es, a nivel de los tres hospedadores del ciclo, casi parangonables y escasamente indiferenciables de los que cabe detectar en un ciclo similar en el continente.

3.1.3.- DISCUSION Y CONCLUSIONES

Pasamos seguidamente y como colofón a todo el análisis biológico y ecológico anteriormente expuesto sobre la especie Brachylaima ruminae n.sp., a discutir los resultados obtenidos en todos sus aspectos y muy especialmente la clasificación sistemática de la misma.

3.1.3.1.- DISCUSION

Como es lógico en el caso que nos ocupa la discusión habrá de centrarse en el hecho de que la especie de Brachyláimido cuya morfología, biología y ecología hemos descrito constituye a nuestro entender una especie nueva para la Ciencia.

Escindiremos la discusión oportuna en cuatro subapartados referentes a la necesaria clasificación sistemática, comparación de resultados, especifi-

cidad y espectro de hospedadores y finalmente distribución geográfica.

A) CLASIFICACION SISTEMATICA

Son innumerables las especies descritas y conocidas en la actualidad incluidas en el género Brachylaima Dujardin, 1843 sensu lato (véase YAMAGUTI, 1971; téngase en cuenta las sinonimias genéricas discutidas por MAS-COMA & GALLEGO, 1975 a). En lo que se refiere al ciclo biológico y ecología de las mismas, éstos nos son sólo conocidos para unas pocas especies, e incluso en ciertos casos se dispone únicamente de datos muy fragmentarios (véase la revisión de YAMAGUTI, 1975), por lo que las distintas especies de Brachylaima son en su mayoria sólo conocidas a nivel de adulto (véase capítulo 2).

Todo ello viene a incrementar notablemente la problemática de tipo sistemático en que se ve sumido el género Brachylaima en la actualidad. Así, características típicas de las especies del género Brachylaima como son la escasa especificidad a nivel del estadío adulto, la gran variabilidad intraespecífica ostentada por los adultos en general y la convergencia morfológica mostrada por los adultos de varias especies de este género a nivel de hospedador definitivo, vienen a dificultar enormemente la determinación específica de especímenes. Y para colmo de males es precisamente en el grupo de las especies de Brachylaima parásitas de Roedores en donde el confusionismo aludido es mayor.

Se plantea aquí el problema de la determinación específica de la especie de Brachylaima cuya biología y ecología acabamos de analizar. Se trata evidentemente de una especie del género Brachylaima sensu stricto, cuya morfología a nivel de adulto se superpone a varias de las especies del mismo género parásitas de Roedores y descritas por doquier. Resulta pues, en este sentido, imposible resolver la cuestión. Como reflejo de esta problemática podemos poner como ejemplo nuestras propias dudas en su determinación plasmadas en escritos publicados con anterioridad. Así, ejemplares del género Brachylaima encontrados infestando el intestino de los Roedores en la isla de Formentera fueron adjudicados en un principio a Brachylaemus sp. aff. recurvus (Dujardin, 1845), aludiéndose con esta denominación a la duda existente por aquel entonces en su determinación (MAS-COMA & GALLEGO, 1975 b, 1977 b; MAS-COMA,

1978 c; MAS-COMA & MONTOLIU, 1978 a). En escritos posteriores los mismos autores pasaron a incluir bajo el binomio Brachylaemus nitellae Dujardin in Dollfus, 1968 al mismo Digénido (MONTOLIU, 1978; MAS-COMA, 1978 e; MAS-COMA & MONTOLIU, 1978 b, c; MONTOLIU & MAS-COMA, 1979; MONTOLIU, MAS-COMA & GALLEGO, 1981; GRACENEA, MONTOLIU & MAS-COMA, 1981).

En realidad la problemática podemos limitarla a las especies de Brachylaima parásitas de Roedores descritas en el marco de la Europa Occidental y Central así como también en el Africa Nor-Occidental. Se concreta la discusión pues a tres especies:

- Brachylaima musculi (Rudolphi, 1819): descrito originalmente de Mus musculus en Viena (Austria);
- Brachylaima recurva (Dujardin, 1845): descrito originalmente de Apodemus sylvaticus en Rennes (Francia);
- Brachylaima nitellae (Dujardin in Dollfus, 1968): descrito originalmente de Eliomys quercinus en Rennes (Francia).

La cuestión planteada por Brachylaima musculi y Brachylaima recurva sigue actualmente sin resolverse de un modo definitivo. Así, si bien en general los Brachylaima de Múridos europeos y norteafricanos se ha venido adjudicando a Brachylaima recurva, sobre la validez de la especie Brachylaima musculi hizo hincapié ya BAYLIS (1927) al exponer sus dudas sobre la sinonimia entre ambas especies. También TENORA (1963) y TOKOBAEV (1962) adjudican a Brachylaima musculi sus parásitos de Roedores en Checoslovaquia y Rusia respectivamente.

Los especímenes del género Brachylaima parásitos de Glíridos en Europa han sido adjudicados en general a Brachylaima recurva. Concretamente en el lirón careto, Eliomys quercinus, es citada la presencia de Brachylaima recurva por BAER (1932), BARUS & TENORA (1957), ERHADOVA (1958), DOLLFUS et al. (1961). De todos modos DUJARDIN en un manuscrito que no llegó a publicar, pero cuya revisión y reproducción completa habría de efectuar mucho más adelante DOLLFUS (1968), diferencia a los Digénidos hallados en el lirón careto respecto de los hallados en Múridos, adjudicándolos al binomio Distoma nitellae (véase DOLLFUS, 1968: 141 y pl. xx), en otras palabras pues, Brachylaima nitellae.

La diferenciación entre estas tres especies a nivel de adultos es fran-

camente muy difícil, por no decir imposible, basándose la distinción entre las mismas casi exclusivamente en la relación entre ventosas y la aparente preferencia, más que especificidad, por uno u otro hospedador:

- relación entre ventosas: ventosa oral mayor que la ventral en Brachylaima musculi; ventosa oral menor que la ventral en Brachylaima recurva; ventosas subiguales (relación en torno a la unidad) en el caso de Brachylaima nitellae;
- hospedador definitivo: a pesar de la reconocida inespecificidad a nivel de adulto, cabe adjudicar indudablemente (de acuerdo con la literatura revisada) una preferencia (especificidad ecológica) de Brachylaima recurva por Apodemus, mientras que el lirón careto en Europa suele ir acompañado por un Brachylaima que en principio podríamos adjudicar a Brachylaima nitellae; desgraciadamente las escasas citas sobre Brachylaima musculi no permiten intuir más que una preferencia por los Múridos en general.

Nuestra propia experiencia en el Continente nos sugiere unos hechos algo distintos a los deducibles a partir de la bibliografía y anteriormente expuestos. Así, si bien es cierto que Apodemus se ve acompañado casi siempre por un Brachylaima de grandes dimensiones adjudicable a Brachylaima recurva, y en Mus (Mus musculus, Mus spretus) cabe hallar otros Brachylaima diferenciados de la especie anterior bajo el binomio Brachylaima sp. por FELIU (1980), en el caso de Eliomys nuestras prospecciones vienen a sugerir que cabe hallar más de una especie de Brachylaima (en el caso de la región pirenaica claramente diferenciables por su tamaño).

A todo ello hay que añadir que los estudios expuestos en este trabajo que aquí exponemos han venido a demostrar que especies de Brachylaima completamente indiferenciables por sus morfo-anatomías y especificidades a nivel de hospedador definitivo son perfectamente diferenciables por sus quetotaxias cercarianas y especificidades a nivel de Molusco primer hospedador intermediario. En el caso de la isla de Formentera demostramos aquí la existencia de por lo menos tres especies distintas de Brachylaima.

El ciclo biológico de la especie de Brachylaima aquí discutida resulta

ser, tras nuestros estudios, lo suficientemente conocido como para ser adjudicado a una especie concreta. Si bien a nivel de adulto resulta imposible diferenciar de un modo indudable respecto de Brachylaima musculi, Brachylaima recurva y Brachylaima nitellae, a pesar de que quizás por la relación entre ventosas sea precisamente a esta última especie a la que más se aproxima, características específicas tan notorias como son su peculiar quetotaxia cercariana y su estricta especificidad (oioxenia en el sentido de EUZET & COMBES, 1980) a nivel de primer hospedador intermediario para con el Subulínido Rumina decollata son suficientes para concretar de un modo definitivo su clasificación sistemática. Dado el hecho de que a pesar de hallarse este Gasterópodo terrestre ampliamente extendido por toda la geografía mediterránea, nunca ha sido citado como hospedador intermediario en el ciclo de una especie del género Brachylaima más que en el caso de Brachylaima suis (BALOZET, 1936 b, 1937 a, b) parásito del cerdo cuya quetotaxia cercariana permanece desconocida y que se distingue del Brachylaima de Formentera que aquí nos ocupa por su menor especificidad a nivel de primer hospedador intermediario (BALOZET, 1937 a, cita a las siguientes especies de caracoles: Xerophila mendranoi, X. chioidea, X. phoebia, X. spilmenti, X. terrestris, X. eumona y X. eucana).

Tras un detenido análisis de toda esta extensa y profunda problemática, optamos en nuestro caso por crear una nueva especie que pasamos a denominar Brachylaima ruminae n.sp., aludiendo con ello a la oioxenia para con Rumina decollata que le caracteriza. Somos de la opinión de que la creación de esta nueva especie es la manera mejor de no incrementar más todavía el confusionismo existente dentro del grupo de especies de Brachylaima en cuestión. Estudios futuros sobre el ciclo biológico y ecología de las especies Brachylaima musculi, Brachylaima recurva, Brachylaima nitellae y Brachylaima suis habrán de ser los únicos que nos indiquen de modo definitivo si Brachylaima ruminae n.sp. debe considerarse o no sinónimo de alguna de estas cuatro especies. De todos modos, lo que a la luz de nuestros estudios resulta bien evidente es que el número de especies del genéro Brachylaima enmascaradas bajo morfo-anatomías convergentes a nivel de adulto es mucho mayor de lo que en un principio cabía intuir. Nuestra experiencia en el grupo nos inclina a creer que se trata de especies todas ellas diferentes.

B) COMPARACION DE RESULTADOS

El esquema general del ciclo evolutivo de Brachylaima ruminae n.sp. se inscribe perfectamente dentro de los conocimientos generales que sobre la biología y ecología de las especies del género Brachylaima parásitas de Mamíferos y Aves se tiene hasta la fecha (véase apartado 2.1.4.1.1).

Desde el punto de vista de esquema general del ciclo cabe decir que se trata del típico ciclo terrestre triheteroxeno Pulmonado-Pulmonado-Mamífero en el que los esporocistos se desarrollan a nivel del primer hospedador intermediario y en el que el espectro de hospedadores es restringido a nivel de primer hospedador intermediario y amplio a nivel de segundo hospedador intermediario y hospedador definitivo. Si bien todo ello constituye elementos comunes a los ciclos de las especies del género Brachylaima en general, el ciclo evolutivo de Brachylaima ruminae n.sp. ostenta por otro lado distintivos peculiares que permiten singularizarlo. Así, Brachylaima ruminae n.sp. se caracteriza especialmente por los siguientes hechos:

- ausencia del fenómeno de autoinfestación a nivel de hospedador intermediario: en el ciclo de Brachylaima ruminae n.sp. no cabe detectar caracoles presentando a nivel de riñón y glándulas pédeas metacercarias originadas a partir de cercarias procedentes de los esporocistos albergados en el hepatopáncreas del mismo individuo de caracol, como sucede en cambio en los ciclos de Brachylaima fuscatus (JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID, 1934), Brachylaima gallinum (ALICATA, 1940; FARIA DUARTE, 1980), Brachylaima nicoli (JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID, 1932 a, b), Brachylaima virginiana (KRULL, 1935 a) y Brachylaima rhomboideum (VILLELLA, 1954 a);
- metacercarias libres, no enquistadas, a nivel de riñón y glándulas pédeas del segundo hospedador intermediario: en este sentido el ciclo de Brachylaima ruminae n.sp. muestra a nivel de segundo hospedador intermediario un comportamiento y un tropismo específicos indudables, diferenciándose por los mismos de aquellas especies del género Brachylaima que presentan metacercarias enquistadas, como sucede en el caso

de Brachylaima sp. (TIMON-DAVID, 1954, 1959) y Brachylaima virginiana (KRULL, 1935 a; ULMER, 1952 b) y aquellos que presentan metacercarias de localización distinta, como sucede con la localización en la cavidad pericárdica en las especies Brachylaima helicis (ROBINSON, 1949; ULMER, 1950 a, 1951 b, c), Brachylaima gallinum (ALICATA, 1940; GROSCHAFT, VALLE del & LORENZO HERNANDEZ, 1969; FARIA DUARTE, 1980), Brachylaima conmutatum (DEIANA & ARRU, 1963), Brachylaima laruei (ULMER, 1949 a), Brachylaima sp. (DOLLFUS, CALLOT & DESPORTES, 1935) y Brachylaima sp. (CANARIS, 1963 a, b), y con la localización en las glándulas salivares en Brachylaima rhomboideum (SINITSIN, 1931; VILLELLA, 1954 a);

- adultos duodenales en el hospedador definitivo: el ciclo de Brachylaima ruminae n.sp. se caracteriza por el claro tropismo duodenal que presentan sus adultos independientemente del Mamífero hospedador definitivo de que se trate, a diferencia de como sucede con los tropismos por el esófago y el estómago en el caso de la especie Brachylaima oesophagei (LEWIS, 1968, 1969), por el ciego intestinal en el caso de Brachylaima helicis (ROBINSON, 1949; ULMER, 1951 b, c) y Brachylaima laruei (ULMER, 1949 a), por el intestino grueso en el caso de Brachylaima suis (BALOZET, 1937 a, b) y por el páncreas y conductos hepáticos y biliares en el caso de Brachylaima microti (BRISTOL & CANARIS, 1973; REDETZE & CANARIS, 1977).

En lo que se refiere a morfo-anatomía y morfometría de los distintos estadíos evolutivos, si bien a nivel de esporocistos no es posible singularizar la especie, a nivel de cercarias, metacercarias y adultos, sí que se presentan elementos específicos que permiten distinguir perfectamente la especie Brachylaima ruminae n. sp.:

- cercaria: la morfología general de las cercarias maduras, recién emitidas, muestra unas semejanzas indudables respecto de las cercarias conocidas en otras especies; es

evidente que resulta absurdo tratar de discernir diferencias morfológicas válidas a nivel de cercaria; únicamente la quetotaxia podría aportar datos irrefutables y por desgracia ésta es desconocida en las otras especies, con excepción hecha de los casos de las otras especies del género Brachylaima de la isla de Formentera y cuyas quetotaxias describimos en este trabajo; en lo que se refiere a especies no formentereñas, en los casos de Brachylaima virginiana y Brachylaima helicis, KRULL (1935 a) y ULMER (1951 b, c), respectivamente, describen e ilustran la posición de algunas papilas sensoriales, tal y como remarcan posteriormente BAYSSADE-DUFOUR & MAILLARD (1975); estos datos quetotáxicos, aunque incompletos, son suficientes para diferenciar ambas especies de la especie Brachylaima ruminae n. sp.; en efecto, a nivel de acetábulo Brachylaima virginiana presenta $9S_{II}$, mientras que Brachylaima ruminae n. sp. ostenta sólo $6S_{II}$; a nivel corporal Brachylaima virginiana y Brachylaima helicis presentan $1A_IL$, $1A_{II}L$, $1A_{III}L$, $1M_IL$ y $1P_{III}L$, mientras que Brachylaima ruminae n. sp. muestra 1 ó $2A_IL$, 1 ó $2A_{II}L$, $1A_{III}L$, $3M_IL$ $1P_{II}L$ y $4P_{III}L$; Brachylaima virginiana presenta además $1A_IV$ y $1A_{II}V$, ambas ausentes en Brachylaima ruminae n. sp.; la quetotaxia de Brachylaima ruminae n. sp. es también perfectamente diferenciable de la de Cercaria sp. Bayssade-Dufour, 1974 (Brachylaimoidea) a todos los niveles, al igual que como sucede respecto de las demás especies formentereñas del género Brachylaima cuyas quetotaxias describimos en este trabajo con posterioridad;

- metacercaria: desgraciadamente, la quetotaxia metacercariana no permite aún diferenciaciones entre especies; sin embargo, en las metacercarias de Brachylaima ruminae n. sp., cuando infestantes, un elemento como es la extensión de las asas uterinas sobrepasando el acetábulo y alcanzando hasta casi la bifurcación intestinal permite diferenciarla de determinadas especies del mismo género en las que las

asas uterinas no sobrepasan el nivel acetabular, como sucede en las especies Brachylaima oesophagei (LEWIS, 1969), Brachylaima thompsoni (SINITSIN, 1931) y Brachylaima fulvus (POJMANSKA, 1959);

- adulto: a pesar de inscribirse los adultos de Brachylaima ruminae n. sp. dentro de las especies del género Brachylaima, cuatro características, una morfo-anatómica y tres morfométricas, se nos antojan de valor sistemático significativo en su caso; el elemento morfo-anatómico distintivo reside en el nivel anterior del útero, cuyas asas sobrepasan limpiamente el acetábulo para alcanzar la bifurcación intestinal, diferenciándose así de especies en las que el útero no sobrepasa el acetábulo como sucede en Brachylaima fulvus (ZARNOWSKI, 1960; POJMANSKA, 1961; JOURDANE, 1971; MAS-COMA & GALLEGO, 1975 c), Brachylaima thompsoni (UBELAKER & DAILEY, 1966), Brachylaima rhomboideum (VAUCHER & DURETTE-DESSET, 1978) y Brachylaima oesophagei (LEWIS, 1968); las tres características morfométricas que singularizan a Brachylaima ruminae n. sp. entendemos son la relación entre ventosas (en torno a la unidad), la relación de la distancia entre ventosas respecto de la longitud corporal y la relación de la distancia entre acetábulo y testículo anterior respecto de la longitud corporal, elementos todos ellos constantes en Brachylaima ruminae n. sp. que desgraciadamente no pueden compararse con los mismos ostentados por otras especies del género Brachylaima por ausencia de datos.

C) ESPECIFICIDAD Y ESPECTRO DE HOSPEDADORES

Dado el hecho de que de acuerdo con las conclusiones de nuestro trabajo nos hallemos aquí ante una especie de Brachylaima nueva para la Ciencia y ante la imposibilidad actual de saber si alguno de los materiales estudiados o hallados por otros autores pudiese pertenecer a la misma especie, los da-

tos que cabe apuntar en este apartado se limitan obligatoriamente a los resultados expuestos en la presente obra. Hay que tener en cuenta, de todos modos, por un lado la especificidad de Brachylaima ruminae n. sp. para con Rumina decollata a nivel de primer hospedador intermediario y por otro lado el que nunca se haya citado de modo concreto a esta especie de caracol como albergante de esporocistos de Brachylaima en la literatura. No queda otro remedio, pues, que pensar que el Brachylaima en cuestión no había sido hallado hasta la fecha, como mínimo a nivel de primer hospedador intermediario, si bien a nivel de metacercaria o adulto haya podido detectarse quizás algún ejemplar que hubiese sido confundido entre materiales de otra especie dada la imposibilidad de diferenciación morfo-anatómica a estos niveles.

En lo que se refiere al primer hospedador intermediario nuestros exhaustivos estudios en la isla de Formentera demuestran que en la misma Brachylaima ruminae n. sp. ostenta una especificidad estricta u oioxenia para con el Gasterópodo terrestre Rumina decollata.

A nivel de segundo hospedador intermediario no parece mostrar, en cambio, especificidad marcada alguna, en lo que se refiere a especificidad sensu stricto, por cuanto nuestros estudios experimentales han demostrado la posibilidad de desarrollo evolutivo de las metacercarias en Moluscos dispares (Subulinidae: Rumina decollata; Milacidae: Milax gagates; Helicidae: Otala (Otala) punctata, Eobania vermiculata, Theba pisana y Trochoidea (Xeroplexa) caroli). De todos modos, los estudios efectuados en la Naturaleza demuestran de modo evidente la existencia de una especificidad ecológica, observándose una clara preferencia de las metacercarias para con Rumina decollata y secundariamente para con Milax gagates, quedando los Helícidos como segundos hospedadores intermediarios más bien accidentales.

De modo semejante a lo que sucede a nivel de segundo hospedador intermediario, a nivel de hospedador definitivo nuestras experiencias en el Laboratorio han venido a demostrar la escasa especificidad de los adultos de esta especie, los cuales se desarrollan perfectamente en Roedores filogenéticamente dispares (Gliridae: Eliomys quercinus ophiusae; Muridae: Rattus rattus y Mus musculus). En este caso, sin embargo, los estudios efectuados en la Naturaleza no permiten distinguir preferencias claras, si bien de todos modos el lirón careto suele detectarse infestado por el Brachyláimido en cuestión con

mayor frecuencia debido indudablemente a la naturaleza omnívora de su dieta alimenticia en la que los caracoles constituyen una parte esencial.

D) DISTRIBUCION GEOGRAFICA

Por los motivos anteriormente aludidos, la distribución geográfica de Brachylaima ruminae n. sp. queda limitada por el momento a la isla de Formentera. Ello no quiere decir ni mucho menos que nos inclinemos por pensar que estamos ante el caso de un endemismo consecuencia de fenómenos de adaptación insular. Consideramos que lo más probable es que en un futuro próximo esta especie se detecte en otros lugares dentro del marco del Mediterráneo Occidental.

3.1.3.2.- CONCLUSIONES

El estudio que aquí hemos llevado a cabo sobre el ciclo evolutivo de la que viene a representar una nueva especie para la Ciencia, Brachylaima ruminae n. sp., viene a aportar una larga serie de nuevos conocimientos y datos que, en líneas generales, se incluyen perfectamente dentro de lo que hoy en día sabemos son los representantes de la familia Brachylaimidae.

A pesar de que, como indicamos al final de este apartado, quedan aún algunos aspectos por dilucidar del ciclo en cuestión, en nuestra opinión el trabajo que aquí aportamos viene a representar uno de los más profundos y exhaustivos efectuados hasta la fecha, sino el que más.

Podemos destacar, por su caracter de aportaciones de conocimientos nuevos o datos importantes, los siguientes hechos:

- detección de la especificidad de Brachylaima ruminae n. sp. a nivel de primer hospedador intermediario con respecto a Rumina decollata en la isla de Formentera;

- detección del hepatopáncreas como microhábitat de los esporocistos en el Pulmonado primer hospedador intermediario;

- detección de la formación de "cámaras de eyección" en los extremos de las ramificaciones terminales de los esporocistos, junto a los poros de salida, en el momento de la expulsión de las cercarias;

- dilucidación completa de la quetotaxia de la cercaria;

- detección del papel de Rumina decollata como segundo hospedador intermediario preferente y del de Milax gagates como segundo hospedador intermediario secundario en la isla de Formentera, pudiendo actuar posiblemente también como tal distintas especies de Helícidos, al menos Otala (Otala) punctata, Eobania vermiculata, Theba pisana y Trochoidea (Xeroplexa) caroli, las cuales pueden desempeñar el papel de segundo hospedador intermediario en condiciones experimentales;

- deducción de la improbabilidad de que un mismo individuo de Gasterópodo terrestre infestado con esporocistos se autoinfeste con las cercarias producidas por éstos; nuestros trabajos sugieren que las metacercarias que cabe hallar esporádicamente en individuos de Rumina decollata albergantes de esporocistos deben provenir de infestaciones por cercarias procedentes de otros individuos emisores en infestación previa a la ingestión del huevo y consecuente desarrollo de los esporocistos en los caracoles en cuestión; en otras palabras, se comprueba que para que se complete el ciclo es necesario que los Gasterópodos primer y segundo hospedadores intermediarios sean dos individuos distintos;

- detección de la glándula renal como microhábitat final preferente ocupado por las metacercarias, en forma no enquistada, a nivel de segundo hospedador intermediario y de las glándulas pédeas como microhábitat final secundario de la misma, al menos en Rumina decollata;

- estudio detallado de la evolución morfo-anatómica del Digénido en el segundo hospedador intermediario hasta alcanzar

el estadío de metacercaria infestante; estudio realizado por dilucidación experimental en Gasterópodos de la especie Rumina decollata, y tanto a nivel de riñón como de glándulas pédeas;

- detección de la capacidad infestante de la metacercaria al menos a los dos meses de edad en condiciones experimentales;

- detección de la presencia de papilas sensoriales cuticulares en la metacercaria y puesta en evidencia de su número y distribución;

- detección de una escasa especificidad a nivel de adulto, actuando como hospedadores definitivos de Brachylaima ruminae n. sp., en la isla de Formentera, preferentemente el Glírido Eliomys quercinus ophiusae y secundariamente los Múridos Rattus rattus y Mus musculus;

- detección del duodeno intestinal como microhábitat final ocupado por el adulto a nivel de hospedador definitivo;

- estudio detallado de la evolución y variabilidad morfo-anatómicas de los adultos a nivel de duodeno de ejemplares de ratón casero Mus musculus en condiciones experimentales;

- confirmación del encuadre sistemático de la especie Brachylaima ruminae n. sp. dentro de la familia Brachylaimidae en base a la morfo-anatomía mostrada por esporocistos, cercarias, metacercarias y adultos, y al ciclo evolutivo incluyendo dos Gasterópodos terrestres como hospedadores intermediarios y Mamíferos como hospedadores definitivos.

Tal y como hemos dicho anteriormente los conocimientos del ciclo evolutivo de Brachylaima ruminae n. sp. que hasta aquí nos ha venido ocupando, dejan empero algunas lagunas tales como la morfología del miracidio, el origen y evolución de los esporocistos, el número de generaciones de los mismos, la cronobiología de la emisión cercariana y los factores bióticos y abióticos

que influyen sobre la misma (actualmente en estudio), la resistencia y viabilidad de las cercarias en su fase de vida libre en el medio externo, el tropismo de las cercarias en la búsqueda y selección de los segundos hospedadores intermediarios, la duración de la evolución de las metacercarias hasta estadío infestante según la especie de Gasterópodo Pulmonado terrestre y según factores climáticos externos como la temperatura, etc.

3.2.- BRACHYLAIMA SPP.

Tal y como apuntamos en la introducción del capítulo anterior referente a la especie Brachylaima ruminae n. sp., los estudios que hemos podido llevar a cabo, tanto en la Naturaleza como en el Laboratorio, nos han venido a demostrar que en la isla de Formentera existen cuatro especies del género Brachylaima que hemos optado por denominar Brachylaima ruminae n. sp., Brachylaima sp. I, Brachylaima sp. II y Brachylaima sp. III. El motivo de que hayamos adjudicado un binomio genérico específico determinado únicamente en un sólo caso se encuentra en el hecho de que precisamente sólo en el caso de esta especie nos ha sido posible dilucidar experimentalmente el ciclo completo en el Laboratorio. Las otras tres especies innominadas del género Brachylaima son especies de las que disponemos de datos morfo-anatómicos, biológicos y ecológicos incompletos e insuficientes para aventurar una especie concreta, dada la gran confusión sistemática existente dentro del género en cuestión tal y como hemos reiterado repetidas veces en el apartado anterior.

La distinción en tres especies innominadas del género Brachylaima la hemos basado exclusivamente en la especificidad a nivel de primer hospedador intermediario y en la quetotaxia cercariana. De hecho, y teniendo en cuenta que el determinante de la especificidad no tiene por qué ser necesariamente decisivo, puesto que en algún caso podría tratarse de una especie no oioxena a nivel de primer caracol intermediario, la realidad es que con seguridad absoluta de las tres especies únicamente a dos de ellas cabe conferirles una validez, habida cuenta su quetotaxia cercariana. La tercera de ellas (Brachylaima sp. III) es una especie de la cual no pudimos obtener preparaciones quetotáxicas de cercarias, por lo que nos es imposible saber si se trata realmente de una especie distinta de las dos anteriores o bien es la misma que una de ellas.

La razón de exponer todos los datos aunque incompletos, de estas tres especies de Brachylaima, reside en el interés que cabe otorgar al descubrimiento de la existencia de como mínimo tres especies (si no son cuatro) del mismo género parásitas de Micromamíferos (Roedores) totalmente imposibles de ser diferenciadas a nivel de adulto en una isla de tan reducidas dimensiones como lo es la isla de Formentera. Sobre este punto de interés primordial habremos de volver con suficiente profundidad en el capítulo final de esta obra.

3.2.1.- BRACHYLAIMA SP. I

Adjudicamos el binomio de Brachylaima sp. I a la especie de dicho género cuyos esporocistos detectamos en la especie de Gasterópodo Pulmonado terrestre Theba pisana en la isla de Formentera y que se caracterizaba por una quetotaxia cercariana singular y bien distinta de la de las otras especies de Brachylaima, tal y como reseñaremos en su correspondiente subapartado y cuyo adulto obtenido experimentalmente, mostraba unas características morfo-anatómicas típicas del género pero totalmente indiferenciables de las de los adultos de las demás especies del mismo género habitantes de la isla de Formentera.

3.2.1.1.- BIOLOGIA DEL CICLO

El ciclo evolutivo de esta especie, Brachylaima sp. I, transcurre como un ciclo típicamente triheteroxeno, actuando como primer y segundo hospedadores intermediarios Gasterópodos Pulmonados terrestres y como hospedadores definitivos Micromamíferos Roedores.

Expondremos a continuación un breve esquema general del ciclo así como todos aquellos datos que podemos aportar, según nuestros estudios realizados tanto con material de la Naturaleza como experimentalmente en el Laboratorio, sobre la evolución del parásito en cada uno de sus hospedadores, ésto es, primer hospedador intermediario, segundo hospedador intermediario y hospedador definitivo.

3.2.1.1.1.- ESQUEMA GENERAL DEL CICLO

De acuerdo con los estudios efectuados el ciclo de Brachylaima sp. I debe desarrollarse en la isla de Formentera según el esquema siguiente:

- los huevos son eliminados al medio externo directamente con las heces por el Micromamífero hospedador definitivo (presu-

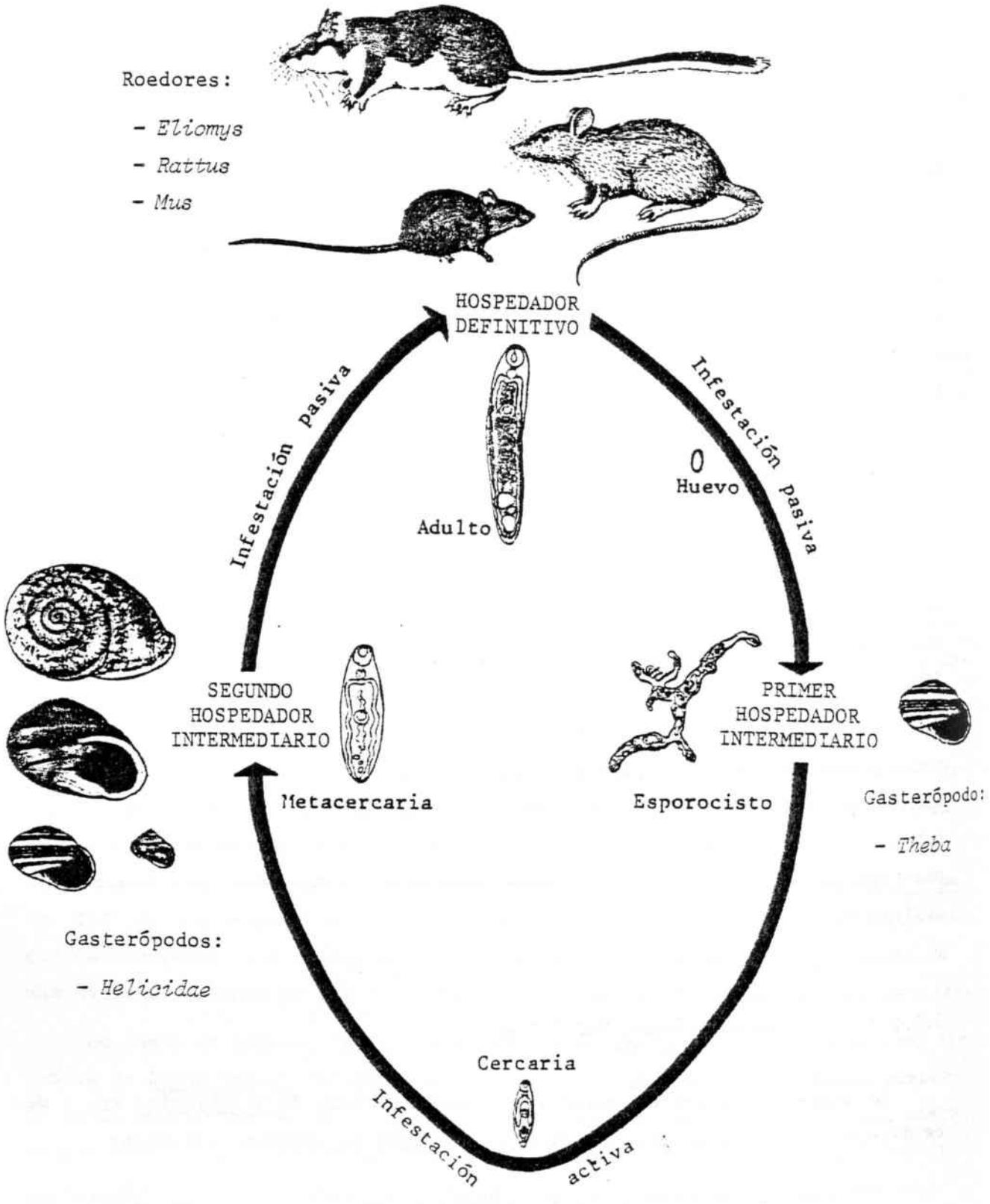


Fig. 84.- Brachylaima sp. I: esquema general del ciclo evolutivo del Digénido en la isla de Formentera.

miblemente Eliomys quercinus ophiusae, Rattus rattus, Mus musculus);

- estos huevos son ingeridos por el Gasterópodo terrestre primer hospedador intermediario (Theba pisana), eclosionando y liberándose los miracidios a nivel de tracto digestivo y originándose los esporocistos ramificados en el hepatopáncreas;
- las cercarias producidas por los esporocistos, de cola rudimentaria (cercarias terrestres de tipo microcerco), salen activamente del Molusco al medio externo donde se mantienen vivas en condiciones de humedad adecuadas;
- las cercarias en libertad reptan sobre el sustrato húmedo hasta tomar contacto con otro Gasterópodo terrestre que desempeñará la función de segundo hospedador intermediario (probablemente Helícidos) en el que la mayoría penetra por el orificio excretor y a través del uréter alcanzan el riñón donde permanecen y evolucionan hasta el estadío de metacercaria infestante;
- el Micromamífero hospedador definitivo se infesta por ingestión del caracol segundo hospedador intermediario, liberándose las metacercarias que migran por el tubo digestivo hasta alcanzar el nivel duodenal del intestino delgado donde se instalan y maduran hasta adultos grávidos.

3.2.1.1.2.- EVOLUCION EN EL PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO

Esta primera fase del ciclo incluye desde la infestación del primer hospedador intermediario, por ingestión del huevo, hasta la emisión de cercarias por el mismo, incluyendo, asimismo, la breve fase de vida libre de las cercarias recién emitidas.

La posible parasitación de caracoles por esporocistos de Brachylaima sp. I en la Naturaleza se ha podido verificar por medio de la comprobación de una

probable emisión cercariana, efectuándose siempre la determinación específica con posterioridad mediante estudio quetotáxico.

Las especies de Gasterópodos terrestres de Formentera estudiadas con el propósito de averiguar su posible viabilidad natural como primeros hospedadores intermediarios de Brachylaima sp. I son las mismas que las que se ha analizado para el estudio de especies hospedadoras de esporocistos de Brachylaima ruminae n. sp., cuyo ciclo evolutivo quedó claramente detallado en el apartado anterior. De todo el material malacológico analizado (véase apartado 3. 1.1.2.1.- *A*), los únicos datos diferentes entre las dos especies de Brachylaima están referidos únicamente a las especies de caracoles Rumina decollata, primer hospedador natural de Brachylaima ruminae n. sp., y Theba pisana, primer hospedador natural de Brachylaima sp. I. Del total de ejemplares de Theba pisana analizados sólo 2 ejemplares, recolectados en 1978 y 1979, respectivamente y procedentes ambos de los alrededores de Es Caló, resultaron ser emisores, y por tanto albergantes de esporocistos, de cercarias de Brachylaima sp. I, obteniéndose una tasa de infestación muy baja (1 sobre 553 en 1978 y 1 sobre 510 en 1979).

La fase larvaria de esporocisto se encuentra parasitando la glándula digestiva o hepatopáncreas del caracol primer hospedador intermediario, en la que se encuentran de un modo bien apretado e imbricados unos con otros.

Los esporocistos de este Digénido, ya maduros, muestran una morfología típicamente ramificada, presentando ramas de una mayor o menor longitud y siendo éstas de diámetros variables (30-180 µ). La pared de los mismos es muy fina y fácilmente desgarrable a través de la cual puede observarse el elevado número de cercarias que contienen en todo tipo de estadíos evolutivos, desde verdaderos primordios germinales hasta cercarias completamente desarrolladas. Presentan, asimismo, unos orificios o poros terminales en cada ramificación por donde emergen las cercarias ya maduras, tras haber pasado por lo que ya hemos llamado con anterioridad, esto es, una especie de "cámara de eyección", situada justo por delante del poro terminal.

La cercaria de este Digénido muestra una morfología y anatomía muy semejantes, por no decir iguales, a las de la cercaria de Brachylaima ruminae n.

Fig. 85.- Brachylaima sp. I: fotografía de un ejemplar de Theba pisana (Formentera) desprovisto de su concha mostrando el hepatopáncreas parasitado por esporocistos (de aspecto blanquecino). x 4,5.

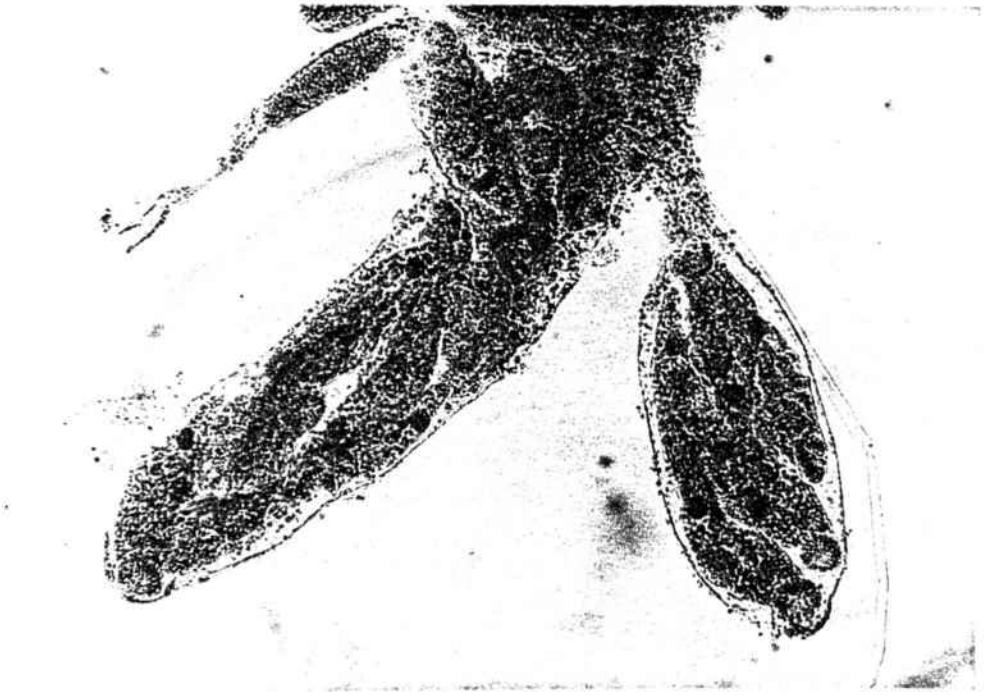


Fig. 86.- Brachylaima sp. I: microfotografía de ramificaciones de un esporocisto procedente de Theba pisana (Formentera). x 134.

sp. (véase apartado 3.1.1.2.4), presentando, asìmismo, 6 células glandulares de penetración post-acetabulares a cada lado del cuerpo.

Las dimensiones de las cercarias recién emitidas quedan debidamente reflejadas en la Tabla 14.

La quetotaxia de la cercaria que denominamos en la presente obra como Brachylaima sp. I presenta la misma sencillez que la de la cercaria de Brachylaima ruminae n. sp., concentrándose las papilas o sensores principalmente a nivel de las ventosas. Concretamente la quetotaxia puede establecerse del siguiente modo:

a) Región cefálica

Papilas de la boca por cada hemicuerpo (51 cercarias examinadas)

C_I = $1C_IV$ en entorno bucal + $2C_IL$ + $2C_ID$

C_{II} = 11 papilas dispuestas regularmente alrededor de la boca

C_{III}= $5C_{III}V$ + $7C_{III}L$ + $11C_{III}D$ (10 + 1D)

Papilas de la región anterior (papilas del estilete según RICHARD, 1971) (41 cercarias examinadas)

H (=St) = aproximadamente 12 papilas

b) Cuerpo, papilas por cada hemicuerpo (51 cercarias examinadas)

A_I = $1A_IL$
A_{II} = $1A_{II}L$
A_{III}= $1A_{III}L$
M_I = $3M_IL$
P_I = $1P_IL$
P_{II} = $1P_{II}L$
P_{III}= 3 ó $4P_{III}L$

c) Acetábulo (51 cercarias examinadas)

S_I = $6S_I$

Hospedador	*Brachylaima* sp. I *Theba pisana* n=23		*Brachylaima* sp. II *Theba pisana* n=24		*Brachylaima* sp. III *Otala* (*Otala*) *punctata* n=16	
	V.E.	$\bar{x}$	V.E.	$\bar{x}$	V.E.	$\bar{x}$
Longitud	240-309	272	228-339	284	255-322	288
Anch. máx.	67-105	86	86-112	99	76-116	93
Vent. oral	48-63/41-48	53/46	56-67/48-62	63/56	56-73/48-60	62/52
Acetábulo	41-52/41-48	46/44	48-67/48-63	57/55	48-65/45-62	55/52
Rel. VO/VV	1,00-1,37	1,19	0,91-1,43	1,13	1,03-1,35	1,18
Faringe	15-28/18-35	20/27	20-28/22-33	24/24	15-28/20-37	21/30
Prim. genit.	26-37/18-30	31/23	26-41/18-30	31/24	33-47/19-33	38/29
Dist. VO-VV	49-97	67	39-93	69	56-101	77
Ap. caudal (l.x a.b.)	17-26/7-18	20/15	18-32/11-22	25/16	18-30/7-18	22/12

Tabla 14.- *Brachylaima* spp.: dimensiones en μ de cercarias de *Brachylaima* sp. I, *Brachylaima* sp. II y *Brachylaima* sp. III emitidas por los correspondientes hospedadores intermediarios en la isla de Formentera. Apéndice caudal: l.x a.b. = Longitud x anchura base.

A

Niv. / N	A_I	A_{II}	A_{III}	M_I	P_I	P_{II}	P_{III}	U
0 - 0	-	-	-	-	-	-	-	51
0 - 1	-	1	1	-	4	2	-	-
0 - 2	-	-	-	-	1	-	-	-
1 - 1	45	43	44	-	44	34	-	-
1 - 2	6	6	6	-	2	12	-	-
2 - 2	-	1	-	-	-	3	1	-
2 - 3	-	-	-	3	-	-	2	-
2 - 4	-	-	-	-	-	-	1	-
2 - 5	-	-	-	-	-	-	1	-
3 - 3	-	-	-	48	-	-	18	-
3 - 4	-	-	-	-	-	-	15	-
4 - 4	-	-	-	-	-	-	12	-
5 - 5	-	-	-	-	-	-	1	-
n	51	51	51	51	51	51	51	51

B

Niv. / N	C_I	C_{II}
3 - 3	3	-
3 - 5	1	-
4 - 4	13	-
4 - 5	6	-
5 - 5	26	-
5 - 6	2	-
8 - 9	-	2
9 - 9	-	3
9 - 10	-	6
9 - 11	-	3
10 - 10	-	9
10 - 11	-	12
11 - 11	-	15
12 - 12	-	1
n	51	51

C

Niv. / N	C_{III} (V+L)	C_{III} (D)
1 - 1	-	51
15	1	-
16	1	-
17	3	-
18	5	-
19	7	-
20	11	-
21	8	-
22	2	-
23	7	-
24	4	-
25	1	-
27	1	-
n	51	51

D

Niv. / N	S_I	S_{II}	S_{III}
4	-	-	18
5	1	-	18
6	50	-	14
7	-	-	1
8	-	4	-
9	-	46	-
10	-	1	-
n	51	51	51

E

Niv. / N	H(=St)
6	7
7	3
8	5
9	4
10	7
11	4
12	7
13	4
n	41

Tabla 15.- Brachylaima sp. I: variabilidad de la quetotaxia de la cercaria (Niv. = nivel o grupo de papilas, N = nº de papilas, n = nº total de cercarias examinadas): A) Cuerpo (N = nº de papilas laterales en ambos hemicuerpos); B) Región cefálica (N = nº de papilas totales en ambos hemicuerpos); C) Región cefálica (N = nº de papilas por hemicuerpo en el caso de las ventrales + laterales y en ambos hemicuerpos en el de las dorsales); D) Acetábulo (N = nº de papilas totales); E) Región del "estilete" (N = nº aproximado de papilas).

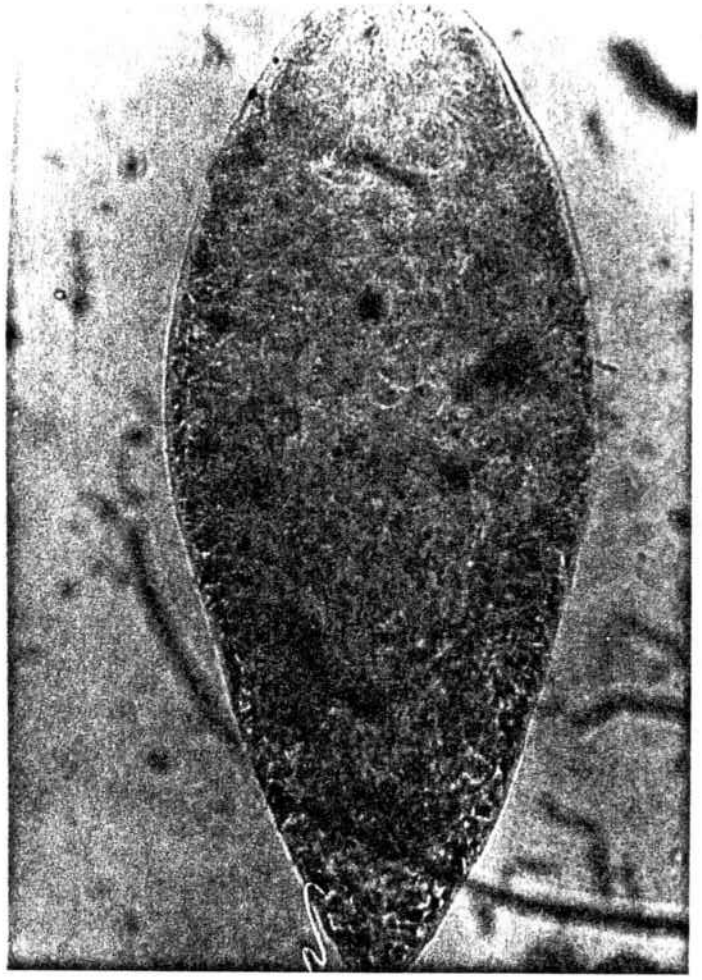


Fig. 87, 88.- Brachylaima sp. I: microfotografías de dos cercarias recién emitidas por Theba pisana (Formentera) mostrando respectivamente la morfología general y la quetotaxia en visión ventral. x 525.

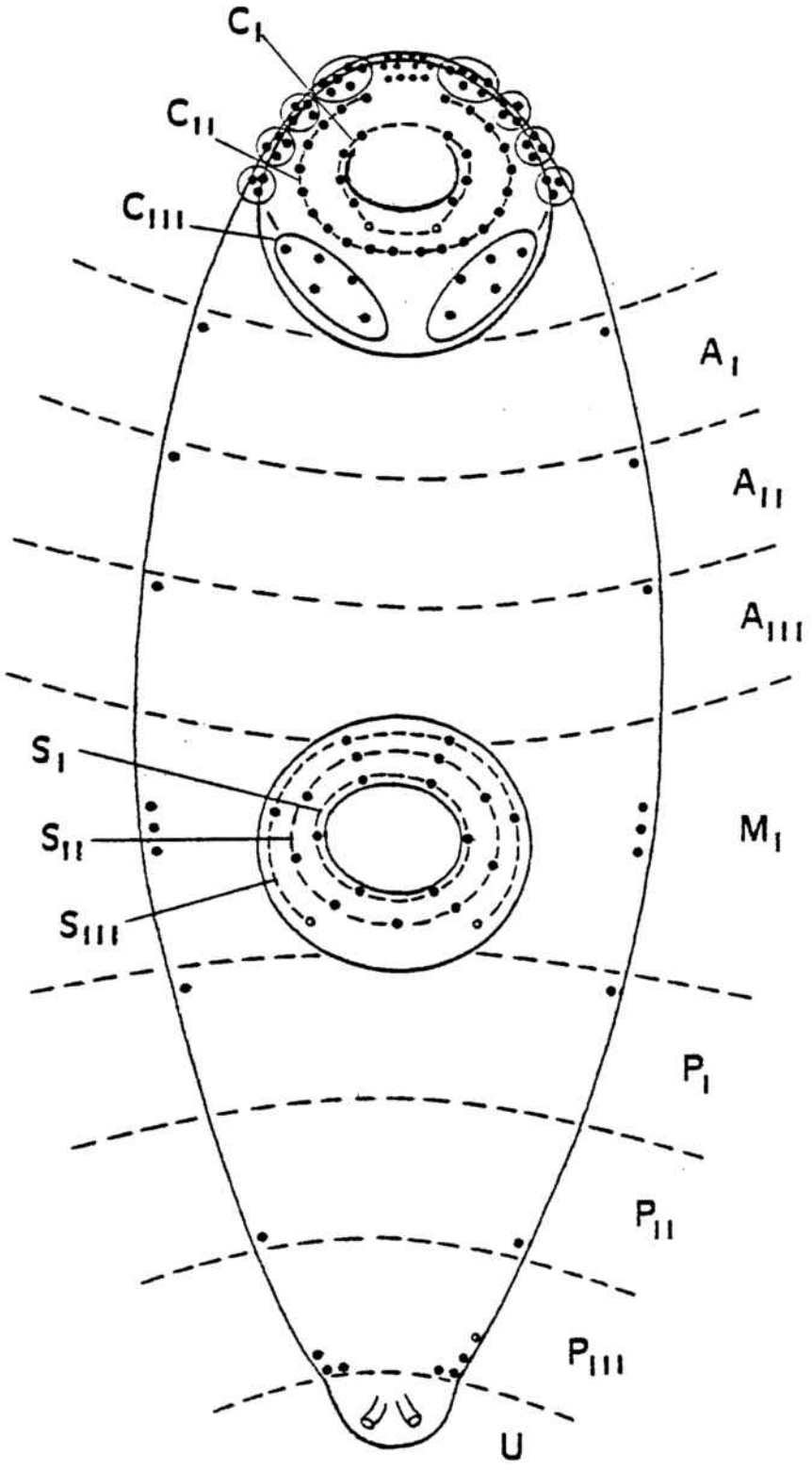


Fig. 89.- Brachylaima sp. I: quetotaxia hipotética de la cercaria en visión ventral.

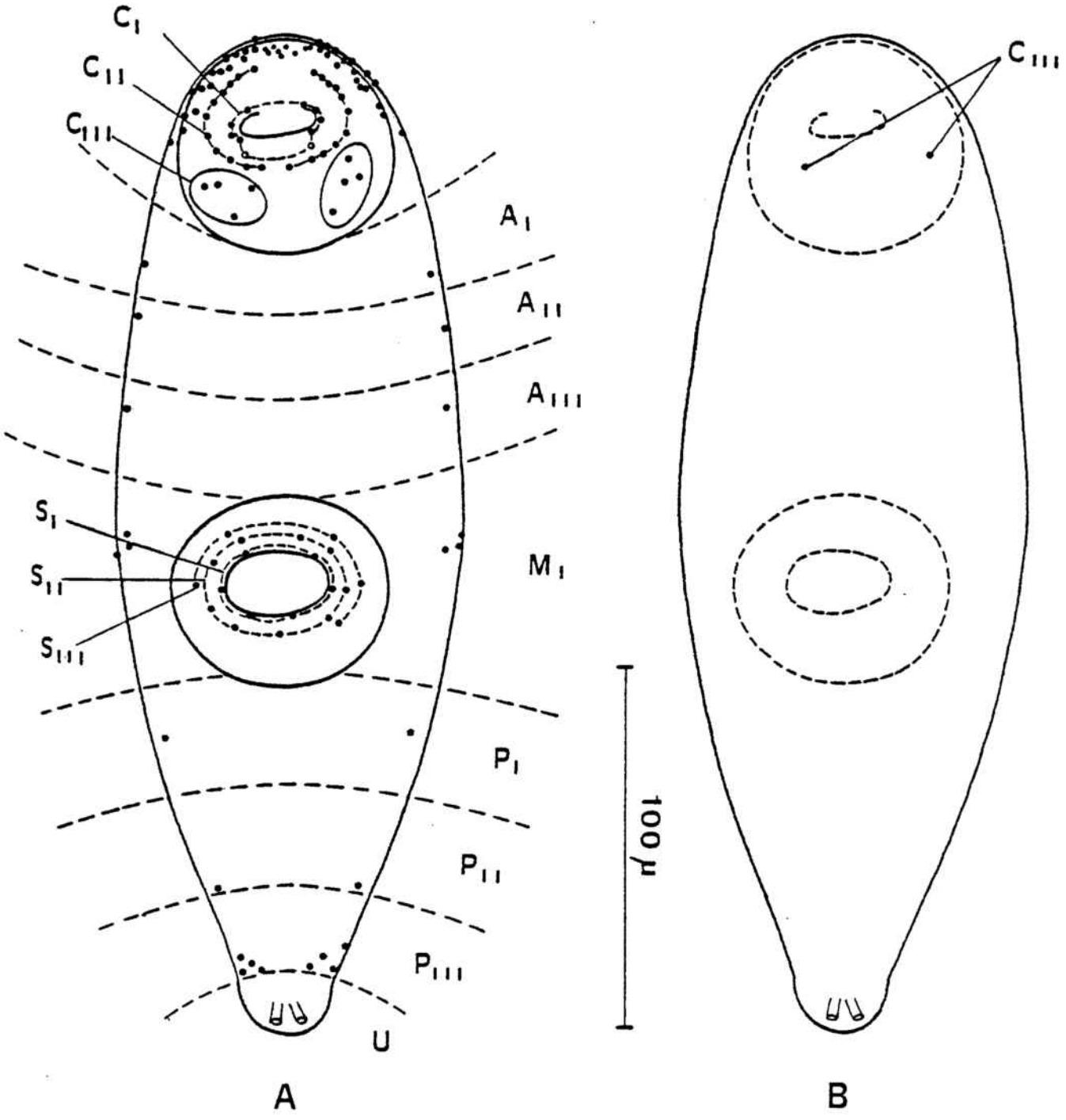


Fig. 90.- Brachylaima sp. I: quetotaxia de la cercaria: A) visión ventral de una cercaria; B) visión dorsal del mismo ejemplar.

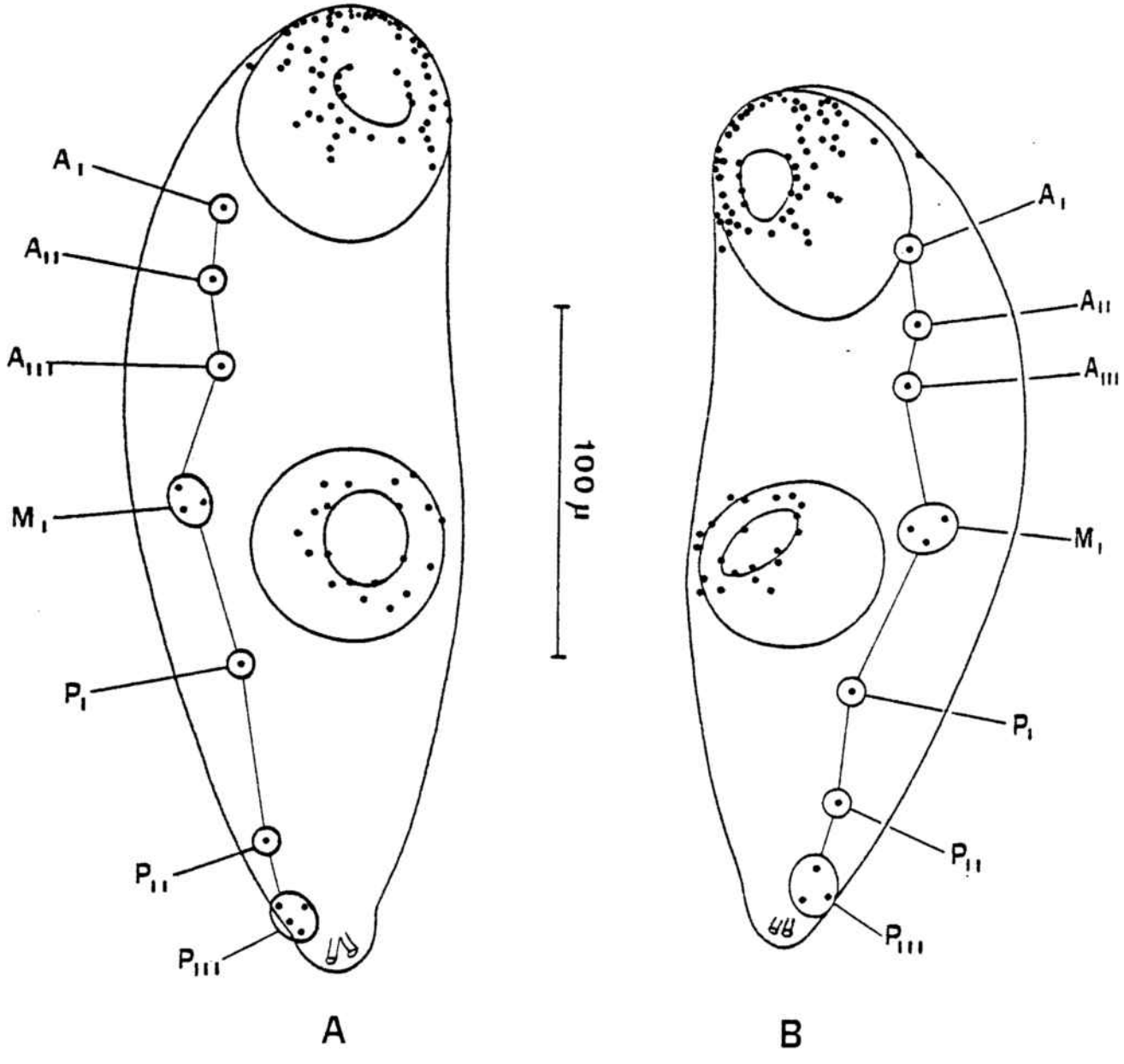


Fig. 91.- Brachylaima sp. I: quetotaxia de la cercaria: A) visión latero-ventral de una cercaria; B) visión latero-ventral de otro ejemplar.

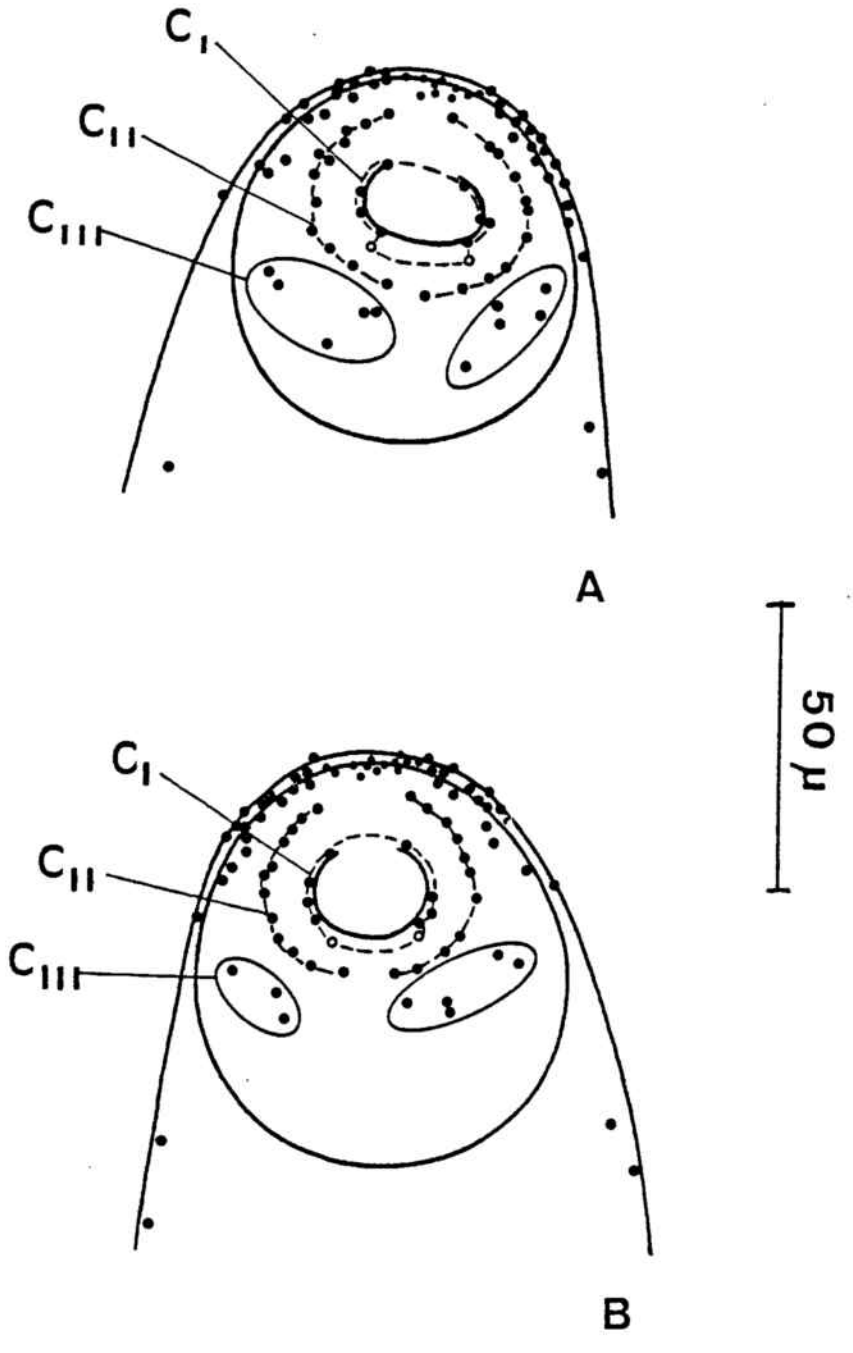


Fig. 92.- Brachylaima sp. I: quetotaxia de la cercaria: A) visión ventral de la región cefálica de una cercaria; B) visión ventral de la región cefálica de otro ejemplar.

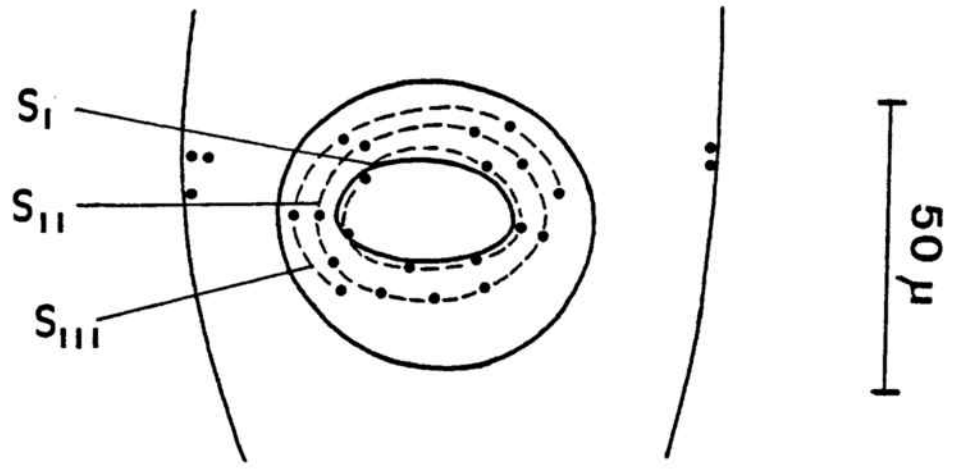


Fig. 93.- Brachylaima sp. I: quetotaxia de la región acetabular de una cercaria en visión ventral.

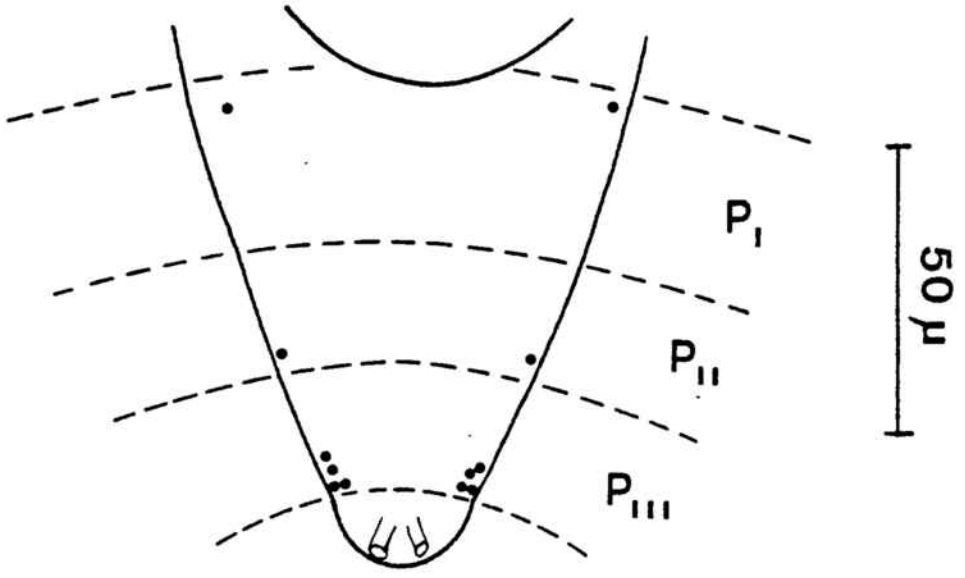


Fig. 94.- Brachylaima sp. I: quetotaxia de la región posterior de una cercaria en visión ventral.

$S_{II} = 9S_{II}$

$S_{III} = 4,5$ ó $6S_{III}$

d) Cola (51 cercarias estudiadas)

U = 0

Esta quetotaxia cercariana presenta una cierta variabilidad intraespecífica, sobre todo a nivel de las papilas de la región cefálica. Dicha variabilidad de la distribución y número de los sensores, queda claramente detallada en la Tabla 15 en la que se especifica todas las posibles distribuciones de las papilas que se pueden presentar sobre un total de 51 cercarias estudiadas, en los distintos niveles del cuerpo cercariano.

En cuanto al lugar concreto de emisión de cercarias al medio externo, en el Gasterópodo primer hospedador intermediario y al comportamiento en libertad de la cercaria cabe referirse a lo mismo que ya se especificó para el caso del Digénido Brachylaima ruminae n. sp. (véase apartado 3.1.1.2.4.- *D*, *E*).

3.2.1.1.3.- EVOLUCION EN EL SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO

Esta evolución comprende desde el momento de la entrada de la cercaria en el caracol segundo hospedador intermediario hasta la consecución en el mismo del estadío de metacercaria infestante.

La comprobación de parasitación por metacercarias en Gasterópodos terrestres de Formentera se ha llevado a cabo por disección, tanto con material procedente directamente de la Naturaleza como experimentalmente en el Laboratorio. En lo que se refiere al estudio de parasitación por metacercarias de los Gasterópodos en la Naturaleza se plantea la problemática, ya comentada anteriormente en el caso de Brachylaima ruminae n. sp., de dilucidar a qué especie de Brachylaima pertenecen las metacercarias halladas. Ante este hecho no nos queda otro remedio que apuntar únicamente los porcentajes de parasitación generales detectados en Gasterópodos terrestres de la isla de Formentera parasitados por metacercarias de Brachylaima spp., sin particularizar especie.

Cabe añadir, no obstante, que algunos ensayos de infestación realizados en el Laboratorio vienen a sugerir por lo menos una preferencia para con algunos Helícidos, por cuanto sólo pudo obtenerse metacercarias en la especie Otala (Otala) punctata.

Por tal razón procederemos a exponer a continuación únicamente las tasas de infestación por metacercarias naturales de Brachylaima spp. en Gasterópodos de la familia Helicidae (los correspondientes porcentajes hallados en caracoles estudiados de otras familias de la isla de Formentera fueron debidamente expuestos en el apartado correspondiente a Brachylaima ruminae n. sp.):

- Otala (Otala) punctata

  Formentera, octubre 1976: 10 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

  Formentera, octubre 1978: 6 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, 2 infestados con 12 y 9 metacercarias cada uno en el riñón (33,33%).

  Formentera, octubre 1981: 7 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 3 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

- Eobania vermiculata

  Formentera, octubre 1975: 3 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, 1 infestado con 2 metacercarias en el riñón (33,33%).

  Formentera, octubre 1976: 50 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, 9 infestados con metacercarias en el riñón (18%), oscilando el número de metacercarias por caracol entre 1 y 4 (media = 1,55).

  Formentera, octubre 1978: 9 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

  Formentera, octubre 1979: 2 ejemplares procedentes en to-

tal de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 31 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 8 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

- Theba pisana

Formentera, octubre 1975: 75 ejemplares procedentes de Ca'n Marí, 1 infestado con 2 metacercarias en el riñón (1,33%).

Formentera, octubre 1976: 18 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 207 ejemplares procedentes de Ca'n Marí, 1 infestado con 1 metacercaria en el riñón (0,48%); 225 ejemplares examinados en total, sólo 1 infestado con metacercarias (0,44%).

Formentera, octubre 1978: 10 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 1 infestado con 1 metacercaria en el riñón (10%).

Formentera, octubre 1979: 2 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

- Trochoidea (Xeroplexa) caroli

Formentera, octubre 1976: 1 ejemplar procedente de Ca'n Campanich, negativo (0%); 19 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, 2 infestados con 1 metacercaria cada uno en el riñón (10,5%); 20 ejemplares examinados en total, 2 infestados con metacercarias (10%).

Formentera, octubre 1978: 5 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 2 infestados con 5 y 9 metacercarias cada uno en el riñón (40%).

Formentera, octubre 1979: 52 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, 3 infestados con 1, 2 y 1 metacercarias cada uno en el riñón (5,76%).

Formentera, octubre 1981: 108 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, 12 infestados con metacercarias en el riñón (11,11%), oscilando el número de metacercarias por caracol entre 1 y 7 (media = 3,25).

- Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana

Formentera, octubre 1979: 4 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 6 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 1 infestado con 1 metacercaria en el riñón (16,67%).

- Cernuella (Cernuella) virgata

Formentera, octubre 1979: 62 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, 6 infestados con metacercarias en el riñón (9,67%), oscilando el número de metacercarias por caracol entre 1 y 11 (media = 3,5).

Formentera, octubre 1981: 254 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 56 infestados con metacercarias en el riñón (22,05%), oscilando el número de metacercarias por caracol entre 1 y 9 (media = 1,84).

- Cochlicella conoidea

Formentera, octubre 1976: 5 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 1 infestado con 1 metacercaria en el riñón (20%).

Formentera, octubre 1979: 25 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, 4 infestados con 1 metacercaria cada uno en el riñón (4%).

- Caracollina lenticula

Formentera, octubre 1979: 32 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, 6 infestados con metacercarias en el riñón (18,75%), oscilando el número de metacercarias por caracol entre 1 y 28 (media = 9,67).

En lo que se refiere a ensayos de infestación experimental de caracoles con cercarias de Brachylaima sp. I para comprobar su viabilidad como segundos hospedadores intermediarios de este Digénido cabe decir que estos en-

sayos han sido realizados con especies de Gasterópodos presentes en la isla de Formentera, disponiendo de ejemplares nacidos y criados en el Laboratorio, es decir, exentos de toda parasitación, únicamente en el caso de Rumina decollata. En cuanto a las otras especies de Helícidos ensayadas, los especímenes utilizados procedían de la misma isla, los cuales fueron mantenidos un cierto tiempo en el Laboratorio antes de ser infestados para poder solventar así el problema de diferenciar en su momento las metacercarias de origen natural de las experimentales, ya que las primeras ostentarían unas dimensiones mucho mayores que las segundas. Tomando como punto de partida ejemplares de Theba pisana naturalmente infestados por esporocistos y emisores de cercarias de Brachylaima sp. I, se procedió en concreto a efectuar los ensayos de infestación con las siguientes especies de Gasterópodos:

a) *Ejemplares nacidos y criados en el Laboratorio descendientes de caracoles procedentes de Formentera:*

- Rumina decollata: ensayo de infestación de 5 ejemplares durante 3 días y posteriormente examinados a los 2 meses de la infestación, todos resultaron negativos;

b) *Ejemplares procedentes de Formentera* (no indicamos aquí aquellas metacercarias halladas provenientes de infestaciones naturales):

- Otala (Otala) punctata: ensayo de infestación de 4 ejemplares durante 7 días y posteriormente examinados a los 2 meses de la infestación, 2 infestados experimentalmente con 1 y 3 metacercarias en el riñón respectivamente (50%);

- Eobania vermiculata: ensayo de infestación de 5 ejemplares durante 7 días y posteriormente examinados a los 2 meses de la infestación, todos negativos.

Debido al hecho de haberse conseguido únicamente 4 especímenes de meta-

cercarias experimentales de este Digénido y a que éstas hayan sido empleadas para ensayos de infestación en ratones no nos ha sido posible efectuar un estudio de variabilidad morfométrica y morfo-anatómica de las mismas. Sin embargo, sí que podemos decir que la morfología y anatomía del estadío de metacercaria infestante, partiendo del hecho de que las 4 metacercarias obtenidas son experimentalmente infestantes, presentan las mismas características que la metacercaria infestante de la especie Brachylaima ruminae n. sp. anteriormente ya detalladas.

3.2.1.1.4.- EVOLUCION EN EL HOSPEDADOR DEFINITIVO

En esta última fase del ciclo se considerará la evolución seguida por el Digénido desde el momento de la infestación del hospedador definitivo con la metacercaria por ingestión de un Gasterópodo segundo hospedador intermediario hasta la consecución del estadío de adulto grávido en el microhábitat final dentro del hospedador definitivo.

Como ya se apuntó en el apartado 3.1.1.4.1, referente al Digénido Brachylaima ruminae n. sp., el hecho de que las formas adultas de las varias especies de Brachylaima que se encuentran parasitando Micromamíferos en la isla de Formentera sean anátomicamente indiferenciables no nos permite más que efectuar el estudio de la parasitación de estos hospedadores definitivos naturales por las mismas sin poder determinar la especie. De esta manera, las especies de Micromamíferos parasitados naturalmente por adultos pertenecientes a Brachylaima spp. coinciden, así como los resultados obtenidos en su examen, con los mismos ya detallados anteriormente en el apartado equivalente y correspondiente al ciclo de Brachylaima ruminae n. sp. (véase 3.1.1.4.1.- *A*).

En el Laboratorio, se procedió a ensayar, mediante metacercarias infestantes de Brachylaima sp. I obtenidas experimentalmente en el Gasterópodo Otala (Otala) punctata, la infestación del Múrido Mus musculus. Concretamente se infestó un sólo ratón (procedente de la cepa salvaje mantenida en el Laboratorio) con 4 metacercarias experimentales de 60 días de edad que fué examinado a los 21 días de la infestación, obteniéndose un individuo adulto a nivel duodenal.

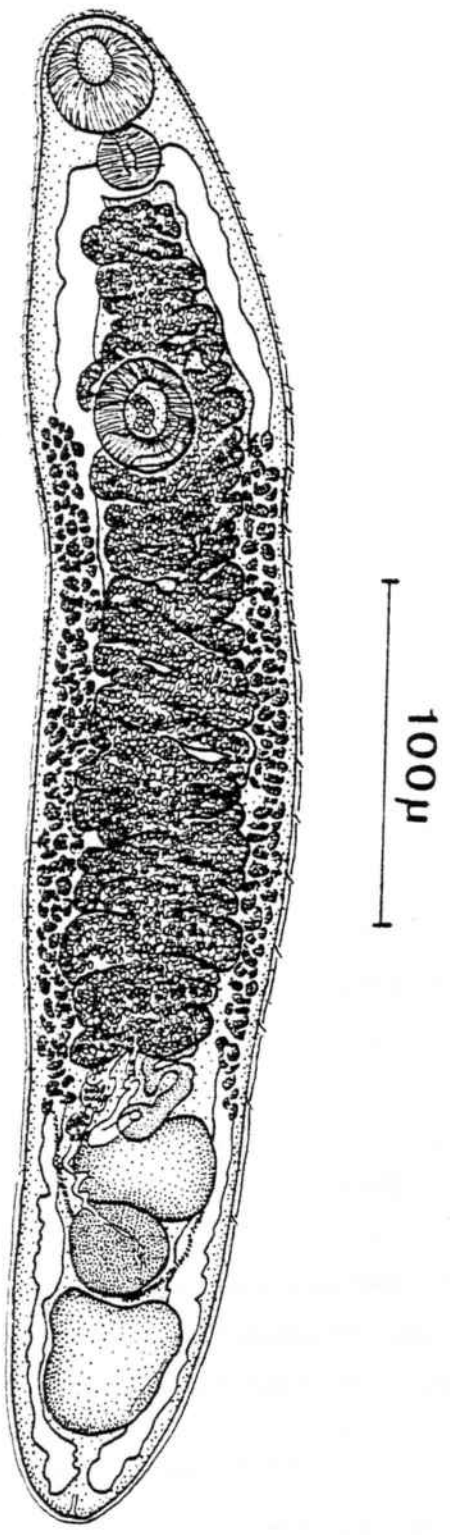


Fig. 95.- Brachylaima sp. I: morfología general del adulto: ejemplar de 21 días obtenido experimentalmente en Mus musculus en visión ventral.

No cabe aquí repetirse en cuanto al tema de la migración y microhábitat final de los adultos de esta especie pues sucede algo semejante a lo reflejado ya en el apartado anterior, referente a Brachylaima ruminae n. sp.

La morfología y anatomía del adulto de esta especie denominada por nosotros Brachylaima sp. I, no difiere significativamente de las que presenta el adulto de la especie Brachylaima n. sp. ya detalladas con anterioridad. En lo que se refiere a la variabilidad morfo-anatómica y morfométrica del adulto, no podemos aportar dato alguno dado el hecho de disponer de un único ejemplar adulto experimental y cuyas dimensiones en µ son las siguientes:

Long. corp.	4.375,5
Anch. máx.	773
Vent. oral	305/305,5
Acetábulo	343/300
Rel. VO/VV	0,91
Faringe	167/186
Test. I	417,5/328
Test. II	462/372,5
Ovario	291/268,5
Huevos	27,5-30/15
Dist. VO-VV	656
Dist. VV-TI	1.853

3.2.1.2.- ECOLOGIA DEL CICLO

Según los estudios experimentales efectuados y los datos obtenidos de la Naturaleza, la especie aquí denominada como Brachylaima sp. I evoluciona probablemente en la isla de Formentera en los siguientes hospedadores:

Primer hospedador intermediario: Theba pisana

Segundo hospedador intermediario: Otala (Otala) punctata (y quizás otros Helícidos)

Hospedador definitivo: Eliomys quercinus ophiusae

Rattus rattus
Mus musculus

A nivel de primer hospedador intermediario se observa una marcada especificidad del Digénido para con la especie de Gasterópodo Theba pisana aunque no se haya podido comprobar experimentalmente en el Laboratorio, efectuando ensayos de infestación de distintas especies de Gasterópodos mediante huevos del Digénido en cuestión.

En cuanto al segundo hospedador intermediario, se plantea la misma problemática que en el caso de la especie Brachylaima ruminae n. sp., encontrándonos con la imposibilidad de dilucidar a qué especie de Brachylaima pertenecen las metacercarias halladas en los distintos Gasterópodos Pulmonados de la isla analizados.

En resumidas cuentas, cabe presuponer para Brachylaima sp. I en la isla de Formentera unas líneas ecológicas similares a las ya descritas detalladamente en el caso de Brachylaima ruminae n. sp. Las únicas diferencias importantes se encuentran en la naturaleza del primer y segundo hospedadores intermediarios que, en este caso, son especies de caracoles de hábitos claramente xerófilos y por tanto bien distintos de los propios de Rumina decollata y Milax gagates, especies de caracoles que desarrollan el mismo cometido en el otro Brachyláimido.

Las implicaciones de la distinta naturaleza de los Gasterópodos se refieren, pues, a que el ciclo de Brachylaima sp. I transcurre o debe transcurrir esencialmente en biotopos más secos y en los cuales aquellas fases del ciclo que precisan inexcusablemente de un mínimo de humedad (fase cercariana libre) encuentran más dificultades para poder concluirse con éxito. Es lógico, pensar que lo antedicho tenga relación y explique en gran parte los bajos porcentajes de parasitación detectados a nivel de Gasterópodos por las fases larvarias.

Para finalizar añadiremos un aspecto que se nos antoja como curioso en la ecología de la transmisión a nivel de la fase final del ciclo. Nos referimos en concreto a las dificultades que puede tener un Micromamífero hospeda-

dor definitivo potencial para ingerir un individuo de Gasterópodo como Otala (Otala) punctata. Resulta un poco difícil hacerse a la idea de que los Roedores sean capaces de romper la concha, grande, dura y resistente, de esta especie de caracol.

3.2.2.- BRACHYLAIMA SP. II

En los estudios llevados a cabo en la isla de Formentera nos fué posible encontrar en Theba pisana unos esporocistos ramificados que emitían unas cercarias cuya quetotaxia resultó ser distinta y perfectamente diferenciable de la quetotaxia cercariana ostentada por las otras especies de Brachyláimidos presentes en la isla. Dado el hecho de que en Formentera sólo exiten representantes de dos géneros de Brachyláimidos, Brachylaima y Dollfusinus, siendo así que el ciclo evolutivo y quetotaxia cercariana de la especie de este último, Dollfusinus frontalis, fueron completamente dilucidados en nuestros estudios, cabe concluir sin lugar a duda alguna que los esporocistos de Theba pisana en cuestión pertenecían a otra especie del mismo género Brachylaima, que consecuentemente hemos denominado aquí Brachylaima sp. II.

3.2.2.1.- BIOLOGIA DEL CICLO

Por tratarse de un representante del mismo género procederemos a una exposición de su ciclo biológico según los mismos puntos que en el caso anterior de Brachylaima sp. I.

3.2.2.1.1.- ESQUEMA GENERAL DEL CICLO

La especie Brachylaima sp. II debe ostentar un ciclo triheteroxeno como todos los representantes de su mismo género, con dos caracoles terrestres actuando como primer y segundo hospedadores intermediarios y Mamíferos o Aves como hospedadores definitivos. En el caso que aquí nos ocupa sólo disponemos

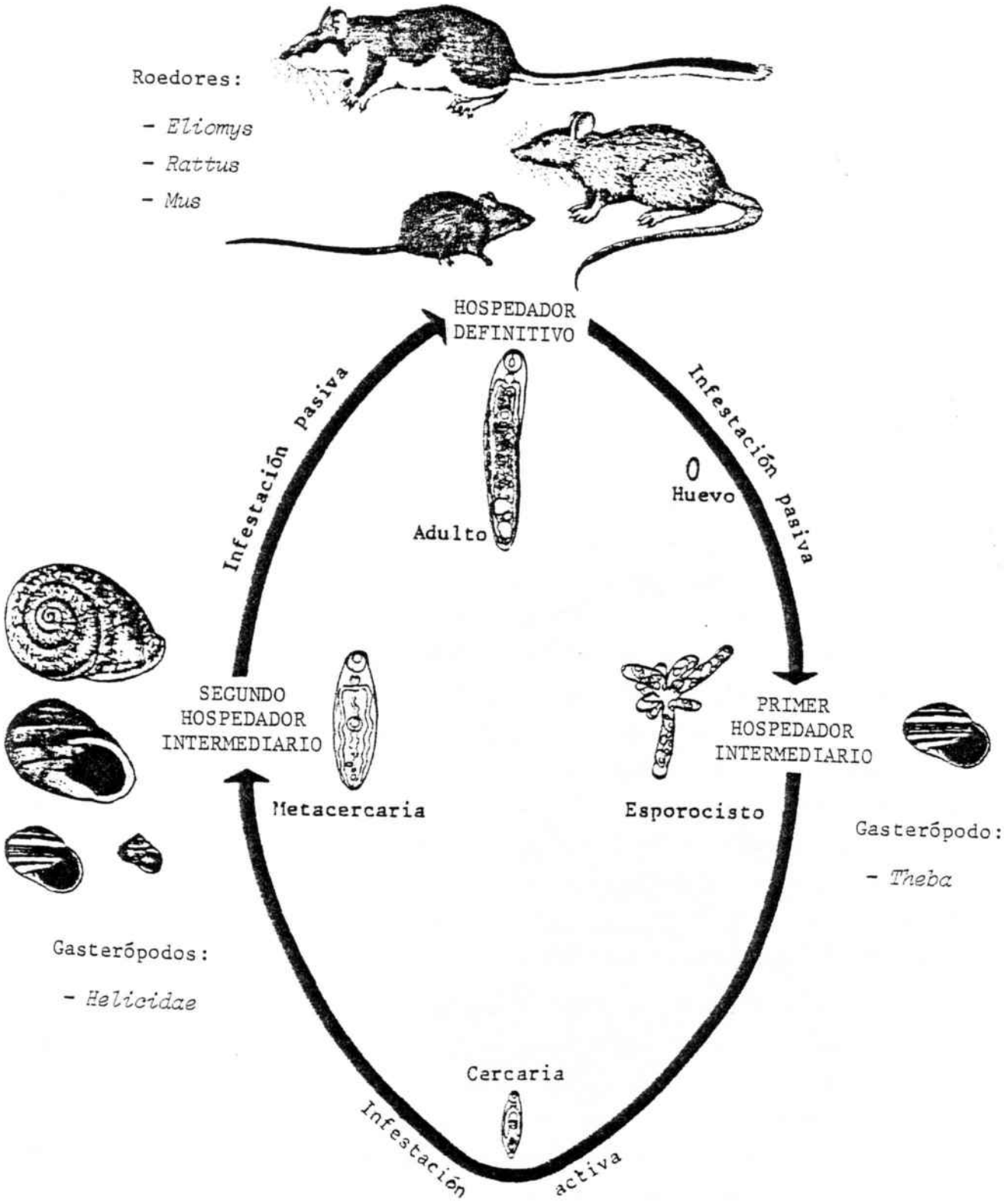


Fig. 96.- Brachylaima sp. II: esquema general del ciclo evolutivo del Digénido en la isla de Formentera.

de datos sobre el primer hospedador intermediario detectado en la Naturaleza, y que se halla representado por individuos de la especie Theba pisana. Aún y a pesar de no disponer de datos sobre las distintas fases del ciclo es evidente que el esquema general del mismo habrá de seguir idénticas pautas generales.

3.2.2.1.2.- EVOLUCION EN EL PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO

El análisis de la receptividad de los Gasterópodos para con los primeros estadíos larvarios de la especie Brachylaima sp. II se ha efectuado únicamente con material obtenido directamente de la Naturaleza. Este estudio se ha llevado a cabo tanto por medio de la disección como por comprobación de una probable emisión cercariana, efectuándose siempre la determinación específica con posterioridad mediante estudio quetotáxico. A este respecto cabe decir que las especies de Gasterópodos Pulmonados de Formentera y el número de ejemplares de las mismas que han sido analizados son precisamente los mismos que fueron examinados para el estudio del parasitismo por esporocistos y cercarias de la especie Brachylaima ruminae n. sp. (véase el apartado 3.1.1.2.1.- *A*). Asimismo, los porcentajes de parasitación por esporocistos de Brachylaima sp. II en cada una de estas especies de Gasterópodos coinciden también con los de la especie anterior, variando únicamente los datos referidos a Rumina decollata y a Theba pisana en los que para la primera en el presente caso correspondería a un porcentaje de infestación del 0% y para la segunda, primer hospedador intermediario de Brachylaima sp. II, un índice del orden de 2 sobre 510 (correspondiente a los caracoles analizados en 1979).

El examen bajo disección de los dos únicos ejemplares de Theba pisana emisores de cercarias de Brachylaima sp. II puso de manifiesto la presencia de esporocistos a nivel de hepatopáncreas, mostrando éstos una típica morfología en divertículos ramificada y cuyas ramas oscilan en diámetro entre 30-260 µ. A través de la fina pared exterior del esporocisto es posible observar cercarias en distintos estadíos evolutivos, desde verdaderos primordios germinales hasta cercarias completamente desarrolladas las cuales presentan una gran movilidad. Al igual que lo que ocurre con las demás especies de Brachy-

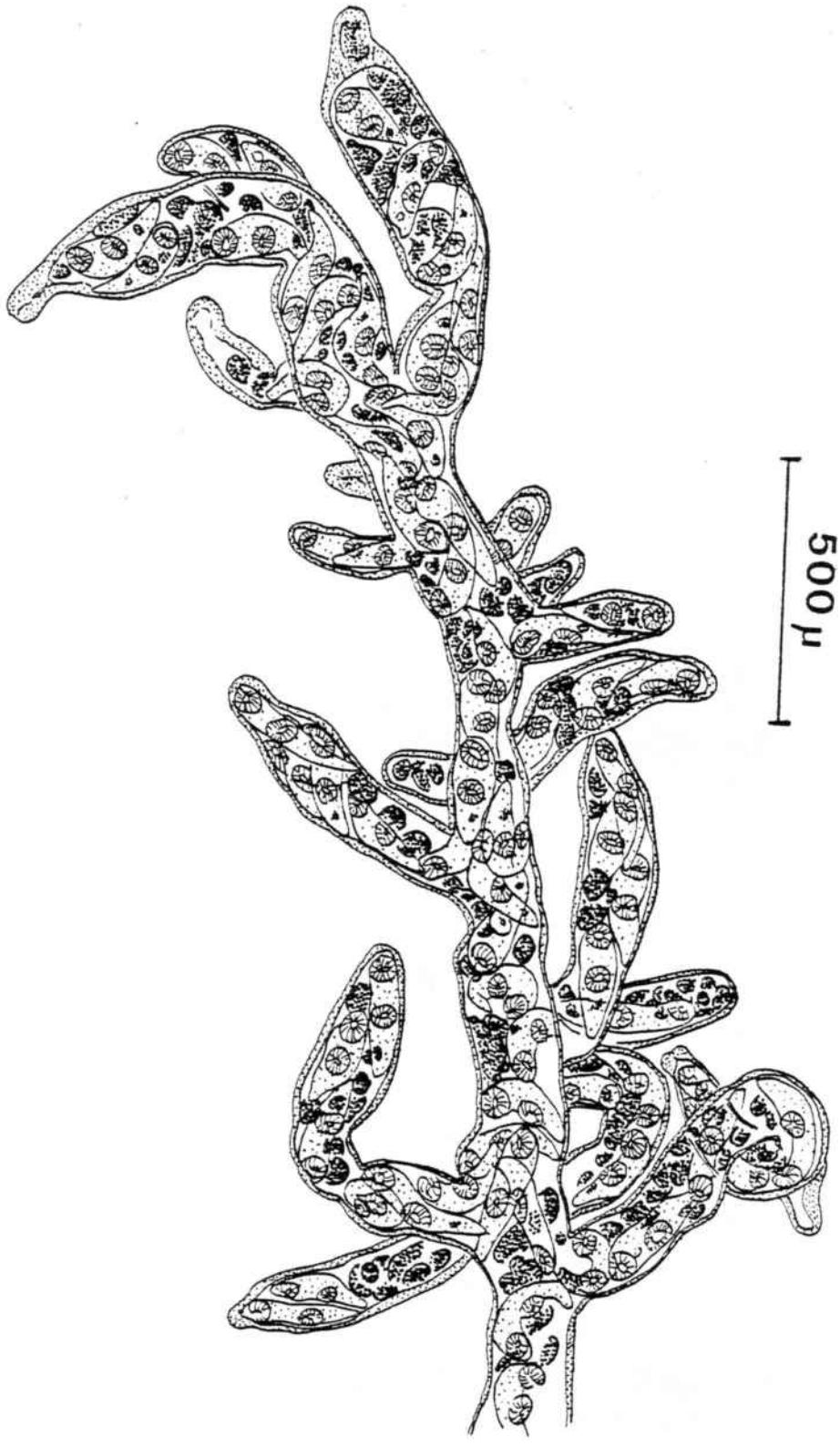


Fig. 97.- Brachylaima sp. II: esquema mostrando las ramificaciones terminales de un esporocisto.

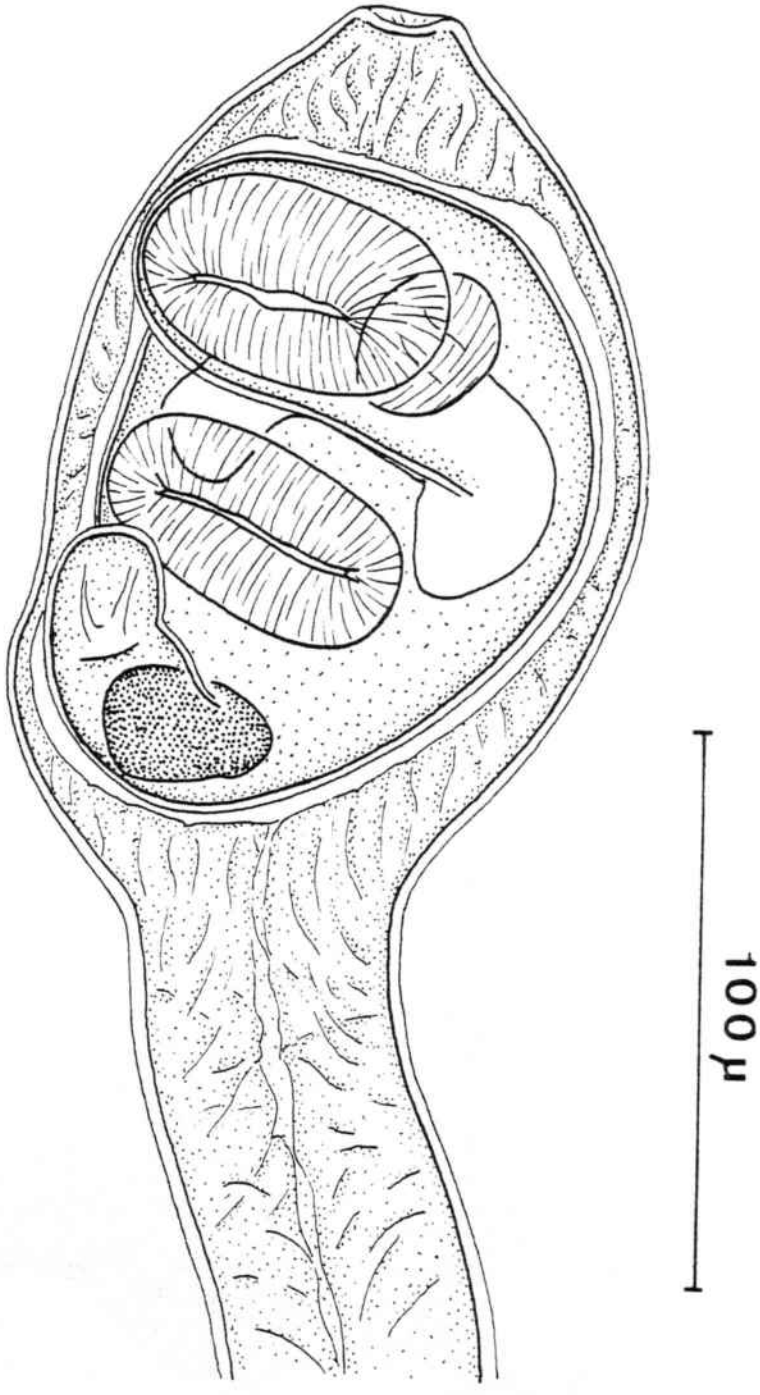


Fig. 98.- Brachylaima sp. II: detalle de un extremo terminal de una ramificación de esporocisto en el que se aprecia la "cámara de eyección" conteniendo una cercaria antes de ser expulsada a través del poro de salida.

laima analizadas en el presente estudio los esporocistos presentan unos poros de salida en los extremos de los divertículos por donde emergen las cercarias tras haber pasado por una especie de "cámara de eyección" que está situada justo por delante del poro terminal y cuya funcionalidad ya fué comentada con anterioridad.

La fase larvaria de cercaria presenta una morfo-anatomía típica de los Brachyláimidos, correspondiéndose sus caracteres con los ya detallados para la cercaria de Brachylaima ruminae n. sp. (véase apartado 3.1.1.2.4). Las dos agrupaciones de células glandulares de penetración post-acetabulares constan, asimismo, de 6 células cada una.

En la Tabla 14 se detalla las mediciones obtenidas en cercarias del Digénido en cuestión recién emitidas y fijadas y montadas in toto.

La quetotaxia de la cercaria de la especie aquí denominada Brachylaima sp. II muestra en general las mismas características que las de las otras especies del mismo género expuestas en esta obra, es decir, muestra una distribución de los sensores bastante sencilla, concentrándose éstos principalmente a nivel de las dos ventosas. El número y distribución de las papilas quedan, en concreto, establecidos del siguiente modo:

a) Región cefálica

Papilas de la boca por cada hemicuerpo (37 cercarias examinadas)

C_I = $1C_IV$ en entorno bucal + $1C_IL$ + $1C_ID$

C_{II} = 9 papilas dispuestas regularmente alrededor de la boca

C_{III}= $3C_{III}V$ + $8C_{III}L$ + $9C_{III}D$ (8 + 1D)

Papilas de la región anterior (papilas del estilete según RICHARD, 1971) (35 cercarias examinadas)

H (=St) = aproximadamente 22 papilas

b) Cuerpo, papilas por cada hemicuerpo (38 cercarias examinadas)

A_I = 1 ó $2A_IL$

A

N \ Niv.	A_I	A_{II}	A_{III}	M_I	P_I	P_{II}	P_{III}	U
0 - 0	10	2	1	-	24	34	-	38
0 - 1L	1	6	9	-	11	3	-	-
0 - 2L	-	5	1	-	-	-	-	-
1L - 1L	-	7	9	-	3	1	-	-
1L - 2L	4	6	12	-	-	-	-	-
1L - 3L	4	-	1	-	-	-	-	-
2L - 2L	9	5	5	-	-	-	2	-
2L - 3L	4	3	-	1	-	-	6	-
2L - 4L	-	-	-	-	-	-	3	-
3L - 3L	5	4	-	3	-	-	19	-
3L - 4L	1	-	-	3	-	-	8	-
4L - 4L	-	-	-	-	-	-	-	-
(2L+1D) - (3L+1D)	-	-	-	6	-	-	-	-
(2L+1D) - (4L+1D)	-	-	-	1	-	-	-	-
(3L+1D) - (3L+1D)	-	-	-	19	-	-	-	-
(3L+1D) - (4L+1D)	-	-	-	3	-	-	-	-
(4L+1D) - (4L+1D)	-	-	-	2	-	-	-	-
n	38	38	38	38	38	38	38	38

B

N \ Niv.	C_I	C_{II}
2 - 2	4	-
2 - 3	3	-
3 - 3	27	-
3 - 4	2	-
4 - 4	1	-
7 - 8	-	1
7 - 9	-	3
7 - 10	-	1
8 - 8	-	5
8 - 9	-	8
8 - 10	-	1
9 - 9	-	8
9 - 10	-	5
10 - 10	-	3
10 - 11	-	2
n	37	37

C

N \ Niv.	C_{III} (V+L)	C_{III} (D)
1 - 1	-	37
14	1	-
16	6	-
17	1	-
18	7	-
19	11	-
20	6	-
21	3	-
n	35	37

D

N \ Niv.	S_I	S_{II}	S_{III}
2	-	-	33
3	-	-	4
6	37	-	-
12	-	8	-
13	-	10	-
14	-	8	-
15	-	9	-
16	-	2	-
n	37	37	37

E

N \ Niv.	H(=St)
15	2
16	1
17	1
18	3
19	4
20	5
21	5
22	6
23	3
24	2
25	1
26	2
n	35

Tabla 16.- Brachylaima sp. II : variabilidad de la quetotaxia de la cercaria (Niv. = nivel o grupo de papilas, N = nº de papilas, n = nº total de cercarias examinadas): A) Cuerpo (N = nº de papilas totales en ambos hemicuerpos); B) Región cefálica (N = nº de papilas totales en ambos hemicuerpos); C) Región cefálica (N = nº de papilas por hemicuerpo en el caso de las ventrales + laterales y en ambos hemicuerpos en el de las dorsales); D) Acetábulo (N = nº de papilas totales); E) Región del "estilete" (N = nº aproximado de papilas).

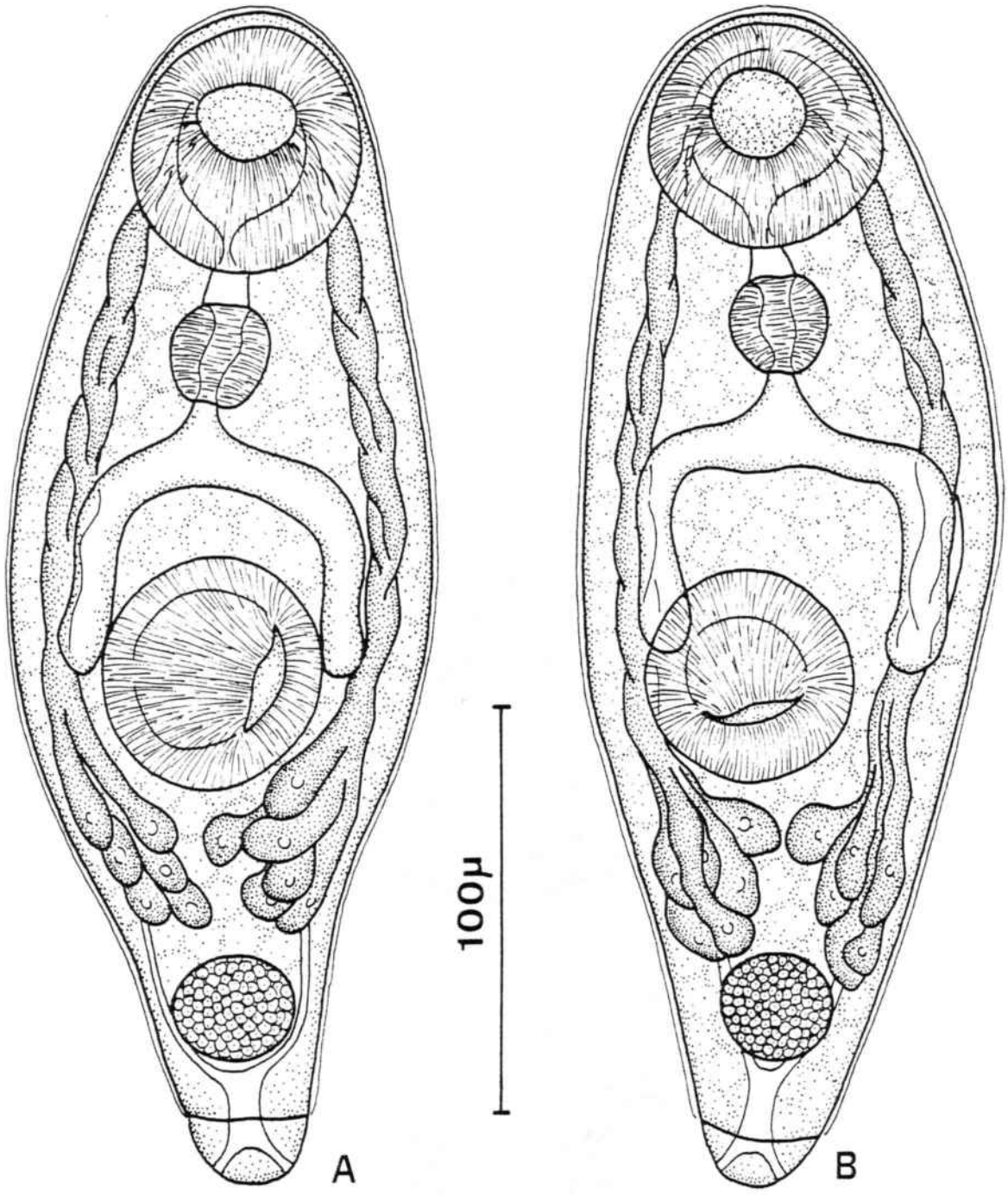


Fig. 99.- Brachylaima sp. II: morfología general de la cercaria según dos ejemplares distintos, A y B, en visión ventral.

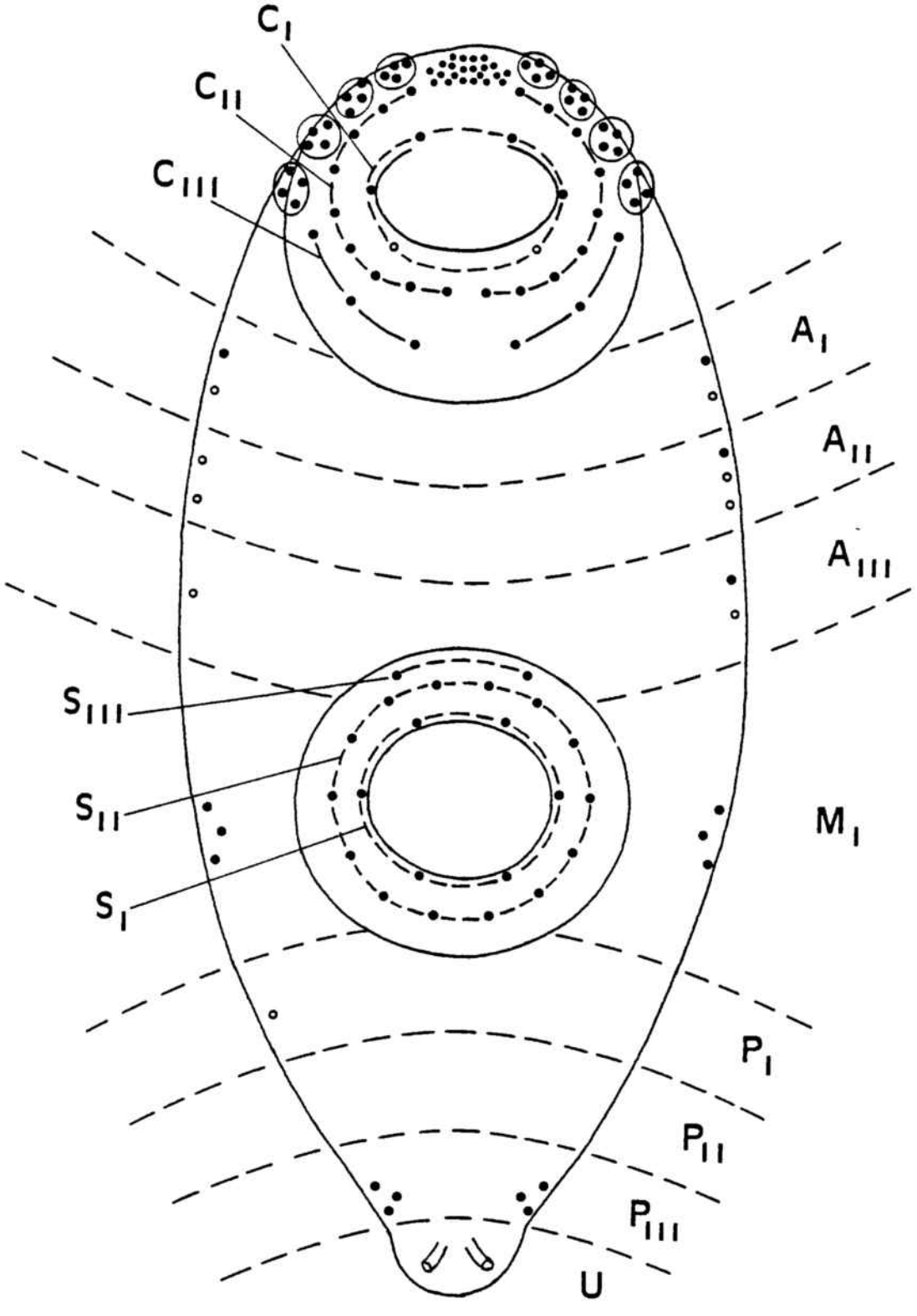


Fig. 100.- Brachylaima sp. II: quetotaxia hipotética de la cercaria en visión ventral.

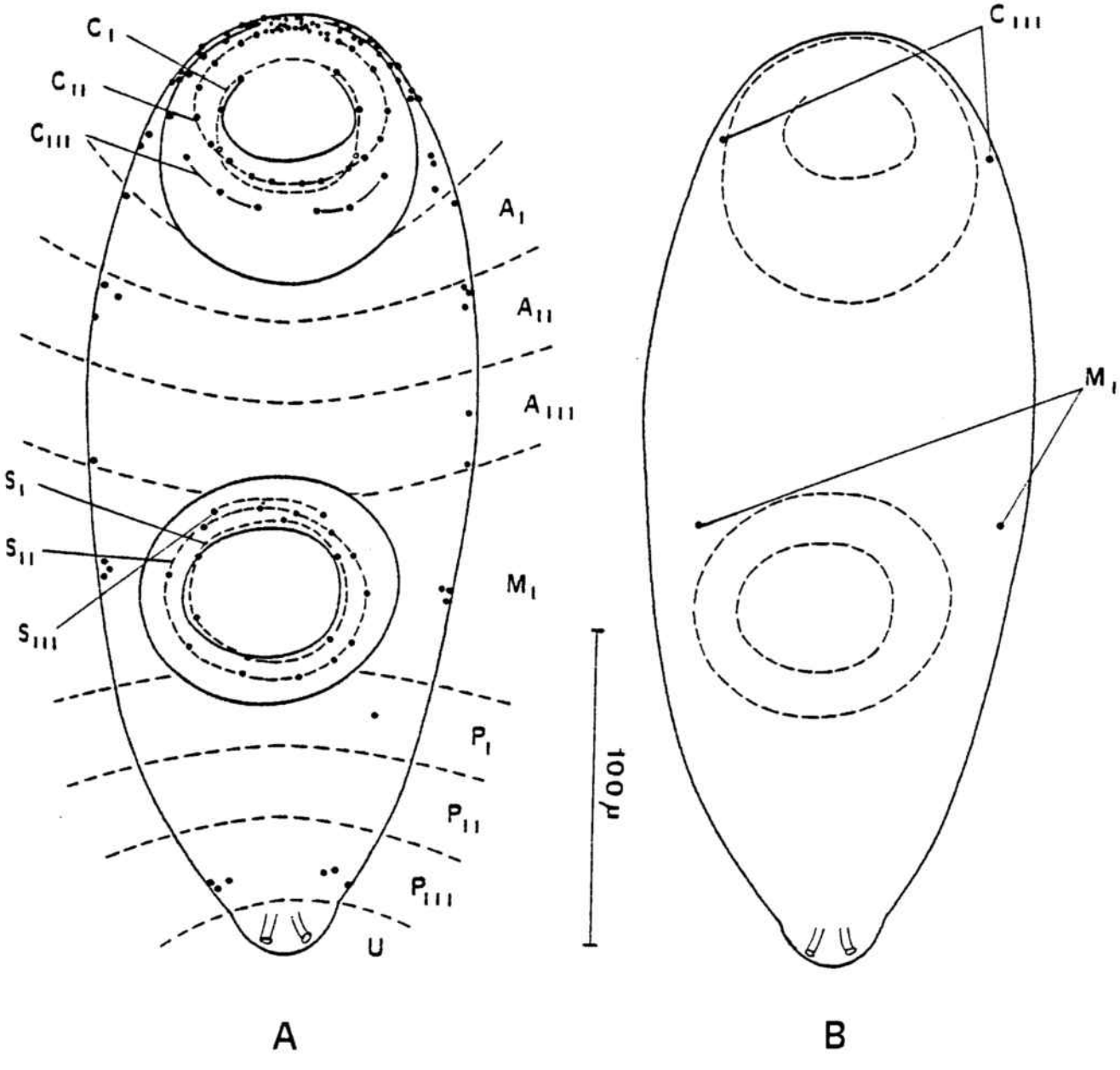


Fig. 101.- Brachylaima sp. II: quetotaxia de la cercaria: A) visión ventral de una cercaria; B) visión dorsal del mismo ejemplar.

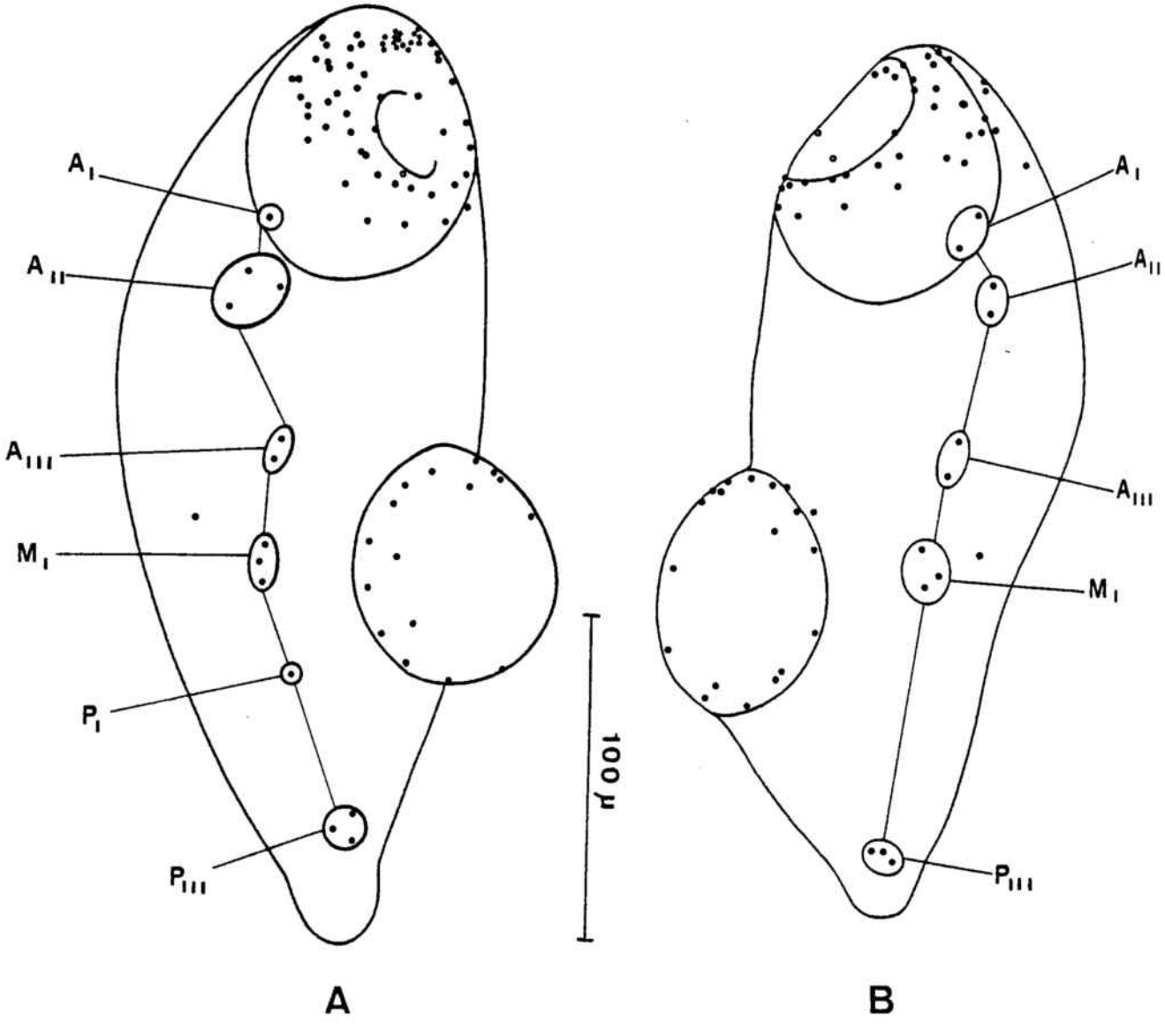


Fig. 102.- Brachylaima sp. II: quetotaxia de la cercaria: A) visión lateral de una cercaria; B) visión lateral de otro ejemplar.

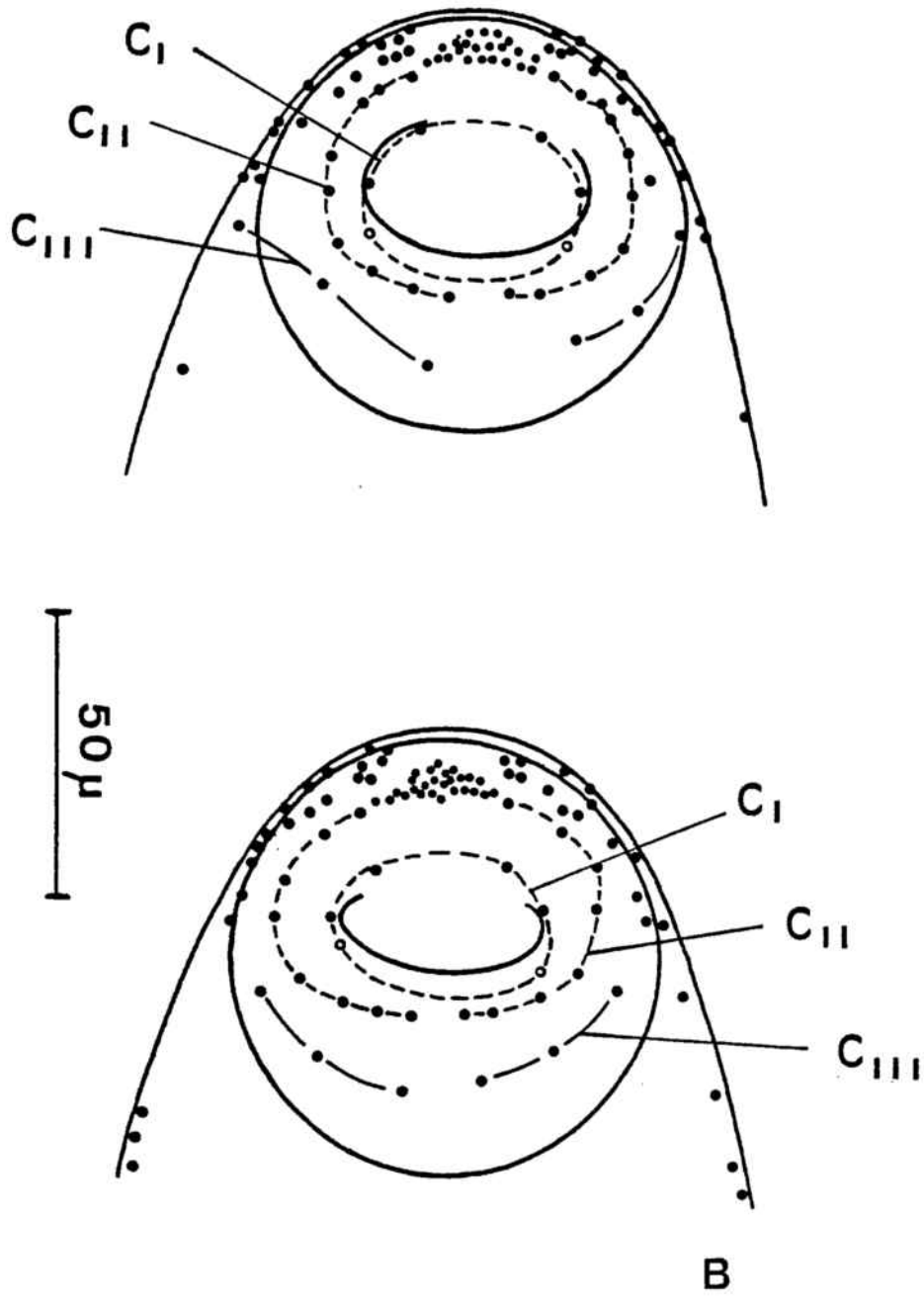


Fig. 103.- Brachylaima sp. II: quetotaxia de la cercaria: A) visión ventral de la región cefálica de una cercaria; B) visión ventral de la región cefálica de otro ejemplar.

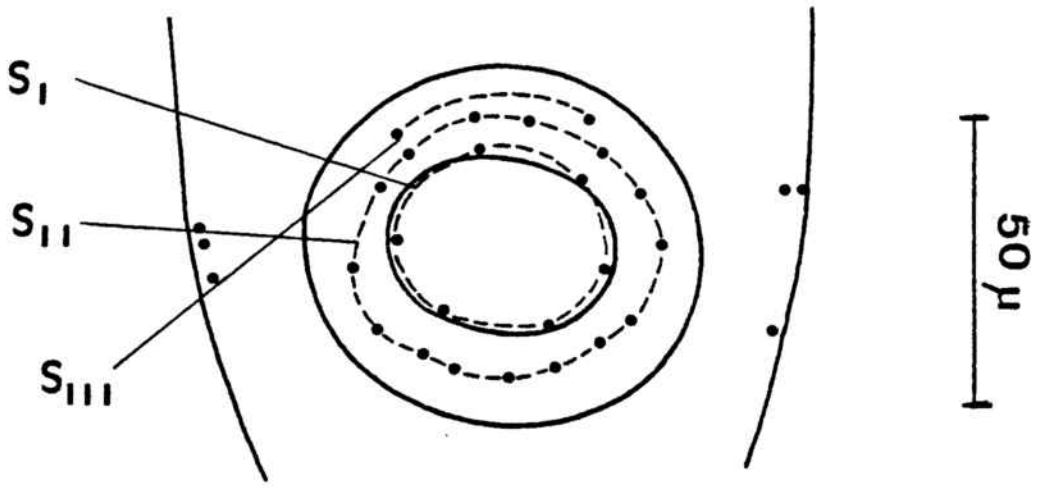


Fig. 104.- Brachylaima sp. II: quetotaxia de la región acetabular de una cercaria en visión ventral.

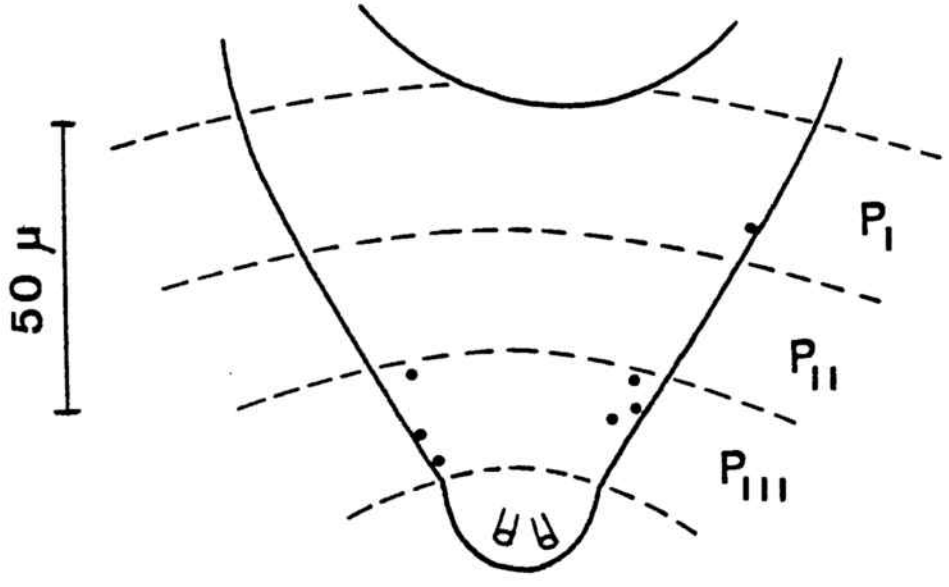


Fig. 105.- Brachylaima sp. II: quetotaxia de la región posterior de una cercaria en visión ventral.

A_{II} = 1, 2 ó $3A_{II}L$

A_{III}= 1 ó $2A_{III}L$

M_I = $3M_IL$ + $1M_ID$

P_I = (a veces 1)P_IL

P_{II} = 0

P_{III}= $3P_{III}L$

c) Acetábulo (37 cercarias examinadas)

S_I = $6S_I$

S_{II} = $14S_{II}$

S_{III}= $2S_{III}$

d) Cola (38 cercarias examinadas)

U = 0

En la Tabla 16 se expone la variabilidad intraespecífica que se presenta en la quetotaxia cercariana del Digénido en cuestión, mostrando sobre un total de 38 cercarias estudiadas ligeras diferencias en la distribución y número de sensores. Esta variabilidad queda bien patente a nivel cefálico sobre todo.

3.2.2.1.3.- EVOLUCION EN EL SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO

Desgraciadamente no podemos aportar dato alguno sobre esta fase del ciclo y su dilucidación habrá de esperar a estudios futuros. De todos modos, y teniendo en cuenta la naturaleza del primer hospedador intermediario, no sería de extrañar que el segundo hospedador intermediario fuesen Helícidos xerófilos.

3.2.2.1.4.- EVOLUCION EN EL HOSPEDADOR DEFINITIVO

Al no haber tenido la suerte de poder efectuar infestación experimental alguna, resulta aquí imposible aventurar cual es la naturaleza del hospedador

definitivo en el ciclo de Brachylaima sp. II. No obstante, teniendo en cuenta que seguimos jugando con la isla de Formentera no queda otro remedio que aceptar que dicho hospedador definitivo lo constituyen ya sea Micromamíferos ya sean Aves.

3.2.2.2.- ECOLOGIA DEL CICLO

Sólo son posibles especulaciones aquí en lo que se refiere a la primera fase del ciclo. En ésta los factores ecológicos vendrán determinados por la naturaleza xerófila del primer hospedador intermediario Theba pisana; los razonamientos adelantados en el apartado correspondiente a la ecología de Brachylaima sp. I serán también válidos en el presente caso.

3.2.3.- BRACHYLAIMA SP. III

En caracoles de la especie Otala (Otala) punctata recolectados en la isla de Formentera se pudo hallar esporocistos ramificados de Brachyláimidos que emitían unas cercarias de las cuales desgraciadamente fué imposible obtener su quetotaxia. La adjudicación de estos estadíos larvarios al género Brachylaima la basamos en el hecho de que en la isla de Formentera los dos únicos géneros de Brachylaimidae representados son Brachylaima y Dollfusinus, siendo así que la quetotaxia cercariana y ciclo evolutivo de la única especie de Dollfusinus, Dollfusinus frontalis, han podido ser totalmente dilucidados en el presente estudio.

La adjudicación de los estadíos larvarios en cuestión dentro del género Brachylaima a una u otra especie plantea un problema insoluble, por cuanto, tal y como hemos dicho no pudimos deducir su fórmula quetotáxica a nivel de cercaria y además los escasos adultos obtenidos experimentalmente no mostraban diferencia significativa alguna ni siquiera con respecto a los adultos de Brachylaima ruminae n. sp. Ante esta problemática, en la presente obra optamos por adjudicar el Brachyláimido de Otala (Otala) punctata a una tercera especie innominada, Brachylaima sp. III, para evitar con ello el gran error que

vendría a representar el adjudicar dichas formas larvarias a cualquier otra de las tres especies detectadas en la isla de Formentera caso de no tratarse de la misma especie.

3.2.3.1.- BIOLOGIA DEL CICLO

Las características del ciclo biológico de este Brachyláimido son las mismas que en todos los representantes de su género tal y como vamos a ver sucintamente en los apartados siguientes.

3.2.3.1.1.- ESQUEMA GENERAL DEL CICLO

El ciclo biológico de Brachylaima sp. III sigue un esquema general idéntico al apuntado ya para las tres especies de Brachylaima anteriormente descritas. Las únicas diferencias estriban en la distinta naturaleza de los hospedadores intermediarios. En esta caso como primer hospedador intermediario en la Naturaleza actúan caracoles de la especie Otala (Otala) punctata y como segundo hospedador intermediario se ha podido verificar experimentalmente que pueden actuar individuos de la especie Helix (Cryptomphalus) aspersa. En lo que se refiere a hospedadores definitivos, este Digénido demostró experimentalmente en el Laboratorio su capacidad de infestar a Roedores.

3.2.3.1.2.- EVOLUCION EN EL PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO

En el total de Gasterópodos terrestres analizados en la isla de Formentera se tuvo la ocasión de detectar la presencia de dos individuos de Otala (Otala) punctata procedentes de Ca'n Carlos que mostraron una parasitación a nivel de glándula digestiva por esporocistos típicos de la familia Brachylaimidae.

Las cercarias originadas en el interior de estos esporocistos y emitidas por los poros de puesta de sus ramificaciones terminales ostentaban caracte-

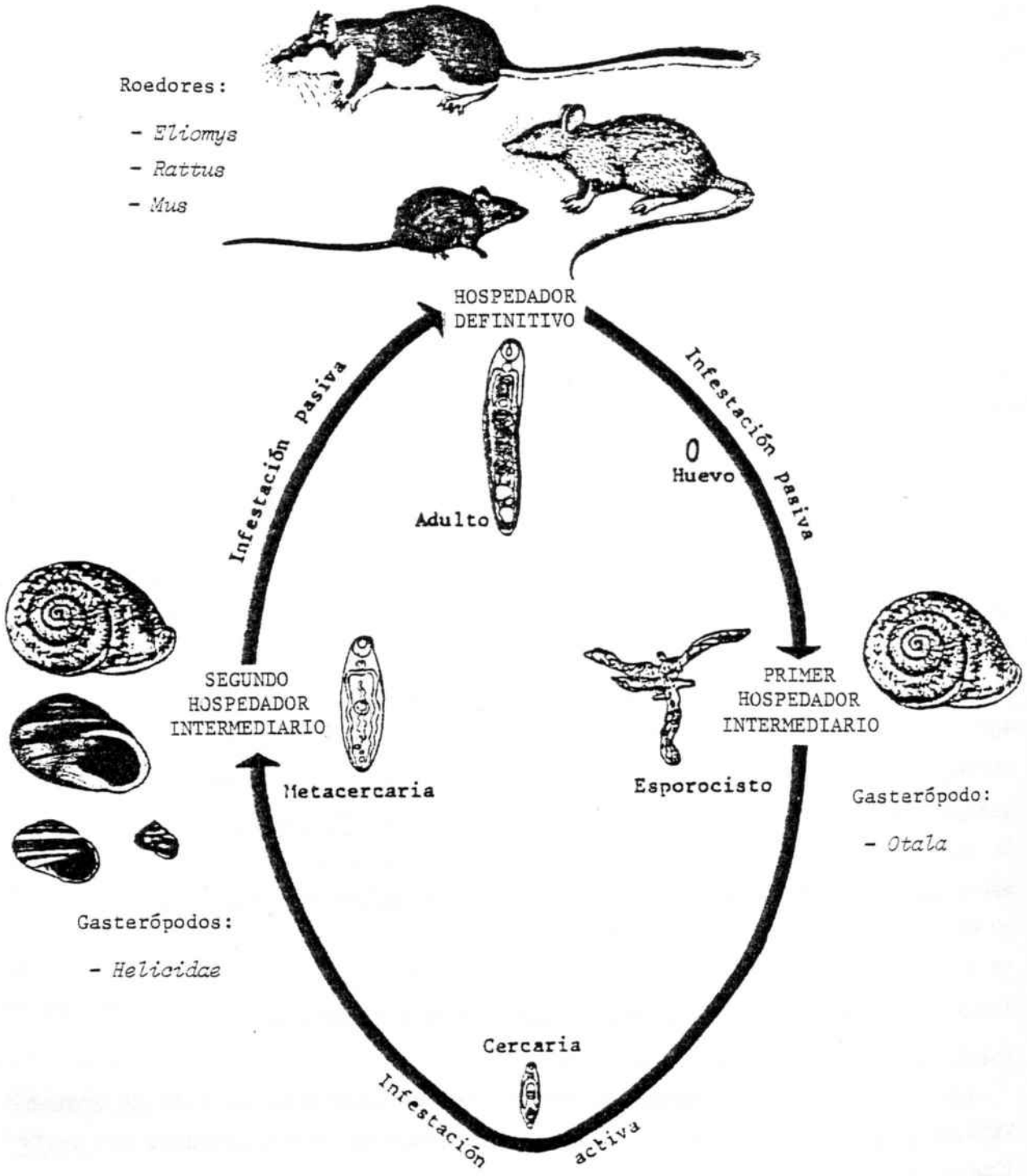


Fig. 106.- Brachylaima sp. III: esquema general del ciclo evolutivo del Digénido en la isla de Formentera.

rísticas morfo-anatómicas propias de esta fase larvaria en los Brachyláimidos en general y semejantes a las descritas para las cercarias de las anteriormente apuntadas especies de Brachylaima. Las dimensiones concretas de estas cercarias se hallan debidamente especificadas en la Tabla 14.

Desgraciadamente, no se tuvo la ocasión de efectuar preparaciones quetotáxicas de dichas cercarias, por lo que, al no conocer el número y distribución de los sensores, resulta imposible ya no sólo pretender efectuar una comparación sino incluso intentar determinación alguna.

3.2.3.1.3.- EVOLUCION EN EL SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO

En lo que se refiere al espectro de segundos hospedadores intermediarios en la Naturaleza (isla de Formentera), por las razones ya reiteradamente expuestas en los ciclos anteriores resulta imposible efectuar especulación alguna. Sin embargo, los ensayos de infestación experimental efectuados en el Laboratorio, exponiendo concretamente individuos de las especies Rumina decollata y Helix (Cryptomphalus) aspersa ofrecen unos datos bastante significativos en esta sentido. Estos ensayos consistieron exactamente en la exposición de 6 ejemplares de Rumina decollata nacidos y criados en el Laboratorio y 2 ejemplares, asimismo nacidos y criados en el Laboratorio, de Helix (Cryptomphalus) aspersa a cercarias emitidas por un ejemplar de Otala (Otala) punctata infestado naturalmente por esporocistos. La disección, a los 3 meses y 20 días de la infestación, de los caracoles ensayados mostró la inviabilidad de Rumina decollata como segundo hospedador de este Digénido y la viabilidad, sin embargo, para actuar como tal de Helix (Cryptomphalus) aspersa cuyos 2 ejemplares infestados presentaban en el riñón 16 y 14 metacercarias respectivamente.

Teniendo en cuenta que esta última especie de Gasterópodo no existe en la isla de Formentera, no queda otro remedio que presuponer, pues, que como segundo hospedador intermediario actuarán Helícidos. Estamos pues ante una especie de Brachylaima que ostenta un ciclo biológico similar, sino idéntico (por tratarse de la misma especie) que las dos especies anteriormente discutidas, Brachylaima sp. I y Brachylaima sp. II.

	n=11		
	V.E.	$\overline{x}$	s
Longitud	589-1016	817	128
Anch. máx.	206-296	230	25,2
Vent. oral	120-161/101-155	137/128	13,2/16
Acetábulo	105-131/101-123	119/113	9,3/7,7
Rel. VO/VV	1,15-1,53	1,31	0,12
Faringe	56-71/71-93	62/84	5,7/7,5
Test. I	33-56/22-45	46/35	9/7,5
Test. II	33-67/24-45	48/37	11,4/7,4
Ovario	26-48/18-32	35/27	6,3/4,5
Dist. VO-VV	129-225	173	33
Dist. VV-TI	135-236	191	30,3

Tabla 17.- Brachylaima sp. III: dimensiones en μ de metacercarias experimentales de 2,5 meses de edad obtenidas en Helix (Cryptomphalus) aspersa a nivel renal.

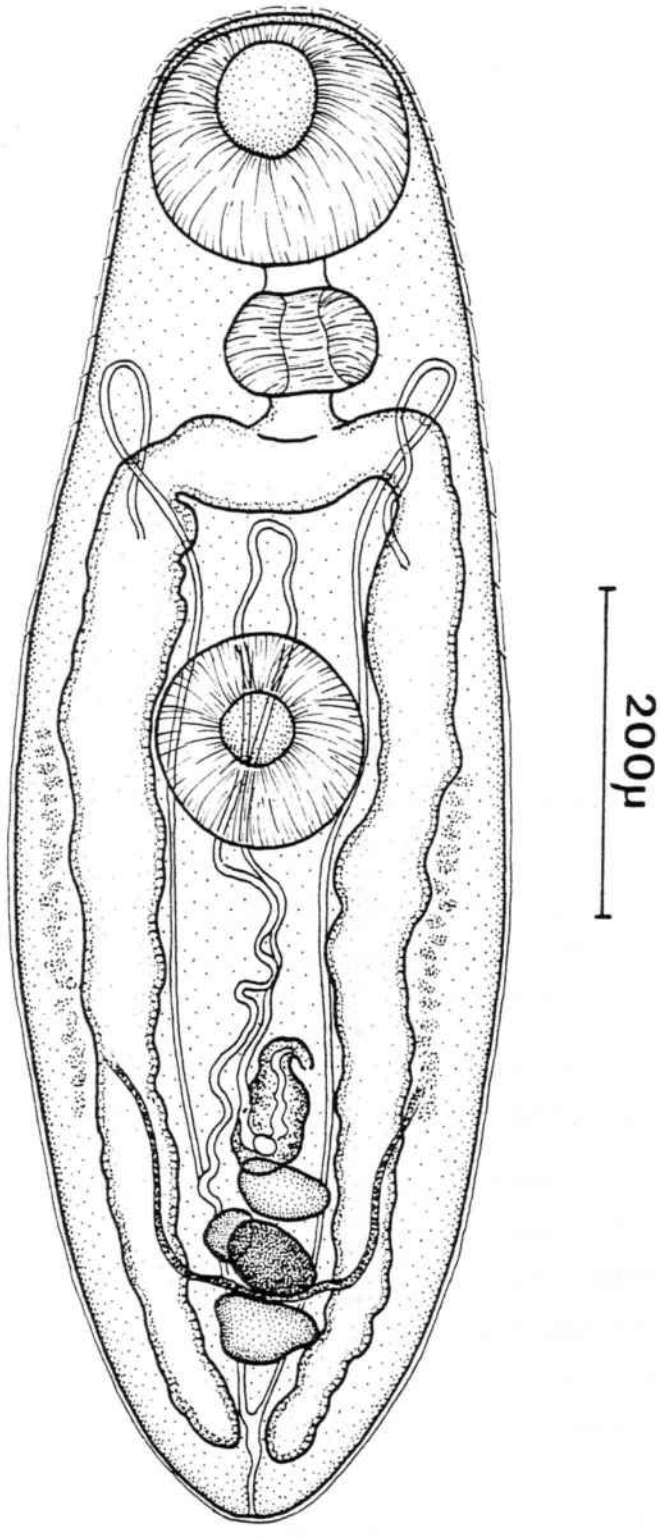


Fig. 107.- Brachylaima sp. III: morfología general de la metacercaria: ejemplar de 2,5 meses obtenido experimentalmente a nivel renal en Helix (Cryptomphalus) aspersa en visión ventral.

Del total de 20 metacercarias experimentalmente obtenidas en Helix (Cryptomphalus) aspersa, 8 fueron utilizadas para la infestación experimental de hospedadores definitivos y las restantes, 12 metacercarias, fueron fijadas y montadas para el estudio de su morfo-anatomía. La morfo-anatomía de las mismas es la general de las metacercarias del género tal y como se ilustra en la Fig. 107. Sus dimensiones se hallan debidamente plasmadas en la Tabla 17. Tal y como podemos deducir de todo ello, una diferenciación a partir del estadío de metacercaria resulta completamente imposible, por cuanto sus características son superponibles a las de las metacercarias de las otras especies de Brachylaima habitantes en Formentera.

3.2.3.1.4.- EVOLUCION EN EL HOSPEDADOR DEFINITIVO

No se dispone al respecto de ningún dato de la Naturaleza. Cuanto podemos aportar se refiere exclusivamente a los resultados de infestaciones experimentales efectuadas en el Laboratorio. Estos ensayos consistieron en la administración de 6 metacercarias, previamente obtenidas de modo experimental en Helix (Cryptomphalus) aspersa, a Mus musculus de Laboratorio. El único ratón ensayado mostró en la disección, efectuada a los 20 días de la infestación, un único ejemplar adulto de Brachylaima sp. III a nivel duodenal.

La morfo-anatomía del susodicho especímen adulto se ilustra debidamente en la Fig. 108. Sus dimensiones en µ son las siguientes:

Long. corp. 4.681
Anch. máx. 681,5
Vent. oral 335,5/291
Acetábulo 328/320,5
Rel. VO/VV 0,93
Faringe 146/165
Test. I 477/328
Test. II 551,5/417,5
Ovario 328/261
Huevos 30/15-16
Dist. VO-VV 581,5
Dist. VV- TI 2.000

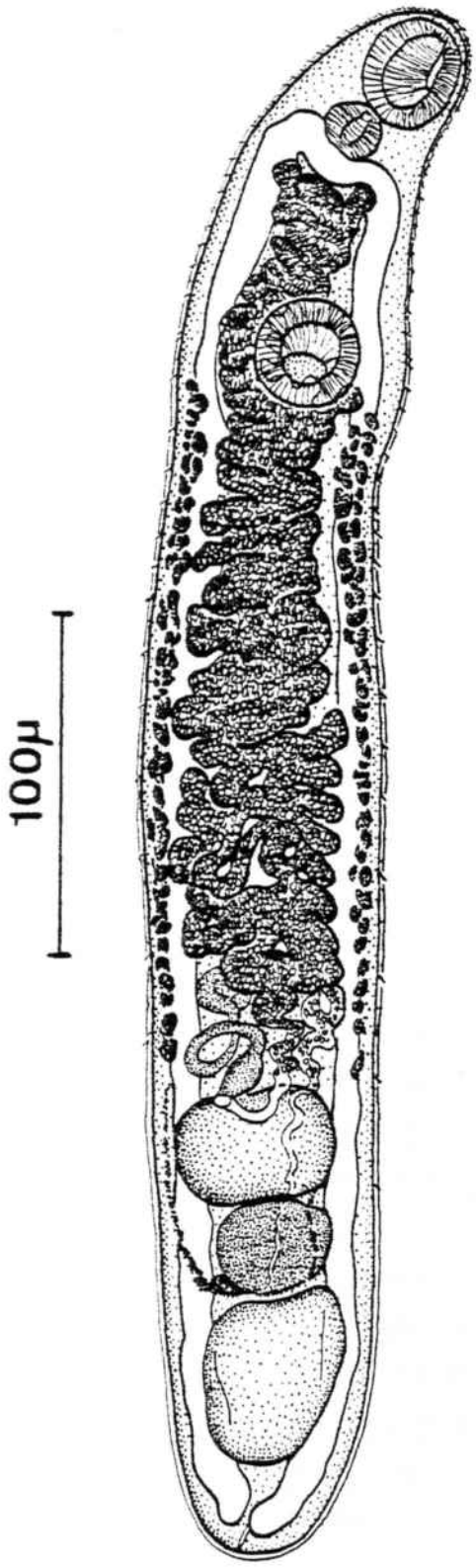


Fig. 108.- Brachylaima sp. III: morfología general del adulto: ejemplar de 21 días obtenido experimentalmente en Mus musculus en visión ventral.

3.2.3.2.- ECOLOGIA DEL CICLO

Estamos nuevamente ante un típico ciclo triheteroxeno de una especie de Brachylaima que ostenta a Helícidos como primer y segundo hospedadores intermediarios y a Micromamíferos como hospedadores definitivos. En consecuencia, todas las reflexiones efectuadas anteriormente sobre la ecología de Brachylaima sp. I y Brachylaima sp. II son válidas para el presente caso.

3.2.4.- DISCUSION Y CONCLUSIONES

Sin que evidentemente quepa en este caso la posibilidad de efectuar una discusión exhaustiva y profunda y de extraer conclusiones definitivas, debido a la insuficiencia de datos sobre la biología y ecología, procederemos a continuación a abordar sucintamente las cuestiones de interés planteadas por la detección de estas dos o tres especies distintas de Brachylaima en la isla de Formentera.

3.2.4.1.- DISCUSION

La evidente insuficiencia de datos sobre la morfo-anatomía de los estadíos larvarios y adultos, el ciclo evolutivo y bio-ecología del mismo en el caso de Brachylaima sp. I, Brachylaima sp. II y Brachylaima sp. III, impiden la clasificación de estas tres especies del mismo género a nivel específico. No debemos olvidar tampoco que quizás no sean tres sino únicamente dos las especies anteriores, por cuanto la diferenciación de las mismas se basa en su distinta quetotaxia cercariana, siendo así que ésta no es conocida en Brachylaima sp. III. De todos modos lo importante es admitir la existencia en la isla de Formentera de otras especies de Brachylaima que conviven en dicha isla con Brachylaima ruminae n. sp. y que se diferencian perfectamente entre sí por sus distintas quetotaxias cercarianas y especificidad para con la especie de Gasterópodo terrestre primer hospedador intermediario.

Tanto los estudios efectuados en la Naturaleza, en este caso Formentera,

como las pocas experiencias de infestación llevadas a cabo en el Laboratorio sugieren que los adultos de todas estas especies de Brachylaima existentes en dicha isla no ostentan especificidad alguna a nivel de hospedador definitivo y que los adultos muestran morfo-anatomías tan similares que su diferenciación con los conocimientos de que disponemos en el momento actual es imposible. Este es precisamente también el motivo de que carezca de sentido alguno todo intento de comparación de nuestros resultados con los obtenidos con distintas especies de Brachylaima por distintos autores.

Tampoco cabe la posibilidad de llevar a cabo una comparación de resultados que sea significativa a nivel de estadíos larvarios, por cuanto a pesar de ser varias las especies de Brachylaima cuyos estadíos larvarios han sido citados en Gasterópodos terrestres de la familia Helicidae, desgraciadamente ninguno de los autores que efectuaron dichos estudios dilucidaron la quetotaxia de sus cercarias (véase la revisión expuesta en el apartado 2.1.4.1.1). Al carecer nuestros estadíos larvarios de algún otro carácter morfo-anatómico distintivo y peculiar, resulta imposible saber si nuestras formas indeterminadas de Brachylaima en la isla de Formentera pertenecen a una misma especie detectada ya con anterioridad en otro lugar o no. Ni siquiera cabe pensar aquí en la especificidad por el Gasterópodo primer hospedador intermediario como un elemento válido, por cuanto nuestros estudios han venido a demostrar claramente que una misma especie de caracol terrestre, Helícido en este caso, puede constituir el primer hospedador específico de más de una especie de Brachylaima en un mismo e incluso reducido ámbito geográfico. Si bien ello nunca se había detectado en representantes de la familia Brachylaimidae, sí que casos análogos de una misma especie de Gasterópodo acuático actuando como primer hospedador intermediario específico de varias especies de Digénidos, incluso a veces pertenecientes a un mismo género, habían sido detectados con anterioridad en representantes de otras familias (véase, por ejemplo, THERON, 1975 y JOURDANE, 1977). En consecuencia, pues, estadíos larvarios de Brachylaima hallados en Helícidos en tierras continentales próximas del área circunmediterránea pueden o no ser conspecíficos con los pobladores de la isla de Formentera.

3.2.4.2.- CONCLUSIONES

Tres son los motivos esenciales de haber incluido el tratado incompleto de los ciclos evolutivos de Brachylaima sp. I, Brachylaima sp. II y Brachylaima sp. III en nuestra monografía.

En primer lugar el interés residía en demostrar que en un mismo lugar, incluso geográficamente tan reducido como la isla de Formentera, pueden vivir más de una especie de un mismo género de Brachylaimidae y que en ciertos casos incluso más de una especie pueden ostentar una misma y única especie de Gasterópodo Pulmonado terrestre como primer hospedador intermediario.

En segundo lugar la transcendencia del hallazgo estriba en demostrar que existen especies distintas de un mismo género que muestran una convergencia morfo-anatómica a nivel de adulto tal que resulta imposible su diferenciación. Y ello con los agravantes de que tal fenómemo puede detectarse no sólo en especies de Brachyláimidos que viven en áreas geográficas más o menos alejadas, sino incluso en un mismo lugar concreto, que además dichas especies no muestran especificidad ni marcada ni diferencial alguna, y que por si fuera poco incluso pueden evolucionar en un mismo o distintos biotopos a través de los mismos tres hospedadores, esto es, ostentando la misma especie de Gasterópodo como primer hospedador intermediario, las mismas especies de caracoles como segundos hospedadores intermediarios y finalmente también los mismos Mamíferos (y/o Aves) como hospedadores definitivos.

En tercer lugar la importancia de nuestros estudios en la isla de Formentera se encuentra en el hecho de que vienen a demostrar de modo claro que el único elemento de que disponemos en la actualidad para poder diferenciar tales especies conflictivas pertenecientes a un mismo género es la quetotaxia, esto es, el número y distribución de los sensores cuticulares. Nuestros trabajos muestran cómo la fórmula quetotáxica a nivel de cercaria madura recién emitida es suficiente para una fácil y rápida diferenciación, pero asimismo vienen a sugerir que quizás las fórmulas quetotáxicas de metacercarias e incluso adultos puedan llegar a ser de gran ayuda en la resolución de esta problemática general en un futuro inmediato.

3.3.- PSEUDOLEUCOCHLORIDIUM PERICARDICUM N. SP.

Se expone en este apartado, de una manera detallada, los estudios que han sido efectuados con el fin de aportar nuevos datos sobre la biología y ecología del Digénido Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. en Cataluña y sobre la bionomía de esta especie en general.

El ciclo evolutivo de esta especie ha sido estudiado tanto experimentalmente en el Laboratorio como con material procedente de la Naturaleza. En lo que se refiere al estudio experimental del ciclo como al estudio en concreto de la biología y ecología de los distintos estadíos larvarios del Trematodo, los datos aportados están referidos en su totalidad a la cepa de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. localizada en el Pirineo Oriental, y concretamente en la pequeña población francesa de Estavar, próxima a la española de Llivia, en La Cerdaña. En cuanto al estudio de la bionomía del estadío adulto de esta especie, los datos presentados proceden ya del Pirineo Oriental como de las otras regiones catalanas estudiadas: el Macizo del Montseny y las Montañas de Prades.

3.3.1.- BIOLOGIA DEL CICLO

La especie Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. presenta un ciclo evolutivo terrestre típicamente trihereroxeno, siendo Gasterópodos Pulmonados terrestres tanto el primer como el segundo hospedador intermediario, y tratándose de Micromamíferos Sorícidos los hospedadores definitivos.

Después de presentar el esquema general del ciclo se procederá a analizar la evolución del parásito en los hospedadores intermediarios y definitivo según los estudios experimentales efectuados en el Laboratorio así como los efectuados con material procedente de la Naturaleza. Para una más fácil exposición se desmembrará el ciclo biológico completo en sus tres fases principales, correspondientes a cada uno de los tres hospedadores que intervienen en él.

3.3.1.1.- ESQUEMA GENERAL DEL CICLO

De acuerdo con los estudios efectuados, el ciclo de Pseudoleucochloridium pericardicum n.sp. se desarrolla en el Nordeste Ibérico (Pirineo Oriental y Montseny) según el esquema siguiente:

- los huevos son eliminados con las heces por el Micromamífero hospedador definitivo (Sorex araneus, Sorex minutus y Neomys fodiens en el Pirineo Oriental, y Crocidura russula, además de los anteriores en el macizo del Montseny);
- estos huevos son ingeridos por el caracol terrestre primer hospedador intermediario (Cepaea hortensis en el Pirineo Oriental), eclosionando y liberándose los miracidios a nivel del tracto digestivo y originándose los esporocistos ramificados en el hepatopáncreas;
- las cercarias producidas por los esporocistos, de cola rudimentaria (cercarias terrestres de tipo microcerco), salen activamente del Molusco y permanecen vivas sobre el tapiz vegetal y suelo en condiciones de humedad adecuadas;
- las cercarias reptan sobre el sustrato húmedo hasta alcanzar otro caracol terrestre que desempeñará la función de segundo hospedador intermediario (Euomphalia strigella preferentemente y Cepaea hortensis secundariamente, en el Pirineo Oriental), en el que penetran por el orificio excretor, pasan al riñón mediante el canal excretor, continuando por el conducto reno-pericárdico hasta llegar a la cavidad pericárdica donde evolucionan hasta alcanzar el estadío de metacercaria infestante;
- las metacercarias, no enquistadas, alcanzan su tamaño definitivo transcurridos varios meses después de la infestación del Gasterópodo con las cercarias;
- el Sorícido hospedador definitivo se infesta por ingestión del Gasterópodo segundo hospedador intermediario, liberándose las metacercarias que migran por el tubo digestivo hasta

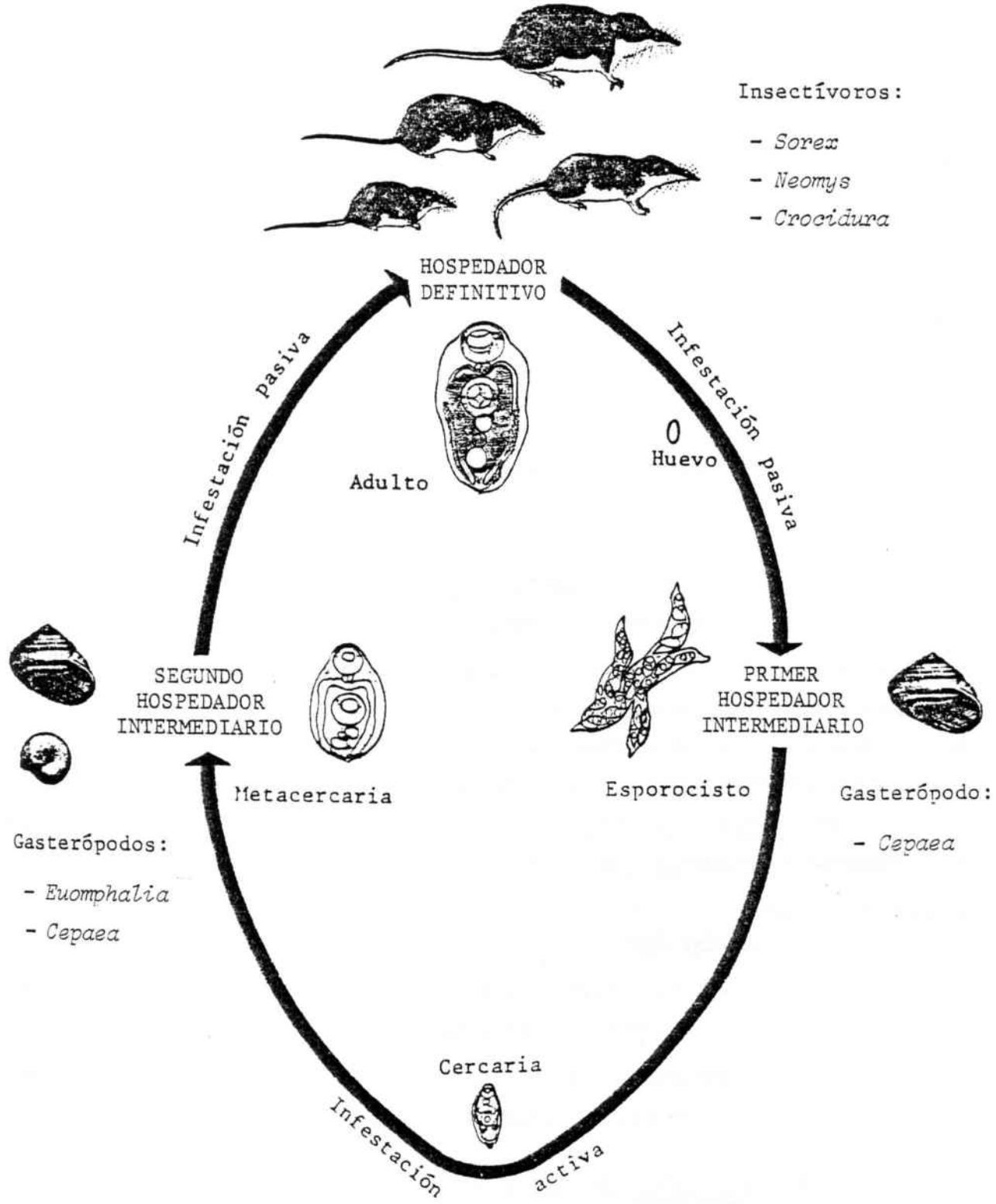


Fig. 109.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: esquema general del ciclo evolutivo del Digénido en el Nordeste Ibérico (Pirineo Oriental y Montseny).

llegar al intestino grueso donde permanecen y maduran a adultos grávidos en un período de tiempo bastante corto.

3.3.1.2.- EVOLUCION EN EL PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO

En esta primera fase del ciclo se estimará desde la infestación del primer hospedador intermediario, por ingestión del huevo, hasta la emisión de cercarias, incluyendo también aquí la breve fase de vida libre de las cercarias emitidas.

3.3.1.2.1.- RECEPTIVIDAD DE LOS GASTEROPODOS

El estudio del parasitismo de los caracoles terrestres por los primeros estadíos larvarios de Pseudoleucochloridium pericardicum n.sp. ha sido efectuado con material obtenido directamente de la Naturaleza.

La comprobación de parasitación por esporocistos en Gasterópodos terrestres procedentes del biotopo prospectado en el enclave de Estavar se ha llevado a cabo tanto por disección como por verificación de una posible emisión cercariana, efectuándose siempre la determinación específica con posterioridad mediante estudio quetotáxico. Las especies de Gasterópodos estudiadas con sus respectivos porcentajes de infestación han sido las siguientes:

- Cepaea hortensis

  Estavar, 5.VIII.1979: de 150 ejemplares recolectados y examinados, 17 infestados con esporocistos (11,33%);

  Estavar, 8.IX.1981: de 237 ejemplares recolectados y examinados, 35 infestados con esporocistos (14,76%).

- Euomphalia strigella

  Estavar, 5.VIII.1979: de 4 ejemplares recolectados y estudiados, ninguno infestado con esporocistos (0%);

Estavar, 9.IX.1981: de 70 ejemplares recolectados y estudiados, ninguno infestado con esporocistos (0%);

A raiz de estos resultados se deduce la gran especificidad (oioxenia) que presenta la especie Pseudoleucochloridium pericardicum n.sp. para con el Gasterópodo Cepaea hortensis en el enclave pirenaico de Estavar.

3.3.1.2.2.- INGESTION DEL HUEVO Y MIRACIDIO

En el caso del ciclo que nos ocupa, al haberse iniciado el estudio del ciclo a partir de caracoles emisores de cercarias, la fase de huevo y miracidio y la correspondiente infestación del primer hospedador intermediario por éstos constituye la última etapa que cierra el ciclo.

De acuerdo con los conocimientos de que se dispone hoy en día sobre ciclos biológicos terrestres de Digénidos del género Pseudoleucochloridium, es de suponer que los huevos son eliminados por el hospedador definitivo con las heces, alcanzando así el medio externo, donde serán ingeridos (infestación pasiva) por el caracol primer hospedador intermediario. En el tubo digestivo de éste tendrá lugar la liberación de los miracidios que posteriomente se dirigirán al lugar específico donde habrán de originar los esporocistos.

Dada la naturaleza del ciclo que nos ocupa, la problemática de la manutención de Sorícidos en el Laboratorio y el hecho de haber iniciado el seguimiento de la evolución del ciclo biológico a partir de caracoles infestados con esporocistos en la Naturaleza, nos ha sido imposible comprobar experimentalmente en este trabajo lo anteriormente expuesto.

3.3.1.2.3.- ESPOROCISTOS

En el presente estudio experimental se ha partido de caracoles emisores de cercarias que ya iban parasitados por esporocistos en el momento de su captura, en consecuencia, no nos es posible saber si en el ciclo de Pseudoleucochloridium pericardicum n.sp. tienen lugar una o dos generaciones de esporocistos (esporocistos madre e hijos).

Así pues, todo lo que podemos aportar se refiere exclusivemente a esporocistos ya maduros y emisores de cercarias, sin que pueda concretarse si se trata de esporocistos engendrados directamente por los miracidios (una única generación de esporocistos) o de esporocistos hijos originados a partir de un esporocisto madre (dos generaciones de esporocistos).

A) LOCALIZACION

Los esporocistos de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. se encuentran parasitando la glándula digestiva o hepatopáncreas del Pulmonado primer hospedador intermediario donde se localizan entre los conductos glandulares.

La disección de ejemplares de Cepaea hortensis, emisores de cercarias (infestación natural) y que han constituido el punto de partida de nuestro ciclo experimental, nos permitió observar, en algunos casos, la presencia masiva de esporocistos en el hepatopáncreas. A resultas de esta invasión, la glándula digestiva aparecía casi totalmente degenerada e incluso, en algunos ejemplares, la gónada o glándula sexual llegaba a ser afectada.

Los esporocistos aparecen distribuidos de un modo muy apretado, imbricándose ostensiblemente sus ramificaciones. Este hecho, conjuntamente con la gran fuerza adhesiva con que los esporocistos se fijan a los distintos órganos del caracol, imposibilita una extracción completa de la masa parasitaria, obteniéndose sólamente fragmentos de esporocistos de mayor o menor extensión.

B) MORFOLOGIA

Los esporocistos maduros muestran una forma de divertículos muy ramificados, siendo las ramificaciones de mayor o menor longitud y de diámetros bastante variables (35-170 μ), oscilando la mayoría alrededor de 80 μ. La pared de estos esporocistos es extremadamente fina, delicada y fácilmente desgarrable a través de la cual es posible observar la gran actividad que presentan las cercarias.

Las ramificaciones de los esporocistos contienen un elevado número de

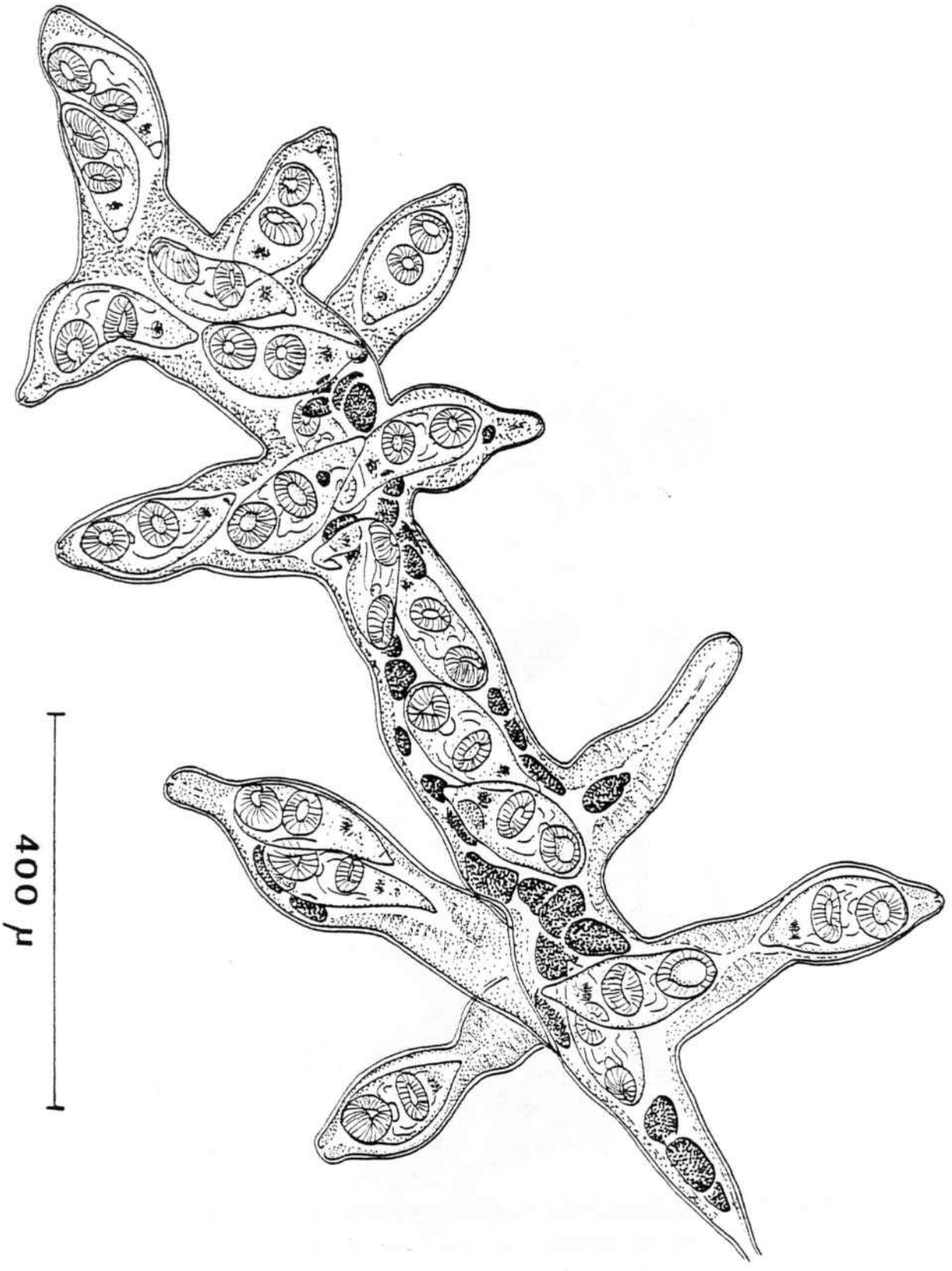


Fig. 110.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: esquema mostrando ramificaciones terminales de un esporocisto.

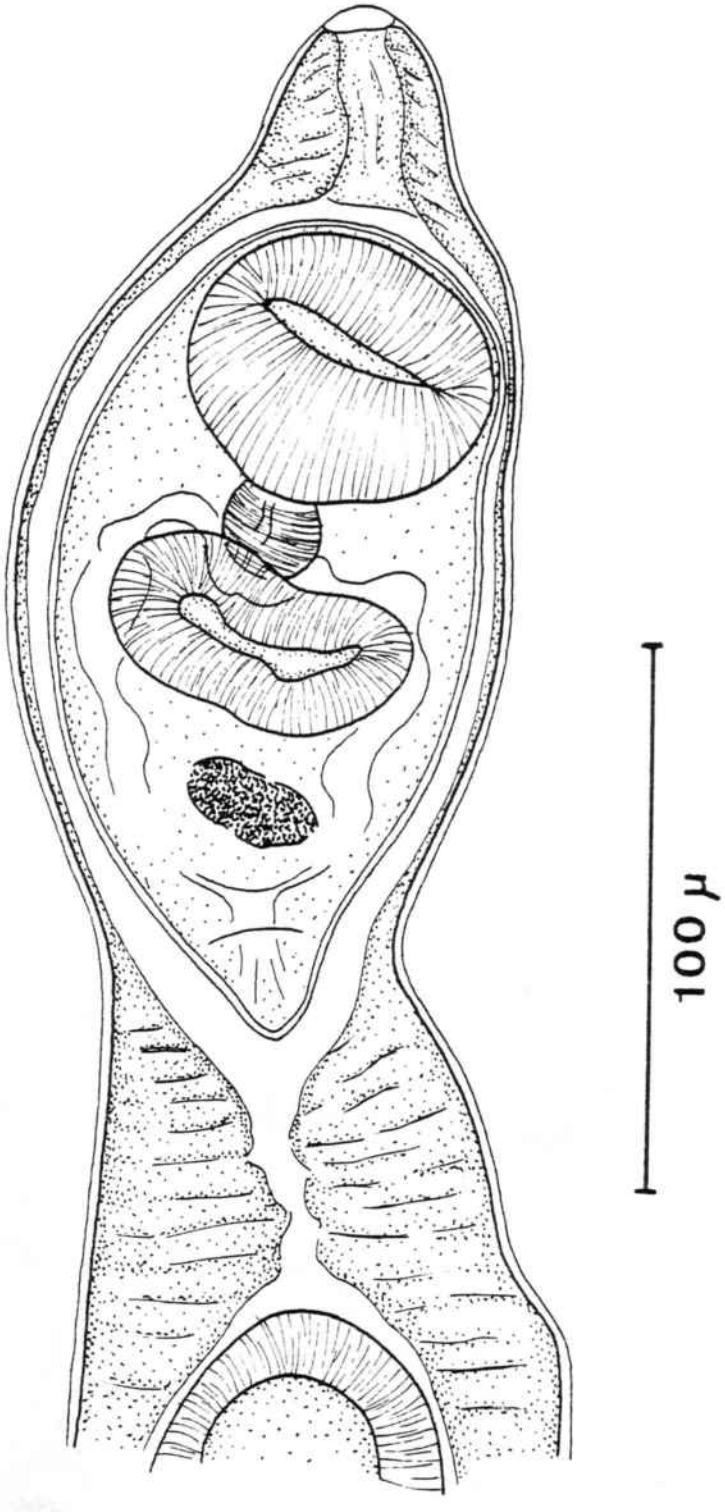


Fig. 111.- Pseudoleuchloridium pericardicum n. sp.: detalle de un extremo terminal de una ramificición de esporocisto en el que se observa la "cámara de eyección" conteniendo una cercaria antes de ser expulsada a través del poro de salida.

Fig. 112.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografía de un esporocisto ramificado procedente de Cepaea hortensis (Estavar). x 33.

Fig. 113.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografía de otro esporocisto ramificado procedente de Cepaea hortensis (Estavar). x 33.

Fig. 114.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografía de un esporocisto ramificado procedente de Cepaea hortensis (Estavar). x 49.

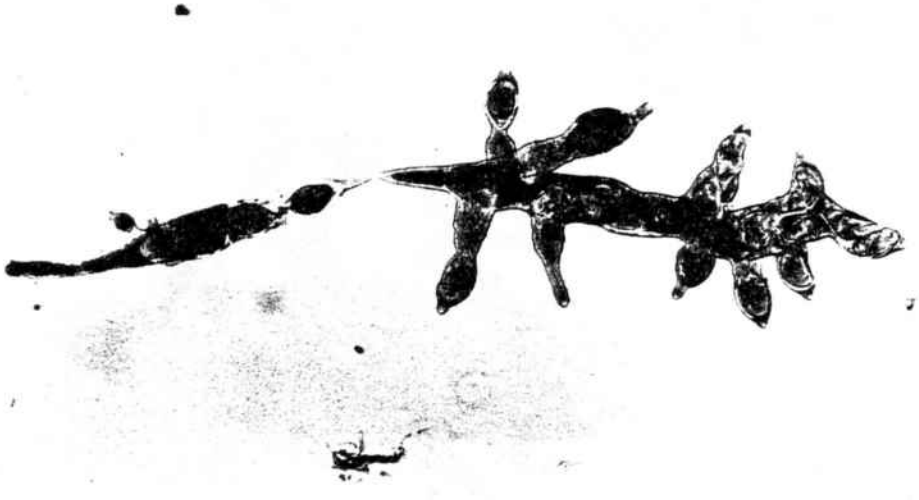


Fig. 115.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografía de otro esporocisto ramificado procedente de Cepaea hortensis (Estavar). x49.

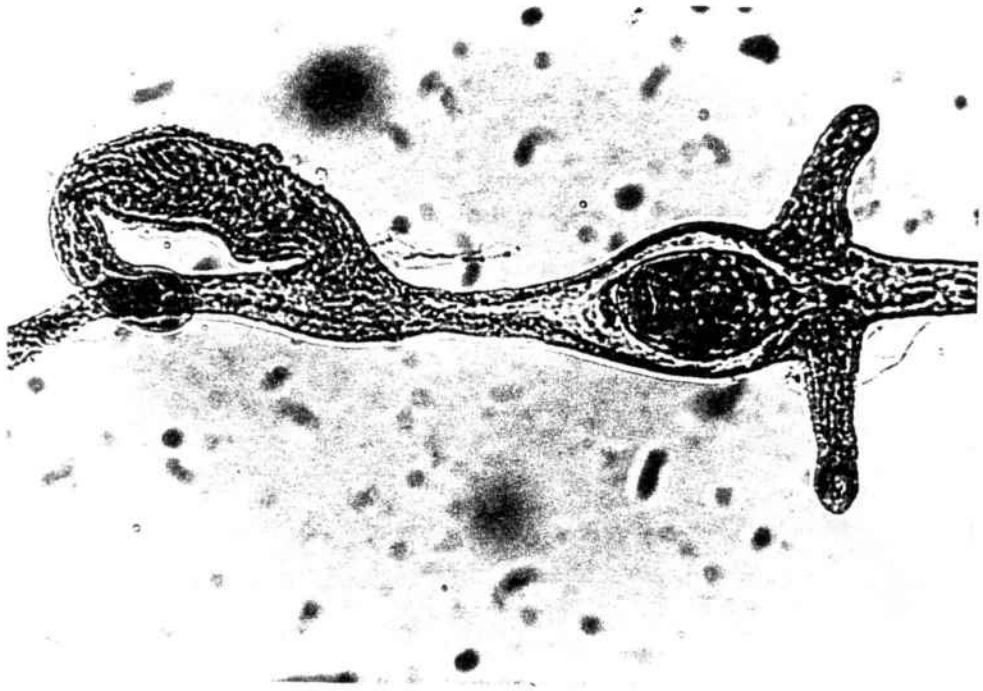


Fig. 116.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografía de un detalle de esporocisto procedente de Cepaea hortensis (Estavar). x 162.

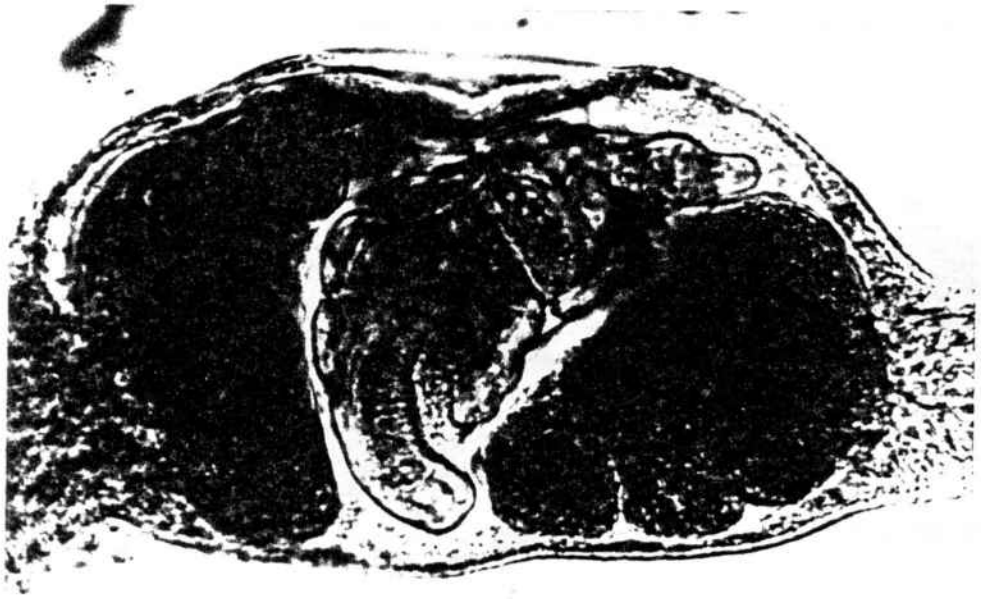


Fig. 117.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografía de una ramificación de esporocisto procedente de Cepaea hortensis (Estavar). x 610.

Fig. 118.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografía de ramificaciones terminales de un esporocisto procedente de Cepaea hortensis (Estavar).x 162.

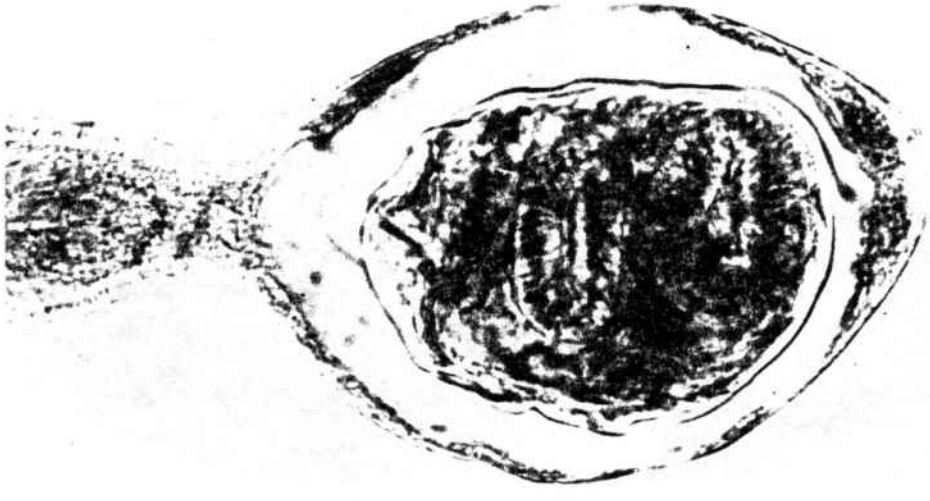


Fig. 119.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografía de un detalle del esporocisto de la figura anterior mostrando una "cámara de eyección" con una cercaria en su interior y el poro de salida. x 610.

cercarias, observándose todo tipo de estadíos evolutivos, desde verdaderos primordios germinales hasta cercarias completamente desarrolladas.

Es interesante hacer constar la presencia de un orificio terminal en el extremo de cada divérticulo, por donde salen las cercarias ya formadas, tras haber pasado previamente por una especie de "cámara de eyección" situada justo por delante del poro de salida cuyas paredes, al parecer más musculosas, deben actuar haciendo presión sobre la cercaria expulsándola fuera del esporocisto.

La evolución del esporocisto desde su formación hasta que adquiere la capacidad de formación de cercarias no ha podido ser seguida al no haber sido posible el infestar experimentalmente al primer hospedador intermediario por los motivos ya aludidos con anterioridad.

3.3.1.2.4.- CERCARIAS

Se considera en este apartado la morfología de las cercarias maduras, esto es, de cercarias recién emitidas, en todos sus aspectos. Asimismo, se añade cuantos datos podamos aportar sobre la naturaleza de la emisión de dichas cercarias y su comportamiento en libertad.

A) MORFOLOGIA Y ANATOMIA

La cercaria de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. pertenece al grupo de cercarias terrestres de tipo microcerco caracterizado por la presencia de una cola rudimentaria reducida a un muñón caudal apenas separada del cuerpo por un ligero estrangulamiento.

El cuerpo de la cercaria es lanceolado y su cutícula es lisa en toda su superficie.

Las dos ventosas, muy desarrolladas, son circulares y subiguales en tamaño. El acetábulo está situado ligeramente por detrás de la mitad del cuerpo.

El sistema digestivo está representado por una faringe esférica, volumi-

nosa, precedida de un claro espacio prefaríngeo, dando lugar directamente, sin observarse esófago alguno, a dos ciegos intestinales cortos que terminan a nivel acetabular medio. Dichos ciegos encierran en sus extremos unos bastoncitos de naturaleza cristalina y refringentes en contraste de fases y de los cuales no se conoce su composición.

En la región post-acetabular de la cercaria se presentan dos agrupaciones de células glandulares laterales. Se ha podido distinguir la presencia de 6 células glandulares en cada uno de estos grupos, estando localizadas cerca de los bordes postero-laterales del acetábulo. Los canales glandulares ascienden hacia la parte apical del cuerpo lateralmente y de un modo más o menos paralelo a las paredes corporales, desembocando en la región anterior de la abertura bucal.

En la parte posterior del cuerpo, a nivel medio entre acetábulo y muñón, y localizándose antes de la bifurcación de los canales excretores principales, se encuentra un primordio genital de estructura granulosa.

Las dimensiones de las cercarias fijadas y montadas in toto son debidamente expuestas en la Tabla 18.

B) APARATO EXCRETOR

El aparato excretor de la cercaria es de tipo "stenostoma". Consta de una vesícula excretora más o menos piriforme en la que desembocan los dos canales colectores principales en los cuales puede verse batir a los cilios vibrátiles sin dificultad. Cada canal ascendente se retuerce a nivel de la faringe y desciende por la región externa de cada hemicuerpo hasta llegar a la vesícula excretora que comunica al exterior mediante un corto canal posterior que se bifurca a nivel medio del apéndice caudal, desembocando ambas bifurcaciones simétricamente cerca de su extremo final.

Puede distinguirse fácilmente el camino ascendente y descendente de los canales colectores principales, pero su continuación es de difícil observación. Se ha podido contar hasta 18 células flamígeras, distribuyéndose según la siguiente fórmula:

	n=110		
	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	198-352	259	34,4
Anch. máx.	84-140	106	10,8
Vent. oral	56-75/52-71	64/59	3,8/3,7
Acetábulo	48-75/45-69	58/55	5/4,7
Rel. VO/VV	0,85-1,58	1,20	0,13
Faringe	17-30/18-33	21/23	2,3/2,8
Prim. genit.	24-52/13-26	35/19	5,2/3,3
Dist. VO-VV	24-120	54	17,3
Ap. caudal (l.x a.b.)	9-26/17-28	18/23	3,6/2,3

Tabla 18.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: dimensiones en µ de cercarias emitidas por ejemplares de Cepaea hortensis procedentes del enclave de Estavar (La Cerdaña, Pirineo Oriental).

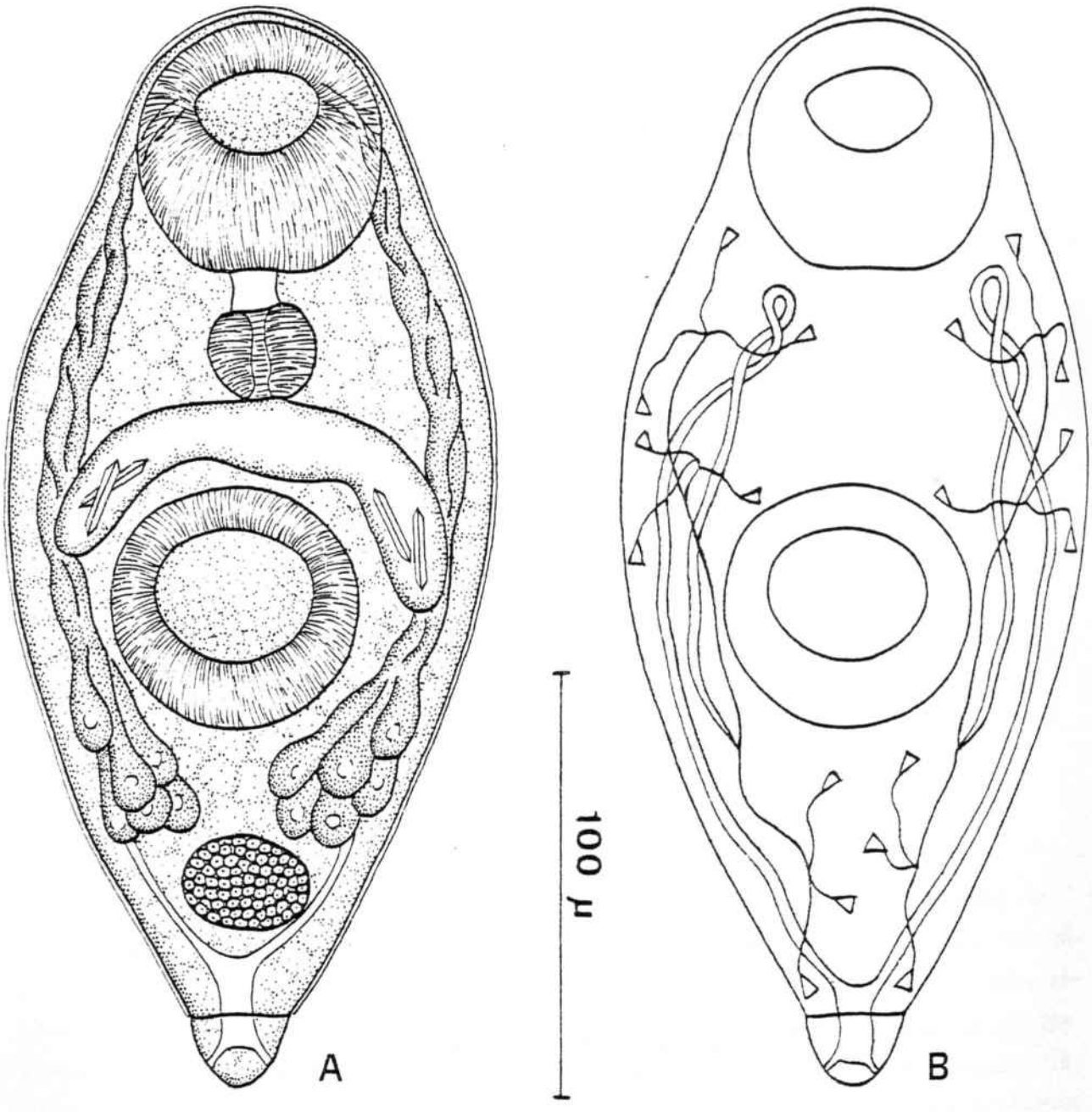


Fig. 120.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: cercaria: A) morfología general en visión ventral; B) morfología del aparato excretor.

Fig. 121.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografías de dos cercarias maduras recién emitidas por Cepaea hortensis (Estavar). x 530.

2 ((3 + 3) + (3))

C) QUETOTAXIA

La quetotaxia de la cercaria de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. se caracteriza inicialmente por su sencillez. Cabe remarcar una apreciable concentración de papilas o sensores sobre la ventosa oral y sobre el acetábulo, un escaso número de papilas somáticas laterales, así como una pérdida general de papilas somáticas ventrales y dorsales.

La quetotaxia puede establecerse del siguiente modo:

a) Región cefálica

Papilas de la boca por cada hemicuerpo (46 cercarias examinadas)

C_I = 2(a veces 1)C_IV en entorno bucal + 1C_IL + 1C_ID

C_{II} = 8 ó 9 papilas dispuestas regularmente alrededor de la boca

C_{III}= 4C_{III}V + 7C_{III}L + 9C_{III}D (7 + 2D)

Papilas de la región anterior (papilas del estilete según RICHARD, 1971) (42 cercarias examinadas)

H(=St) = aproximadamente 19 papilas

b) Cuerpo, papilas por cada hemicuerpo (49 cercarias examinadas)

A_I = 1A_IL

A_{II} = 0

A_{III}= 0

M_I = 3M_I

P_I = 0

P_{II} = 0

P_{III}= 1P_{III}L + 1P_{III}V

c) Acetábulo (49 cercarias examinadas)

S_I = 6S_I

$S_{II} = 9S_{II}$

$S_{III} = 4S_{III}$

d) Cola (49 cercarias examinadas)

U = 0

Sobre un total de 49 quetotaxias estudiadas de diferentes cercarias de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. nos ha sido posible comprobar cuales son las papilas o conjunto de papilas que aparecen con más constancia.

Las papilas situadas sobre el acetábulo y en los laterales del cuerpo son las que presentan una distribución y número más constante. En cambio, la distribución de las papilas en la región cefálica varía en una proporción algo mayor que las anteriores, debido quizás al gran número de papilas que sobre la ventosa oral se sitúan.

Esta variabilidad intraespecífica de la distribución de las papilas sensoriales en la cercaria de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. queda claramente detallada en la Tabla 19, en la que se especifica las distintas posibilidades de distribución de las 49 cercarias estudiadas, según los distintos niveles del cuerpo cercariano.

D) EMISION

La salida de las cercarias al medio externo se efectúa a través del pneumostoma del Gasterópodo hospedador intermediario alrededor del cual se las puede observar, bajo la lupa binocular, en un elevado número. En cuanto al camino seguido por la cercaria desde el esporocisto hasta el pneumostoma cabe suponer dos posibles vías. En una primera vía, la cercaria una vez fuera del esporocisto, tras pasar por la "cámara de eyección" situada justo antes del poro de salida del divertículo, se dirigiría al intestino por medio de los conductos glandulares (del hepatopáncreas), recorriéndolo hasta llegar al ano donde se proyectaría al exterior. La segunda posibilidad consistiría en que la cercaria no entraría en los conductos hepáticos sino que, directamente a través de la cavidad paleal, alcanzaría el orificio respiratorio

A

N \ Niv.	A_I	A_{II}	A_{III}	M_I	P_I	P_{II}	P_{III}	U
0 - 0	-	45	47	-	49	46	-	49
0 - 1L	-	1	2	-	-	2	-	-
0 - 1V	-	2	-	-	-	-	-	-
1L - 1L	40	1	-	-	-	-	-	-
1V - 1V	-	-	-	-	-	1	-	-
1L - 2L	8	-	-	-	-	-	-	-
2L - 2L	1	-	-	-	-	-	-	-
2L - 3L	-	-	-	6	-	-	-	-
3L - 3L	-	-	-	41	-	-	-	-
3L - 4L	-	-	-	2	-	-	-	-
(1V+1L) - (1V+1L)	-	-	-	-	-	-	41	-
(2V+1L) - (1V+1L)	-	-	-	-	-	-	4	-
0 - (1V+1L)	-	-	-	-	-	-	1	-
1V - (1V+1L)	-	-	-	-	-	-	3	-
n	49	49	49	49	49	49	49	49

B

N \ Niv.	C_I	C_{II}
2 - 4	2	-
3 - 3	5	-
3 - 4	12	-
3 - 5	1	-
4 - 4	19	-
4 - 5	6	-
5 - 5	1	-
7 - 8	-	8
7 - 9	-	3
8 - 8	-	12
8 - 9	-	11
8 - 10	-	1
9 - 9	-	11
10 - 10	-	1
n	46	47

C

N \ Niv.	C_{III} (V+L)	C_{III} (D)
1 - 1	-	16
1 - 2	-	17
2 - 2	-	16
12	2	-
13	2	-
14	2	-
15	5	-
16	6	-
17	9	-
18	6	-
19	10	-
20	2	-
21	1	-
n	45	49

D

N \ Niv.	S_I	S_{II}	S_{III}
2	-	-	1
3	-	-	4
4	-	-	42
5	2	-	2
6	47	-	-
7	-	1	-
8	-	1	-
9	-	47	-
n	49	49	49

E

N \ Niv.	H(=St)
13	2
14	2
15	1
16	4
17	5
18	3
19	4
20	3
21	9
22	6
24	3
n	42

Tabla 19.- Pseudoleuchloridium pericardicum n. sp.: variabilidad de la quetotaxia de la cercaria (Niv. = nivel o grupo de papilas, N = nº de papilas, n = nº total de cercarias examinadas): A) Cuerpo (N = nº de papilas totales en ambos hemicuerpos); B) Región cefálica (N = nº de papilas totales en ambos hemicuerpos); C) Región cefálica (N = nº de papilas por hemicuerpo en el caso de las ventrales + laterales y en ambos hemicuerpos en el de las dorsales); D) Acetábulo (N = nº de papilas totales); E) Región del "estilete" (N = nº aproximado de papilas).

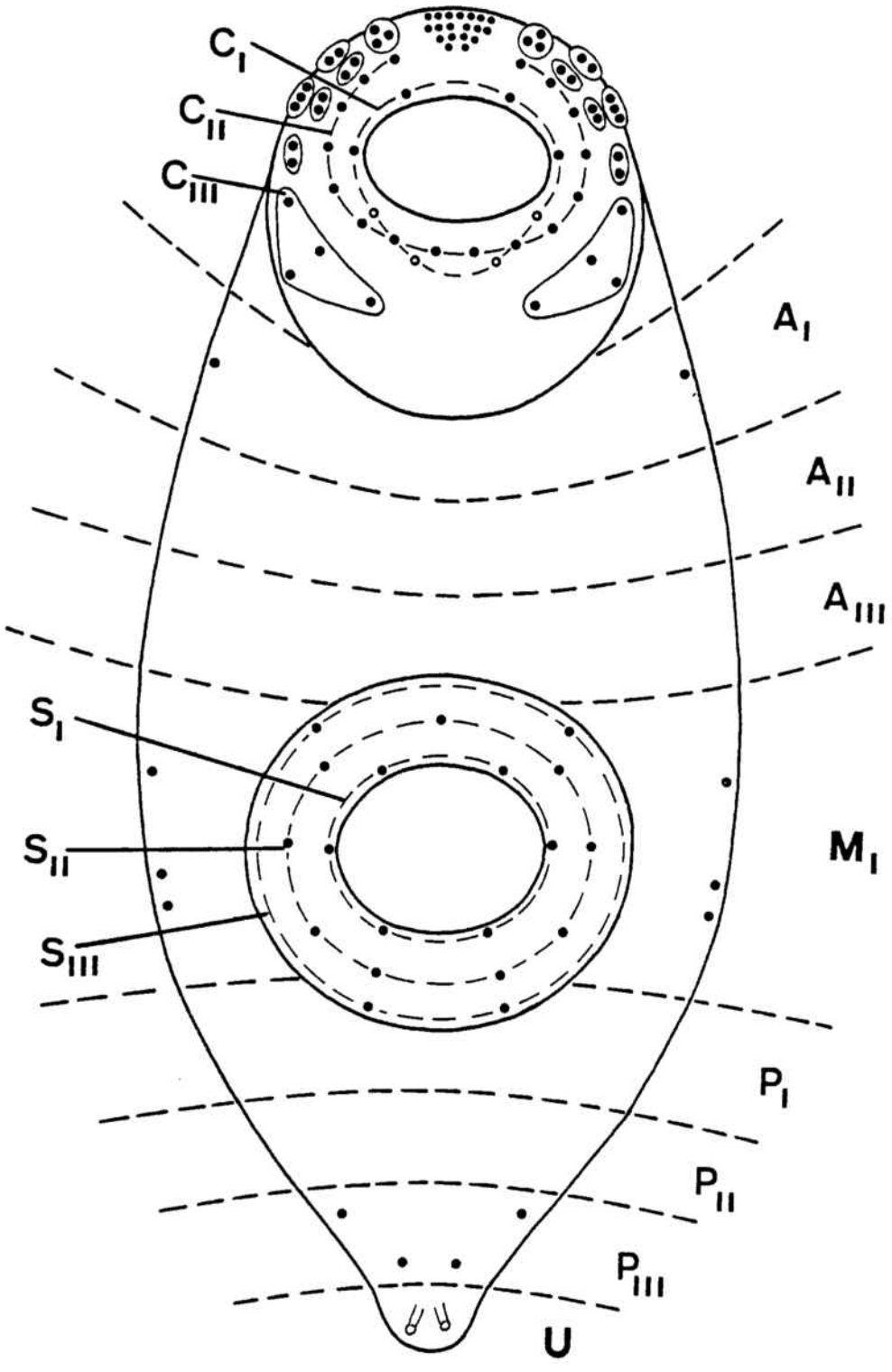


Fig. 122.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: quetotaxia hipotética de la cercaria en visión ventral.

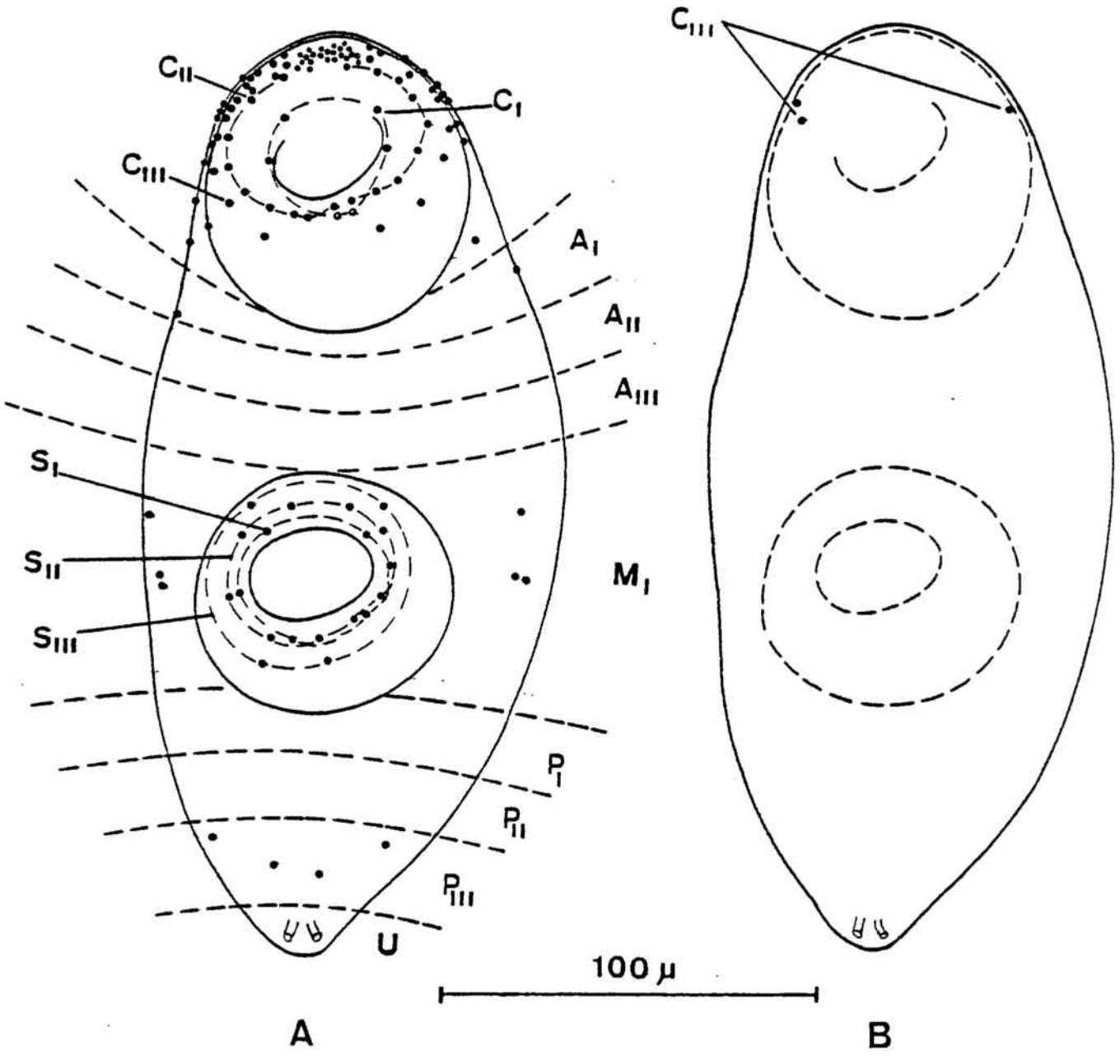


Fig. 123.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: quetotaxia de la cercaria: A) visión ventral de una cercaria; B) visión dorsal del mismo ejemplar.

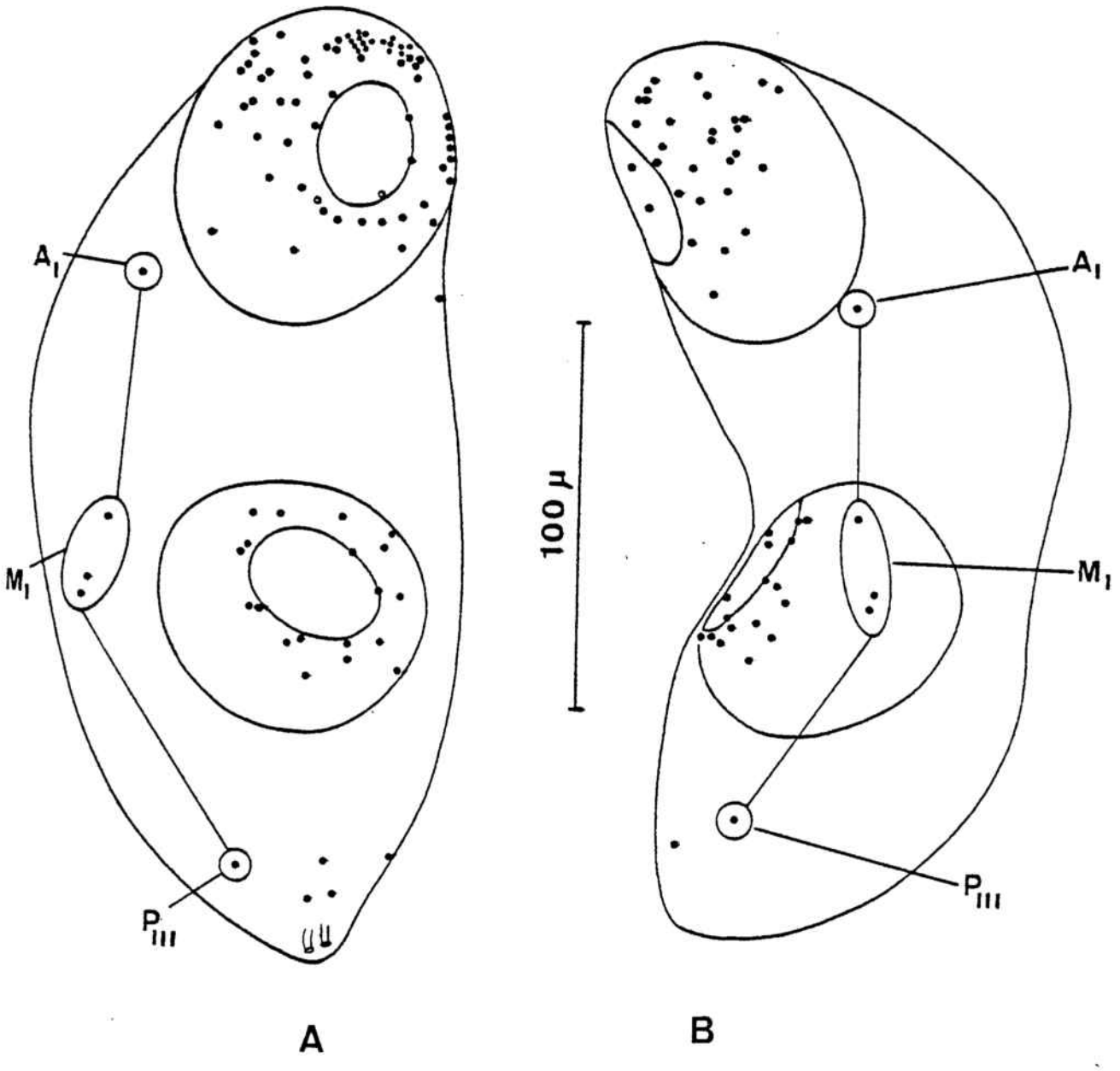


Fig. 124.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: quetotaxia de la cercaria: A) visión latero-ventral de una cercaria; B) visión lateral de otro ejemplar.

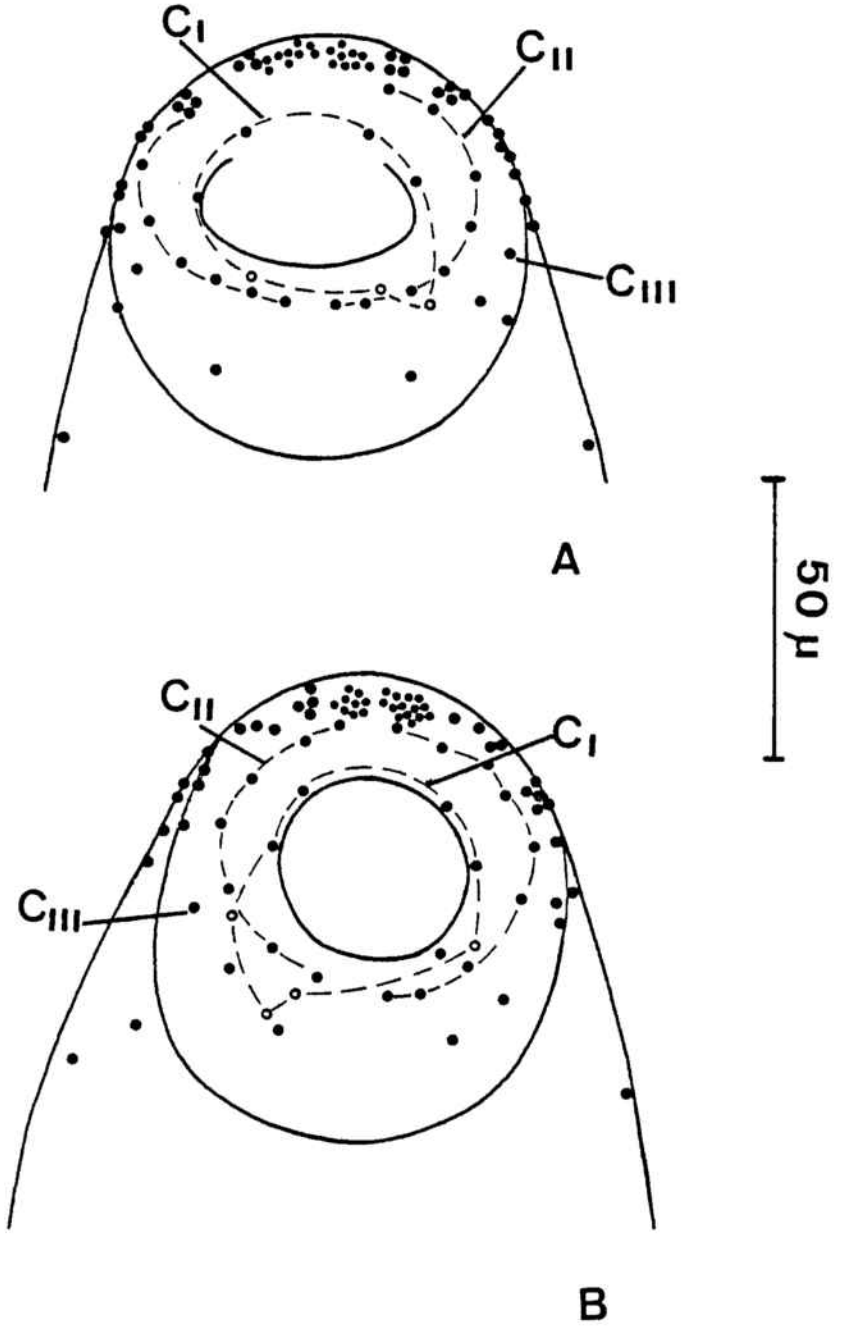


Fig. 125.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: quetotaxia de la cercaria: A) visión ventral de la región cefálica de una cercaria; B) visión ventral de la región cefálica de otro ejemplar.

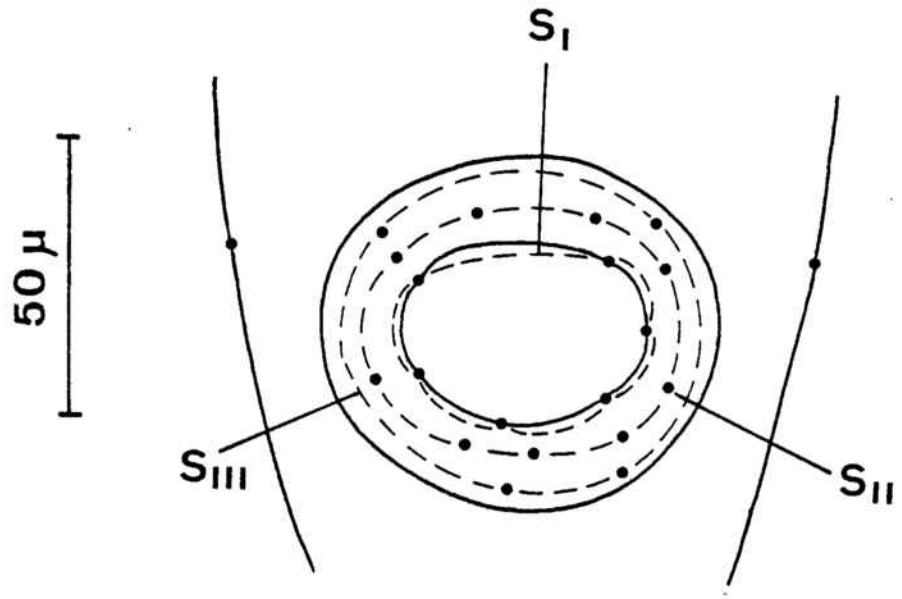


Fig. 126.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: quetotaxia de la región acetabular de una cercaria en visión ventral.

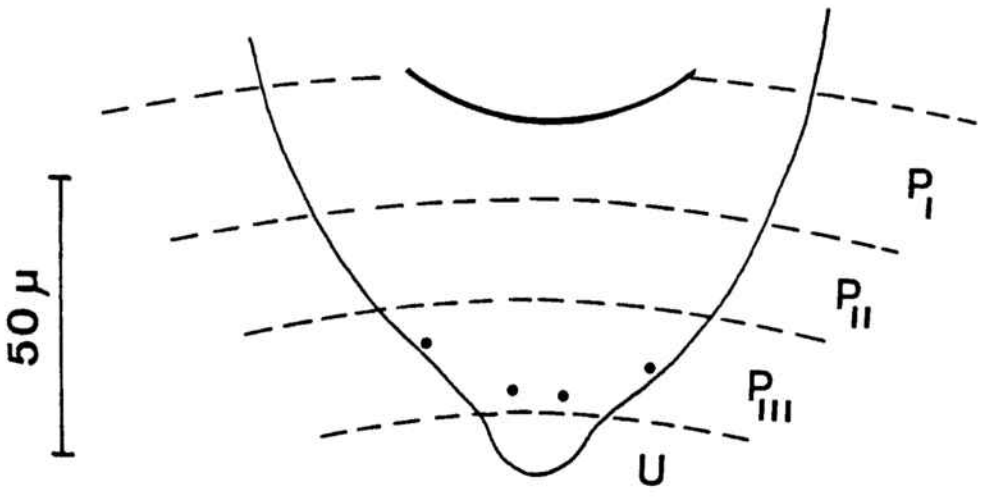


Fig. 127.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: quetotaxia de la región posterior de una cercaria en visión ventral.

Fig. 128.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografía de una cercaria mostrando la quetotaxia de la región cefálica en visión ventral. x 800.

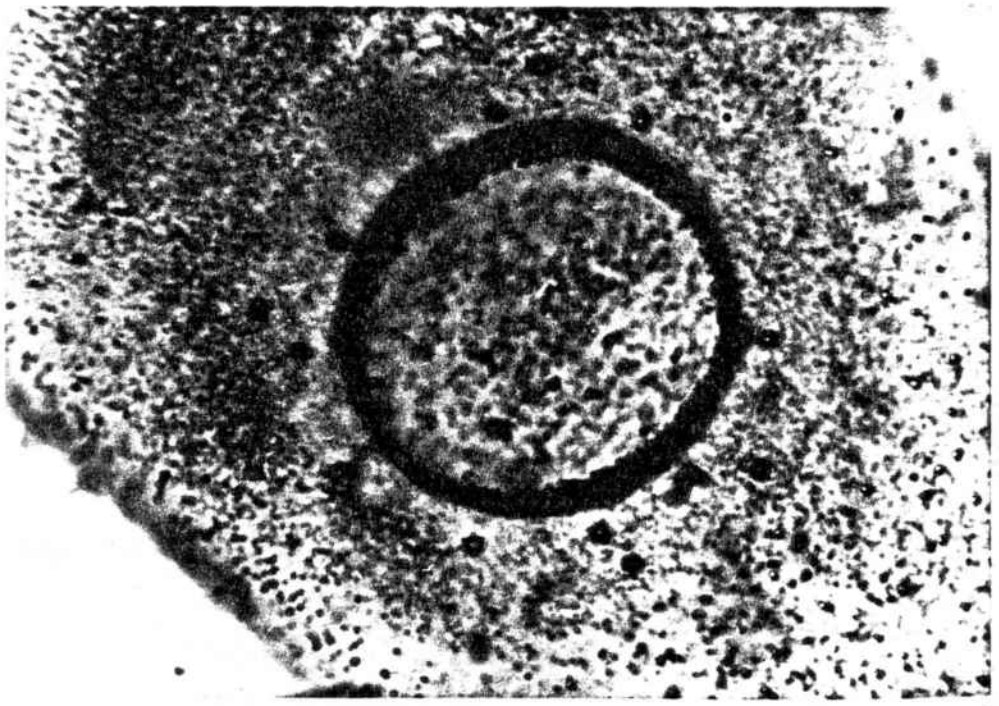


Fig. 129.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografía de una cercaria mostrando la quetotaxia de la región acetabular en visión ventral. x 1120.

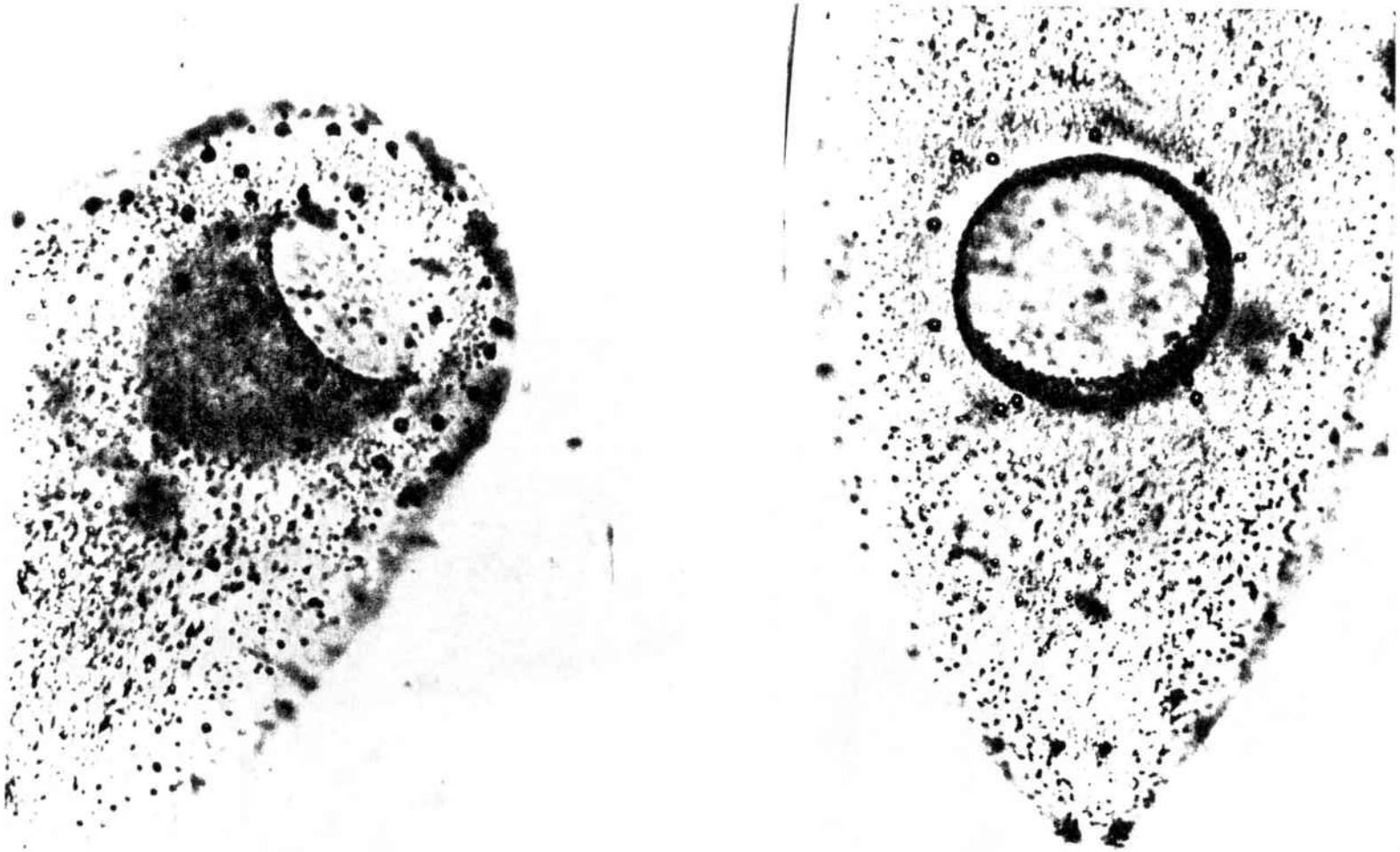


Fig. 130, 131.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografías de dos cercarias mostrando respectivamente las quetotaxias de las regiones cefálica y acetabular - caudal en visión ventral. x 800.

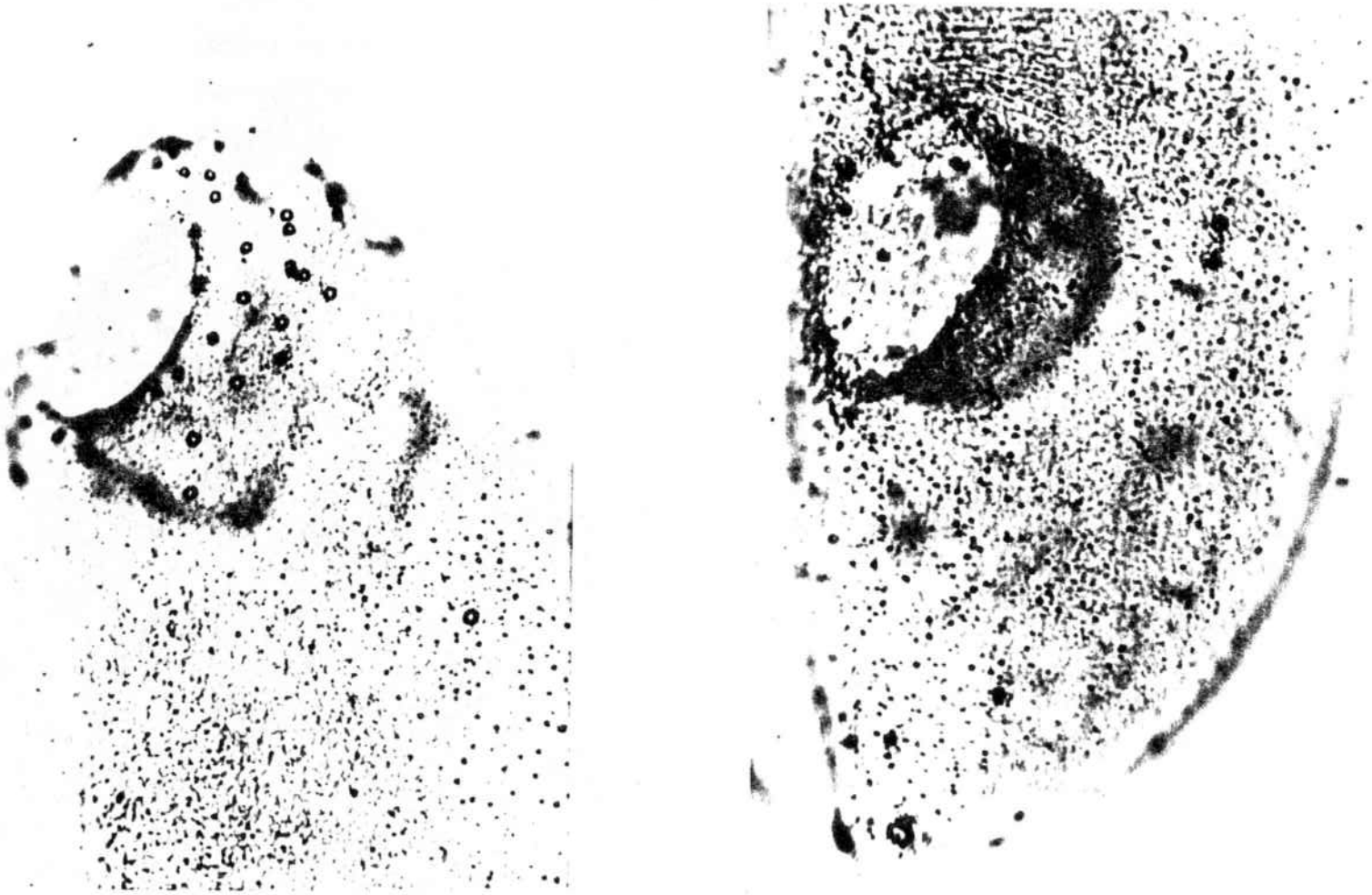


Fig. 132, 133.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografías de una misma cercaria mostrando respectivamente las quetotaxias de las regiones cefálica y corporal en visión lateral. x 800.

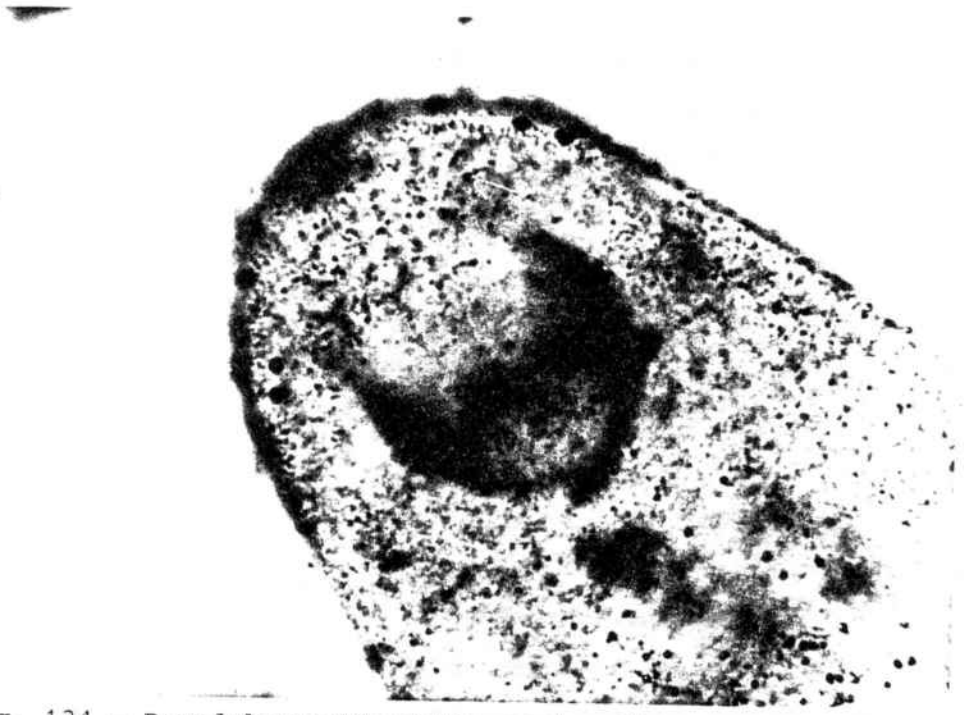


Fig. 134.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografía de una cercaria mostrando la quetotaxia de la región cefálica en visión dorsal. x 800.

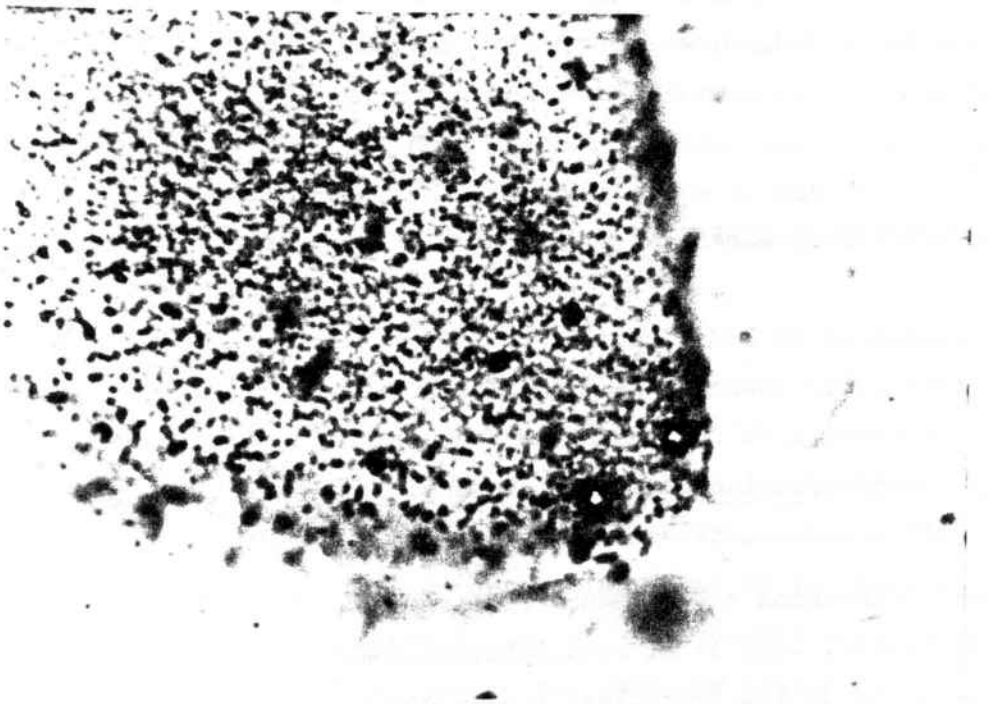


Fig. 135.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografía de una cercaria mostrando la quetotaxia de la región caudal en visión ventral. x 1120.

o pneumostoma. El hecho de que en los excrementos del caracol examinados no aparezca nunca cercaria alguna nos hace pensar que sería presumiblemente la segunda vía de salida la que tendría lugar, si bien sería necesario comprobarlo por medio de cortes histológicos que desgraciadamente no nos ha sido posible realizar hasta la fecha.

En cuanto a la cronobiología de la emisión de cercarias de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. por parte de los Gasterópodos emisores Cepaea hortensis, cabe decir que han sido efectuadas y se están efectuando en el Laboratorio una serie de experiencias cronobiológicas dentro de una línea de investigación sobre ritmos de emergencia de cercarias de Brachyláimidos (véase GRACENEA, 1980; MAS-COMA, MONTOLIU & GRACENEA, 1980; GRACENEA, MONTOLIU & MAS-COMA, 1981). Dada la gran envergadura de este campo experimental junto a que éste constituye tema de tesis para otro miembro del Departamento, nos limitaremos a reseñar aquí las conclusiones a las que se ha llegado en las experiencias realizadas hasta el momento, conclusiones que son exactamente las mismas a las que se llegó en los estudios cronobiológicos realizados con la especie de Digénido Brachylaima ruminae n. sp. cuyo ciclo biológico ha sido expuesto en el apartado anterior. Por tanto, remitimos al lector al subapartado 3.1.1.2.4.- B en el que quedaron claramente detalladas dichas conclusiones.

E) COMPORTAMIENTO EN LIBERTAD

El movimiento de las cercarias recién emitidas puede ser observado experimentalmente tanto sobre un papel de filtro embebido en agua como sobre el fondo de una cápsula de Petri con una fina película de agua natural. Sobre este sustrato húmedo, las cercarias se desplazan por movimiento de reptación, fijándose alternativamente con cada una de las ventosas.

Estos movimientos más o menos rítmicos los efectúa la cercaria tanto en un líquido fluido, como es el agua natural, como en un medio denso como la segregación mucosa de los caracoles, aunque con mayor lentitud en este último.

Las cercarias así mantenidas en una cápsula con agua natural son capaces de aguantar con vida hasta más de 24 horas en su gran mayoría. Esta capacidad

de supervivencia les confiere un mayor número de probabilidades de poder alcanzar a un caracol que vaya a actuar como segundo hospedador intermediario.

Una vez efectuada la toma de contacto de las cercarias con el segundo hospedador intermediario, cabe observar experimentalmente como las cercarias comienzan a desplazarse sobre el Gasterópodo en todas direcciones hasta llegar algunas de ellas a alcanzar, por reptación, el pneumostoma y el orificio excretor por donde penetran.

3.3.1.3.- EVOLUCION EN EL SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO

En esta segunda fase del ciclo se procede a analizar la evolución seguida por el Digénido desde el momento de la entrada de la cercaria en el caracol hasta que ésta ha alcanzado el estadío de metacercaria infestante.

3.3.1.3.1.- RECEPTIVIDAD DE LOS GASTEROPODOS

Para estudiar la viabilidad de unas y otras especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres como segundos hospedadores intermediarios de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. se ha procedido a efectuar tanto exámenes experimentales como a analizar material procedente de la Naturaleza. Las especies de Gasterópodos estudiadas son debidamente consideradas a continuación.

A) POR INFESTACION NATURAL

A partir de ejemplares de Cepaea hortensis y Euomphalia strigella, analizados por disección y recolectados en el enclave pirenaico de Estavar, se ha podido obtener datos que demuestran la viabilidad de las metacercarias de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. en ambas especies de caracoles. Los Gasterópodos estudiados con sus respectivas tasas de infestación han sido los siguientes:

- Cepaea hortensis

  Estavar, 5.VIII.1979: 4 ejemplares emisores de cercarias examinados, 2 infestados cada uno con 2 metacercarias maduras en la cavidad pericárdica (50%); 43 ejemplares no emisores examinados, 3 infestados con 1 metacercaria cada uno en la cavidad pericárdica (6,97%); 47 ejemplares examinados en total, 5 infestados con metacercarias (10,64%);

  Estavar, 9.IX.1981: 112 ejemplares no emisores examinados, 44 infestados con metacercarias maduras en la cavidad pericárdica (39,28%), oscilando el número de metacercarias por caracol entre 1 y 8 (media = 1,7);

- Euomphalia strigella

  Estavar, 5.VIII.1979: sólo se capturó 4 ejemplares que no fueron diseccionados;

  Estavar, 9.IX.1981: 24 ejemplares examinados, todos infestados con metacercarias en la cavidad pericárdica, oscilando el número de metacercarias por caracol entre 4 y 57 (media = 19).

Los resultados obtenidos muestran un nivel de parasitación por metacercarias muy distinto para las dos especies de Gasterópodos estudiadas, siendo muy superior el que presenta Euomphalia strigella. Ello nos induce a pensar en la posibilidad de que Euomphalia strigella actúe como segundo hospedador intermediario de un modo preferente, en Estavar, respecto de Cepaea hortensis que actuaría como tal secundariamente.

B) POR INFESTACION EXPERIMENTAL

En el Laboratorio se procedió a ensayar la infestación experimental de ejemplares de Cepaea hortensis mediante cercarias emitidas por otros individuos emisores de la misma especie de Pulmonado. El ensayo se llevó a cabo se-

gún la técnica de infestación detallada ya con anterioridad en el apartado 1. 2.4.1. En este caso concreto, se dispuso de 24 cristalizadores conteniendo cada uno de ellos 1 ejemplar emisor y 5 ejemplares no emisores a los que se les dejó en contacto durante 5 días seguidos.

Se procedió, pues, en resumen, al examen de infestación de un total de 120 ejemplares de Cepaea hortensis. La disección de estos ejemplares ensayados tuvo lugar transcurrido 1 mes desde el momento de la infestación, debiéndose señalar que durante este período de tiempo murieron 8 ejemplares ensayados, reduciéndose pues nuestro material de experimentación a 112 caracoles. Los resultados obtenidos en la disección de estos 112 ejemplares son los siguientes:

- 45 ejemplares presentaban a nivel de cavidad pericárdica unos acúmulos constituidos más o menos por 10-20 cercarias por norma general, siendo estas cercarias muy pequeñas (no habían experimentado crecimiento alguno), rojizas, muertas y envueltas en una especie de moco; a añadir aquí que 21 de estos 45 ejemplares albergaban en la cavidad pericárdica metacercarias maduras provenientes de infestaciones naturales, distinguibles por su gran tamaño;
- los 67 ejemplares restantes no presentaban en la cavidad pericárdica ninguna metacercaria o cercaria de infestación experimental; digamos también que 23 de estos 67 individuos iban parasitados con metacercarias maduras provenientes de infestación natural.

Es evidente que este estudio de infestación experimental llevado a cabo en el Laboratorio con individuos de la especie Cepaea hortensis no fué en modo alguno favorable. Sin embargo, ello no viene a suponer el que quepa concluir en la no receptividad de esta especie de caracol y su no actuación como segundo hospedador intermediario en el ciclo de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp., puesto que los datos obtenidos a partir de ejemplares de Cepaea hortensis, procedentes de la Naturaleza y mostrando infestación por metacercarias maduras confirman la viabilidad de esta especie como segundo hospedador intermediario del Digénido en la Naturaleza.

3.3.1.3.2.- METACERCARIAS

Se pasa a considerar en esta apartado la vía o camino seguido por la cercaria tras su penetración en el segundo hospedador intermediario hasta su localización en el microhábitat definitivo dentro del mismo caracol, así como el proceso morfo-evolutivo que sufre el Digénido en el microhábitat final hasta alcanzar el estadío de metacercaria infestante.

A) VIA SEGUIDA Y LOCALIZACION

Tal y como se dijo al finalizar el análisis del comportamiento de las cercarias en libertad, una vez se ha realizado el contacto con el segundo hospedador intermediario, éstas reptan activamente por la superficie del caracol hasta alcanzar el pneumostoma. Desde allí cabe suponer que las cercarias se dirigen al orificio excretor por el que penetran para a continuación remontar el conducto renal y llegar al riñón, desde el que, mediante el conducto reno-pericárdico, acceden a la cavidad pericárdica, siendo éste el órgano que constituye su microhábitat definitivo.

El destino final de las cercarias es indudablemente la cavidad pericárdica, microhábitat en el que se encontró en el caso de Euomphalia strigella (infestación natural) metacercarias en diferentes estadíos evolutivos y en el caso de Cepaea hortensis (infestación natural) algunas metacercarias ya maduras.

En ambas especies de Gasterópodos no se encontró nunca ninguna forma larvaria a nivel del riñón, lo que indica que es un órgano no relacionado con el microhábitat de las cercarias y metacercarias de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.

Debe hacerse hincapié en el hecho de que las metacercarias en cuestión se encuentran siempre libres en el pericardium, no originando nunca formas quísticas. Es un hecho frecuente el hallar a las metacercarias, en el momento de la disección, fuertemente adheridas al músculo miocárdico mediante sus dos ventosas.

B) EVOLUCION MORFO-ANATOMICA

La evolución morfo-anatómica del Digénido a nivel de segundo hospedador intermediario desde el estadío de cercaria hasta el de metacercaria infestante no ha podido desgraciadamente ser seguida desde un punto de vista experimental, debido principalmente a dos motivos. En primer lugar debido al hecho de que no se pudiera llegar a obtener en el Laboratorio ni huevos ni crías de Cepaea hortensis y Euomphalia strigella, en otras palabras, no se pudo disponer de cepas de caracoles segundos intermediarios indemnes de infestación. En segundo lugar y debido al problema planteado por lo antes citado, no se tuvo otro remedio que intentar el ensayo de infestación con individuos de Cepaea hortensis procedentes de la Naturaleza, puesto que éstos son aquellos que precisamente presentan un menor porcentaje de infestación natural por metacercarias, facilitándose con ello la distinción entre las metacercarias de posible procedencia experimental y las de procedencia natural. No se recurrió a efectuar esta ensayo con individuos de Euomphalia strigella ya que los caracoles de esta especie procedentes de la Naturaleza muestran unos porcentajes de infestación por metacercarias de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. muy elevados, incluyendo metacercarias desde muy poco desarrolladas, próximas morfo-anatómicamente a las cercarias, hasta metacercarias grandes, maduras y bien desarrolladas, dificultándose con ello, por no decir en realidad imposibilitándose, la distinción en este caso entre las metacercarias de procedencia experimental y las de procedencia natural.

En este único ensayo de infestación de individuos de Cepaea hortensis mediante cercarias de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. emitidas por otros individuos de la misma especie de Pulmonado no se obtuvo desgraciadamente éxito alguno. Ante este hecho no nos queda otro remedio que analizar la evolución morfo-anatómica a nivel de segundo hospedador intermediario exclusivamente a base de materiales obtenidos en la Naturaleza. En este sentido, hemos tenido la suerte de hallar en los relativamente numerosos ejemplares de Euomphalia strigella analizados un número suficientemente elevado de metacercarias, hallándose éstas además en diversos estadíos de evolución morfo-anatómica, tal y como hemos dicho antes. Ello nos ha permitido deducir la evolución morfo-anatómica que nos interesa, si bien desgraciadamente como es lógico, no nos es posible analizar la cuestión desde un punto de vista crono-

lógico estricto, esto es, disponiendo de las edades exactas de las metacercarias a partir del momento de la infestación. En el caso de Cepaea hortensis no nos es posible efectuar análisis semejante, por cuanto el número de metacercarias halladas es, a pesar del gran número de caracoles diseccionados, muy reducido, mostrando dichas metacercarias además siempre un estadío de desarrollo muy adelantado.

Para analizar la cuestión de la evolución morfo-anatómica de la metacercaria en ejemplares de Euomphalia strigella infestados en la Naturaleza, hemos optado por distinguir arbitrariamente tres grupos de acuerdo con las dimensiones de las metacercarias (véase Tabla 20).

En un primer grupo, que abarca metacercarias de unas dimensiones que oscilan entre 260 y 499 μ, cabe distinguir como cambios morfo-anatómicos más evidentes, a partir del estadío de cercaria, por un lado el alargamiento de los dos ciegos intestinales, los cuales se alargan inicialmente pasando sus extremos a mostrarse como post-acetabulaes y alcanzando ulteriormente el nivel del primordio genital, ya en las proximidades de la región terminal del verme. Dentro de este primer grupo cabe señalar el hecho de que con frecuencia aparecen metacercarias mostrando unos ciegos intestinales exageradamente dilatados y rellenos de material alimenticio. En segundo lugar, se puede observar la evolución del primordio genital, el cual comienza a estructurarse y en algunos casos ya es posible distinguir qué partes del primordio habrán de configurar en un futuro las tres gónadas. Como característica general de este primer grupo de metacercarias, cabe sañalar que la mayoría de ellas, por no decir todas, ostentan aún la cola en muñón propia del estadío de cercaria.

En un segundo grupo de metacercarias, comprendiendo individuos que oscilan entre 500 y 799 μ de longitud, se observa ya una configuración definitiva de los ciegos intestinales, tal y como se observará más adelante en el estadío adulto. Asimismo, en las metacercarias de este grupo es posible apreciar ya en todas una configuración bien clara de algunos de los órganos genitales, pudiéndose distinguir siempre bien contrastados y separados los dos testículos, el ovario, el ootipo y la bolsa del cirro, apareciendo entonces bien visible el atrio genital. El útero sólo es detectable a nivel de las metacercarias más desarrolladas dentro de este grupo, mostrando entonces la configura-

ción típica que caracteriza al Digénido adulto, si bien, como es lógico, mucho más simplificado, esto es, sin mostrar casi bucles uterinos. Hay que resaltar aquí un hecho importante de cara a la sistemática de la familia Brachylaimidae, y es precisamente el hecho de que el conducto uterino, incluso en sus momentos más precoces, alcanza sus niveles más extremos de manera idéntica como los mostrará en el estadío adulto, esto es, ascendiendo bilateralmente por entre acetábulo y margen corporal hasta un nivel claramente preacetabular. Como última característica de estas metacercarias encuadradas en el segundo grupo podemos reseñar la prácticamente total ausencia del muñón caudal típico de la cercaria y presente todavía en los individuos del grupo anterior.

En un tercer y último grupo, que abarca las metacercarias de mayores dimensiones, de unas 800 a 1.110 µ de longitud, cabe observar ya la configuración final de todas las estructuras, distinguiéndose perfectamente todos y cada uno de los órganos y partes de todos los aparatos, exceptuando evidentemente el aparato excretor, que si bien debe alcanzar en este nivel la mayor complejidad como metacercaria, queda casi totalmente enmascarado, indiscernible bajo la opacidad del cuerpo del Digénido. El único cambio sustancial apreciable a nivel de este tercer grupo es precisamente la aparición y configuración de las glándulas vitelógenas cuyos folículos llegan alacanzar la extensión típica que habrá de mostrar a nivel de adulto. Como mera curiosidad cabe añadir aquí el hecho de que incluso en este tercer grupo de las metacercarias más desarrolladas, es posible encontrar a veces algún ejemplar en el que el muñón caudal cercariano o todavía no se ha desprendido o bien se halla en vías de desprendimiento. En este tercer y último grupo hemos podido encontrar algún que otro ejemplar mostrando algunas anormalidades, como es el caso de algún individuo en el que los conductos del aparato excretor se hallaban desmesuradamente hinchados o el caso de algún otro ejemplar en el que los ciegos mostraban unas paredes muy irregulares, mostrando unos contornos atípicos muy ondulados.

La evolución morfométrica de las metacercarias halladas en la cavidad pericárdica de ejemplares de Euomphalia strigella naturalmente infestados, de acuerdo con los tres grupos aquí analizados, es debidamente detallada en la Tabla 20. En la Tabla 21 se expone las dimensiones mostradas por las metacercarias halladas, en la Naturaleza, en ejemplares de Cepaea hortensis.

	GRUPO I n=43			GRUPO II n=94			GRUPO III n=30		
	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	268-469	423	64,3	507-790	633	89,6	797-1126	920	99,8
Anch. máx.	142-290	208	32,6	182-417	291	54,3	298-611	478	85,2
Vent. oral	82-150/60-120	122/97	17,7/12,6	116-228/93-210	165/142	24,8/24,8	172-298/157-283	240/221	34,4/33,5
Acetábulo	86-153/82-133	119/109	18,8/14,6	108-251/97-242	161/150	30,9/28,3	161-335/157-328	265/249	45,3/43,6
Rel. VO/VV	0,62-1,19	0,91	0,14	0,69-1,28	0,98	0,11	0,67-1,31	0,81	0,13
Faringe	33-62/43-75	51/60	6,8/7,6	46-82/56-118	60/75	8,1/11,5	63-112/71-135	82/99	12,2/14
Test. I	22-41/18-26	27/22	4,4/2,1	22-95/20-62	42/34	14,7/10	43-144/33-110	94/73	24,6/18,8
Test. II	20-33/18-26	27/21	3,1/2,2	24-86/15-54	41/30	12,2/7,6	37-140/18-93	87/53	23,6/16,4
Ovario	18-30/15-24	24/20	2,7/2,5	22-71/15-45	34/25	10,5/6,2	30-120/20-71	71/51	19,2/13,4
Dist. VO-VV	26-112	80	19,5	71-281	135	41,4	93-313	149	49,1
Dist. VV-TI	9-52	29	13,7	0-63	27	15,3	3-33	15	8,1

Tabla 20.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: dimensiones en µ de metacercarias halladas en la cavidad pericárdica de ejemplares de Euomphalia strigella procedentes del enclave de Estavar (La Cerdaña, Pirineo Oriental).

	n=32		
	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	738-1237	959	121
Anch. máx.	343-604	452	63,1
Vent. oral	172-303/157-298	235/225	34,7/33,1
Acetábulo	168-328/163-313	246/234	42,4/40,6
Rel. VO/VV	0,77-1,10	0,88	0,17
Faringe	60-97/77-122	79/99	9,2/11,2
Test. I	52-127/30-90	83/67	18,8/16
Test. II	48-97/30-71	71/51	13,8/10,5
Ovario	41-93/30-75	62/49	12,5/10,7
Dist. VO-VV	138-238	176	21,9
Dist. VV-TI	15-67	36	14,5

Tabla 21.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: dimensiones en μ de metacercarias halladas en la cavidad pericárdica de ejemplares de Cepaea hortensis procedentes del enclave de Estavar (La Cerdaña, Pirineo Oriental).

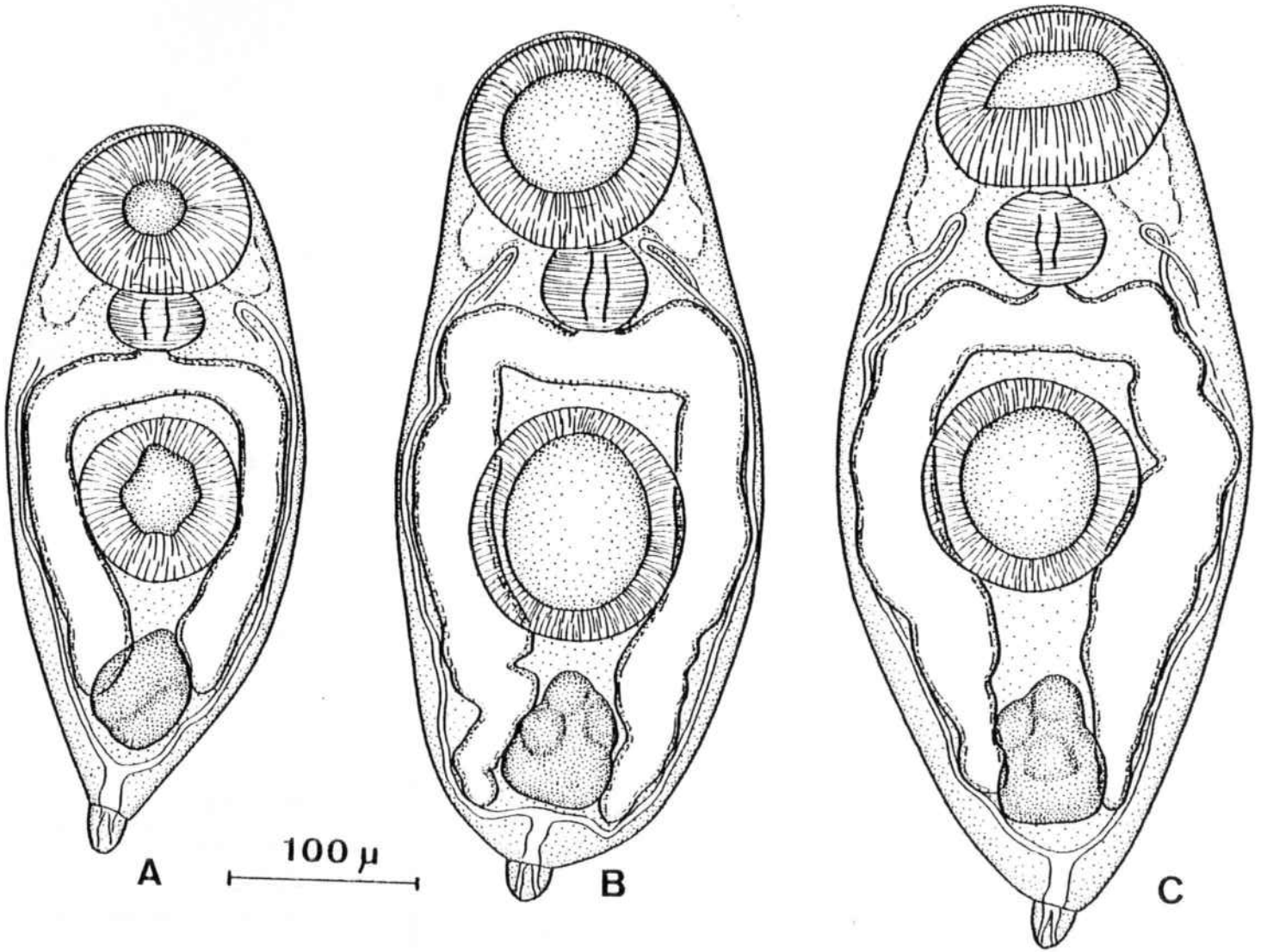


Fig. 136.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: evolución morfo-anatómica de la metacercaria en Euomphalia strigella: ejemplares inmaduros (en progresión A-C) incluidos en el texto dentro del grupo I, en visión ventral.

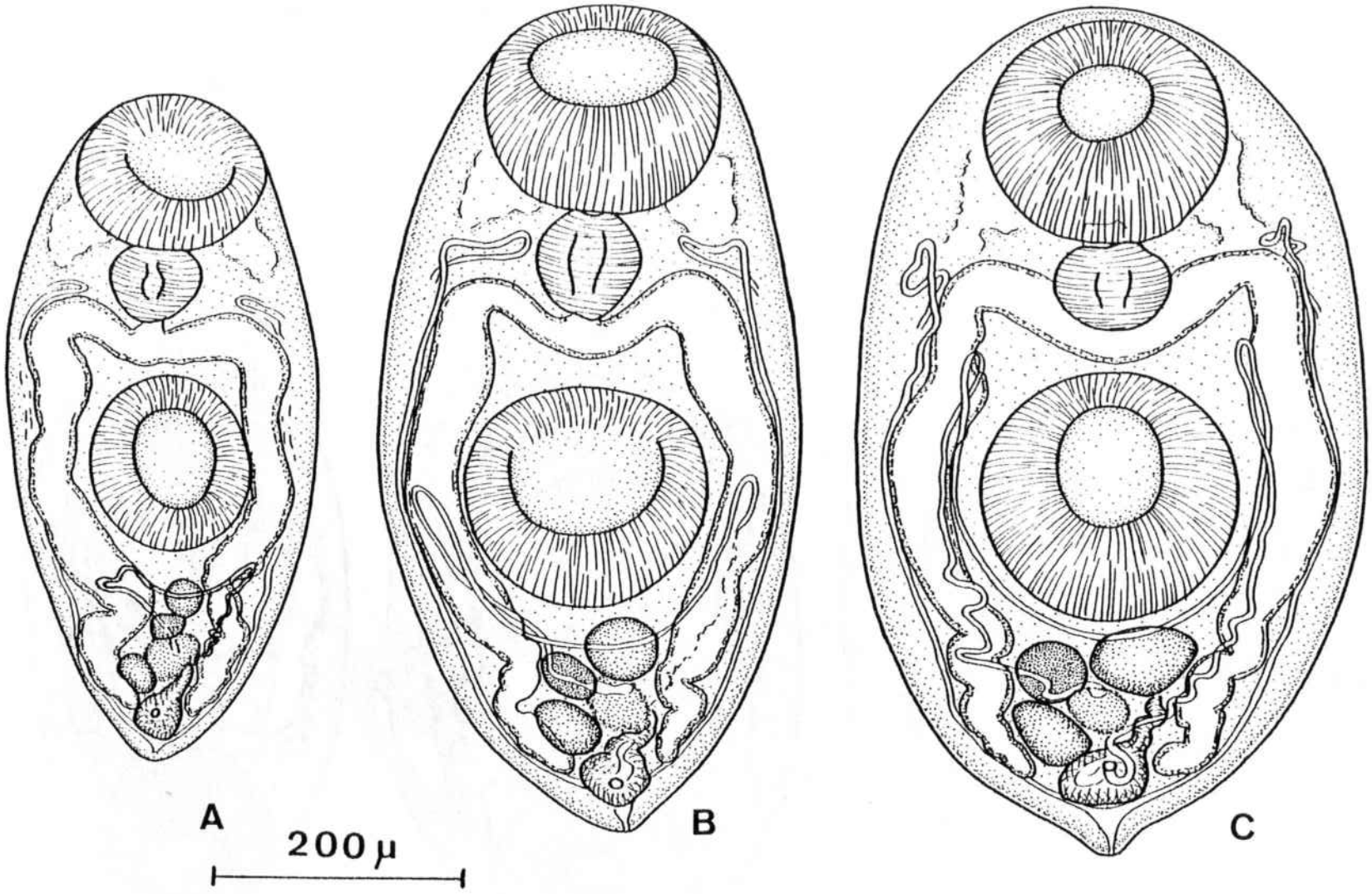


Fig. 137.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: evolución morfo-anatómica de la metacercaria en Euomphalia strigella: ejemplares de tamaño intermedio (en progresión A-C) incluidos en el texto dentro del grupo II, en visión ventral.

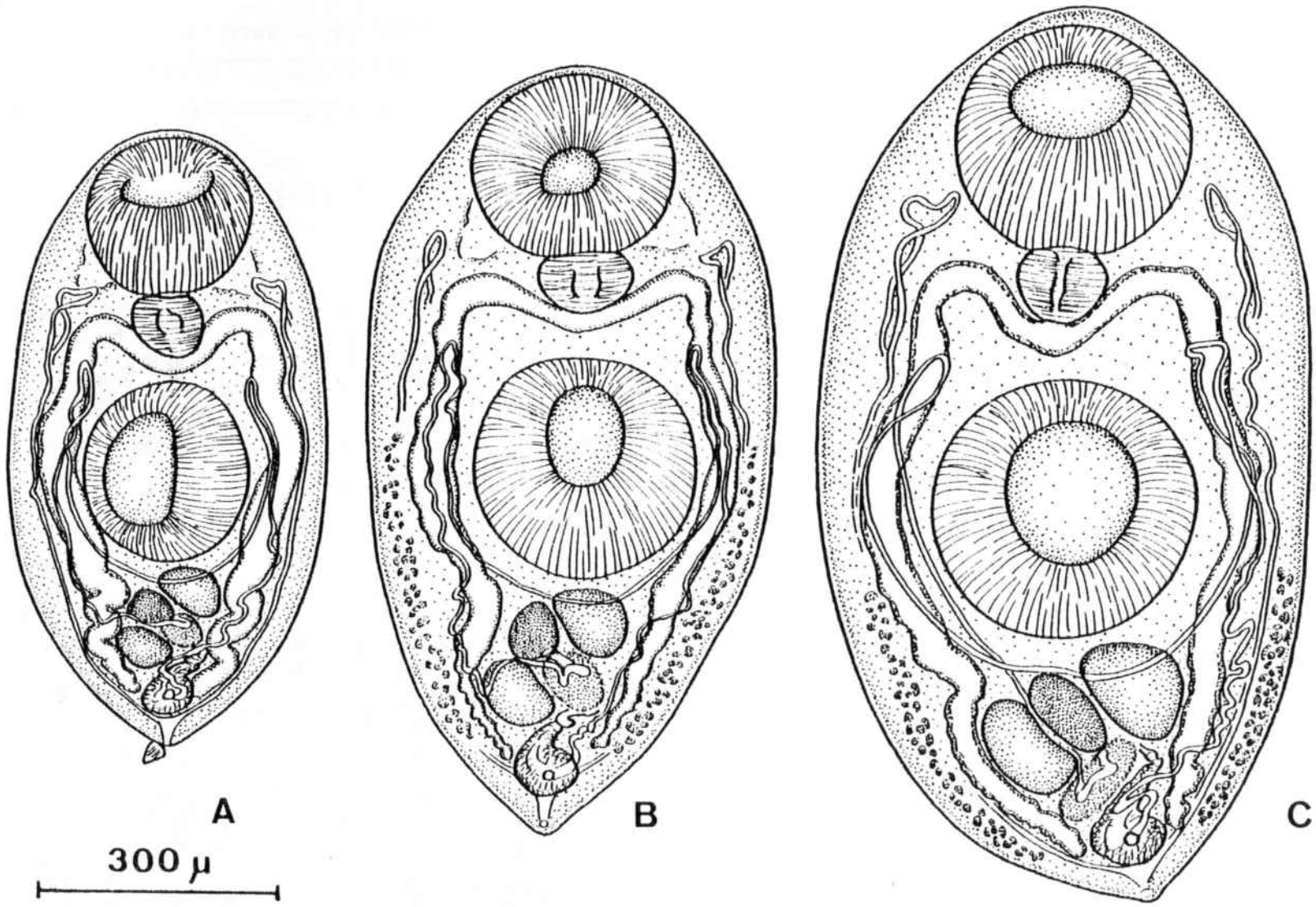


Fig. 138.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: evolución morfo-anatómica de la metacercaria en Euomphalia strigella: ejemplares maduros (en progresión A-C) incluidos en el texto dentro del grupo III, en visión ventral.

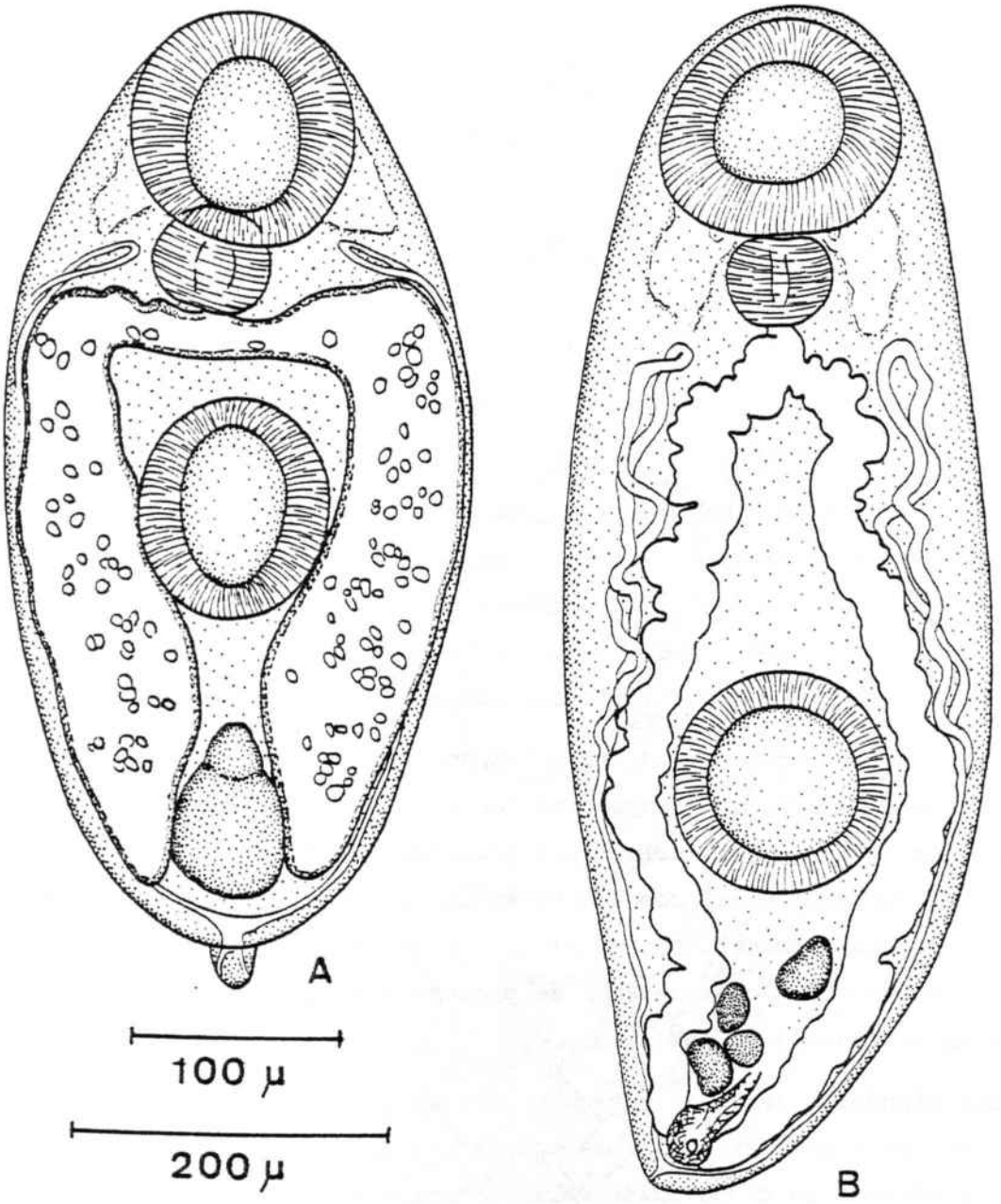


Fig. 139.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: variabilidad observada en metacercarias procedentes de Euomphalia strigella: A) ejemplar joven (grupo I en el texto) mostrando los ciegos anormalmente distendidos, en visión ventral; B) ejemplar de tamaña medio (grupo II en el texto) mostrando los ciegos con contornos anormalmente irregulares, en visión ventral.

C) MORFOLOGIA Y ANATOMIA DEL ESTADIO INFESTANTE

La morfología, anatomía y medidas de la metacercaria que en este apartado se expone han sido obtenidas a partir de formas maduras halladas en Moluscos parasitados naturalmente.

La metacercaria infestante de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. presenta la anchura máxima, en general, a nivel acetabular. Su cutícula es espesa y está desprovista de espinulaciones.

Las ventosas son circulares y están muy desarrolladas en relación a las dimensiones del cuerpo.

El sistema digestivo consta de una faringe corta, globosa y adosada a la ventosa oral, observándose a veces un corto espacio prefaríngeo. A continuación, y sin observarse esófago alguno, son apreciables dos ciegos digestivos bien desarrollados que, descendiendo paralelamente a los lados del cuerpo, llegan hasta el extremo posterior del mismo, a nivel de poro genital.

El aparato excretor es de tipo "stenostoma" al igual que en la cercaria. En la metacercaria se puede apreciar con claridad el tramo ascendente y descendente de los dos tubos colectores principales, donde puede verse batir a los cilios vibrátiles así como la vesícula excretora en forma de Y y el poro excretor que es terminal. Las células flamígeras son difíciles de observar y contar, aunque sí se observa que se presentan en un número mucho más elevado que en el caso de la cercaria.

Las glándulas sexuales están completamente diferenciadas en este estadío de metacercaria infestante. Estas ocupan una posición post-acetabular, intracecal, y ofrecen la disposición característica de los representantes de la familia Brachylaimidae, esto es, el ovario está situado entre los dos testículos, disponiéndose en general en un triángulo más o menos acentuado, hallándose en general la gónada femenina desplazada hacia el lado derecho del verme. Los testículos son ovales y algo mayores que el ovario que es esférico. Esta diferencia de tamaño que presentan los testículos respecto al ovario no es tan marcada, sin embargo, como la que aparece a nivel de adulto. Las glándulas vitelógenas están poco diferenciadas en el caso de la metacercaria pero es posible discernir su extensión según dos campos latero-posteriores

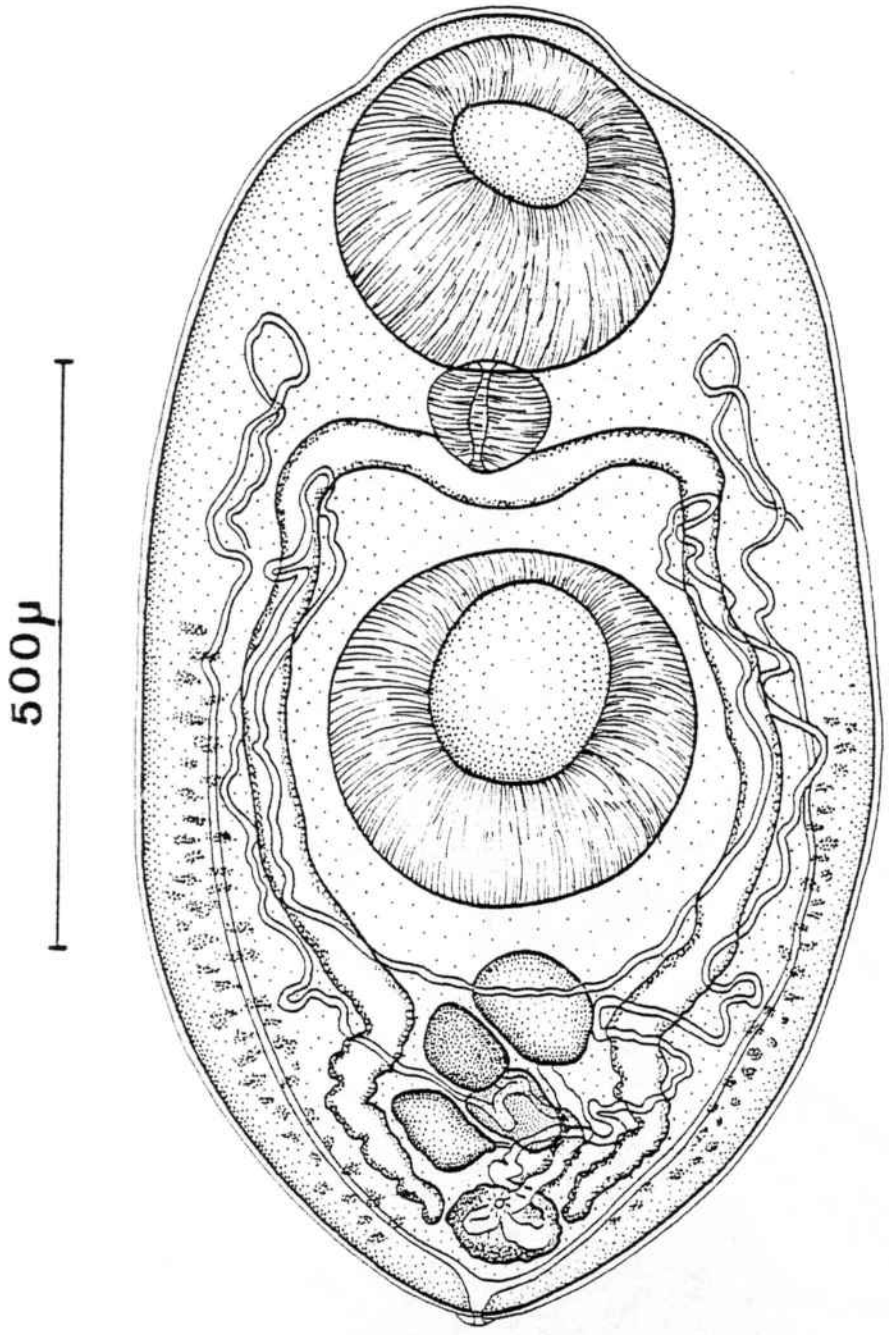


Fig. 140.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: morfología general de una metacercaria infestante procedente de Cepaea hortensis, en visión ventral.

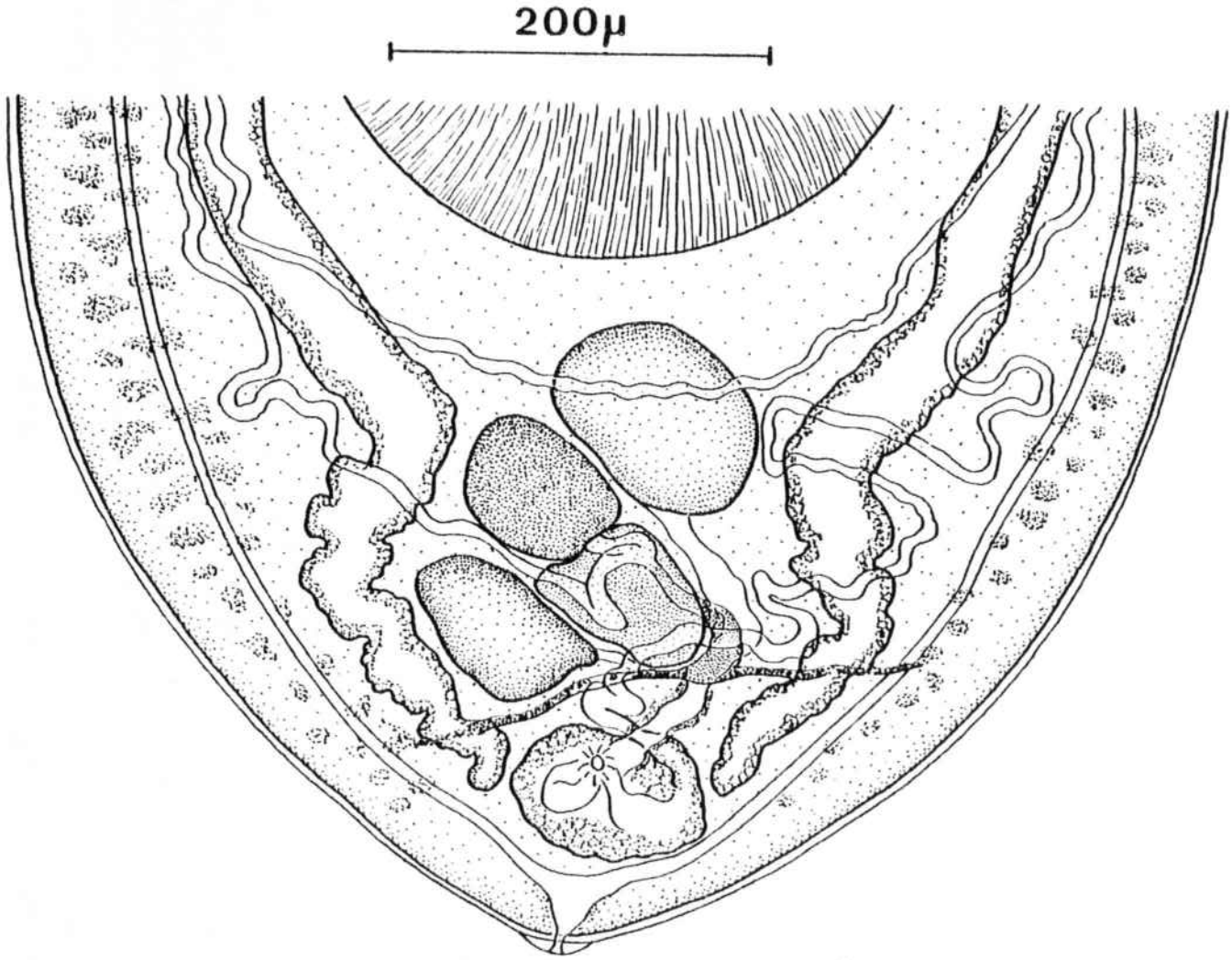


Fig. 141.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: detalle de la morfología general de la región posterior de la metacercaria infestante de la figura anterior, en visión ventral.

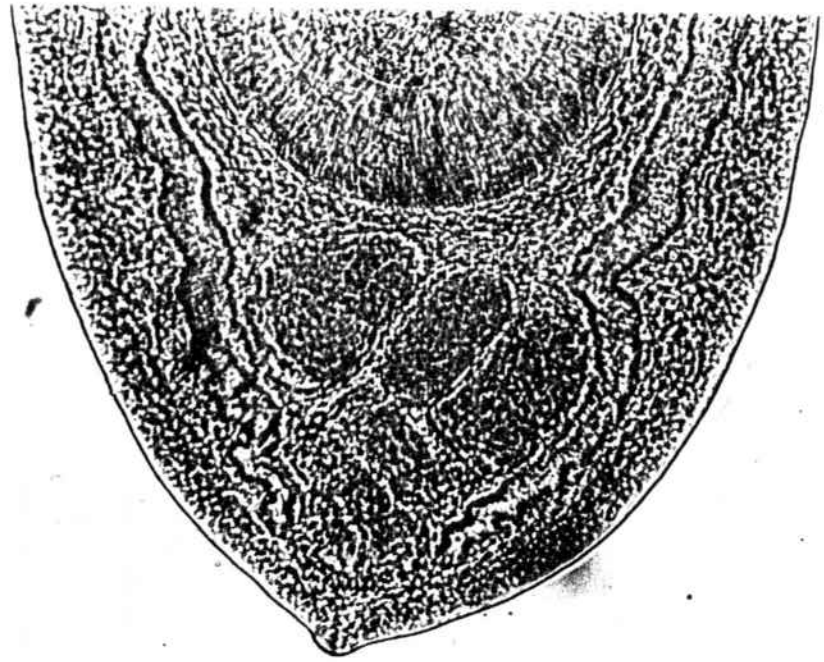


Fig. 142, 143.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografías de una metacercaria infestante procedente de Euomphalia strigella (Estavar) mostrando respectivamente una visión general y un detalle de la región posterior de la misma. x 80 y x 162 respectivamente.

desarrollados entre el nivel del poro genital y el acetabular medio. El poro genital se abre ventralmente en la distancia media entre el testículo posterior y el extremo posterior del verme.

Nos es imposible, debido a los hechos ya anteriormente comentados, el poder decir cual es el tiempo necesario requerido por la metacercaria de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. para alcanzar el estadío infestante. En otras palabaras, no nos es posible concretar la edad que han de tener las metacercarias para llegar a este punto. La duración de este período de tiempo que ha de transcurrir para que la metacercaria pase a ser infestante debe hallarse claramente relacionada, como ya se ha demostrado experimentalmente en otros Brachyláimidos, con la temperatura ambiental, precisándose en general para llegar al estadío infestante un tiempo tanto menor cuanto más elevada es la temperatura, siempre que permanezca evidentemente dentro de los márgenes adecuados para la especie de Gasterópodo en cuestión. Sin embargo, y a pesar de no poder decir la edad que deben tener las metacercarias para ser infestantes, sí que morfo-anatómicamente podemos distinguir a partir de que momento lo son. Este momento vendrá determinado muy probablemente por el punto en el que todas las estructuras sexuales se hallen perfectamente configuradas, y en nuestro caso, por tanto, posiblemente ya incluso a partir de dimensiones encuadrables dentro del segundo de los grupos anteriormente distinguidos.

En cuanto a las dimensiones de las metacercarias infestantes cabe dirigirse a la Tabla 20, y concretamente al segundo y tercer grupos de metacercarias distinguidos en Euomphalia strigella, así como a las medidas de las metacercarias halladas en Cepaea hortensis y especificadas en la Tabla 21.

D) QUETOTAXIA

En el presente estudio se ha intentado efectuar inpregnaciones con Nitrato de Plata de metacercarias en distintos niveles evolutivos con el propósito de dilucidar la ausencia o presencia, y en este caso su número y distribución, de las papilas sensoriales a nivel de metacercaria. Como ya apuntamos en el apartado análogo correspondiente al Digénido Brachylaima ruminae

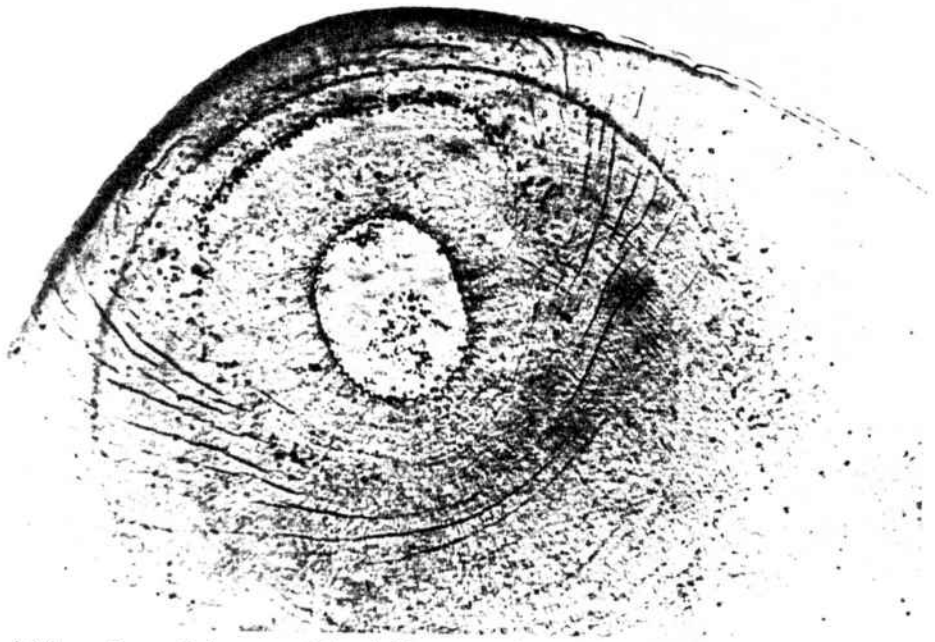


Fig. 144.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografía de una metacercaria mostrando la quetotaxia de la región cefálica en visión ventral. x 315.

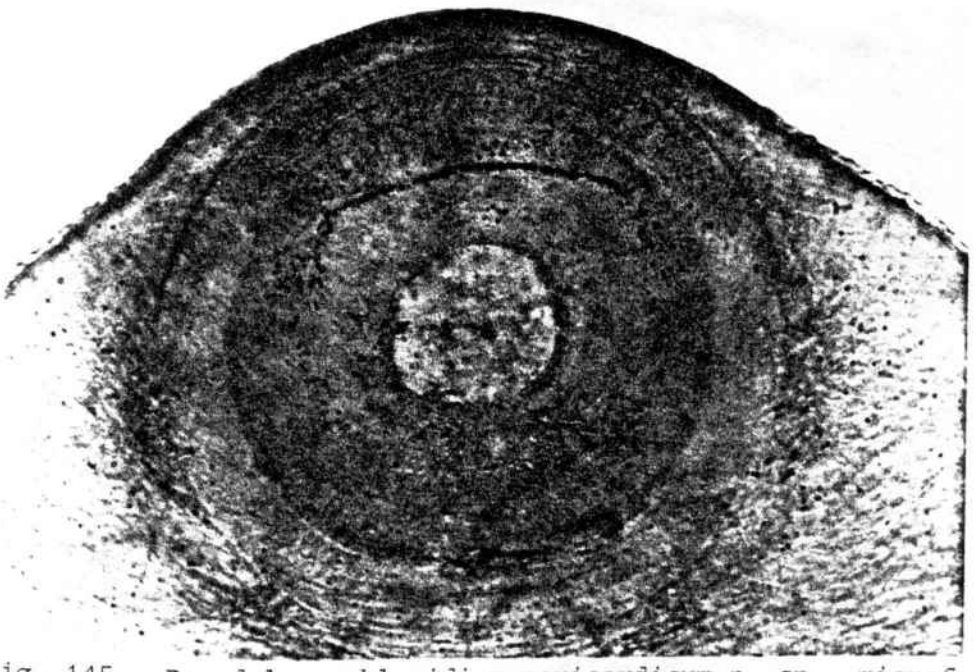


Fig. 145.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografía de otra metacercaria mostrando la quetotaxia de la región cefálica en visión ventral. x 315.

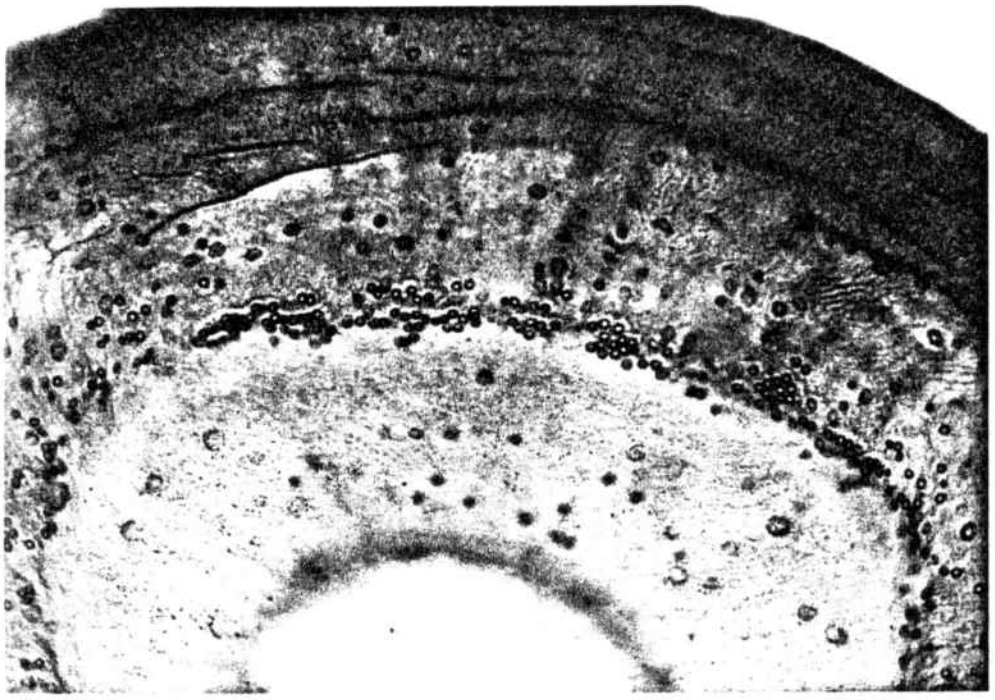


Fig. 146.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografía de una metacercaria mostrando la quetotaxia de la región cefálica en visión ventral. x 530.

Fig. 147.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografía de otra metacercaria mostrando la quetotaxia de la región cefálica en visión ventral. x 428.

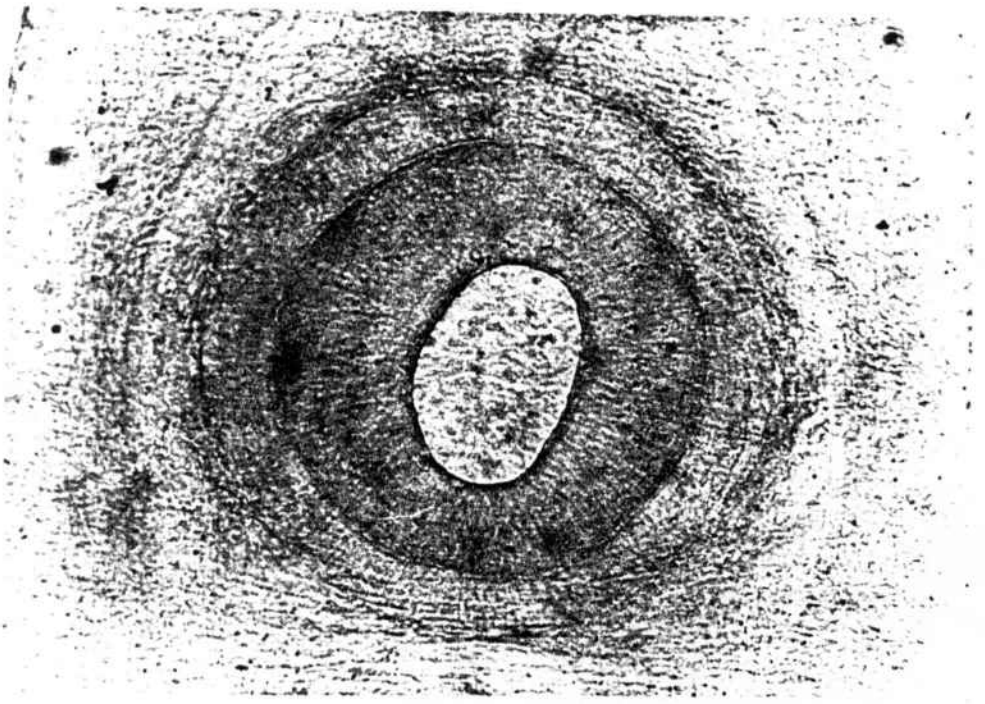


Fig. 148.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografía de una metacercaria mostrando la quetotaxia de la región acetabular en visión ventral. x 315.

Fig. 149.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografía de otra metacercaria mostrando la quetotaxia de la región acetabular en visión ventral. x 530.

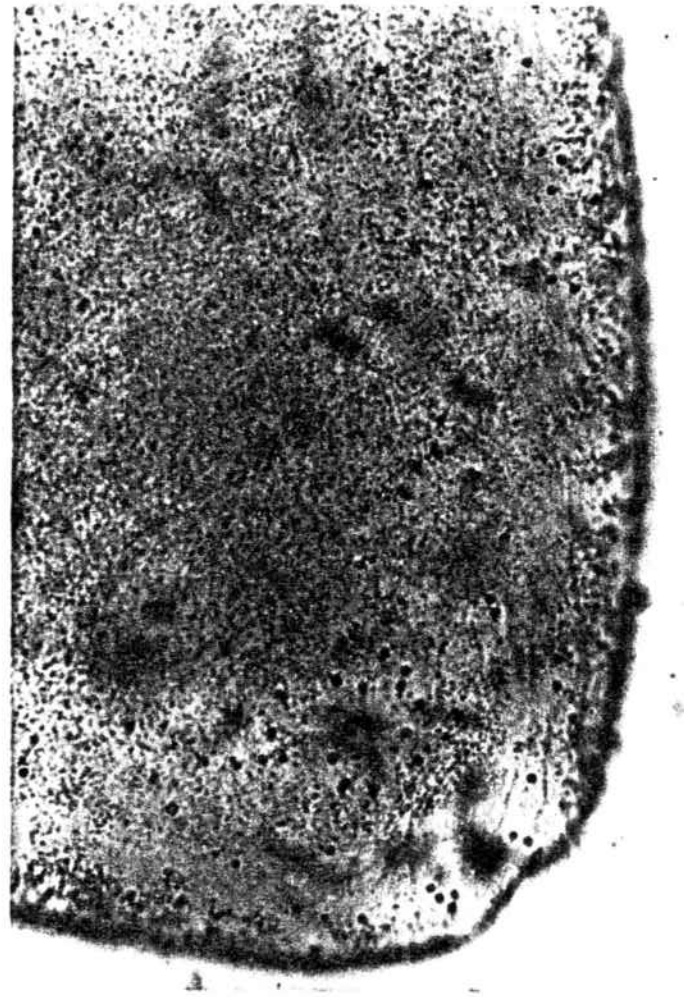


Fig. 150, 151.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografías de una misma metacercaria mostrando respectivamente las quetotaxias de las regiones corporal-lateral y caudal en visión ventral. x 428.

n. sp., sólamente hasta la fecha se había efectuado impregnaciones en metacercarias en un único caso (BAYSSADE-DUFOUR & BOURGAT, 1975). La disposición en este caso de un elevado número de metacercarias nos ha permitido obtener numerosas preparaciones que nos demuestran la existencia de sensores en la metacercaria de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. Cabe observar, además, que el número de papilas se incrementa y su distribución se hace cada vez más compleja a medida que la metacercaria es más madura.

Nos encontramos, desgraciadamente, ante una quetotaxia a nivel de metacercaria demasiado compleja para que nosotros podamos llegar a dilucidar su formulación, hecho para el cual tendrá que recurrirse a estudios futuros. Sería, pues, interesante averiguar también si las papilas sensoriales de la cercaria desaparecen a nivel de metacercaria, siendo todas las de esta última de nuevo origen, o si por el contrario se mantienen junto a las de nueva aparición. Si bien nuestras preparaciones parecen evidenciar un incremento del número y complejidad de las papilas paralelo al desarrollo de la metacercaria queda por dilucidar y analizar la evolución de la quetotaxia metacercariana. Resta por ver, asimismo, como ya se dijo anteriormente, la utilidad sistemática que podría alcanzar la quetotaxia metacercariana.

A pesar de todo lo antedicho lo que sí que podemos es mostrar el aspecto que ofrece la quetotaxia de la metacercaria de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. a través de las varias microfotografías de las figuras adjuntas.

3.3.1.4.- EVOLUCION EN EL HOSPEDADOR DEFINITIVO

En esta última fase del ciclo se considerará la evolución seguida por el Trematodo en cuestión desde el momento de la infestación del hospedador definitivo con la metacercaria por ingestión de un Gasterópodo segundo hospedador intermediario hasta la consecución del estadío adulto grávido en el microhábitat final dentro del hospedador definitivo.

El estudio del parasitismo de los Micromamíferos por adultos de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. ha sido efectuado tanto con material obtenido directamente de la Naturaleza como experimentalmente en el Laboratorio.

3.3.1.4.1.- RECEPTIVIDAD DE LOS HOSPEDADORES DEFINITIVOS

Los ensayos experimentales efectuados, así como los estudios realizados con material recolectado de la Naturaleza, demuestran la gran especificidad que presentan los adultos de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. para con especies de Sorícidos, habiéndose detectado sólamente en éstos.

Las especies de Micromamíferos parasitados naturalmente y las infestadas experimentalmente en el Laboratorio, así como los resultados obtenidos en su examen, son debidamente considerados a continuación.

A) POR INFESTACION NATURAL

En la Naturaleza, la comprobación de parasitación por adultos de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. se ha llevado a cabo por disección de los animales capturados. Las zonas prospectadas fueron las del Ripollés, Montseny, Montañas de Prades, Valle de Arán y La Cerdaña.

Las especies estudiadas con sus respectivas tasas de infestación han sido las siguientes:

- Sorex araneus: 44 ejemplares examinados en total (2 procedentes de Son del Pi, 1 de Torre de Capdella, 3 de La Molina y 38 de Queralbs), sólo 7 ejemplares, todos ellos procedentes de Queralbs, infestados con adultos a nivel intestinal (15,9%);

- Sorex minutus: 30 ejemplares examinados en total (2 procedentes de Arrós, 2 de Son del Pi, 1 de Torre de Capdella, 1 de La Molina, 19 de Queralbs y 5 de Viladrau), sólo 3 ejemplares, todos ellos procedentes de Queralbs, infestados con adultos a nivel intestinal (10%);

- Neomys fodiens: 17 ejemplares examinados en total (9 procedentes de Arrós, 2 de La Molina y 6 de Queralbs), sólo 1 ejemplar, procedente de Queralbs, infestado con adultos

a nivel intestinal (5,9 %);

- Crocidura russula: 33 ejemplares examinados en total (4 procedentes de La Nou, 1 de Torre de Capdella, 1 de Oliana, 1 de Queralbs, 1 de Torelló, 1 de Viladrau, 2 de Rio Tordera, 4 de Aiguafreda, 7 de Tona, 3 de Breda y 8 de Prades), sólo 1 ejemplar, procedente de Viladrau, infestado con adultos a nivel intestinal (3,0%).

El número de parásitos adultos detectados por animal parasitado ha sido generalmente bastante bajo, oscilando entre 1 y 3.

B) POR INFESTACION EXPERIMENTAL

En el Laboratorio se procedió a ensayar la infestación experimental de ejemplares de Mus musculus, procedentes de una cepa salvaje mantenida en el Laboratorio, mediante metacercarias infestantes de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. obtenidas por disección de algunos ejemplares de Euomphalia strigella infestados naturalmente. Se infestó, mediante sonda gástrica a nivel estomacal, un lote de 6 ratones, 3 machos y 3 hembras, con un total de 79 metacercarias. Estos fueron dispuestos por parejas con la intención de abrir a cada par de ratones tras diferentes tiempos transcurridos a partir del momento de la infestación.

Transcurridas 12 horas, se diseccionó un primer par de ratones, en el que el macho había sido intubado con 12 metacercarias y la hembra con 14 metacercarias, no hallándose en todo el digestivo ningún ejemplar adulto.

Otro par de de ratones que había sido intubado, el macho con 12 metacercarias y la hembra con 14 metacercarias, fué diseccionado transcurridas 24 horas a partir de la infestación, no mostrando en el digestivo ningún ejemplar adulto.

Los dos últimos ratones intubados fueron diseccionados a las 36 horas después de la infestación. El macho había sido intubado con 12 metacercarias y la hembra con 15 metacercarias. Al igual que en los casos anteriores no se

encontró ningún ejemplar adulto en todo el digestivo de ambos ratones.

Estos resultados obtenidos, aunque negativos, no hacen sino remarcar la gran especificidad que presenta el adulto de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. para con especies de Micromamíferos Insectívoros Sorícidos.

3.3.1.4.2.- ADULTOS

Se pasa a considerar en este apartado la vía de entrada y la migración del Digénido hasta alcanzar el microhábitat definitivo dentro del hospedador definitivo, así como la morfología y anatomía del adulto.

A) MIGRACION Y MICROHABITAT FINAL

La penetración de las metacercarias en el hospedador definitivo se efectúa de modo pasivo por vía oral. En la Naturaleza ello tiene lugar por ingestión de los caracoles segundos hospedadores intermediarios albergantes de metacercarias maduras. En el Laboratorio se ha suministrado las metacercarias directamente mediante sonda gástrica. En animales infestados naturalmente se detecta la presencia de adultos grávidos a nivel intestinal, si bien hay que señalar aquí que las musarañas carecen de intestino ciego, haciéndose con ello muy difícil la distinción a simple vista entre intestino delgado e intestino grueso. De todos modos, nuestros estudios parecen indicar en el sentido de una preferencia del adulto por la parte posterior del tracto intestinal, donde se instalaría tras una corta migración de la metacercaria a través del estómago e intestino delgado.

B) MORFOLOGIA Y ANATOMIA DEL ADULTO

La siguiente descripción morfológica y anatómica del adulto de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. está basada en ejemplares fijados y montados in toto, tanto los que han sido fijados con Bouin entre portaobjetos y cubreobjetos in vivo como los que han sufrido una refijación.

Los especímenes analizados proceden de todas las especies de Sorícidos anteriormente citadas así como de áreas geográficas distintas dentro de la región catalana (Pirineo Oriental: Valle de Ribes; Montseny: Viladrau; Montañas de Prades: Capafons).

a) Cuerpo

La forma del Digénido puede variar ligeramente, si bien de modo no significativo, según los hospedadores, aunque en general podemos decir que presenta un aspecto foliáceo. Suele presentar típicamente la anchura máxima a nivel medio o post-ecuatorial del cuerpo y, además, un pequeño saliente posterior precisamente donde aparece el poro excretor.

La cutícula es enormemente lisa, esto es, no presenta ningún tipo de espinulación.

b) Ventosas

Las ventosas son muy grandes en relación con las dimensiones corporales. La ventosa oral, localizada en posición subterminal-ventral, es muy musculosa y siempre de menor tamaño que la ventosa ventral o acetábulo. Cabe distinguir, en general, una especie de protuberancia corporal en el extremo anterior del verme, precisamente por delante de la ventosa oral.

El acetábulo o ventosa ventral se halla situado a un nivel ecuatorial del cuerpo, separada por una corta distancia, en general, de la ventosa oral. Sus dimensiones, relativamente enormes con respecto al cuerpo, son siempre mayores que las de la ventosa oral, y muestra, como esta última, un aspecto muy musculoso.

c) Aparato excretor

El sistema excretor es de tipo "stenostoma" y se hace difícilmente visi-

ble a nivel de adulto en el que sólo cabe observar su estructura a grandes rasgos apreciándose los dos canales colectores principales laterales que se reunen en una vesícula excretora posterior, corta, y que desemboca en la parte terminal del cuerpo en un poro excretor final.

d) Aparato digestivo

El aparato digestivo está constituido por una faringe esférica, relativamente grande, y siempre muy visible, sin que quepa observar la existencia de espacio prefaríngeo alguno. Esta faringe da lugar directamente al nacimiento de dos ciegos intestinales, es decir, sin que haya esófago. Ambos ciegos intestinales son más o menos anchos, extendiéndose más o menos paralelamente a las paredes laterales del cuerpo hasta alcanzar la región final del Digénido, si bien no llegando nunca hasta el extremo terminal. La trayectoria de estos ciegos se mantiene siempre, o en general, interior con respecto a la distribución de las glándulas vitelógenas.

e) Aparato genital masculino

Los dos testículos suelen presentar una forma variable que oscila desde la esferidad hasta formas más o menos irregulares, si bien nunca lobulados. Dicha variabilidad, a nuestro entender, no es en absoluto significativa, sino que constituye una característica propia del Digénido e independiente del hospedador. Ambos testículos se encuentran a un nivel post-acetabular y en la disposición típica que presentan todos los Brachyláimidos, uno de ellos anterior al ovario (testículo I) y el otro posterior al mismo (testículo II), mostrándose siempre intracecales. En general cabe observar que el primer testículo es de ligeramente mayores dimensiones que el segundo.

De los dos testículos salen los respectivos conductos deferentes que van a unirse para converger en una bosa del cirro bien visible que contiene un cirro inerme y que desemboca en una atrio genital post-testicular, subterminal-ventral. Este poro genital es siempre bien visible.

f) Aparato genital femenino

El ovario es de tendencia redondeada y se sitúa entre ambos testículos, siempre o en general más o menos ladeado hacia la derecha del Digénido.

Las glándulas vitelógenas están compuestas por numerosos y pequeños folículos dispuestos extracecalmente a ambos lados laterales del cuerpo. Su extensión va desde el nivel anterior-medio del acetábulo hasta la parte posterior del cuerpo próxima a la localización del poro genital.

Los viteloductos parten lateralmente de la región posterior abarcada por las glándulas vitelógenas, dirigiéndose hacia la parte central del cuerpo y convergiendo en un pequeño reservorio vitelógeno situado junto al ovario.

El útero comienza a nivel del ootipo, esto es, a nivel más o menos postovárico, para luego ascender por entre ovario y testículo anterior y seguir por el lado derecho del acetábulo hasta alcanzar anteriormente un nivel más o menos preacetabular, llegando incluso a la faringe, nivel en donde invierte su sentido para descender por el mismo lado del verme hasta la zona postacetabular. El tubo uterino transcurre entonces posteriormente al acetábulo, más o menos paralelamente al borde posterior del mismo, a veces entre éste y el testículo anterior, para volver a ascender por el lado izquierdo del Digénido y seguir un trayecto simétrico, idéntico o muy similar al descrito en el lado derecho. En otras palabras, asciende por entre el borde lateral izquierdo del acetábulo y el margen lateral izquierdo del cuerpo para a nivel faríngeo, invertir el sentido y pasar a descender de nuevo hasta retornar al nivel de la región de las gónadas. En esta región posterior suele transcurrir siempre lateralmente a testículos y ovario y originar un número variable de bucles uterinos hasta llegar a desembocar en el atrio genital.

Es de destacar este curioso recorrido uterino en el que resalta, sobre todo, el hecho de que en ningún momento transcurra el tubo uterino por detrás del acetábulo, sino siempre bordeando al mismo, caso único en la familia Brachylaimidae.

En el interior del útero cabe observar un número mayor o menor de huevos según la madurez que presente el verme, siendo en general estos huevos tanto más amarillento parduzcos cuanto más próximos al atrio genital se encuentren.

Hospedador	*Sorex araneus*			*Sorex minutus*	*Neomys fodiens*	*Crocidura russula*
Enclave	Queralbs			Queralbs	Queralbs	Viladrau
	n=6			n=1	n=1	n=1
	V.E.	$\bar{x}$	s			
Longitud	924-1178	1030	83,8	1155	1681	1409
Anch. máx.	566-775	691	69,9	708	835	835
Vent. oral	268-317/216-310	302/269	17,9/33,4	316/290	328/320	385/358
Acetábulo	313-410/238-358	360/313	34,5/43	380/357	395/365	477/380
Rel. VO/VV	0,62-0,88	0,72	0,09	0,67	0,72	0,77
Faringe	90-131/104-127	106/121	14,7/8,7	112/138	131/131	135/140
Test. I	120-183/86-120	152/102	21,8/12,6	197/120	213/131	198/107
Test. II	108-135/75-123	124/104	9,3/16,9	131/108	172/150	138/123
Ovario	93-123/56-88	107/74	10/11,4	129/78	142/116	131/75
Huevos	28-32/17	29,6/17	1,7/0	25,5/16	28/17	30/15
Dist. VO-VV	18-75	47	22	78	138	363
Dist. VV-TI	-	-	-	6	13	6

Tabla 22.- *Pseudoleucochloridium pericardicum* n. sp.: cuadro comparativo de las dimensiones en μ de adultos según los distintos hospedadores detectados en la región catalana.

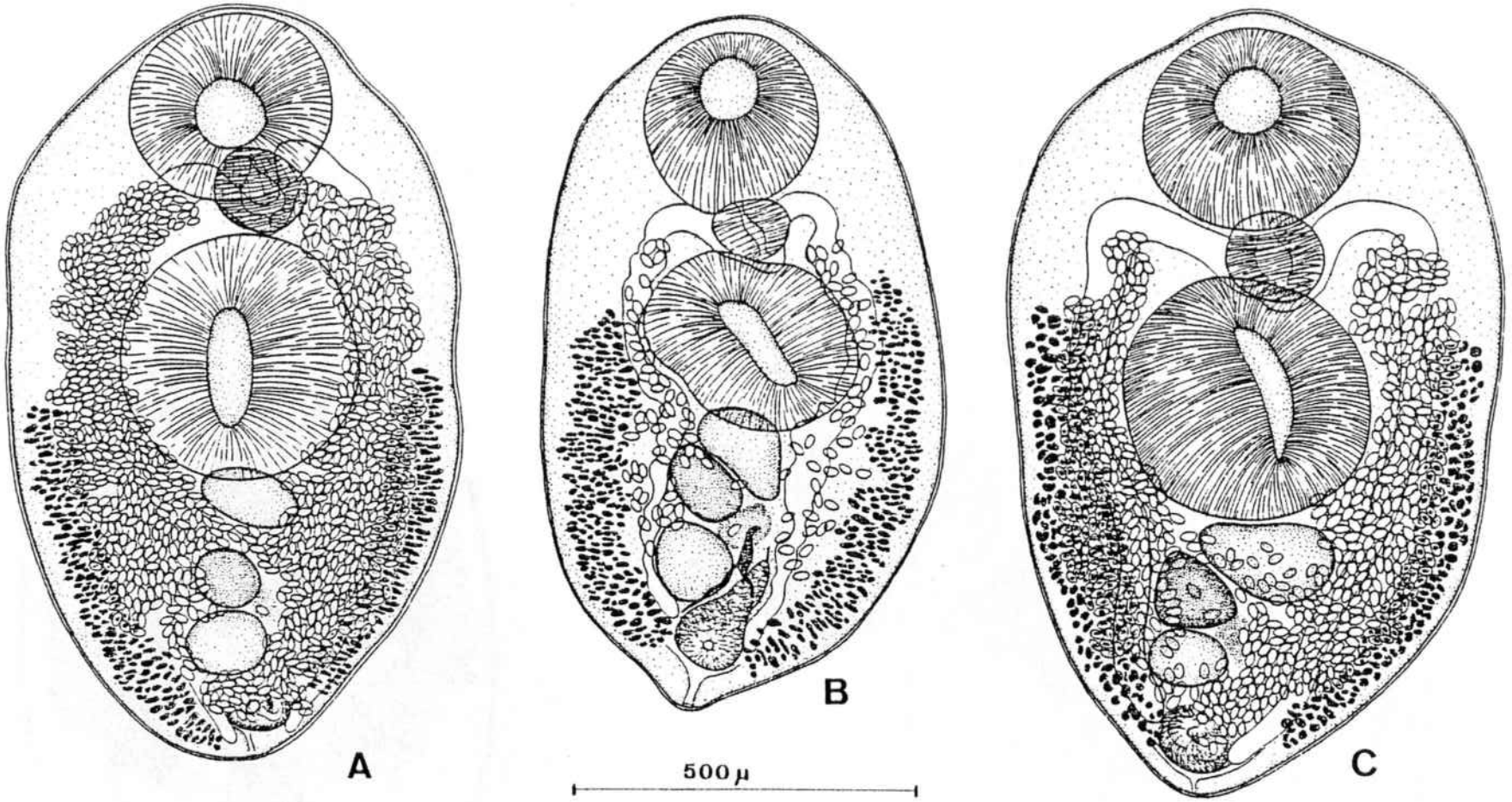


Fig. 152.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: morfología general del adulto: A) ejemplar procedente de Sorex araneus; B) ejemplar joven procedente de Sorex araneus; C) ejemplar procedente de Sorex minutus. Todos en visión ventral.

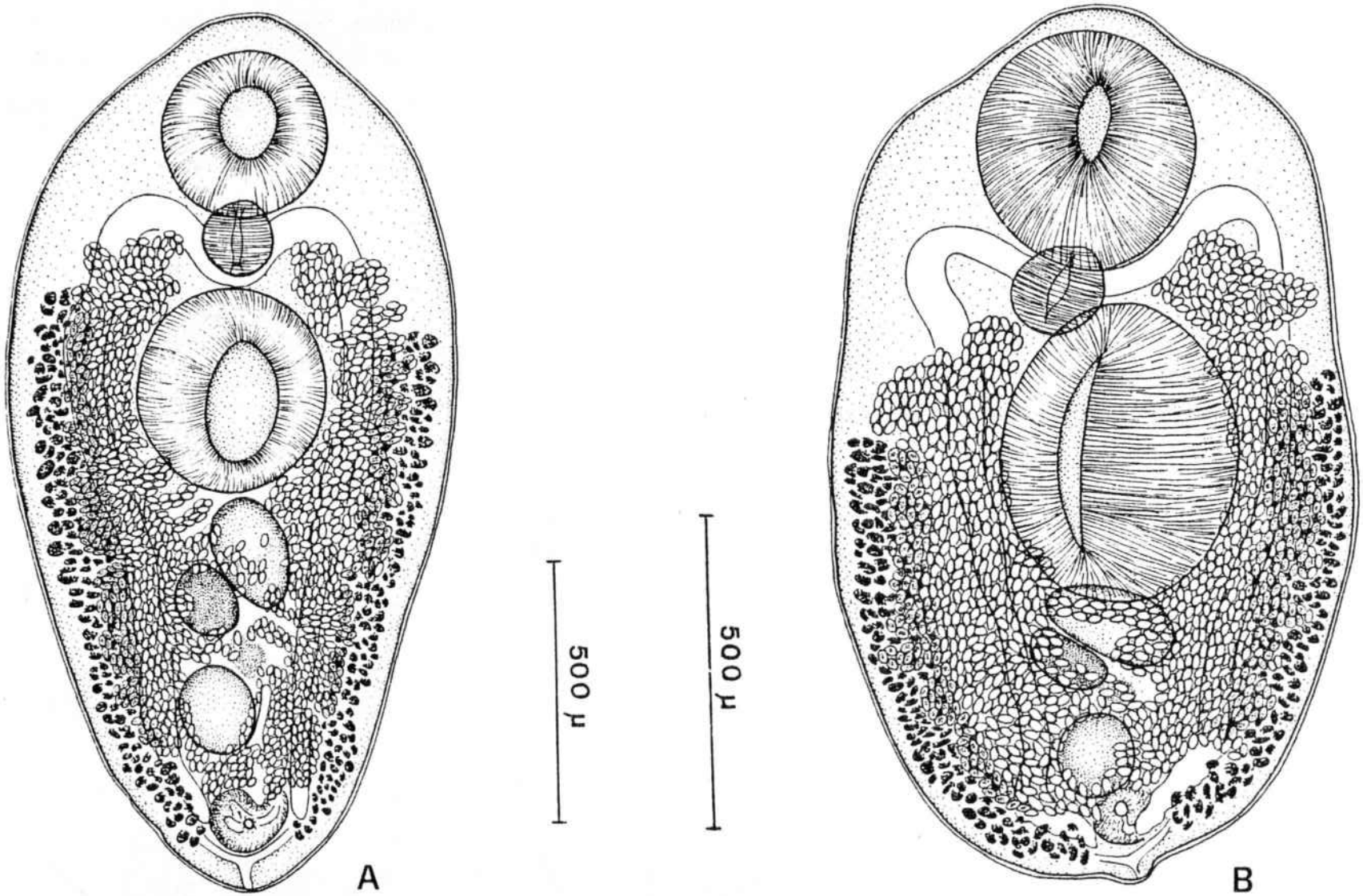


Fig. 153.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: morfología general del adulto: A) ejemplar procedente de Neomys fodiens; B) ejemplar procedente de Crocidura russula. Ambos en visión ventral.

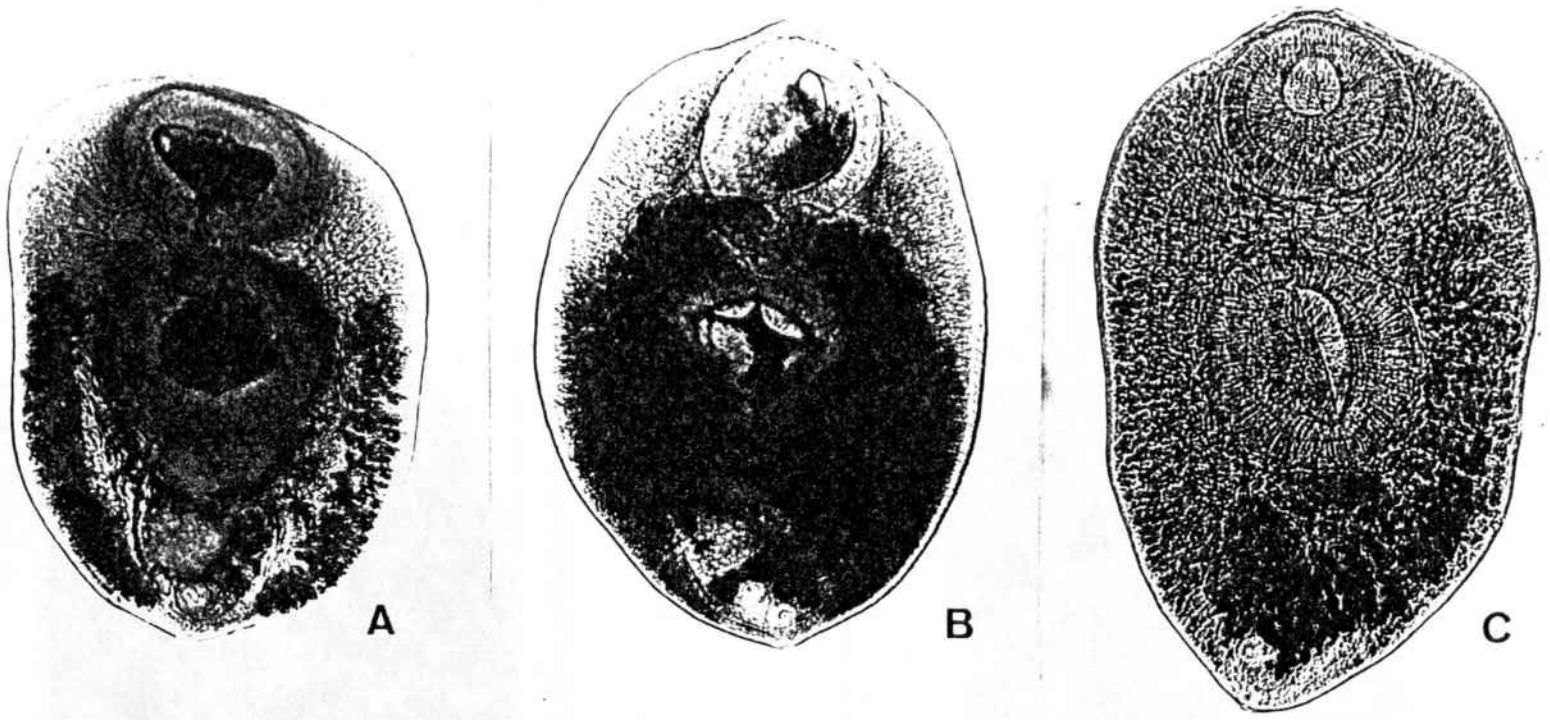


Fig. 154.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografías de ejemplares adultos en visión ventral: A Y B) ejemplares procedentes de Sorex araneus (Pirineo Oriental); C) ejemplar procedente de Sorex minutus (Pirineo Oriental). x 80.

Fig. 155.- Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.: microfotografías de ejemplares adultos en visión ventral: A) ejemplar procedente de Neomys fodiens (Pirineo Oriental); B) ejemplar procedente de Crocidura russula (Montseny). x 80.

Estos huevos son de forma ovalada, operculados y presumiblemente embrionados en el momento de la puesta.

En la Tabla 22 se especifica las dimensiones de los ejemplares estudiados en nuestro trabajo según los distintos hospedadores.

3.3.2.- ECOLOGIA DEL CICLO

Con el fin de proporcionar una visión general aproximada de como debe evolucionar el ciclo de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. sino en Cataluña en general, por lo menos en el enclave de Estavar y, en consecuencia, presumiblemente en el Pirineo Oriental, se procede a continuación a la exposición previa de los conocimientos básicos imprescindibles sobre el ecosistema natural en el que tiene lugar el ciclo, los enclaves estudiados, y los resultados de nuestras prospecciones efectuadas en los mismos para finalmente acometer la presumible ecología del ciclo de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.

3.3.2.1.- MODALIDADES DEL CICLO EN LA NATURALEZA

Habida cuenta que la cepa de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. con la que se ha efectuado los estudios experimentales, en las distintas fases del ciclo, procede del Pirineo Oriental, y concretamente de la población francesa de Estavar de La Cerdaña, podemos decir que el ciclo de este Digénido evoluciona en este enclave pirenaico y, por lo tanto, en el Pirineo Oriental en los siguientes hospedadores:

Primer hospedador intermediario: Cepaea hortensis

Segundo hospedador intermediario: Euomphalia strigella
Cepaea hortensis

Hospedador definitivo: Sorex araneus
Sorex minutus
Neomys fodiens

De las otras dos regiones prospectadas, el Macizo del Montseny y las Montañas de Prades, las cuales han sido estudiadas únicamente en el sentido de averiguar posibles hospedadores definitivos, sólamente en la primera de ellas ha aparecido el Digénido Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. en su forma adulta (a pesar de que el disponer únicamente de adultos no permita distinguir entre Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. y Pseudoleucochloridium soricis, lo más lógico es presuponer, dada la proximidad geográfica, que se trate de la primera de ellas) y concretamente parasitando las mismas especies de Sorícidos que en el Pirineo además de la especie Crocidura russula, la cual constituye un nuevo hospedador definitivo para Pseudoleucochloridium, teniendo en cuenta que esta musaraña no forma parte de los elementos típicos y comunes de la fauna pirenaica.

En lo que se refiere al primer hospedador intermediario, cabe decir que nuestros estudios indican en el sentido de una marcada especificidad a nivel de primer hospedador intermediario respecto de la especie Cepaea hortensis, no habiéndose detectado en el enclave estudiado ningún Gasterópodo perteneciente a otra especie, que albergara esporocistos emisores de cercarias de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. De todos modos, hay que añadir aquí que no han sido efectuados hasta la fecha ensayos de infestación en el Laboratorio de distintas especies de Gasterópodos pirenaicos con huevos procedentes de adultos del Digénido.

Por lo que respecta al segundo hospedador intermediario, nuestros estudios indican claramente en el sentido de que el segundo hospedador intermediario preferente y habitual en el enclave de Estavar es Euomphalia strigella, actuando Cepaea hortensis como tal sólo de modo secundario. Al igual que en el caso del primer hospedador intermediario, no se ha efectuado en el Laboratorio ensayos de infestación de distintas especies de Gasterópodos pirenaicos, aparte de Cepaea hortensis, con cercarias recién emitidas.

Finalmente, en lo que atañe al hospedador definitivo hay que mencionar el hecho de que biotopos pirenaicos como el del enclave de Estavar, suelen hallarse habitados, además de por las musarañas Sorex araneus, Sorex minutus y Neomys fodiens, por diversos Roedores como Apodemus sylvaticus (Linnaeus, 1758) (Muridae), Microtus agrestris Linnaeus, 1761 y Clethrionomys glareolus Schreber, 1780 (Arvicolidae), y a veces también por Microtus nivalis Martins,

1842, Microtus arvalis Pallas, 1779, Arvicola sapidus Miller, 1908 (Arvicolidae) y Eliomys quercinus (Linnaeus, 1758) (Gliridae), sin descartar al Insectívoro Talpa europaea Linnaeus, 1758 (Talpidae). Pues bien, ninguna de estas especies ha mostrado jamás, ni el Pirineo, ni en el resto de Cataluña, ni en Europa, la infestación por adultos de Pseudoleucochloridium.

Tal y como se observa,Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. parece mostrar una gradación de especificidad que va desde muy marcada a nivel de primer hospedador intermediario (oioxenia según la terminología de EUZET & COMBES, 1980) hasta una menos marcada a nivel de hospedador definitivo (oligoxenia), pasando por un grado intermedio a nivel de segundo hospedador intermediario (estenoxenia según EUZET & COMBES, 1980). Todo ello encaja perfectamente con los conocimientos generales que actualmente se posee sobre la biología de otras especies de Digénidos pertenecientes a la misma subfamilia Panopistinae (Panopistus y Dollfusinus).

3.3.2.1.1.- CARACTERIZACION DE LAS REGIONES PROSPECTADAS

La gran especificidad que presenta el adulto de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. hacia Micromamíferos Sorícidos nos indujo a limitar la consideración de las regiones catalanas prospectadas a aquellas en las cuales existen musarañas de la subfamilia Soricinae (Sorex, Neomys) puesto que en Cataluña el único representante conocido hasta la fecha de la subfamilia Crocidurinae, Crocidura russula, se halla presente por doquier, quizás exceptuando la zona del Alto Pirineo (CLARAMUNT, GOSALBEZ & SANS-COMA, 1975).

De acuerdo con todo ello pasamos a describir sucintamente desde el punto de vista fisiográfico las regiones catalanas del Pirineo Oriental, Macizo del Montseny y Montañas de Prades. Dado el hecho de que la especie parásita de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. sólo haya sido detectada hasta la fecha en las dos primeras regiones aludidas, es precisamente en estas dos donde nos extenderemos de un modo preferente. Por otra parte, habida cuenta que la cepa de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. estudiada experimentalmente en el Laboratorio procede de un enclave situado en las proximidades de la localidad francesa de Estavar, junto a Llivia, entendemos que se impone

extendernos más ampliamente en el caso de la región del Alto Pirineo, haciendo lógicamente especial hincapié en la caracterización fisiográfica de La Cerdaña.

Cuanto detallamos a continuación ha sido extraido de las obras de GAUSSEN (1926), SOLE SABARIS et al. (1958), IGLESIAS (1978) y RIBA ARDERIU et al. (1979), obras a las que remitimos a todo lector al que le pudieran interesar estos temas con mayor profundidad.

A) PIRINEO ORIENTAL

La gran masa montañosa de los Pirineos, colocada en medio del istmo peninsular y con una extensión aproximada de 435 km, se erige como el bloque montañoso más importante y más alto de todas las unidades del relieve de los Paises Catalanes. En ella, de Oeste a Este, suele hacerse la distinción entre los Pirineos Occidentales, Pirineos Centrales y Pirineos Orientales o Mediterráneos.

Dado el ámbito geográfico objeto de sondeos helmintológicos hasta la fecha, nos ceñiremos aquí al Pirineo Oriental. En su análisis procederemos a efectuar una breve caracterización general del mismo a modo de introducción para poder pasar posteriormente a la exposición de la fisiografía de La Cerdaña.

a) Caracterización general

El Pirineo Oriental o Mediterráneo es de una gran amplitud y está constituido por numerosos valles, tanto en la terminación oriental del Pirineo (valles de Albera, Ampurdán, Rosellón) como en la vertiente Norte (valles del Tec, Tet, Aglí, Conflent y Vallespir, Fonolledes y Aude) y como la vertiente Sur (valles del Fluviá, Ter, Llobregat y Cardener, y Segre).

La depresión casi transversal de La Cerdaña introduce una división tajante entre la zona Pirenaica Oriental pura, que se extiende hasta el Golfo de Rosas, y el Pirineo Central que comienza en los elevados macizos de la fron-

tera andorrana y terminan en el pico de Carlit.

El curso del río Segre permite separar el Pirineo Oriental del Pirineo Central. Por el lado francés, la divisoria ya es menos precisa; la influencia mediterránea no penetra mucho más allá del curso del río Aude.

A pesar de que las máximas cotas de las cimas de la cordillera se localizan en el Pirineo Central, también en el Pirineo Oriental se alcanzan enseguida alturas considerables. Así, podemos citar la imponente mole del Canigó, a 50 km de la desembocadura del río Tech, la cual alcanza los 2.788 m de altitud; el Puigmal, con 2.912 m de altitud. Ya en el Sur, la Sierra del Cadí, con 2.642 m de altitud, junto con el Carlit y el Puigmal forman un núcleo montañoso que se prolonga hacia el mar por el Canigó y las Alberas, formando el fondo panorámico de las tierras mediterráneas y son el último baluarte de la Zona Axial Pirenaica.

A grandes rasgos, puede decirse que el Pirineo Oriental está formado por rocas calcáreas, o, en general, carbonatadas, lo cual tiene inmediata repercusión sobre los suelos (suelos ácidos y básicos, respectivamente) y la vegetación, y en definitiva en el paisaje.

El clima en la Región Pirenaica registra una progresiva variación tanto en dirección Este-Oeste como Norte-Sur, a la cual se sobrepone el factor altitudinal que naturalmente es el de mayor importancia. El sector occidental muestra una acusada tendencia atlántica, mientras que el sector del Pirineo Oriental está sometido a influencias mediterráneas. El clima reinante en este último se caracteriza más o menos por unos veranos secos y calientes y una estación fría y húmeda en la cual se registran unos máximos pluviométricos a principios de otoño y más raramente en la primavera. En las sierras poco elevadas la nieve aparece y desaparece de sus cumbres varias veces durante el invierno. En cambio, las altas cumbres permanecen cubiertas durante gran parte del año e incluso las máximas alturas con nieves perpetuas. Son peculiares, asimismo, las nevadas a finales de invierno.

La vegetación existente en el Pirineo Oriental está en correspondencia con el clima y la altitud. El piso nival, con nieves casi perpetuas y que se extiende por encima de los 3.000 m de altitud, acoge una vegetación muy dislocada y pobre en especies, estando constituida, además, por plantas muy es-

peciales y raras en nuestro país. El piso alpino, entre los 3.000 y 2.300 m de altitud, presenta un paisaje vegetal muy monótono caracterizado por el prado raso de pastoreo que lo invade todo. En el piso subalpino, franja que se extiende aproximadamentee entre los 2.300 y los 1.600 m de altitud, domina el bosque natural de coníferas estrechamente cónicas. La especie preponderante es, sin duda, el pino negro (Pinus mugo ssp. uncinata) que cubre la mayoría de las superficies boscosas. En pequeñas áreas muy umbrías el abeto (Abies alba) sustituye al pino. El sotobosque es arbustivo cuando aparece y las áreas libres de bosque se hallan cubiertas por prados. En la montaña media lluviosa, se da el encinar de montaña ya que el Pirineo Oriental está sometido a influencias climáticas típicamente mediterráneas. En algunas umbrías y hondonadas todavía se infiltra el bosque caducifolio característico de la montaña media y propio de un clima de tendencia atlántica.

b) La Cerdaña

La depresión de La Cerdaña, orientada de Norte-Este a Sur-Oeste, corta oblícuamente la cadena pirenaica y se prolonga por una lado hacia Francia, siguiendo el curso del río Tet, y por el otro lado hacia España a lo largo del río Segre.

Se extiende La Cerdaña en medio de altas montañas pobladas de bosques y cubiertas de nieve la mayor parte del año. Se trata de una extensa llanura verde sobre la cual se esparcen los campos de maiz y los prados, enmarcados geográficamente por hileras de alisos y chopos, y poblada de aldeas que se adosan al pie de la montaña.

Observación notable en La Cerdaña es la oposición entre la llanura y la montaña. La primera se extiende a unos 1.000 m de altitud, y la segunda está formada por un cinturón de sierras que se elevan entre los 2.000 y 3.000 m. Este contraste se debe no sólamente a la diferencia de altitud del relieve, sino en gran parte también a la distinta constitución geológica.

La montaña pertenece casi en su totalidad a la denominada Zona Axial Pirenaica, constituida por rocas paleozoicas duras, predominantemente granito y pizarras, intercalándose en alguno lugares anchas fajas de rocas calcáreas

devónicas que originan relieves más enérgicos y más pobres en vegetación, como los de Tossa y Penyesaltes. Unicamente el Cadí está constituido por terrenos secundarios y sobre todo eocénicos, predominantemente calcáreos.

El estudio estadístico de la meteorología catalana ha permitido llegar a sintetizar ciertas circunstancias climáticas y definir los tipos de clima que se dan en Cataluña. Estos tipos de clima se distinguen por el territorio catalán en función de la altitud, latitud y la distancia a la costa. Centrando concretamente este estudio en los Pirineos, nos permite llegar a establecer una distinción entre clima alpino y subalpino, en el alto Pirineo, clima atlántico y clima mediterráneo de alta montaña.

Los contrastes tan notables de temperatura que se dan en la montaña explican en gran parte la distribución de formaciones vegetales límites de cultivo, fenómenos de ocupación del suelo, etc. Estos contrastes térmicos derivan de dos factores principales que son la altitud y la orientación.

Si bien la temperatura es un elemento climático de importancia, no lo es menos el de las precipitaciones. A pesar del verdor del paisaje, La Cerdaña no es un país húmedo. La mayor pluviosidad se localiza en la parte de la montaña cerdana mientras que es bastante menor en la parte de la llanura.

En toda la gran Sierra Pirenaica, las precipitaciones siguen aproximadamente el relieve, alcanzándose pues los máximos pluviométricos más altos en las partes más elevadas del Pirineo, las cuales oscilan e incluso sobrepasan los 1.000 mm. En cambio, en la depresión cerdana estos valores pluviométricos oscilan entre los 500 y 700 mm.

La influencia de los vientos húmedos mediterráneos se manifiesta en la fuerte asimetría pluviométrica de algunas zonas del sector Oriental de los Pirineos, los cuales hacen de pantalla y crean una zona húmeda por el lado de los vientos lluviosos y una zona seca por el lado opuesto. Así, éste es el papel que ejerce la gran alineación del Cadí al Puigmal, cuya cara Sur recibe el doble de precipiticaiones que la cara Norte, donde aparece la faja relativamente seca de La Cerdaña. De este modo, se comprende el gran contraste entre el paisaje vegetal de ambas vertientes.

El régimen pluviométrico de La Cerdaña corresponde al caracterizado por las lluvias tardías de verano o de finales de primavera, siendo los meses más

lluviosos los de mayo y junio. Durante el invierno, e incluso en algunas estaciones intermedias, parte de las precipitaciones caen en forma de nieve, ya que la temperatura ambiente así lo condiciona. Es el Pirineo, y por tanto también en la parte alta montañosa de La Cerdaña, la nieve es un fenómeno usual y aparece cubierto por ella durante una larga temporada.

Este clima frío y seco de La Cerdaña, acusadamente continental y con fuertes contrastes de temperatura, puede ser comparado en algunos aspectos con el de los grandes valles interiores de los Alpes, que constituyen lo que los fitogeógrafos, que estudian la gran cordillera del centro de Europa, han denominado como el distrito del pino silvestre. En La Cerdaña, como en estos valles, las coníferas componen los bosques naturales, desempeñando un papel de primer orden.

En la llanura cerdana, los cultivos son sobre todo praderas. Es interesante señalar las extensas praderías artificiales, existiendo excelentes tierras de cultivo emplazadas en las margas terciarias que rellenan el fondo de las cubetas y en donde prosperan los cereales, forrajes, hortalizas, patatas y algunos vergeles de manzanos y perales.

En la montaña cerdana se distingue claramente tres pisos de vegetación superpuestos: el piso del pino silvestre (Pinus silvestris), pino rojo, en el valle, que se eleva hasta 1.500-1.700 m y está mezclado con algunos robles rojos y verdes (Quercus robus y Quercus pubescens); en el piso del bosque subalpino de pino negro (Pinus mugo ssp. uncinata), hacia los 2.000-2.400 m; y en tercer lugar el piso poblado por pequeños abetos (Abies alba) que se localizan en los rincones frescos y húmedos, en las zonas umbrías, hacia los 1.800 m.

En la parte alta de la llanura toman importancia notable los bosques de avellanos (Corylus avellana). Hay que citar la presencia de los alisos (Alnus glutinosa), que en estado natural ocuparían una extensión bastante grande en la llanura, enraigados sobre los suelos con un nivel freático poco profundo. Al igual que en los valles internos de los Alpes, falta en La Cerdaña el haya (Fagus sylvatica) y todas las especies amigas de la humedad y de los climas marítimos.

La desforestación ha alterado notablemente el cuadro natural del paisaje

cerdano. Grandes extensiones de antiguos pinares han desaparecido. La degradación a menudo ha avanzado aún más y las vertientes están cubiertas sólo por un pasto reseco que contrasta con el verdor de los prados.

La fauna de la Cadena Pirenaica es bien conocida tanto por el hecho de estar constituida por un número muy elevado de especies, incluyendo claras influencias centroeuropeas, como por su especial singularidad por comprender un número notable de elementos endémicos. Estas características no se refieren sólo a los elementos propios de la fauna de vida libre, sino que se extienden paralelamente a toda la fauna parasitaria. En lo que se refiere a La Cerdaña, cabe decir que lo anteriormente apuntado para fauna libre y fauna parasitaria se ajusta perfectamente a los resultados de los numerosos estudios faunísticos llevados a cabo en esta preciosa comarca del Pirineo Oriental. Por lo que respecta a Micromamíferos podemos decir que La Cerdaña incluye dentro de sus Roedores e Insectívoros todas las especies típicas de las montañas pirenaicas, incluyéndose Arvicólidos (especies de los géneros Microtus, Arvicola y Clethrionomys), Múridos (especies de los géneros Apodemus, Mus y Rattus) y Glíridos (especies de los géneros Eliomys y Glis), como representantes de los Roedores, y Tálpidos (especies de los género Talpa y Galemys) y Sorícidos (especies de los géneros Sorex y Neomys), como representantes de los Insectívoros.

B) EL MACIZO DEL MONTSENY

Paralelamente a la costa mediterránea se extiende un conjunto montañoso que abarca desde la desembocadura del río Ter hasta la llanura de Castellón y que mide unos 330 km de longitud. Se trata de la unidad del relieve catalán denominado "Cordillera Costera Catalana", dentro de la cual se puede distinguir tres subunidades: la Cordillera Pre-litoral, la Cordillera Litoral y la Depresión Prelitoral o Mediana.

El Macizo montañoso del Montseny, enclavado en la Cordillera Pre-litoral, está delimitado por el Vallés Oriental, La Selva y Osona, y está formado por dos bloques principales: el de la alineación Turó de l'Home-Matagalls (1.705-1.895 m de altitud) al Norte y el de la Calma, peneplana fósil pre-triásica

(1.350 m de altitud), al Sud-Oeste, que conserva las formas antiguas gracias al recubrimiento de pizarras del Triásico.

El macizo que constituye el Montseny consiste en un plegamiento de estilo germánico que sobresale por encima de la depresión vallesana y está surcado por fallas por todos los lados. Su composición varía mucho de una comarca a otra, pudiéndose observar grandes diferencias estructurales y morfológicas entre ellas.

El suelo antiguo berniciano, granítico y siempre frágil, cumple un papel muy importante en la formación del relieve, el cual está determinado por las fracturas y movimientos verticales de bloques.

El clima en el Macizo del Montseny es un tipo de clima de montaña que se caracteriza por abundantes lluvias, sobre todo en el verano, y por un mínimo de ellas durante el invierno, tomando la forma de nieve en las partes altas.

Las copiosas lluvias son debidas, en parte, a los aires húmedos que descargan su humedad en las vertientes de las montañas, y en parte también a las tempestades estivales. La cantidad total de lluvias está relacionada con la altitud y con la exposición a los vientos húmedos mediterráneos. En el Montseny se registran valores pluviométricos del orden de 1.045 mm en el Turó de l'Home, de 1.200 mm en Santa Fe y de 830 mm en Palautordera.

Este tipo de clima de montaña está también caracterizado por el registro de temperaturas bajas, con una media anual de 6,6ºC en la cima, en donde se llega fácilmente a los -10ºC en algunos días de invierno. Los valores de temperaturas registrados están en directa relación con la altitud, de modo que estudiando el clima local cabe observar grandes diferencias térmicas en sectores próximos.

La vegetación en el Macizo del Montseny, en gran parte forestal y no muy degradada, se dispone en forma de estadíos altitudinales, concretamente los siguientes: estadío subalpino, estadío atlántico atenuado, estadío submediterráneo continental y estadío mediterráneo boreal.

El estadío subalpino se halla situado ordinariamente por encima de los 1.600 m de altitud. La vegetación principal se basa normalmente en tener carácter de bosque de coníferas verde durante todo el año, excepto en las épocas

intesamente frías de invierno.

En el estadío atlántico atenuado se puede distinguir dos zonas altitudinales con vegetación típica: la zona de 1.000 a 1.600 m de altitud en la que predomina el bosque de hayas (Fagus sylvatica) en el que se intercala algún abeto (Abies alba) en las zonas más húmedas y la zona de 900 a 1.200 m de altitud en la que se aprecia un dominio del bosque de robles de hoja grande (Quercus sp.). También aparecen en estas zonas landa de brazo (Erica sp.), en lugares desforestados, landa de retama (Genista purgans) y helechos.

En el estadío submediterráneo continental, situado entre 500 y 1.200 m de altitud, por una parte se nota una disminución de comunidades vegetales indicadoras de la humedad y, por otra, se observa una gran abundancia de arbustos. Se distingue en este estadío una serie de zonas de vegetación como la zona de los pinares de pino rojo (Pinus silvestris), la cual es sustituida en los lugares húmedos por bosques con predominio de castaños (Castanea sativa). Otra zona es la integrada por los bosques de robles con boj (Buxus sempervirens) y acompañado de arbustos característicos del bosque submediterráneo.

En el estadío mediterráneo boreal cabe distinguir dos zonas altitudinales. En la zona que abarca el Sur del Montseny, por encima de los 1.000 m de altitud, debido al clima húmedo reinante, se observa una población de encinares montañosos (Quercus ilex) y entre las comunidades especiales de esta zona pueden citarse principalmente bosques de avellanos (Corylus avellana). La otra zona es la de los encinares con viburno (Viburnum tinus), que se extiende desde los 500 a 700 m de altitud y en la que predominan los alcornocales (Quercus suber) en la vertiente oriental, y pinares de pino blanco (Pinus halepensis) en las vertientes meridional y occidental.

La fauna del Montseny cuenta con ejemplares representantes de grupos faunísiticos como los Mamíferos, Anfibios, Reptiles, Aves y Artrópodos. En nuestro caso sólo nos interesa tener conocimiento de las especies representativas de Micromamíferos, siendo especies de ámbito pirenaico y que se localizan también en el Montseny. Exceptuando las especies comensales podemos encontrar, pues, las siguientes especies de Micromamíferos: Talpa europaea, Crocidura russula, Sorex araneus y Sorex minutus (Insectivora); Mus spretus, Apodemus sylvaticus, Arvicola sapidus, Microtus agrestris, Clethrionomys glareolus y

Microtus (Pitymys) duodecimcostatus (Rodentia).

C) LAS MONTAÑAS DE PRADES

Esta región prospectada corresponde a un conjunto orográfico que forma parte de la Cordillera Pre-litoral Catalana, subunidad perteneciente a la "Cordillera Costero Catalana". Forma el núcleo de dispersión de las comarcas del Campo de Tarragona, la Conca del Barberà y el Priorat. Su superficie es de 260 km^2 y culmina en la loma de Baltasana, a 1.201 m de altitud.

Este conjunto montañoso forma dos grandes ramas paralelas orientadas de Nordeste a Sudoeste y unidas por el "Coll de Prades", el cual separa las cuencas del río Brugent (afluente del Francolí) y del río Siurana (afluente del Ebro).

El macizo de Prades es un bloque elevado compuesto de materiales paleozoicos y de granito que forman el suelo de una cubierta secundaria bastante potente y de relieve tabular.

Las Montañas de Prades son como una isla climática entre las fosas comarcales que las rodean. El tipo de clima que impera en este macizo podría catalogarse como "clima de montaña mediana de las cordilleras costeras", con una influencia mediterránea bien patente en el régimen pluviómetrico, caracterizado por veranos secos y registrando el máximo de lluvias durante la primavera y el otoño. La altitud determina una disminución de la temperatura y un aumento de las lluvias respecto a las llanuras vecinas. El valor medio anual de las lluvias oscila entre los 500 mm en los valles cerrados, sombríos y húmedos, y los 800 mm en las cimas más altas. La media pluviométrica anual registrada en la Pena es de 700 mm. Asimismo, la temperatura media registrada en este mismo punto es de 11,6ºC, obteniéndose unas máximas de hasta 38ºC y unas mínimas de -8ºC.

El viento más característico de esta zona es el mistral, que es muy seco y sopla con gran intensidad, sobre todo en la época comprendida entre los meses de enero y marzo.

En cuanto a la vegetación que puebla las Montañas de Prades, podemos es-

tablecer como una división en zonas según la altitud, recorriendo el macizo de abajo hacia arriba. El estadío ocupado por encinares con viburnos (Quercetum ilicis galloprovinciale) está actualmente ocupado en gran parte por el pino blanco (Pinus halepensis), matorrales y malezas. El estadío ocupado por carrascales (Quercetum rotundifoliae) se localiza en la vertiente occidental y es mucho más árido. El siguiente estadío está ocupado por encinas montañosas (Quercetum mediterraneo-montanum). El estadío ocupado por el bosque de roble valenciano (Violo- Quercetum fagineae) hoy en día se ha transformado, en gran parte, en prados de borrajos, de pino rojo (Pinus silvestris) y en pasto de junquillos (Juncus acutus, Juncus maritimus).

Esta vegetación mediterránea calcícola es sustituida en terreno silícico y bajo clima húmedo por el estadío de bosque de roble rebollo (Cephalanthero-Quercetum pyrenaicae).

Se cultiva sólo el 20% de la superficie, con predominio total de secano (95%), dedicado a cereales y patatas, avellanos, almendros y también viñedos.

La fauna mastozoológica que habita las Montañas de Prades fué, a causa de su diversidad, una muestra plenamente representativa de la actual en el resto de la Península Ibérica. La fauna actual es el resultado de toda una serie de fenómenos que han ido incidiendo a lo largo del tiempo.

El grupo faunístico que más nos interesa es el de los Micromamíferos, siendo sus representantes más comunes por esta zona de la Cordillera Pre-litoral Catalana las especies siguientes: Sorex minutus y Crocidura russula (Insectívora); Apodemus sylvaticus, Mus spretus, Arvicola sapidus y Microtus (Pitymys) duodecimcostatus (Rodentia).

3.3.2.1.2.- ENCLAVES PROSPECTADOS

Los diferentes enclaves prospectados en el presente trabajo para el estudio de las posibles especies hospedadoras de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. son ennumeradas a continuación. Para tal fin, se ha agrupado dichos enclaves según las diferentes grandes Regiones Catalanas prospectadas, esto es, Pirineo y Prepirineo Orientales, Macizo del Montseny y zonas adyacentes y Montañas de Prades, detallándose en cada enclave la característica

principal del biotopo de captura así como la altitud de éste sobre el nivel del mar.

- Pirineo y Prepirineo Orientales:

1.- Estavar: población francesa localizada junto a Llivia (La Cerdaña), a 1.220 m sobre el nivel del mar; biotopo situado entre un riachuelo y una ladera, con abundante vegetación, frondosidad que le confiere unas notables características de humedad; vegetación típica pirenaica de hábitat sombrío, incluyendo chopos y arbustos lindantes, y esencialmente ortigas y la rosácea Spiraea ulmaria en la planicie, las cuales le confieren al enclave un aspecto característico;

2.- Arrós: prado de siega en el margen derecho del río Garona; altitud de 900 m sobre el nivel del mar;

3.- Son del Pí: muro de piedras junto a prado alpino de pastoreo; altitud de 1.390 m sobre el nivel del mar;

4.- Torre de Capdella: vegetación herbácea abundante junto a río de alta montaña; altitud de 1.020 m sobre el nivel del mar;

5.- La Molina: bosque de abetos y castaños, piedras con musgo, sombrío; altitud de 1.500 m sobre el nivel del mar;

6.- Queralbs: parajes pirenaicos en la carretera hacia dicha localidad; pequeños valles adyacentes del Torrent de Toses y la Riera de Serrat; altitud de 1.100 m sobre el nivel del mar;

7.- La Nou: proximidades de la riera de La Nou, campos de cultivos cercanos; altitud de 900 m sobre el nivel del mar;

8.- Oliana: hábitat húmedo junto a riera semiseca, vegetación con Buxus, Quercus y Pinus; altitud de 470 m sobre el nivel del mar;

- Macizo del Montseny y zonas adyacentes:

9.- Viladrau: hábitat húmedo y frondoso junto a pequeño riachuelo; altitud de 750 m sobre el nivel del mar;

10.- Río Tordera: muros con musgos y helechos, abundancia de Alnus, Fraxinus y Quercus; altitud de 500 m sobre el nivel del mar;

11.- Breda: pequeño muro cercano al pueblo, con Rubus y Platanus; altitud de 170 m sobre el nivel del mar;

12.- Torelló: muro de piedras junto a campo de cultivo; altitud de 500 m sobre el nivel del mar;

13.- Aiguafreda: vertiente de un valle poblada de vegetación densa en un bosque de Quercus con algunos muros de piedra, hábitat considerablemente húmedo; altitud de 500 m sobre el nivel del mar;

14.- Tona: muro de piedras con Hedera helix; altitud de 600 m sobre el nivel del mar;

- Montañas de Prades:

15.- Prades: parajes circundantes a la población tarraconense de Prades, en la sierra de su nombre; altitud de 950 m sobre el nivel del mar.

3.3.2.1.3.- PORCENTAJES DE INFESTACION DETECTADOS

Procederemos aquí a resumir brevemente los resultados hallados en las investigaciones efectuadas con materiales procedentes de la Naturaleza, en lo que se refiere a los porcentajes de infestación detectados en los distin-

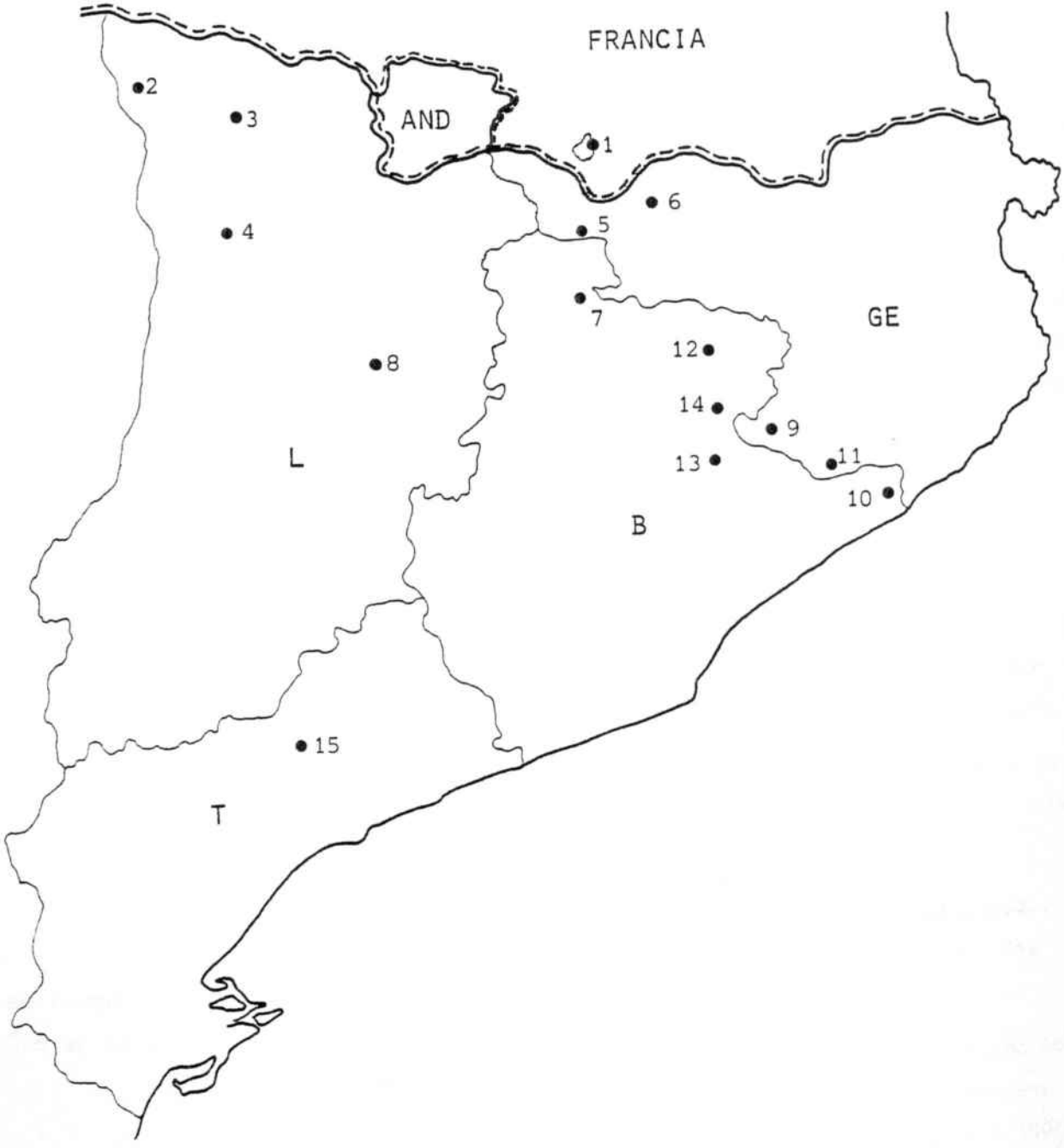


Fig. 156.- Mapa de Cataluña: distribución geográfica de los diferentes enclaves prospectados (véase texto).

Fig. 157.- Detalle de La Cerdaña española y francesa (Pirineo Oriental) mostrando la localización de la pequeña población francesa de Estavar, junto a Llivia.

Fig. 158.- Enclave de Estavar: aspecto general del biotopo prospectado en la recolección de Gasterópodos terrestres.

Fig. 159.- Enclave de Estavar: otro aspecto del mismo biotopo ilustrado en la figura anterior.

tos hospedadores que intervienen en el ciclo. Estos porcentajes ya reseñados separadamente en los distintos apartados sobre la biología del ciclo, constituyen unos datos imprescindibles en cuanto a la consideración de la ecología del ciclo que posteriormente llevaremos a cabo.

Se reseña estos porcentajes a modo de tablas para una mayor claridad de exposición, indicando por separado los correspondientes al primer hospedador intermediario, segundo hospedador intermediario y hospedador definitivo, señalando en cada caso las tasas de infestación de cada una de las especies hospedadoras en los distintos enclaves estudiados (véase Tabla 23).

Hay que señalar que los datos referentes a la infestación de musarañas por adultos de Pseudoleuchloridium pericardicum n. sp. no se limitan al enclave de Estavar, como en el caso de la infestación de Gasterópodos, sino que se refieren a casi toda la geografía catalana a lo largo de varios años de prospecciones.

3.3.2.2.- EVOLUCION DEL CICLO EN EL PIRINEO ORIENTAL

El ciclo biológico de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. evoluciona en el enclave de Estavar, en el Pirineo Oriental en general y también en el resto de Cataluña (Montseny) siguiendo las características generales típicas de un ciclo trihereroxeno que se desarrolla en un sólo ecosistema, el terrestre. En la exposición de la ecología de este ciclo distinguiremos dentro de un notable número de factores mesológicos, etológicos y corológicos implicados, dos grupos de condicionantes según afecten de un modo particular sobre alguna fase determinada del ciclo o de un modo general sobre todo el mismo.

3.3.2.2.1.- FACTORES CONDICIONANTES PARTICULARES

Incluimos aquí todos aquellos factores que inciden en el ciclo a nivel de una fase determinada del ciclo. Distinguiremos, pues, ordenadamente de acuerdo con la biología, los factores que influyen a nivel de huevo, de primer hospedador intermediario, de fase libre de cercaria, de segundo hospedador in-

	Primer hospedador intermediario			Segundos hospedadores intermediarios					
	Cepaea hortensis			*Euomphalia strigella*			*Cepaea hortensis*		
	n	+	%	n	+	%	n	+	%
5.8.1979	150	17	11,33	-	-	-	47	5	10,64
8.9.1981	237	35	14,76	24	24	100	112	44	39,28
Total	387	52	13,33	24	24	100	159	49	30,81

Tabla 23 A) *Pseudoleucochloridium pericardicum* n. sp.: porcentajes de infestación detectados a nivel de primer y segundo hospedadores intermediarios en el enclave de Estavar (La Cerdaña, Pirineo Oriental). n = nº de caracoles examinados; + = nº de micromamíferos parasitados.

Hospedador	*Sorex araneus*			*Sorex minutus*			*Neomys fodiens*			*Crocidura russula*		
	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%
Son del Pi	2	0	0	2	0	0	-	-	-	-	-	-
Arrós	-	-	-	2	0	0	9	0	0	-	-	-
Torre de Capdella	1	0	0	1	0	0	-	-	-	1	0	0
La Molina	3	0	0	1	0	0	2	0	0	-	-	-
Queralbs	38	7	18,4	19	3	15,8	6	1	16,7	1	0	0
La Nou	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	0	0
Oliana	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	0
Viladrau	-	-	-	5	0	0	-	-	-	1	1	100
Río Tordera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0	0
Breda	-	-	-	-		-	-	-	-	3	0	0
Torelló	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	0
Aiguafreda	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	0	0
Tona	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	0	0
Prades	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	0	0
Total	44	7	15,9	30	3	10,0	17	1	15,9	33	1	3,0

Tabla 23 B) *Pseudoleucochloridium pericardicum* n. sp.: porcentajes de infestación detectados a nivel de hospedador definitivo según enclaves (región catalana). n = nº de micromamíferos examinados; + = nº de micromamíferos parasitados.

termediario, y finalmente a nivel de hospedador definitivo.

A) A NIVEL DE FASE LIBRE DE HUEVO

En la fase libre de huevo dos hechos deben influir de manera más marcada. Por un lado, resultan determinantes las condiciones del medio externo en que los huevos son evacuados por el hospedador definitivo, ya que estas condiciones habrán de ser decisivas en la mayor o menor viabilidad de los huevos. Por otro lado, resulta vital el que los huevos sean eliminados por los Micromamíferos hospedadores definitivos en biotopos en los que se presente el primer hospedador intermediario, Cepaea hortensis, dada la especificidad que Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. parece mostrar a nivel de primer hospedador, por lo menos en el Pirineo. Teniendo en cuenta la variedad de biotopos que existen en el Pirineo y las características etológicas del primer hospedador y hospedadores definitivos, resulta lógico suponer que los biotopos que deben ofrecer un mayor número de probabilidades de éxito serán aquellos que muestren unas peculiaridades semejantes a las descritas en el caso del enclave estudiado de Estavar, esto es, biotopos húmedos, incluyendo en su vegetación la existencia de la rosácea Spiraea ulmaria, aparentemente imprescindible en el Pirineo para la subsitencia de los Gasterópodos de la especie Cepaea hortensis, y en los que esta especie de Molusco terrestre y las musarañas coexistan en densidades poblacionales considerables.

B) A NIVEL DE PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO

A nivel de primer hospedador intermediario el hecho principal reside en la aparente marcada especificidad que el Digénido muestra para con la especie Cepaea hortensis. Consecuentemente, la ecología de este Gasterópodo terrestre juega un papel decisivo en esta primera fase del ciclo. Como ya hemos apuntado con anterioridad, esta especie de Pulmonado abunda en el Pirineo en todos aquellos enclaves en los que crece la planta Spiraea ulmaria, la cual constituye el elemento esencial de su dieta alimenticia. Tanto es así, que cabe incluso concluir diciendo que, dada la especificidad tan estricta que muestra

Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. respecto de Cepaea hortensis a nivel de hospedador intermediario y teniendo en cuenta que la distribución pirenaica de este Pulmonado se encuentra determinada por la de la rosácea en cuestión, es precisamente la presencia de dicha planta la que a fin de cuentas nos indicará cuales son los posibles "endemiotopos" en el Pirineo. Evidentemente, únicamente aquellos biotopos que presenten la rosácea y el caracol, además de las musarañas, dispondrán de todos los elementos necesarios para ser ocupados por el Digénido, y, por tanto, constituyen "endemiotopos" en potencia.

Existen otros dos factores que también deben influir de modo indudable en la evolución de esta primera fase del ciclo. Así, la infestación de Cepaea hortensis se efectúa de manera pasiva por ingestión de huevos, por lo que el comportamiento coprofágico de este Gasterópodo ha de jugar un papel decisivo en su infestación. Además, en este Pulmonado pueden originarse infestaciones masivas por esporocistos que, dada su gran capacidad generadora y a su larga vida, hacen que un único caracol llegue a emitir un inmenso número de cercarias, hecho destinado evidentemente a paliar las enormes pérdidas que el ciclo sufre en todas sus otras fases y por tanto, factor primordial en la aseguración de la supervivencia de la especie.

C) A NIVEL DE FASE LIBRE DE CERCARIA

Nuestro estudios han demostrado que los Gasterópodos emisores pueden o no albergar a su vez metacercarias en la cavidad pericárdica, pero en todo caso, éstas proceden de infestaciones por cercarias emitidas por otros caracoles. En otras palabras, el caracol emisor de cercarias parece ser que no se autoinfesta con sus propias cercarias emitidas, aunque sí puede estar ya parasitado por metacercarias procedentes de otra infestación. La razón que nos induce a pensar que ello ocurre así es el hecho de que las metacercarias que han sido halladas en la cavidad pericárdica de caracoles emisores lo han sido en un número muy bajo (1 o 2) y estaban totalmente desarrolladas, no albergando, además, otras metacercarias en diferentes estadíos evolutivos. Así, pues, las cercarias emitidas por un Gasterópodo emisor se ven obligadas a con-

seguir por sus propios medios otro caracol adecuado que actúe como segundo hospedador intermediario.

En esta fase libre de cercaria influyen determinados factores mesológicos abióticos y características etológicas del caracol emisor. Entre los primeros podemos citar la necesidad de un mínimo de humedad para que tenga lugar la emisión y para que sea factible el desplazamiento de las cercarias, lo que nos viene a indicar la importancia que deben tener las lluvias y el rocío, ambos productores de gotas de agua cuya mayor o menor permanencia sobre el suelo y vegetación, antes de su evaporación, dependerá en grado sumo de las características de humedad, frondosidad y sombra del enclave en cuestión.

El comportamiento del caracol emisor juega igualmente un importante papel, habida cuenta la limitada autonomía de desplazamiento de las cercarias sobre el sustrato exterior dentro de su escasa longevidad en fase libre. La convivencia en proximidad del caracol emisor con otros individuos de Gasterópodos terrestres que puedan actuar de segundos hospedadores, en nuestro caso preferentemente Euomphalia strigella y secundariamente otros individuos de Cepaea hortensis, resulta ser, pues, un factor muy importante para el éxito de las cercarias. En este sentido, la convivencia en el Pirineo de ambas especies de Pulmonados terrestres en los mismos biotopos, en los que se presenta la rosácea Spiraea ulmaria y que son, en general, biotopos muy húmedos, es un hecho que debe intervenir de modo favorable.

D) A NIVEL DE SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO

La infestación del Gasterópodo segundo hospedador intermediario se efectúa de modo activo, sin que por el momento podamos aventurar si las cercarias demuestran un comportamiento selectivo o tropismo, o por el contrario son capaces de penetrar en todo Pulmonado terrestre que encuentran, si bien luego su desarrollo hasta metacercaria dependa del hecho de que se trate de la especie de Gasterópodo correcta para la viabilidad del paso evolutivo gradual de cercaria hasta metacercaria infestante. Sea como fuere, aparentemente Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. se muestra, en el Pirineo Oriental, marcadamente específico a nivel de segundo hospedador intermediario, pudiendo actuar como tales únicamente individuos de la especie Euomphalia strigella e in-

dividuos de la especie Cepaea hortensis. Las cuantiosas pérdidas de cercarias que se dan en esta fase del ciclo serán debidas, pues, a la escasa probabilidad que existe de poder contactar con otro caracol que se encuentre en las proximidades del Gasterópodo infestado con esporocistos durante los momentos de la emisión y que, además, se trate de un individuo perteneciente precisamente a una de estas dos especies.

A pesar de que nuestros estudios, tanto experimentales como en la Naturaleza, no indiquen en el mismo sentido y difieran en este aspecto, los estudios experimentales llevados a cabo por JOURDANE (1970, 1976) demuestran que Euomphalia strigella y Cepaea hortensis ostentan el mismo "valor" para la cercaria de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp., esto es, son potencialmente de igual capacidad receptora e idéntica viabilidad para actuar como segundos hospedadores intermediarios. Dado este hecho, y teniendo en cuenta que los porcentajes de infestación por metacercarias son significativamente muy distintos en ambos Gasterópodos, de tal modo que en todos los enclaves pirenaicos, tanto el de Estavar aquí estudiado como los analizados por JOURDANE (loc. cit.), Euomphalia strigella siempre viene a desempeñar claramente el papel de segundo hospedador habitual o preferente, mientras que Cepaea hortensis sólo actúa como tal de manera secundaria, no queda otro remedio que concluir en que el principal factor incidente en la infestación de los caracoles por cercarias será su comportamiento.

Así, tal y como indicamos ya anteriormente, las dos especies de Gasterópodos que aquí nos ocupan son fitófagas, mostrando en el Pirineo unas áreas de distribución que se superponen y que están ligadas a su vez a la distribución de la planta rosácea Spiraea ulmaria, la cual viene a constituir un elemento esencial de sus respectivas dietas alimenticias. Sin embargo, el régimen difiere en ambos Gasterópodos. Así, los individuos de la especie Cepaea hortensis se nutren de hojas verdes y en consecuencia se encuentran preferentemente sobre los órganos vegetativos. En cambio, los individuos de la especie Euomphalia strigella son detritívoros, estando constituidos los restos orgánicos que consumen básicamente de restos de hojas muertas, encontrándose,pues, estos Gasterópodos sobre la superficie del suelo, entre las hojas caidas de la planta.

De acuerdo con JOURDANE (1970, 1976), la cohabitación de ambas especies

de Moluscos en la superficie del tapiz vegetal en dichos enclaves sólo se observa en el período de reposo. A partir del momento en que el estado higrométrico del área estimula y pone en marcha su actividad, bien por el rocío a primeras horas de la mañana, bien a favor de la lluvia, las dos especies se separarán y pasarán a poblar dos estratos diferentes de vegetación. Y es precisamente en dichos momentos, en disposición de agua externa, cuando se inicia la emisión de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. por parte de los individuos de Cepaea hortensis infestados con esporocistos. De todos modos, si se tiene en cuenta lo anteriormente expuesto, se podría pensar que, al pertenecer los individuos emisores a la especie Cepaea hortensis, éstos ascenderán por los tallos de Spiraea ulmaria, viéndose así favorecida la infestación de otros caracoles de la misma espece de Gasterópodo, pero no los pertenecientes a la especie Euomphalia strigella. En realidad, lo que sucede es que los Moluscos de la especie Cepaea hortensis portadores de esporocistos emisores de cercarias no manifiestan el mismo comportamiento que sus congéneres y lo que hacen es permanecer sobre la superficie del suelo. Tal y como señala JOURDANE (loc. cit.), esta modificaión del comportamiento en los individuos emisores parece estar debida al agotamiento, extenuación progresiva del Molusco por el parásito que acaba por destruir casi totalmente la glándula digestiva del mismo.

El Gasterópodo asegura así la diseminación de las cercarias entre la población de Euomphalia strigella, caracoles que se verán infestados durante toda la fase trófica. En lo que se refiere a los individuos de Cepaea hortensis, su infestación únicamente será posible al comienzo de su período de actividad, antes de iniciar su ascensión por el pie de los tallos de Spiraea ulmaria.

En resumen, pues, se llega a la conclusión de que, en la Naturaleza, debe ser el mayor o menor tiempo de exposición de los caracoles a las cercarias, hecho ligado al comportamiento trófico de ambas especies, el factor que vendrá a determinar las diferencias significativas en las tasas de parasitación de estos dos Gasterópodos terrestres por metacercarias.

E) A NIVEL DE HOSPEDADOR DEFINITIVO

A nivel de hospedador definitivo, el factor más decisivo habrá de ser evidentemente la marcada especificidad que muestran los adultos de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. para con las musarañas representantes de la familia Soricidae.

En este sentido, resultará esencial, en primer lugar, la necesaria existencia de musarañas en los biotopos en los que evolucionan las fases larvarias del Digénido en cuestión y, en segundo lugar, la convivencia de estas musarañas con otros Micromamíferos y Aves en los mismos enclaves.

En lo que se refiere al primer punto, hay que señalar que en general las musarañas ostentan una dieta alimenticia en la cual entran a formar parte con asiduidad los Gasterópodos, factor que evidentemente vendrá a jugar, pues, en sentido claramente positivo. Aquella especie de musaraña que ingiera individuos de Euomphalia strigella y Cepaea hortensis con mayor frecuencia será la que a la larga tendrá más probabilidades de verse infestada por el Digénido. Por lo tanto, en este aspecto incidirán tanto la ecología como la etología de cada una de las especies de Sorícidos. Ello nos viene a sugerir que muy probablemente quepa considerar a las dos especies de Sorex, Sorex araneus y Sorex minutus, como los hospedadores definitivos habituales de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. en el Pirineo. A esta conclusión se llega con sólo recordar, por un lado, que Crocidura russula no es, en modo alguno, un elemento típico ni común de la fauna pirenaica y, por otro lado, que Neomys fodiens, si bien sí constituye un típico representante pirenaico, en cambio su clara ecología acuática marca decisivamente la naturaleza de la composición de su dieta alimenticia, en la que presumiblemente los Gasterópodos terrestres como Euomphalia strigella y Cepaea hortensis, sólo entrarán a formar parte de modo esporádico.

De entre las dos especies de Sorex, lo lógico es pensar que aquella que domine en el enclave en cuestión será precisamente la que con mayor número de representantes poblará el lugar, incrementándose pues notoriamente las probabilidades de que los Gasterópodos terrestres sean depredados por individuos de esta especie. En este sentido, y de acuerdo con la bibliografía general al respecto, es Sorex araneus quien en principio, gracias a su mayor tamaño, sue-

le dominar en todo tipo de enclaves, si bien en el Pirineo Oriental se observa con frecuencia la convivencia de ambas especies, Sorex araneus y Sorex minutus.

La presencia de musarañas en enclaves típicos de Spiraea ulmaria es evidentemente un hecho general en el Pirineo Oriental, por cuanto los biotopos ocupados por dicha rosácea son lugares muy húmedos y en general próximos a corrientes de agua, precisamente todas ellas características muy adecuadas para el poblamiento del enclave por Sorícidos, cuyos elevados requerimientos higrométricos, quizás no tan marcados en el caso de Crocidura russula, son bien conocidos.

Ahora bien, enclaves de tales características suelen verse poblados en el Pirineo por otros muchos Micromamíferos y frecuentados también por Aves distintas. De entre los primeros podríamos destacar a los Roedores Apodemus sylvaticus y Eliomys quercinus y distintos Arvicólidos. Si bien los Arvicólidos no vendrán a incidir en absoluto en el ciclo de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp., dada su dieta alimenticia esencialmente vegetariana, no sucede igual en los casos de Apodemus sylvaticus y Eliomys quercinus. Estos dos últimos Roedores son depredadores usuales de Gasterópodos terrestres en el Pirineo como bien lo demuestra la frecuencia con que muestran la parasitación por adultos de especies del género Brachylaima, cuyos hospedadores intermediarios son también Pulmonados terrestres (FELIU, 1980). Este hecho viene a indicar que, al tratarse de Mamíferos en los cuales no es capaz de desarrollarse el adulto de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp., ambos Roedores vendrán a representar, al ingerir individuos de Euomphalia strigella y Cepaea hortensis infestados con metacercarias, nuevas fugas para el ciclo biológico del Digénido.

Pérdidas semejantes las vendrán a constituir todos aquellos Gasterópodos segundos hospedadores intermediarios que se vean depredados por Aves, sin que por el momento nos sea posible decir si en algunas especies de las mismas pueda llegar a desarrollarse el adulto de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. hasta la madurez o no. En el caso de que algunos pájaros pudieran actuar como hospedadores definitivos, el ciclo evolutivo del Digénido se vería enormemente favorecido, ya no sólo en un mismo enclave al disponer de un mayor número de hospedadores definitivos potenciales, sino también al verse de este

modo notablemente incrementada la capacidad de diseminación de la especie parásita gracias a la mayor capacidad de migración de las Aves.

La maduración del adulto en el microhábitat intestinal de las musarañas tiene lugar en un espacio de tiempo muy corto, siendo expulsados los adultos ya a las 24-48 horas (JOURDANE, 1976). Este factor desfavorable de la escasa longevidad del adulto se ve acompañado por otro factor negativo como es el hecho de que se trata de una especie de Digénido con una capacidad de producción de huevos no muy remarcable. Consecuentemente, nos encontramos con que la única fase claramente destinada a suplir las enormes pérdidas que tienen lugar a lo largo de todo el ciclo es la fase de esporocisto con su gran capacidad de producción de cercarias.

3.3.2.2.2.- FACTORES CONDICIONANTES GENERALES

Pocos datos concretos podemos adelantar sobre la dinámica de la población de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. en el Pirineo, pero sí cabe intuir la existencia de ciertas fluctuaciones tanto periódicas o estacionales como accidentales.

Las fluctuaciones generales del ciclo están claramente influenciadas por la carencia de lluvias en el Pirineo, puesto que en realidad cada período de lluvias vendrá a representar una fase de actividad de los Gasterópodos terrestres y por tanto una nueva ola de infestación de los segundos hospedadores intermediarios por cercarias. En este sentido hay que señalar que la abundancia de lluvias en el Pirineo a lo largo de todo el año viene a representar un factor claramente positivo para el ciclo, en lo que se refiere al prolongado tiempo que precisan las metacercarias para llegar al estadío de infestantes, período de tiempo que, en el Pirineo y debido a las bajas temperaturas usuales, se debe ver incluso todavía más prolongado. Recordemos aquí que, en lo que se refiere al enclave de Estavar, el régimen pluviométrico de La Cerdaña se caracteriza por las lluvias tardías de verano y finales de la primavera, siendo los meses más lluviosos los de mayo y junio.

Al igual que no hemos efectuado hasta la fecha sondeos estacionales a lo largo de una año para poder detectar las fluctuaciones poblacionales probables

a las que hemos hecho referencia, tampoco nuestros estudios han sido lo suficientemente profundos desde el punto de vista geográfico como para llegar a deducir cual es la distribución concreta del Digénido en el Pirineo. En este sentido, cabe decir que los estudios deberían realizarse a nivel de Moluscos hospedadores intermediarios, en los que la infestación se puede detectar sin problema, puesto que las investigaciones efectuadas sobre la helmintofauna de de Micromamíferos pirenaicos, si bien nos ha indicado de modo indudable cuales son los hospedadores finales de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. poco nos dice en realidad respecto a su distribución en el Pirineo, ya que los resultados en modo alguno pueden ser considerados como definitivos, dada la poca probabilidad que existe de capturar una musaraña precisamente dentro de aquellas 24 o 48 horas en que dura la vida del adulto en su intestino.

De todos modos, ciertas consideraciones efectuadas en cuanto a los factores condicionantes que inciden a nivel de hospedadores intermediarios nos permiten intuir fácilmente cual habrá de ser en buena lógica la distribución pirenaica del Digénido en cuestión. La dependencia de los Pulmonados terrestres, tanto primeros como segundos hospedadores intermediarios, respecto de la rosácea Spiraea ulmaria hace que la distribución de éstos se superponga a la de la planta. Recordemos al respecto que, concretamente en Cataluña, Spiraea ulmaria se extiende desde Vic hasta Ribas y La Cerdaña, y sobre todo se halla presente en prados y valles del Pirineo en los meses de junio, julio y agosto. Teniendo en cuenta la naturaleza del ciclo, cabe estimar pues como enclaves potencialmente viables para Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. todos aquellos en los que se dé la coexistencia de musarañas con dicha rosácea, y, por tanto, a su vez con los Gasterópodos Cepaea hortensis y Euomphalia strigella.

3.3.3.- DISCUSION Y CONCLUSIONES

Pasamos seguidamente, poniendo así punto final a todo el análisis biológico y ecológico anteriormente expuesto sobre la especie Pseucoleucochloridium pericardicum n. sp., a discutir los resultados obtenidos en todos sus aspectos y muy especialmente la clasificación sistemática de este Digénido.

3.3.3.1.- DISCUSION

Tratándose el Digénido que nos ocupa, a nuestro entender, de una nueva especie de Brachyláimido para la Ciencia, la discusión habrá de centrarse precisamente en este hecho.

Hablaremos pues aquí de la necesaria clasificación sistemática del Digénido en primer lugar, para acometer seguidamente a la comparación de resultados, a la especificidad y espectro de hospedadores y por último a la distribución geográfica del mismo.

A) CLASIFICACION SISTEMATICA

Los resultados obtenidos en este estudio sobre la biología y ecología de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. no hacen sino corroborar la posición sistemática del género Pseudoleucochloridium dentro de la familia Brachylaimidae, al igual que hicieran los estudios biológicos efectuados sobre Pseudoleucochloridium por parte de POJMANSKA (1959, 1961) y JOURDANE (1970, 1976). El hecho de que el ciclo evolutivo de los representantes de este género transcurra a través de dos hospedadores intermediarios Gasterópodos Pulmonados excluye totalmente su posible inclusión en Leucochloridiidae (véase SOLTYS, 1952), familia que reune especies con ciclo diheteroxenos, esto es, con un sólo hospedador intermediario. Existen además en el ciclo evolutivo de las especies de Pseudoleucochloridium otras claras diferencias biológicas respecto al ciclo ostentado por los representantes de la familia Leucochloridiidae, como son la morfología de las cercarias, con cola rudimentaria y en forma de muñón, la presencia de metacercarias libres (= no enquistadas) y la situación del poro genital del adulto claramente ventral (MAS-COMA & GALLEGO, 1975 a; BAKKE, 1981).

Admitida ya de modo indudable la inclusión del género Pseudoleucochloridium dentro de la familia Brachylaimidae, resta ahora por dilucidar de un modo concreto de que especie se trata. Hasta la fecha se ha descrito dos especies dentro del género Pseudoleucochloridium, ambas parásitas intestinales de Sorícidos paleárticos: Pseudoleucochloridium soricis (Soltys, 1952) Pojmanska,

1959 y Pseudoleucochloridium skrjabini (Shaldybin, 1953) Pojmanska, 1959. POJMANSKA (1959) considera, basándose exclusivamente en la morfo-anatomía de los adultos, a Pseudoleucochloridium skrjabini como sinónimo de Pseudoleucochloridium soricis, sinonimia que de acuerdo con las conclusiones de nuestros resultados resulta ahora prematura e inaceptable hasta que llegue el día en que se conozca los ciclos biológicos completos y muy especialmente la quetotaxia cercariana de ambas especies.

Aparte de los datos morfológicos sobre los estadíos adultos, los únicos conocimientos biológicos sobre dichas especies se limitan a los estudios efectuados por POJMANSKA (1959, 1961) sobre Pseudoleucochloridium soricis en Polonia, puesto que los trabajos efectuados por JOURDANE (1970, 1976) se refieren a la misma cepa pirenaica estudiada en esta obra. Si efectuamos un análisis comparado entre los datos de la cepa polaca y la cepa pirenaica, nos encontramos con que desde el punto de vista morfo-anatómico resulta imposible diferenciar las metacercarias y los adultos (POJMANSKA, loc. cit., no encontró ni esporocistos ni cercarias). Sin embargo, sí que a nivel biológico cabe observar una diferencia clara y significativa. Nos referimos al microhábitat final ocupado por las metacercarias. Así, mientras POJMANSKA (loc. cit.) encuentra metacercarias de Pseudoleucochloridium soricis en varias especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres y siempre exclusivamente a nivel de riñón, en el caso de la cepa pirenaica y tanto en los estudios de JOURDANE (1970, 1976) como en nuestros estudios las metacercarias ostentan como microhábitat exclusivo la cavidad pericárdica en las dos especies de caracoles que hemos podido detectar como segundos hospedadores intermediarios en la Naturaleza. Estos datos unidos a las conclusiones alcanzadas tras largos años de estudio en la biología de Brachyláimidos en los que hemos podido observar el tropismo característico del estadío de metacercaria dentro del caracol, nos sugiere en nuestra opinión de modo indudable que estamos ante dos especies del mismo género Pseudoleucochloridium indiferenciables por el momento a nivel de adulto pero perfectamente distinguibles por el hecho biológico anterior.

Estamos convencidos de que el día en que se consiga dilucidar totalmente el ciclo biológico y la quetotaxia cercariana de Pseudoleucochloridium soricis en Polonia podremos añadir nuevos argumentos en apoyo de la distinción antedicha. En conclusión, pues, optamos por eregir aquí una nueva especie para

la Ciencia a la cual pasamos a denominar Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp., haciendo alusión con ello a su característica diferencial. A todo ello hay que añadir otro motivo que viene a imponer la erección de una nueva especie, concretamente el hecho de que estemos ante el primer ciclo de una especie del género Pseudoleucochloridium completamente dilucidado y con conocimiento exacto de la quetotaxia cercariana. Entendemos que adscribir el ciclo dilucidado a la especie Pseudoleucochloridium soricis, descrita originalmente en Polonia, vendría a plantear indudables problemas dentro de la sistemática del género en cuestión en el futuro.

B) COMPARACION DE RESULTADOS

Tal y como hemos dicho en el apartado anterior, la comparación de nuestros resultados sólo es posible efectuarla respecto de los datos aportados por POJMANSKA (1959, 1961) sobre Pseudoleucochloridium soricis y los de JOURDANE (1970, 1976) sobre nuestra misma especie Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.

Poco hay que discutir en lo que se refiere a los trabajos de JOURDANE (1970, 1976), por cuanto los materiales de dicho autor francés procedían de los mismos y próximos entornos geográficos que los estudiados por nosotros. Todas nuestras observaciones sobre morfología y anatomía de los estadíos larvarios, biología y ecología del ciclo en el Pirineo Oriental se superponen perfectamente a las efectuadas por dicho autor. En nuestro caso, sin embargo, y al haber podido disponer de materiales más cuantiosos, nos ha sido posible dilucidar aspectos no estudiados por JOURDANE (loc. cit.), como por ejemplo la quetotaxia de las cercarias y metacercarias y la evolución morfo-anatómica de las metacercarias con detalle. Al respecto cabe decir quizás que la única diferencia manifiesta consiste en el hecho de que JOURDANE (loc. cit.) describe la presencia de los bastoncitos cristalinos en los ciegos intestinales, típicos de las cercarias, en las metacercarias jóvenes. Ello no ha sido posible detectarlo nunca en nuestras metacercarias más diminutas, por lo que cabría presuponer que, si bien es lógico que la desaparición de estos típicos elementos cercarianos precise de cierto tiempo una vez alcanzada la cavidad pericárdica del segundo hospedador intermediario, dicho período de tiempo pu-

diera ser más corto de lo que en un principio cabría esperar aunque no tan reducido como el requerido por las glándulas de penetración en su desaparición. No obstante, cabe añadir aquí que, de hecho, en todas las cercarias fijadas, teñidas y montadas se dificulta enormemente la distinción de tales cristales cecales y que únicamente en cercarias observadas al microscopio in vivo cabe distinguir perfectamente su presencia. Si se tiene en cuenta que en nuestro caso todas las metacercarias han sido estudiadas siempre tras fijación, tinción y montaje, y nunca in vivo, se puede pensar que quizás la no distinción de los cristalitos sea en realidad un hecho falso.

En lo que se refiere a los espectros de hospedadores, tanto intermediarios como definitivos, nuestros resultados coinciden totalmente con los del autor galo. Cabe hacer, de todos modos, la salvedad de incluir a la musaraña común Crocidura russula dentro de los hospedadores definitivos, si bien ésta ha sido detectada como tal en el Macizo del Montseny y no el Pirineo, en el cual es un elemento faunístico muy raro por no decir inexistente. La hipótesis emitida por JOURDANE (1970, 1971, 1976) de que probablemente sean Aves los hospedadores definitivos habituales verdaderos del Digénido, actuando las musarañas únicamente a modo de secundarios, no nos ha sido posible comprobarla, desgraciadamente, por lo que las cuestión sigue por el momento abierta.

Las únicas diferencias notables que cabe observar entre nuestros resultados y los detectados por JOURDANE (1970, 1976) se refieren a los porcentajes de infestación ostentados por hospedadores intermediarios, primero y segundo, y hospedadores definitivos. Así, en nuestro caso, los índices de infestación han sido en todos los casos superiores, o incluso notablemente superiores a los hallados por dicho autor, y en lo que se refiere a nivel de hospedador definitivo también mayores que los detectados en otros paises europeos con respecto a Pseudoleucochloridium soricis (SOLTYS, 1952, 1954; SHALDYBIN, 1953; PROKOPIC, 1958, 1959; POJMANSKA, 1961; GENOV & DIMITROVA, 1966; PROKOPIC & GENOV, 1974). No creemos en realidad que estas diferencias vengan a significar datos de interés, ni siquiera a sugerir que en nuestras latitudes Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. encuentra mayores facilidades para su evolución que Pseudoleucochloridium soricis en el centro de Europa, en donde de hecho es más típico y habitual que aquí. Las diferencias pueden ser debidas simplemente a los enclaves estudiados o incluso a las épocas del año en que se efectuara la recolección de Gasterópodos hospedadores intermediarios. Se precisaría de unos materiales mucho más cuantiosos que permitieran un aná-

lisis estadístico para deducir si las diferencias son significativas o no.

POJMANSKA (1959, 1961), en sus profundos estudios efectuados en el Parque Nacional polaco de Bialowieza, realiza unos análisis cuantitativos de los porcentajes de infestación detectados a nivel de segundo hospedador por metacercarias (el primer hospedador intermediario de Pseudoleucochloridium soricis en Polonia permanece todavía hoy en día desconocido) y a nivel de hospedador definitivo por adultos de esta misma especie, tanto globalmente por años como según los distintos meses del año. Ninguna diferencia significativa cabe detectar, respecto de nuestros estudios, a nivel de hospedador definitivo, puesto que en Polonia POJMANSKA (loc. cit.) y SOLTYS (1952, 1954) detectan los adultos en las musarañas de las especies Sorex araneus y Neomys fodiens.

En cambio, en lo que se refiere a nivel de segundo hospedador intermediario, y tal como hemos dicho antes, las diferencias que cabe observar sí nos parecen significativas. Y estas diferencias se limitan sólo a dos puntos pero de gran transcendencia a nuestro entender:

- el microhábitat de parasitación de las metacercarias en el segundo hospedador intermediario no es la cavidad percárdica sino el riñón;
- el espectro de segundos hospedadores intermediarios es completamente distinto, estando constituido en Polonia por Gasterópodos terrestres de las especies Succinea putris L., Perforatella bidens (Cherm.), Perforatella dibotrion Kimak, Zenobiella rubiginosa (Schm.), Zenobiella vicina (Rossm.), Lacinaria gulo (Bielz) , Iphiginia latestriata (Bielz) Y Trichia bielzi (Schm.).

En las Tablas 24 y 26 quedan expresadas las medidas efectuadas sobre cercarias y metacercarias de Pseudoleucochloridium realizadas por POJMANSKA (1959, 1961) y JOURDANE (1976) así como las tasas de infestación detectadas por estos mismos autores a nivel de segundo hospedador intermediario. Por último, la Tabla 25 nos muestra las dimensiones de ejemplares adultos efectuadas por SOLTYS (1952) y POJMANSKA (1961).

	JOURDANE (1976) (medidas en μ) Pirineo Oriental			POJMANSKA (1959) (medidas en mm) Bialowieza (Polonia)	
	Cerc.	Metacerc.		Metacercarias	
	in vivo	in vivo		in vivo	in toto
	n=30	n=20			
	$\bar{x}$	V.E.	$\bar{x}$		V.E.
Longitud	260	600-1600	1000	1,50	0,72-1,6
Anch. máx.	130	350-1000	550	0,98	0,52-0,96
Vent. oral	70	110-340	260	0,40/0,38	0,21-0,32/0,22-0,43
Acetábulo	70	150-340	280	0,46/0,48	0,24-0,46/0,25-0,49
Rel. VO/VV	-	-	0,9	-	-
Faringe	30	-	-	0,18/0,12	0,07-0,12/0,096-0,16
Ap. caudal (long.)	25	-	-	-	-
Test. I	-	-	-	-	0,059-0,18/0,08-0,16
Test. II	-	-	-	-	0,064-0,126/0,064-0,152
Ovario	-	-	-	-	0,051-0,16/0,068-0,131

Tabla 24.- Pseudoleucochloridium soricis: cuadro comparativo de las dimensiones de cercarias y metacercarias halladas en la cavidad pericárdica de hospedadores naturales.

	SOLTYS (1952)	POJMANSKA (1961)
		V.E.
Longitud	1,7	0,79-1,24
Anch. máx.	0,9	0,51-0,66
Vent. oral	0,40	0,22-0,32/0,22-0,30
Acetábulo	0,38	0,20-0,35/0,18-0,36
Faringe	0,12	0,10-0,11/0,09-0,13
Test. I	0,16	0,11-0,15/0,10-0,15
Test. II	-	0,10-0,15/0,11-0,15
Ovario	0,12	0,11-0,17
Huevos	0,033/0,016	0,02-0,03/0,013-0,016

Tabla 25.- Pseudoleucochloridium soricis: cuadro comparativo de las dimensiones en mm de adultos hallados en Sorex araneus procedentes de Bialowieza (Polonia). % de infestación = 0-2,6.

		n	+	%
Station A ("berges d'un rivière")	E. strigella	178	44	25,5
	C. hortensis	145	15	10,3
Station B ("bosquet d'Aunes")	E. strigella	28	27	96,4
	C. hortensis	30	6	20,0

Tabla 26 A) Pseudoleucochloridium soricis: porcentajes de infestación detectados a nivel de segundo hospedador intermediario en Estavar (Pirineo Oriental) según JOURDANE (1976).

	Especies de caracoles	1957			1958			1959		
		n	+	%	n	+	%	n	+	%
Bialowieza	Succinea putris L.	329	9	2,74	117	70	6,0	-	-	-
	Perforatella bidens (Cherm.)	482	5	1,0	198	13	6,7	-	-	-
	Zenobiella rubiginosa (Schm.)	11	0	0	11	1	9,0	-	-	-
Karpethians	Perforatella dibotrion Kimak	38	4	10,5	23	0	0	1	1	-
	Zenobiella vicine (Rossm.)	5	0	0	4	1	-	4	0	0
	Lacinaria gulo (Bielz)	16	0	0	69	1	1,5	56	3	5,4
	Iphigena latestriata (Bielz)	14	1	7,1	8	0	0	-	-	-
	Trichia bielzi (Schm.)	1	1	-	10	0	0	2	0	0

Tabla 26 B) Pseudoleucochloridium soricis: porcentajes de infestación detectados a nivel de segundo hospedador intermediario en Polonia según POJMANSKA (1961).

C) ESPECIFICIDAD Y ESPECTRO DE HOSPEDADORES

Por el hecho de tratarse de una especie nueva para la Ciencia y dada la imposibilidad de saber si los materiales hallados y estudiados por otros autores en otras regiones europeas se corresponden en realidad a Pseudoleucochloridium soricis o a Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp., no queda otro remedio por el momento que ceñirse a los datos biológicos de nuestro estudio.

En lo que se refiere al primer hospedador intermediario, Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. se muestra como parásito específico, oioxeno, de Cepaea hortensis. A nivel de segundo hospedador intermediario el espectro de hospedadores se muestra igualmente limitado, habiéndose detectado la presencia de metacercarias en la Naturaleza únicamente en Euomphalia strigella y Cepaea hortensis. Esta especificidad marcada para con dichas dos especies de caracoles ha sido corroborada experimentalmente en el Laboratorio, por cuanto las infestaciones experimentales de otras especies de caracoles han dado siempre resultados negativos (JOURDANE, 1976). En este caso pues, a nivel de segundo hospedadcr intermediario parecen superponerse un fenómeno de especificidad fisiológica con uno de especificidad ecológica consecuencia de la convivencia obligada de ambas especies de caracoles en aquellas regiones pobladas por la rosácea Spiraea ulmaria constituyente esencial de la dieta alimenticia de ambos.

A nivel de adulto, el espectro de hospedadores definitivos muestra un abanico relativamente amplio pero manteniéndose siempre dentro de una misma familia. Estamos, pues, en este caso, ante una oligoxenia de los adultos con respecto a musarañas de la familia Soricidae (Soricinae: Sorex araneus, Sorex minutus y Neomys fodiens; Crocidurinae: Crocidura russula).

D) DISTRIBUCION GEOGRAFICA

El motivo de encontrarnos ante una nueva especie para la Ciencia nos explica la imposibilidad de concretar la distribución geográfica de la misma, sobre todo teniendo en cuenta la incapacidad de distinguir Pseudoleucochlori-

dium pericardicum n. sp. y Pseudoleucochloridium soricis a nivel de adulto. En consecuencia, por el momento, cabe incluir dentro de la distribución geográfica de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. la cadena pirenaica con toda seguridad, y más concretamente todos aquellos enclaves donde la presencia de la planta Spiraea ulmaria posibilita la existencia de las dos especies de caracoles terrestres imprescindibles, conjuntamente con las musarañas, para cerrar el ciclo.

Mención especial merece el hallazgo de un especimen de Pseudoleucochloridium en el Macizo del Montseny. Es evidente que lo más lógico es presuponer que la especie de Pseudoleucochloridium detectada en el Montseny sea Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp., geográficamente mucho más próxima que Pseudoleucochloridium soricis de Polonia. De todos modos, la confusión científica final no habrá de tenerse sino hasta el día en que se detecte los estadíos larvarios y se determine la quètotaxia cercariana del Pseudoleucochloridium existente en el Montseny.

3.3.3.2.- CONCLUSIONES

El ciclo evolutivo de la especie parásita Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. se ha podido estudiar de modo que los grandes rasgos de su biología y ecología queden perfectamente definidos. Dichas características generales se encuadran por completo dentro de los conocimientos que sobre los mismos puntos se conoce sobre los Digénidos de la familia Brachylaimidae.

Al tratarse de una especie nueva, cuantos datos aportamos aquí constituyen elementos que deben ser estimados como novedades si bien gran parte de la biología y ecología de esta nueva especie había sido estudiada ya por otro autor (JOURDANE, 1970, 1976) aunque bajo el binomio de Pseudoleucochloridium soricis. Partiendo de esta circunstancia, son de destacar los siguientes hechos:

- confirmación de la especificidad de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. a nivel de primer hospedador intermediario con respecto a Cepaea hortensis en el Pirineo Oriental;

- confirmación del hepatopáncreas como microhábitat de los esporocistos en el Pulmonado primer hospedador intermediario;

- detección de la formación de "cámaras de eyección" en los extremos de las ramificaciones terminales de los esporocistos, junto a los poros de salida, en el momento de la expulsión de las cercarias;

- dilucidación completa de la quetotaxia de la cercaria en la cual cabe observar evidentes semejanzas con respecto a Dollfusinus frontalis, como veremos más adelante;

- confirmación del espectro de segundos hospedadores intermediarios de la especie, limitado a Euomphalia strigella y Cepaea hortensis, en el Pirineo Oriental;

- confirmación del papel de Euomphalia strigella como segundo hospedador intermediario preferente y del de Cepaea hortensis únicamente como secundario, en el Pirineo Oriental;

- deducción de la improbabilidad de que un mismo individuo de Gasterópodo terrestre infestado con esporocistos se autoinfeste con las cercarias producidas por éstos. Nuestros trabajos sugieren que las metacercarias que cabe hallar esporádicamente en individuos de Cepaea hortensis albergantes de esporocistos deben provenir de infestaciones por cercarias procedentes de otros individuos emisores en infestación previa a la ingestión del huevo y consecuente desarrollo de los esporocistos en los caracoles en cuestión; en otras palabras, se comprueba que para que se complete el ciclo es necesario que los Gasterópodos primer y segundo hospedadores intermediarios sean dos individuos distintos;

- confirmación del pericardium como microhábitat final exclusivo ocupado por la metacercaria a nivel de segundo hospedador intermediario;

- estudio detallado de la evolución morfo-anatómica del Digénido en el segundo hospedador intermediario hasta alcanzar el estadío de metacercaria infestante, evolución en la que es de destacar el desarrollo progresivo del útero hasta llegar a ostentar el trazado que le es típico a nivel de adulto y que constituye su característica genérica diferencial esencial con respecto a los demás miembros de la subfamilia Panopistinae;

- detección por primera vez de la presencia de papilas sensoriales cuticulares en la metacercaria y puesta en evidencia de su número y distribución;

- detección de notables diferencias biológias entre el ciclo evolutivo seguido por la especie Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. en el Pirineo Oriental y el seguido en Polonia por la única especie restante de validez reconocida del mismo género Pseudoleucochloridium soricis;

- confirmación del encuadre sistemático del género Pseudoleucochloridium dentro de la familia Brachylaimidae en base a la morfo-anatomía mostrada por esporocistos, cercarias, metacercarias y adultos y al ciclo evolutivo incluyendo dos Gasterópodos terrestres como hospedadores intermediarios y Mamíferos como hospedadores definitivos.

Añadamos para finalizar que, si bien tras este estudio el ciclo evolutivo de Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp. pasa a ser conocido en sus grandes rasgos y fases, siguen quedando algunos aspectos de los que desgraciadamente aún hoy día sólo disponemos de escasos datos, e incluso en ciertos casos nuestros conocimientos son totalmente nulos. Citemos como ejemplos la morfología del miracidio, el origen y evolución de los esporocistos, el número de generaciones y capacidad de germinación de los mismos, la cronobiología de la emisión cercariana y los factores bióticos y abióticos que influyen sobre la misma (actualmente en estudio), la resistencia y viabilidad de las cercarias en su fase de vida libre en el medio externo, el tropismo de

las cercarias en la búsqueda y selección de los segundos hospedadores intermediarios, la duración de la evolución de las metacercarias hasta estadío infestante según la especie de Gasterópodo terrestre y según factores climáticos externos como la temperatura, etc., y finalmente el espectro de hospedadores definitivos en los que si bien parece circunscribirse a los Sorícidos, hechos como la rapidez con que los adultos son expulsados del intestino de las musarañas, así como los bajos porcentajes de infestación detectados usualmente por doquier por adultos en dichos Insectívoros, vienen a sugerir que quizás haya otros animales, presumiblemente Aves, que intervengan en el ciclo también como hospedadores definitivos, incluso posiblemente de modo más habitual que los propios Sorícidos.

3.4.- DOLLFUSINUS FRONTALIS BIOCCA ET FERRETTI, 1958

Se procederá en este apartado a exponer ampliamente los estudios que han sido efectuados destinados a aportar nuevos datos sobre la bionomía del Digénido Dollfusinus frontalis en general.

Nuestros estudios sobre la biología y ecología de esta especie se han centrado en su totalidad concretamente sobre la menor de las Islas Pitiusas (Islas Baleares), la isla de Formentera. El ciclo evolutivo de este Digénido ha sido estudiado, asimismo, tanto experimentalmente en el Laboratorio como con material procedente de la Naturaleza.

3.4.1.- BIOLOGIA DEL CICLO

El ciclo evolutivo de la especie de Digénido Dollfusinus frontalis se presenta en la Naturaleza como un ciclo terrestre típicamente triheteroxeno en el que actúan Gasterópodos Pulmonados como primer y segundo hospedadores intermediarios y Micromamíferos (Roedores e Insectívoros) como hospedadores definitivos.

Expondremos en primer lugar, dentro de este apartado, un breve esquema general del ciclo para proceder a continuación a analizar la evolución del parásito en los hospedadores intermediarios y definitivo según los estudios experimentales efectuados en el Laboratorio y los realizados con material procedente de la Naturaleza. Para una más fácil exposición se desmembrará el ciclo biológico completo en sus tres fases principales, correspondientes a cada uno de los tres hospedadores que intervienen en él.

3.4.1.1.- ESQUEMA GENERAL DEL CICLO

De acuerdo con los estudios efectuados, el ciclo de Dollfusinus frontalis se desarrolla en la isla de Formentera según el esquema siguiente:

- los huevos son eliminados al medio externo bien directamente con el estornudo, bien indirectamente con las heces tras a-

travesar inalterados el digestivo del Micromamífero hospedador definitivo (Eliomys quercinus ophiusae, Rattus rattus y Erinaceus (Aethechinus) algirus cf. vagans);

- estos huevos son ingeridos por el caracol terrestre primer hospedador intermediario (Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana), eclosionando y liberándose los miracidios a nivel del tibo digestivo y originándose los esporocistos en el hepatopáncreas;
- las cercarias producidas por los esporocistos, de cola rudimentaria (cercarias terrestres de tipo microcerco) salen activamente del Molusco al medio externo donde se mantienen vivas en condiciones de humedad adecuadas;
- las cercarias, ya libres, reptan sobre el sustrato húmedo hasta tomar contacto con otro caracol terrestre que desempeñará la función de segundo hospedador intermediario (Trochoidea (Xeroplexa) caroli, Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana, Cernuella (Cernuella) virgata, Eobania vermiculata, Milax gagates y Cochlicella conoidea), en el que penetran por el orificio excretor hasta llegar al riñón, de donde, a través del conducto reno-pericárdico, pasan a la cavidad pericárdica , donde evolucionan hasta alcanzar el estadío de metacercaria infestante.
- las metacercarias, no enquistadas, alcanzan su tamaño definitivo transcurridos varios meses después de la infestación del Gasterópodo con cercarias;
- el Micromamífero hospedador definitivo se infesta por ingestión del caracol segundo hospedador intermediario, liberándose las metacercarias las cuales migran hasta alcanzar las fosas nasales y senos frontales del hospedador en donde se instalan y maduran hasta el estadío de adulto grávido.

3.4.1.2.- EVOLUCION EN EL PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO

En esta primera fase del ciclo se estimará desde la infestación del pri-

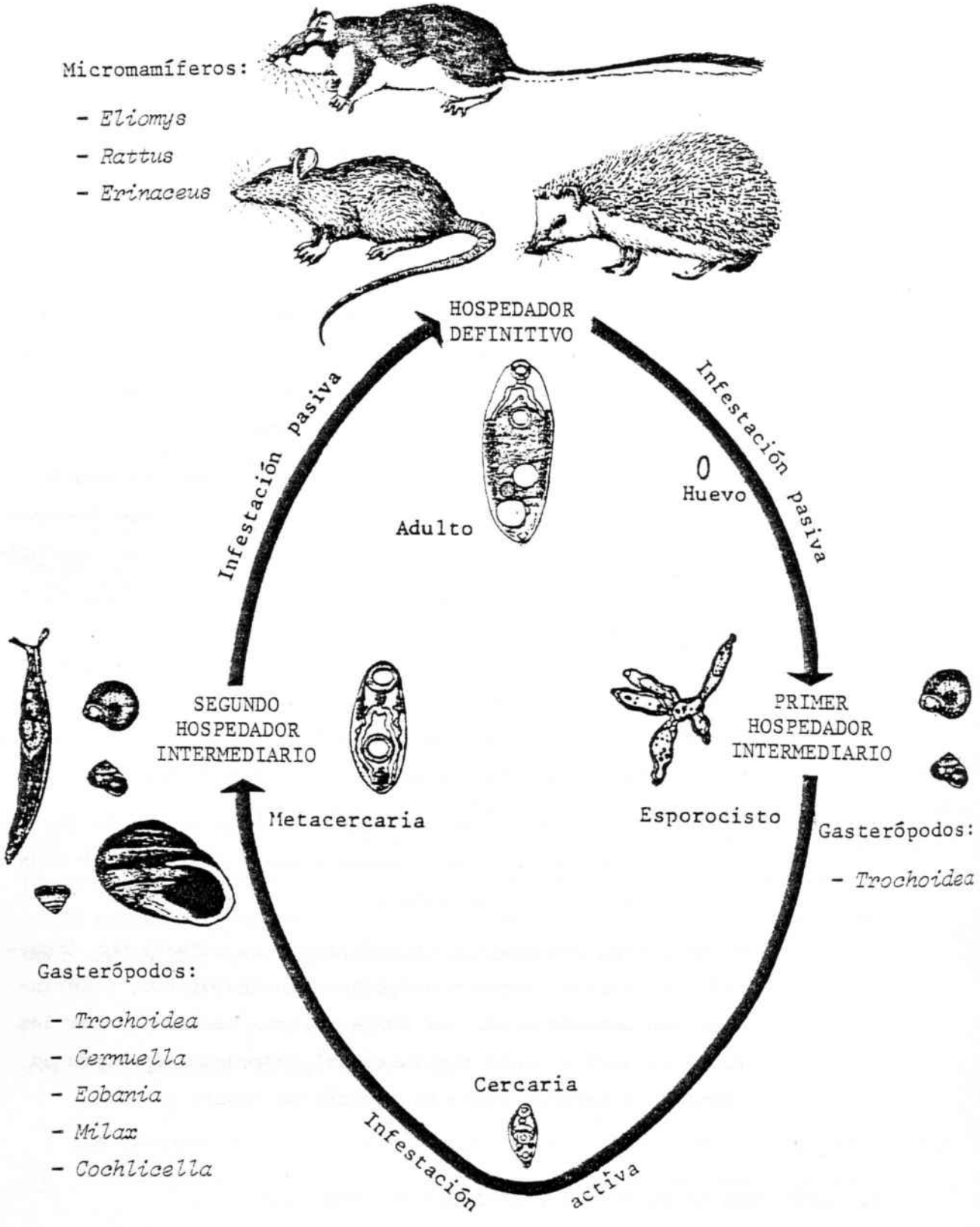


Fig. 160.- Dollfusinus frontalis: esquema general del ciclo evolutivo del Digénido en la isla de Formentera.

mer hospedador intermediario, por ingestión del huevo, hasta la emisión de cercarias por el mismo, incluyendo, asimismo, la breve fase de vida libre de las cercarias recién emitidas.

3.4.1.2.1.- RECEPTIVIDAD DE LOS GASTEROPODOS

El estudio del parasitismo en los Gasterópodos terrestres por los primeros estadíos larvarios de Dollfusinus frontalis ha sido efectuada tanto con material obtenido directamente de la Naturaleza como experimentalmente en el Laboratorio.

El cercioramiento de una posible parasitación por esporocistos en Gasterópodos terrestres se ha llevado a cabo tanto por disección como por comprobación de una probable emisión cercariana, efectuándose siempre la determinación específica con posterioridad mediante estudio quetotáxico.

A) POR INFESTACION NATURAL

Las especies de Gasterópodos terrestres de Formentera que, junto con sus tasas de infestación determinadas, han sido estudiadas con el fin de averiguar su viabilidad como primeros hospedadores intermediarios de Dollfusinus frontalis en la Naturaleza han sido las siguientes:

- Rumina decollata

  Formentera, octubre 1975: 6 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

  Formentera, octubre 1976: 20 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

  Formentera, octubre 1978: 39 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

  Formentera, octubre 1979: 160 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 449 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

- Milax gagates

Formentera, octubre 1978: 8 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1979: 24 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 26 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

- Otala (Otala) punctata

Formentera, octubre 1976: 10 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1978: 9 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 18 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 27 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1979: 23 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 9 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 9 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 18 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

- Eobania vermiculata

Formentera, octubre 1975: 3 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1976: 50 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1978: 34 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 19 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 53 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1979: 55 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 39 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 17 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 56 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

- Theba pisana

Formentera, octubre 1975: 75 ejemplares procedentes de Ca'n Marí, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1976: 18 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 207 ejemplares procedentes de Ca'n Marí, todos negativos (0%); 225 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1978: 391 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 161 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 1 ejemplar procedentes de Ca'n Marí, negativo (0%); 553 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1979: 510 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 640 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 29 ejemplares procedentes de Es Caló, todos negativos (0%); 669 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

- Trochoidea (Xeroplexa) caroli

Formentera, octubre 1976: 1 ejemplar procedente de Ca'n Campanich, negativo (0%); 19 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 20 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1978: 38 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 9 infestados con esporocistos y emisores de cercarias (23,68%); 8 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, 1 infestado con esporocistos y emisor de cercarias (12,50%); 46 ejemplares examinados en total, 10 infestados con esporocistos y emisores de cercarias (27,74%).

Formentera, octubre 1979: 246 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, 17 infestados con esporocistos y emisores de cercarias (6,91%).

Formentera, octubre 1981: 174 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 20 infestados con esporocistos y emisores de cercarias (11,49%); 50 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, 9 infestados con esporocistos y emisores de cercarias (18%); 18 ejemplares procedentes de Es Caló, todos negativos (0%); 242 ejemplares examinados en total, 29 infestados con esporocistos y emisores de cercarias (11,98%).

- Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana

Formentera, octubre 1978: 9 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 3 infestados con esporocistos y emisores de cercarias (33,33%).

Formentera, octubre 1979: 20 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 24 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 2 infestados con esporocistos y emisores de cerrias (8,33%); 5 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 29 ejemplares examinados en total, 2 infestados con esporocistos y emisores de cercarias (11,98%).

- Cernuella (Cernuella) virgata

Formentera, octubre 1978: 80 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 30 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 110 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1979: 410 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 886 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 4 ejemplares procedentes de Es Caló, todos negativos (0%); 890 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

- Cochlicella conoidea

Formentera, octubre 1976: 5 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1978: 20 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 15 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 40 ejemplares procedentes de Ca'n Marí, todos negativos (0%); 75 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1979: 60 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 53 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

- Caracollina lenticula

Formentera, octubre 1978: 35 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1979: 80 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 63 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 28 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 4 ejemplares procedentes de Es Caló, todos negativos (0%); 95 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Los resultados obtenidos en este análisis de la receptividad natural de los Gasterópodos estudiados para con la primera fase larvaria de Dollfusinus frontalis son del todo significativos. Este Digénido parece mostrar, a nivel de primer hospedador intermediario, una marcada especifidad para con las especies Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana, presentando ambas unos índices de infestación muy próximos aunque, de todos modos, actuando la primera de ellas de un modo cuantitativamente preferente dada su mayor frecuencia poblacional en la isla de Formentera.

B) POR INFESTACION EXPERIMENTAL

Debido a las insalvables dificultades encontradas hasta la fecha en el intento de adaptación y mantenimiento en el Laboratorio de los Gasterópodos que actúan en Formentera como primeros hospedadores intermediarios, no se tuvo más remedio que intentar la infestación experimental con otras especies de Gasterópodos mejor adaptados a la cautividad. En otras palabras, los Gasterópodos Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana, hospedadores habituales del Digénido en la isla, no pudieron ser utilizados en nuestros ensayos de infestación mediante huevos del Digénido. Dichos ensayos fueron efectuados con la especie de Gasterópodo Rumina decollata, con ejemplares procedentes de la misma isla de Formentera y a los que previamente se les había comprobado su negatividad como emisores de cercarias. Concretamente, se infestó 12 individuos con huevos del Digénido obtenidos a partir de 3 adultos encontrados en las fosas nasales de un lirón careto (Eliomys quercinus ophiusae) muerto en cautiverio y procedente de la isla de Formentera. Estos caracoles así infestados fueron mantenidos en el Laboratorio a la temperatura reinante en el mismo, la cual es bastante variable según la época del año y el sistema de calefacción existente (aproximadamente en invierno oscila entre 13 20ºC y en verano entre 18 y 25ºC).

La verificación del éxito de dichas infestaciones se ralizó llevando a cabo, a distintos intérvalos de tiempo transcurridos desde el momento de la infestación, mediante comprobaciones de una posible emisión de cercarias por los Gasterópodos ensayados, de tal manera que fuera posible dilucidar cuando se producía la emisión de las primeras cercarias. En concreto se efectuó 14

comprobaciones a los siguientes tiempos desde el momento de la infestación: 2 meses y 10 días, 2 meses y 22 días, 3 meses y 10 días, 3 meses y 15 días, 4 meses, 6 meses, 7 meses, 8 meses, 9 meses, 9 meses y 10 días, 10 meses, 13 meses, 15 meses y 16 meses. Durante las pruebas los caracoles eran mantenidos durante varias horas en las cápsulas de Petri para una mayor seguridad en el resultado.

Los resultados de estas comprobaciones de emisión por parte de los caracoles ensayados fueron todos negativos, así como la disección de uno de ellos a los 17 meses de la infestación, que no mostró la presencia de ningún esporocisto a nivel de hepatopáncreas.

El hecho de no haberse conseguido el desarrollo de los esporocistos de Dollfusinus frontalis en el Gasterópodo Rumina decollata no hace sino corroborar experimentalmente la marcada especificidad que muestra el Digénido, a nivel de primer hospedador intermediario, con respecto de las especies Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana en la isla de Formentera. Todo ello está de acuerdo con lo que hasta la fecha se conoce sobre la especificidad que presentan, a nivel de primer hospedador intermediario, las especies de Trematodos pertenecientes a la familia Brachylaimidae.

3.4.1.2.2.- INGESTION DEL HUEVO Y MIRACIDIO

El hecho de haberse iniciado el estudio del ciclo experimental que nos ocupa a partir de caracoles emisores de cercarias hace que la fase de huevo y miracidio y la correspondiente infestación del primer hospedador intermediario por éstos constituya la última etapa que cierra el ciclo. Desgraciadamente, no nos ha sido posible aún cerrar el ciclo experimentalmente al no haber infestado los Gasterópodos primeros hospedadores intermediarios del Digénido en la isla de Formentera por los motivos ya aludidos en el subapartado anterior.

De acuerdo con los conocimientos de que se dispone hoy día sobre ciclos biológicos terrestres de Digénidos de la familia Brachylaimidae y en concreto, en el presente caso, de acuerdo con los estudios de TIMON-DAVID (1964, 1965 b) sobre Dollfusinus frontalis los huevos embrionados son eliminados por el hos-

pedador definitivo ya sea directamente con el estornudo o indirectamente con las heces tras haber atravesado inalterados todo el digestivo. Así, alcanzan el medio externo donde serán ingeridos (infestación pasiva) por el caracol primer hospedador intermediario, en cuyo digestivo tendrá lugar la eclosión de los huevos y consiguiente liberación de los miracidios los cuales se dirigirán al lugar específico donde habrán de originar a los esporocistos.

3.4.1.2.3.- ESPOROCISTOS

A consecuencia de que en este estudio experimental no se haya conseguido con éxito la infestación de caracoles con huevos obtenidos a partir de adultos grávidos de Dollfusinus frontalis, no nos ha sido posible dilucidar el desarrollo evolutivo de los esporocistos de esta especie hasta alcanzar la madurez necesaria para poder emitir cercarias.

Todo lo que podemos aportar, por tanto, se refiere exclusivamente a esporocistos ya maduros y emisores de cercarias, sin que pueda afirmarse si se trata de esporocistos engendrados directamente por los miracidios (una única generación de esporocistos), de esporocistos hijos originados a partir de un esporocisto madre (2 generaciones de esporocistos) o de esporocistos nietos originados a partir de esporocistos hijos (varias generaciones de esporocistos).

A) LOCALIZACION

La disección de ejemplares de Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana, emisores de cercarias (infestación natural) y que han constituido el punto de partida de este ciclo experimental, nos permitió observar la presencia en general masiva de esporocistos ocupando todo el hepatopáncreas o glándula digestiva del Pulmonado, extendiéndose hasta las paredes del riñón e incluso más allá ocupando espacios libres alrededor del intestino. En estos casos extremos la glándula digestiva aparece totalmente degenerada, habiendo perdido su tonalidad castaña normal y quedando representada sólamente por algunos islotes granulares.

El hecho de que los esporocistos se encuentren distribuidos de un modo muy apretado y fuertemente fijados al órgano parasitado del caracol, hace casi imposible la extracción completa de los mismos, obteniéndose en la mayoría de los casos fragmentos de esporocistos de mayor o menor extensión.

B) MORFOLOGIA

Los esporocistos estudiados, ya maduros y productores de cercarias, muestran una forma de divertículos muy ramificados, siendo las ramificaciones de mayor o menor longitud y de diámetros muy variables (45-210 µ). Casi todas las ramas del esporocisto contienen un elevado número de cercarias, observándose todo tipo de estadíos evolutivos, desde verdaderos primordios genitales hasta cercarias completamente desarrolladas.

La gran fragilidad de los esporocistos es debida a que presentan una pared externa extremadamente fina y desgarrable cuya transparencia permite poder observar a través las cercarias en movimiento.

Los divertículos del esporocisto presentan en sus extremos unos orificios terminales o poros de salida por donde son expulsadas las cercarias ya completamente fomadas. La expulsión de las cercarias del esporocisto se efectúa gracias a una especie de "cámara de eyección" situada justo por delante del poro de salida del divertículo correspondiente, ejerciendo sus paredes al parecer, las cuales están ligeramente más engrosadas, la necesaria presión sobre la cercaria para que ésta salga fuera del esporocisto.

3.4.1.2.4.- CERCARIAS

Vamos a considerar en este apartado la morfología de cercarias maduras, esto es, de cercarias recién emitidas, en todos sus aspectos. Asimismo, añadiremos aquí cuantos datos podamos aportar sobre la naturaleza de la emisión de dichas cercarias y su comportamiento en libertad.

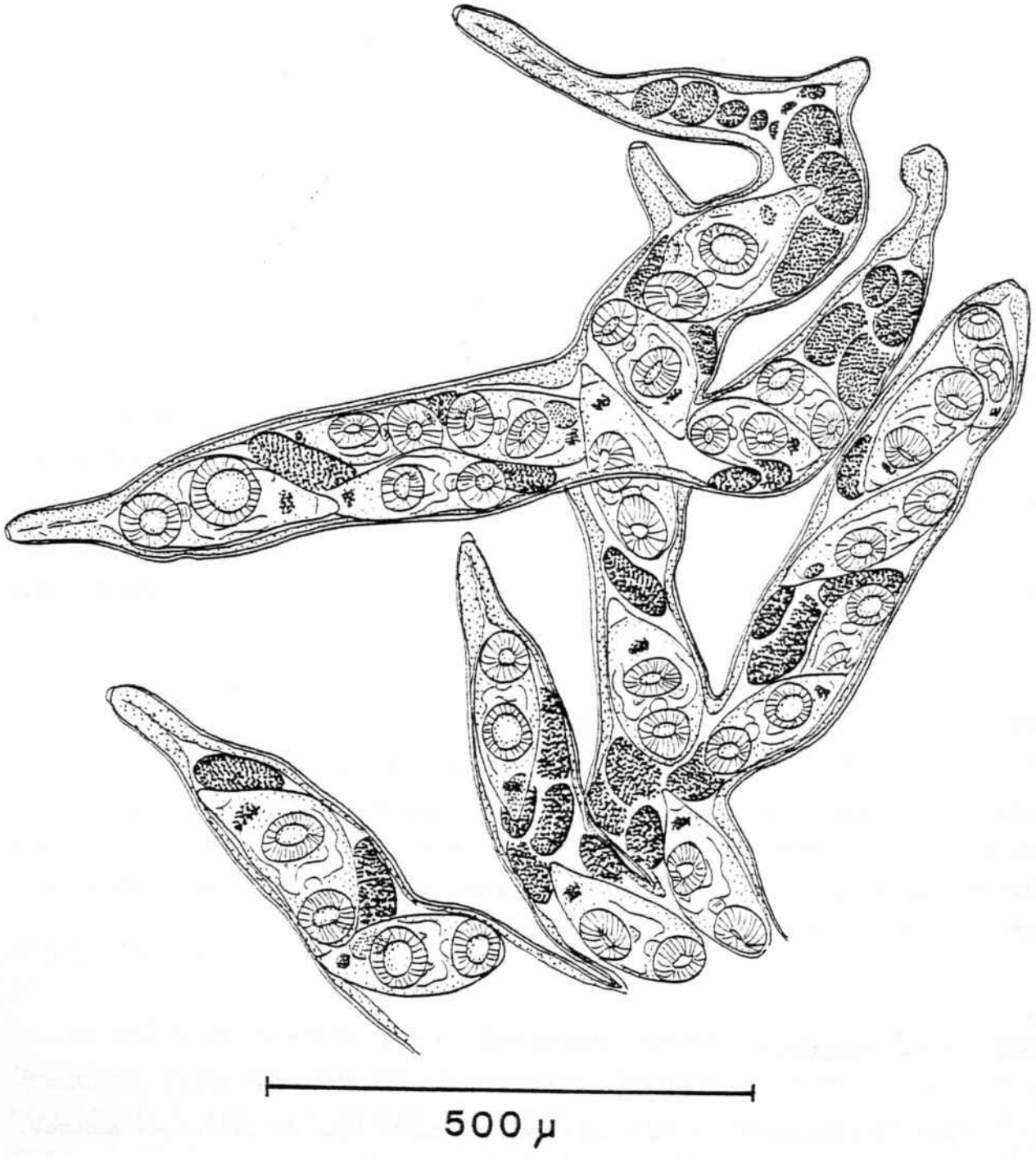


Fig. 161.- Dollfusinus frontalis: esquema mostrando ramificaciones terminales de un esporocisto.

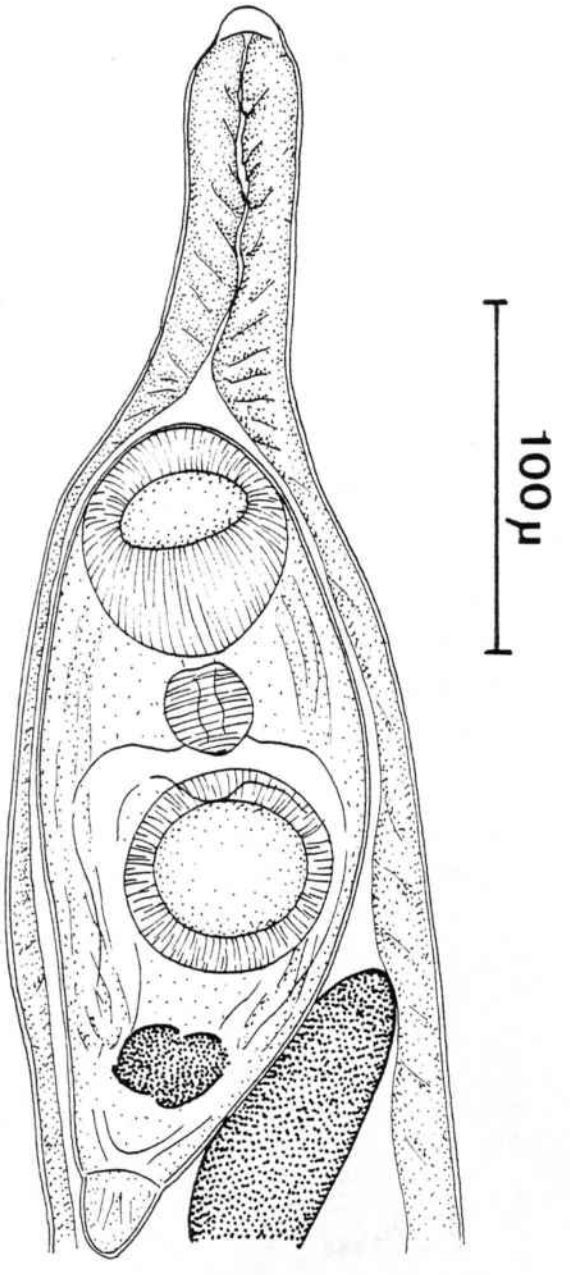


Fig. 162.- Dollfusinus frontalis: detalle de un extremo terminal de una ramificación de esporocisto mostrando la "cámara de eyección" conteniendo una cercaria antes de ser expulsada a través del poro de salida.

Fig. 163.- Dollfusinus frontalis: microfotografía de un esporocisto ramificado procedente de Trochoidea (Xeroplexa) caroli (Formentera). x 46.

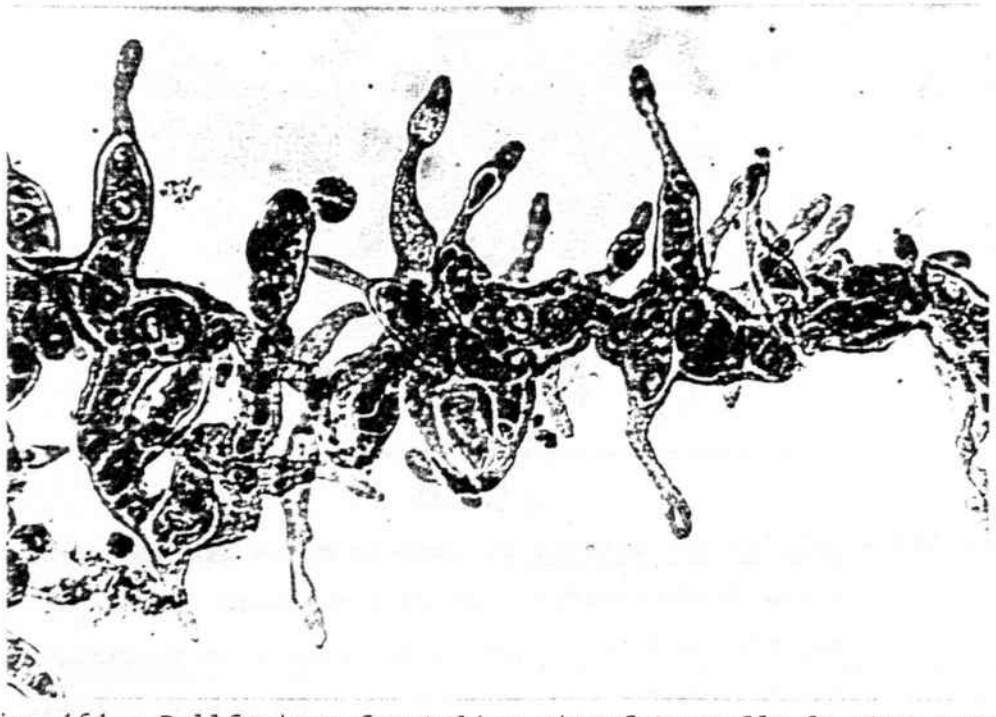


Fig. 164.- Dollfusinus frontalis: microfotografía de otro esporocisto ramificado procedente de Trochoidea (Xeroplexa) caroli (Formentera). x 82.

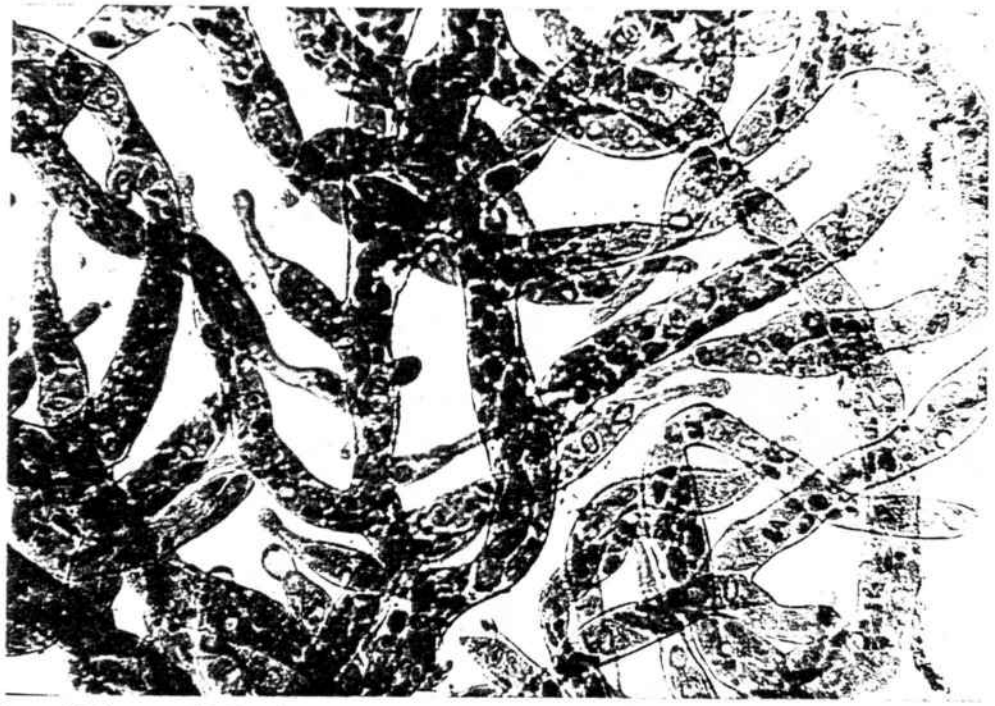


Fig. 165.- Dollfusinus frontalis: microfotografía de varios esporocistos ramificados procedentes de Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana (Formentera). x 55.

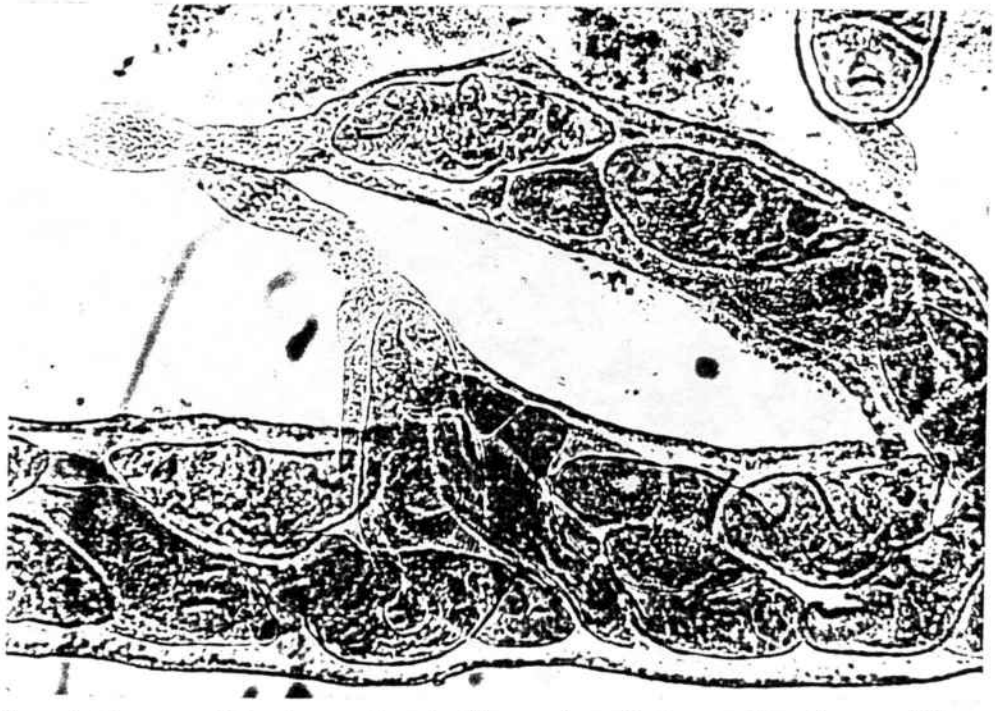


Fig. 166.- Dollfusinus frontalis: microfotografía de ramificaciones de esporocisto procedente de Trochoidea (Xeroplexa) caroli (Formentera). x 200.

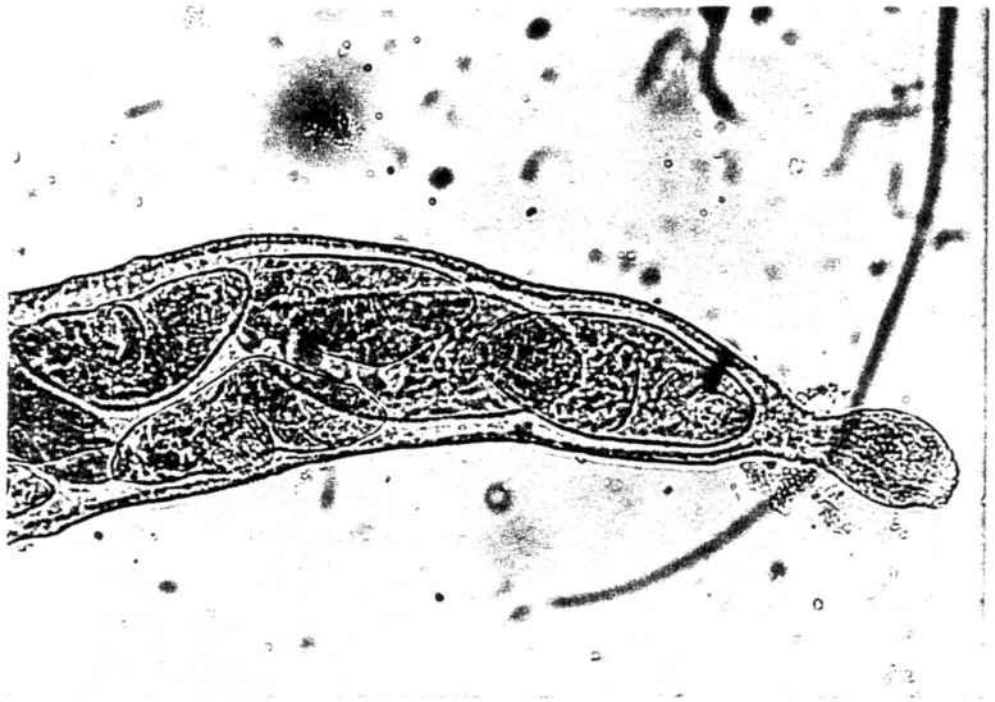


Fig. 167.- Dollfusinus frontalis: microfotografía de una ramificación terminal de un esporocisto procedente de Trochoidea (Xeroplexa) caroli (Formentera). x 200.

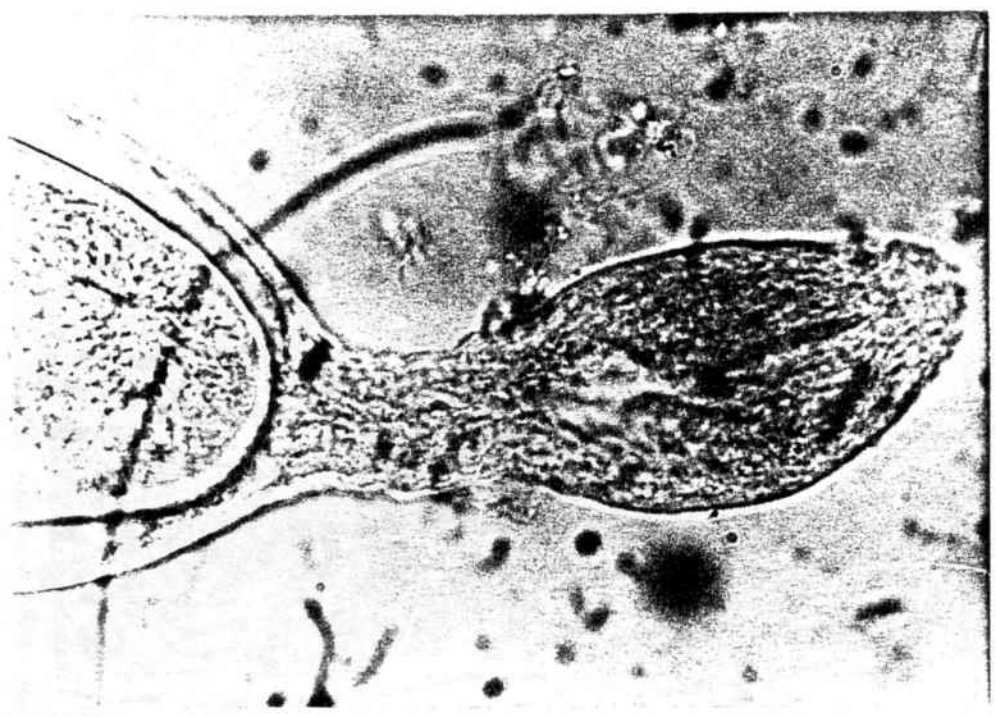


Fig. 168.- Dollfusinus frontalis: microfotografía de un extremo terminal de una ramificación de esporocisto, procedente de Trochoidea (Xeroplexa) caroli (Formentera), mostrando una "cámara de eyección" vacía. x 750.

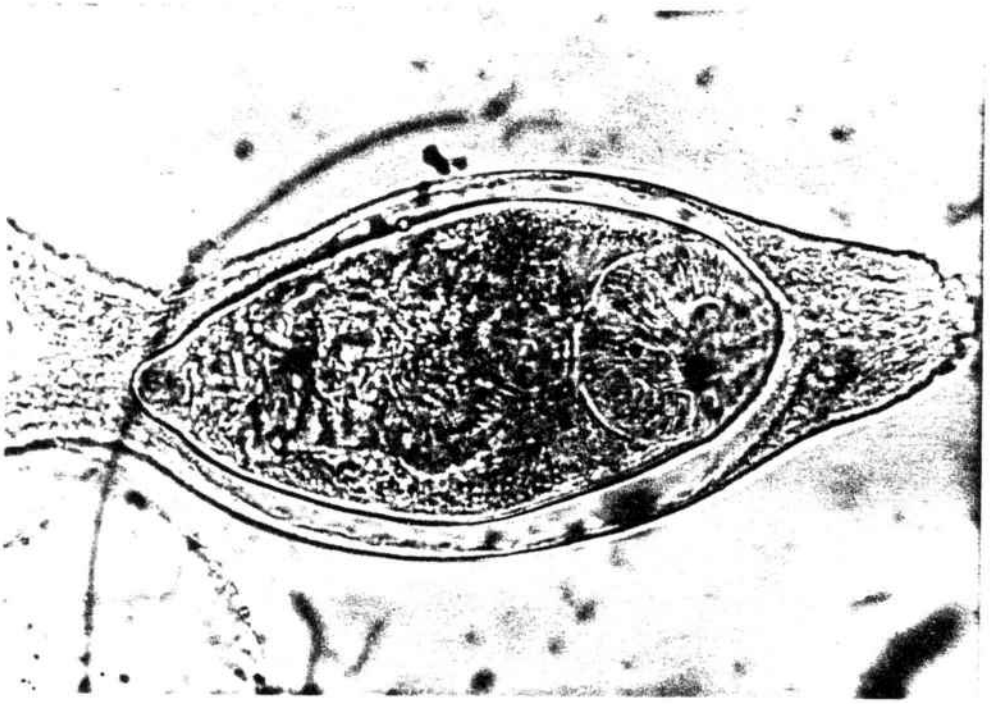


Fig. 169.- Dollfusinus frontalis: microfotografía de un extremo terminal de una ramificación de esporocisto, procedente de Trochoidea (Xeroplexa) caroli (Formentera), mostrando una "cámara de eyección" con una cercaria dentro . x 540.

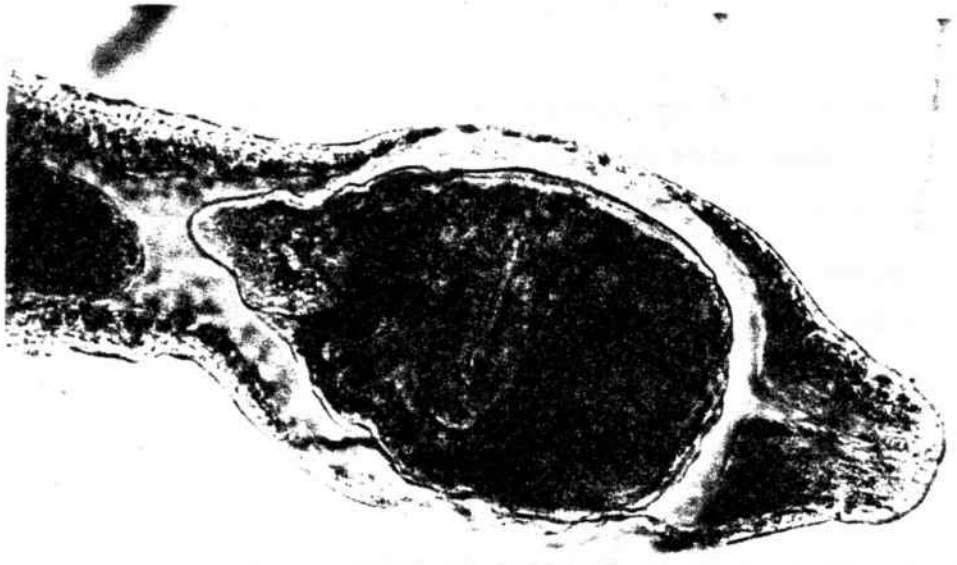


Fig. 170.- Dollfusinus frontalis: microfotografía de otro extremo terminal del mismo esporocisto en la que se aprecia claramente el poro de salida y la "cámara de eyección" conteniendo una cercaria en su interior. x 540.

A) MORFOLOGIA Y ANATOMIA

La cercaria de Dollfusinus frontalis pertenece al grupo de las cercarias terrestres de tipo microcerco caracterizada por la presencia de una cola rudimentaria reducida a un muñón caudal. Su forma es ligeramente lanceolada y su cutícula es lisa.

Las dos ventosas son circulares y subiguales. La ventosa oral es subterminal, ventral y bien musculosa. El acetábulo se localiza en una zona ligeramente post-ecuatorial y es menos musculosa que la ventosa oral.

El aparato digestivo consta de una faringe voluminosa y dos ciegos intestinales cortos que suelen terminar a nivel acetabular medio. Cabe distinguir también la presencia, evidente sobre todo en ejemplares fijados entre portaobjetos y cubreobjetos, de una rudimentaria prefaringe y de un corto esófago.

La cercaria presenta en la región post-acetabular dos agrupaciones de células glandulares laterales. En cada uno de estos grupos se ha podido distinguir hasta 8 células glandulares con sus canales glandulares correspondientes que se dirigen hacia la parte apical, lateralmente y de un modo más o menos paralelo a las paredes corporales, desembocando en la región anterior de la abertura bucal.

En la parte posterior del cuerpo, a nivel medio entre acetábulo y muñón caudal, y localizándose antes de la bifurcación de los canales excretores principales, se encuentra un primordio genital de estructura granulosa.

Las dimensiones de estas cercarias fijadas y montadas in toto son debidamente expuestas en la Tabla 27.

B) APARATO EXCRETOR

El aparato excretor de la cercaria de Dollfusinus frontalis es de tipo "stenostoma". Consta de una vesícula más o menos piriforme en la que desembocan los dos canales colectores principales en los que puede verse batir sin dificultad a los cilios vibrátiles. El excretor se proyecta al exterior mediante un corto canal posterior que se bifurca a nivel medio del muñón caudal,

Hospedador	Trochoidea (Xeroplexa) caroli n=88			Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana n=45		
	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	212-307	253	18,8	198-360	259	34,1
Anch. máx.	97-138	119	8,6	80-127	112	9,7
Vent. oral	58-77/52-75	69/65	3,9/4,3	56-75/48-69	66/63	4,2/4,8
Acetábulo	52-71/52-65	62/58	4,6/3,5	52-69/45-65	61/56	4,3/5,6
Rel. VO/VV	1,00-1,54	1,23	0,11	0,97-1,50	1,22	0,13
Faringe	18-26/24-35	23/28	2/2,3	15-26/22-32	23/27	2,1/2
Prim. genit.	28-52/17-35	42/21	5,2/3,4	30-43/15-30	37/21	4,4/3,4
Dist. VO-VV	30-84	51	10,5	33-107	57	16,6
Ap. caudal (l.x a.b.)	7-22/18-30	14/26	2,5/2,5	11-22/18-30	16/25	2,4/2,8

Tabla 27.- Dollfusinus frontalis: dimensiones en μ de cercarias emitidas por ejemplares de caracoles primeros hospedadores intermediarios procedentes de los enclaves de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos (isla de Formentera). Apendice caudal: l.x a.b. = longitud x anchura base).

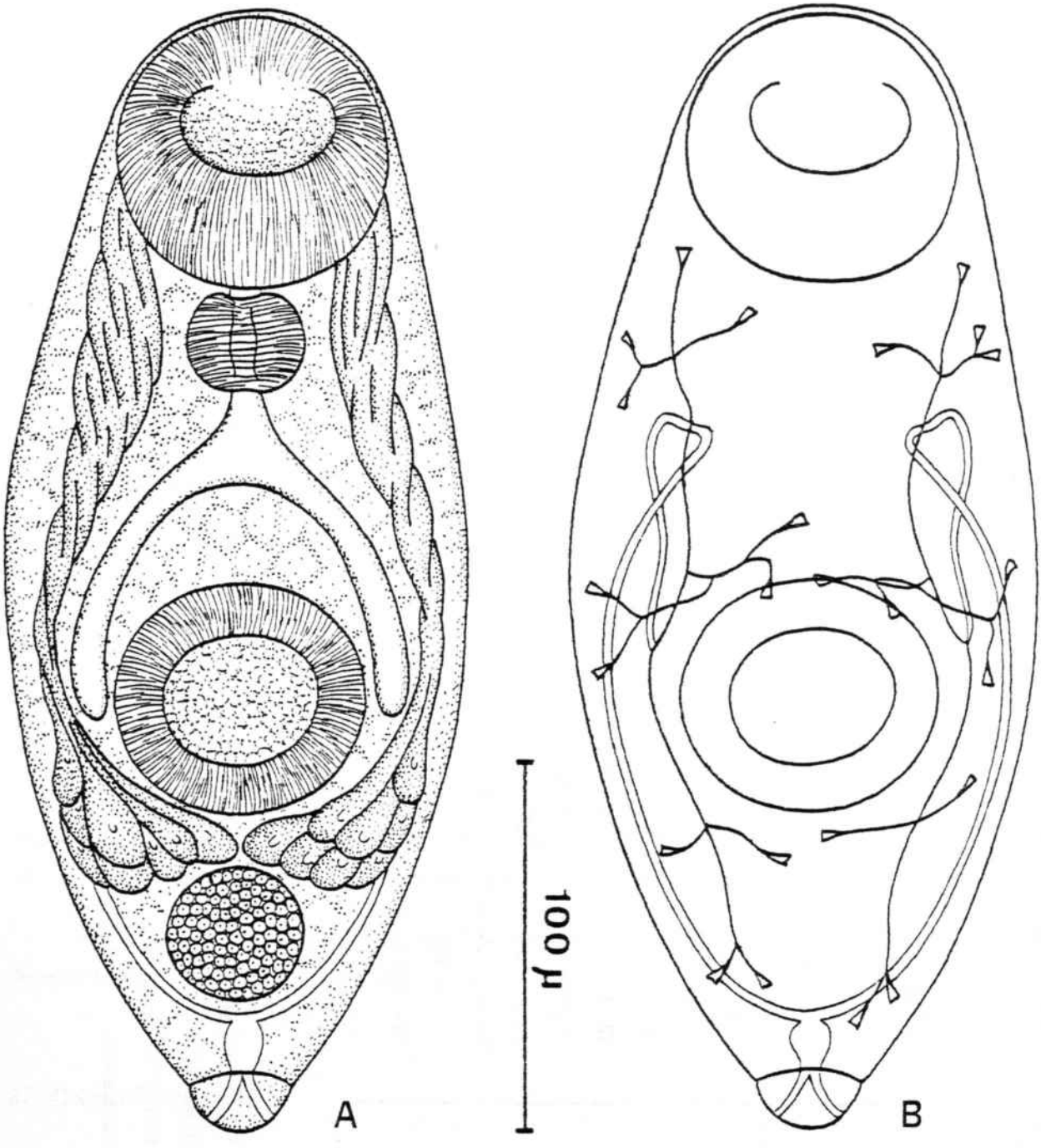


Fig. 171.- Dollfusinus frontalis: cercaria: A) morfología general en visión ventral; B) morfología del aparato excretor.

Fig. 172.- Dollfusinus frontalis: microfotografías de dos cercarias recién emitidas por Trochoidea (Xeroplexa) caroli (Formentera). x 480.

desembocando ambas bifurcaciones simétricamente cerca de su extremo final. Puede distinguirse bien el camino ascendente y descendente de los canales colectores principales, pero su continuación es difícil de reconstruir.

Hemos podido contar hasta 24 células flamígeras distribuyéndose según la siguiente fórmula:

$$2\ ((4 + 4) + (4))$$

C) QUETOTAXIA

La cercaria de Dollfusinus frontalis presenta una quetotaxia bastante sencilla en la que cabe remarcar una notable concentración de las papilas o sensores sobre la ventosa oral y sobre el acetábulo, un escaso número de papilas somáticas laterales, así como una pérdida general de papilas somáticas dorsales y ventrales.

La quetotaxia puede establecerse concretamente del siguiente modo:

a) Región cefálica

Papilas de la boca por cada hemicuerpo (52 cercarias examinadas)

C_I = $2C_IV$ en entorno bucal + $1C_IL$ + $1C_ID$

C_{II} = 8 papilas dispuestas regularmente alrededor de la boca

C_{III}= $3C_{III}V$ + $7C_{III}L$ + $7C_{III}D$ (6 + 1D)

Papilas de la región anterior (papilas del estilete según RICHARD, 1971) (51 cercarias examinadas)

H(=St) = aproximadamente 22 papilas

b) Cuerpo, papilas por cada hemicuerpo (52 cercarias examinadas)

A_I = $1A_IV$ + $1A_IL$

A_{II} = (a veces $1A_{II}L$)

A_{III}= $1A_{III}L$

M_I = $3M_IL$

P_I = 0

$P_{II} = 0$

$P_{III} = {}^{1}P_{III}^{V} + {}^{1}P_{III}^{L}$

c) Acetábulo (52 cercarias examinadas)

$S_I = 6S_I$

$S_{II} = 10S_{II}$

$S_{III} = 6$ (a veces 5)S_{III}

d) Cola (52 cercarias examinadas)

$U = 0$

El haber efectuado un total de 52 quetotaxias de diferentes cercarias de Dollfusinus frontalis nos permite comprobar qué papilas o conjunto de papilas se presentan con más constancia.

Nuestros estudios demuestran que los sensores situados sobre el acetábulo y los laterales del cuerpo son los que presentan una distribución y número más constante aunque estas últimas pueden presentarse de forma asimétrica con respecto a cada hemicuerpo. La distribución de las papilas en la región cefálica muestra, sin embargo, una mayor variabilidad intraespecífica debido quizás al gran número de papilas que se sitúan sobre la ventosa oral.

Esta variabilidad intraespecífica de la distribución de los sensores en la cercaria de Dollfusinus frontalis queda detallada en la Tabla 28, en la que se especifica todas las posibles distribuciones de los sensores que se pueden presentar sobre el total de 52 cercarias estudiadas y según los distintos niveles del cuerpo cercariano.

D) EMISION

La distinción del lugar concreto de emisión de cercarias al exterior es difícil de efectuar por simple observación bajo la lupa binocular. Sin embargo, es posible observar la presencia de un elevado número de cercarias en el pneumostoma del Gasterópodo hospedador intermediario, lo que nos conduce a suponer sin lugar a dudas que éste debe ser el lugar por el que las cercarias alcanzan el exterior.

A

N \ Niv.	A_I	A_{II}	A_{III}	M_I	P_I	P_{II}	P_{III}	U
0 - 0	-	38	2	-	48	49	-	52
0 - 1L	-	13	8	-	4	3	-	-
0 - 2L	-	-	1	-	-	-	-	-
1L - 1L	-	1	37	-	-	-	-	-
1L - 2L	-	-	2	-	-	-	-	-
2L - 2L	-	-	-	3	-	-	-	-
2L - 3L	-	-	-	6	-	-	-	-
2L - 4L	-	-	-	1	-	-	-	-
3L - 3L	-	-	-	41	-	-	-	-
3L - 4L	-	-	-	1	-	-	-	-
1L - (1V+1L)	7	-	1	-	-	-	2	-
1L - (1V+2L)	2	-	-	-	-	-	-	-
1V - 1V	-	-	-	-	-	-	1	-
1V - (1V+1L)	-	-	-	-	-	-	9	-
(1V+1L) - (1V+1L)	36	-	1	-	-	-	38	-
(1V+2L) - (1V+2L)	1	-	-	-	-	-	-	-
(1V+1L) - (2V+1L)	1	-	-	-	-	-	-	-
(1V+1L) - (1V+2L)	5	-	-	-	-	-	-	-
n	52	52	52	52	52	52	50	52

B

N \ Niv.	C_I	C_{II}
3 - 4	7	-
3 - 5	1	-
4 - 4	27	-
4 - 5	13	-
5 - 5	2	-
5 - 6	2	-
7 - 8	-	6
8 - 8	-	29
8 - 9	-	9
9 - 9	-	7
10 - 10	-	1
n	52	52

C

N \ Niv.	C_{III} (V+L)	C_{III} (D)
1 - 1	-	52
12	2	-
13	6	-
14	8	-
15	13	-
16	9	-
17	6	-
18	5	-
19	2	-
n	51	52

D

N \ Niv.	S_I	S_{II}	S_{III}
3	-	-	1
4	-	-	8
5	-	-	11
6	51	-	25
7	1	-	6
8	-	1	-
9	-	8	-
10	-	32	1
11	-	6	-
12	-	4	-
13	-	1	-
n	52	52	52

E

N \ Niv.	H(=St)
11	1
12	1
14	1
16	3
17	2
18	2
19	1
20	8
21	2
22	7
23	2
24	4
25	4
26	4
28	1
29	1
31	1
n	45

Tabla 28.- Dollfusinus frontalis: variabilidad de la quetotaxia de la cercaria (Niv. = nivel o grupo de papilas, N = nº de papilas, n = nº total de cercarias examinadas): A) Cuerpo (N = nº de papilas totales en ambos hemicuerpos); B) Región cefálica (N = nº de papilas totales en ambos hemicuerpos); C) Región cefálica (N = nº de papilas por hemicuerpo en el caso de las ventrales + laterales y en ambos hemicuerpos en el de las dorsales); D) Acetábulo (N = nº de papilas totales); E) Región del "estilete" (N = nº aproximado de papilas).

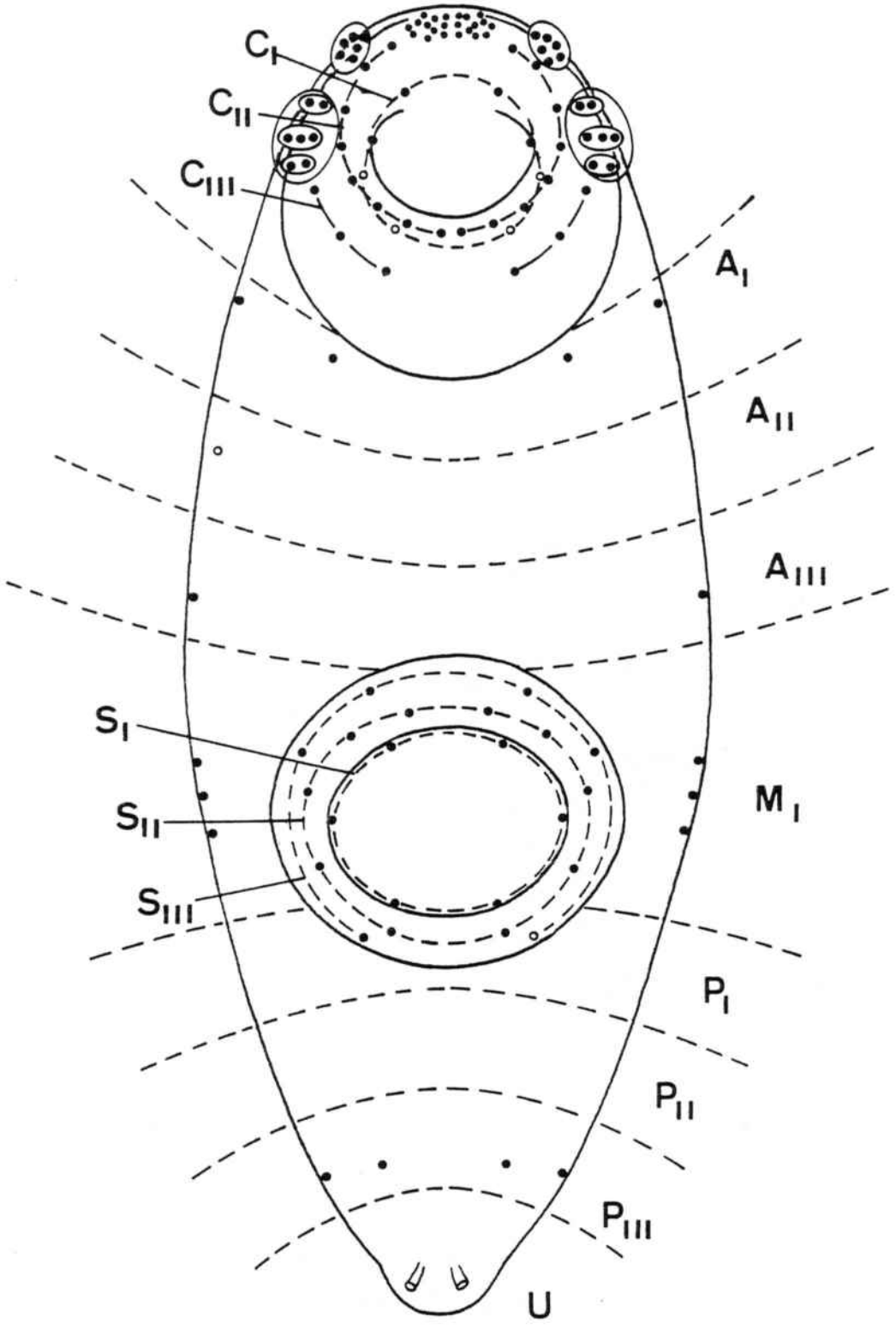


Fig. 173.- Dollfusinus frontalis: quetotaxia hipotética de la cercaria en visión ventral.

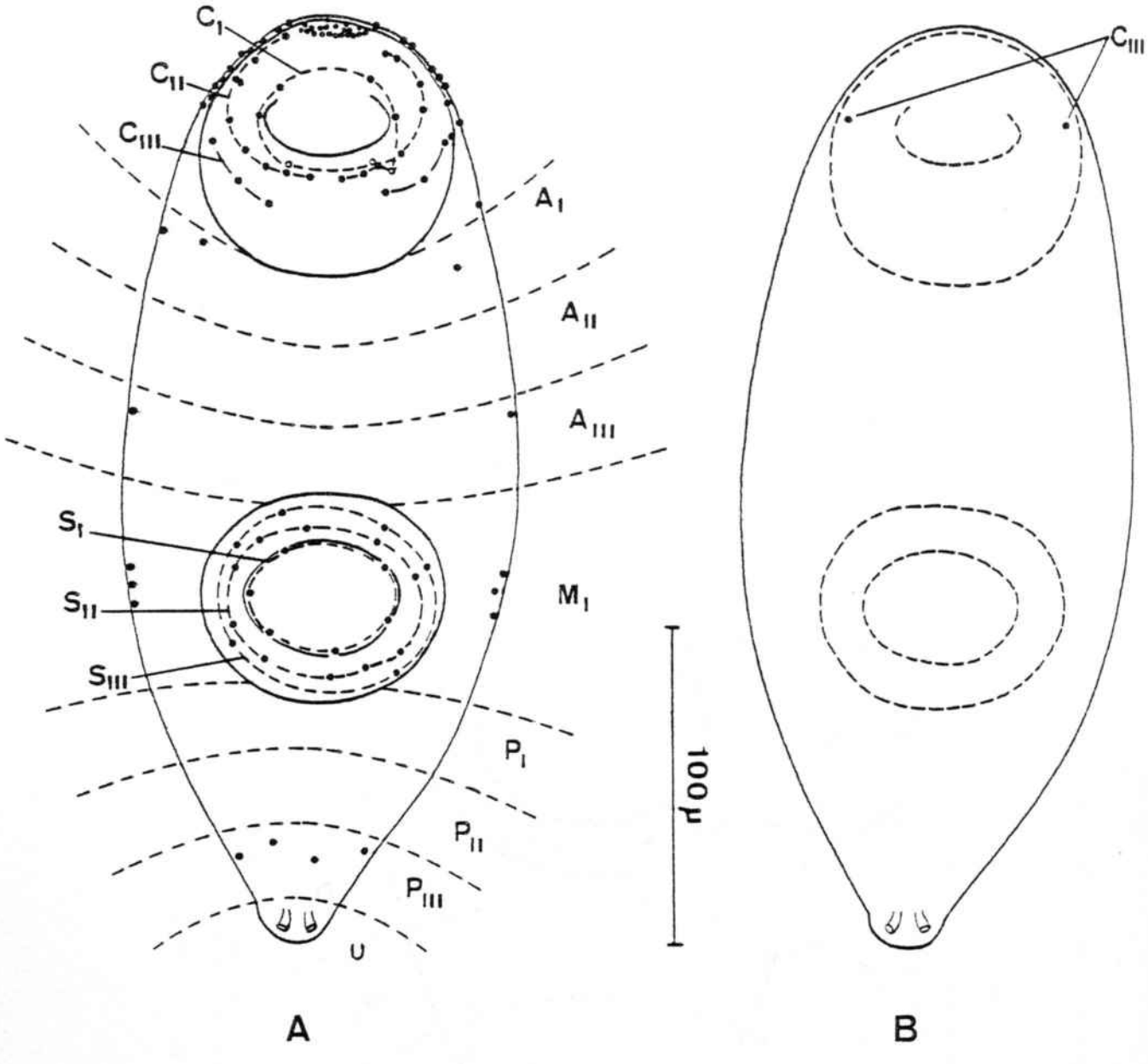


Fig. 174.- Dollfusinus frontalis: quetotaxia de la cercaria: A) visión ventral de una cercaria; B) visión dorsal del mismo ejemplar.

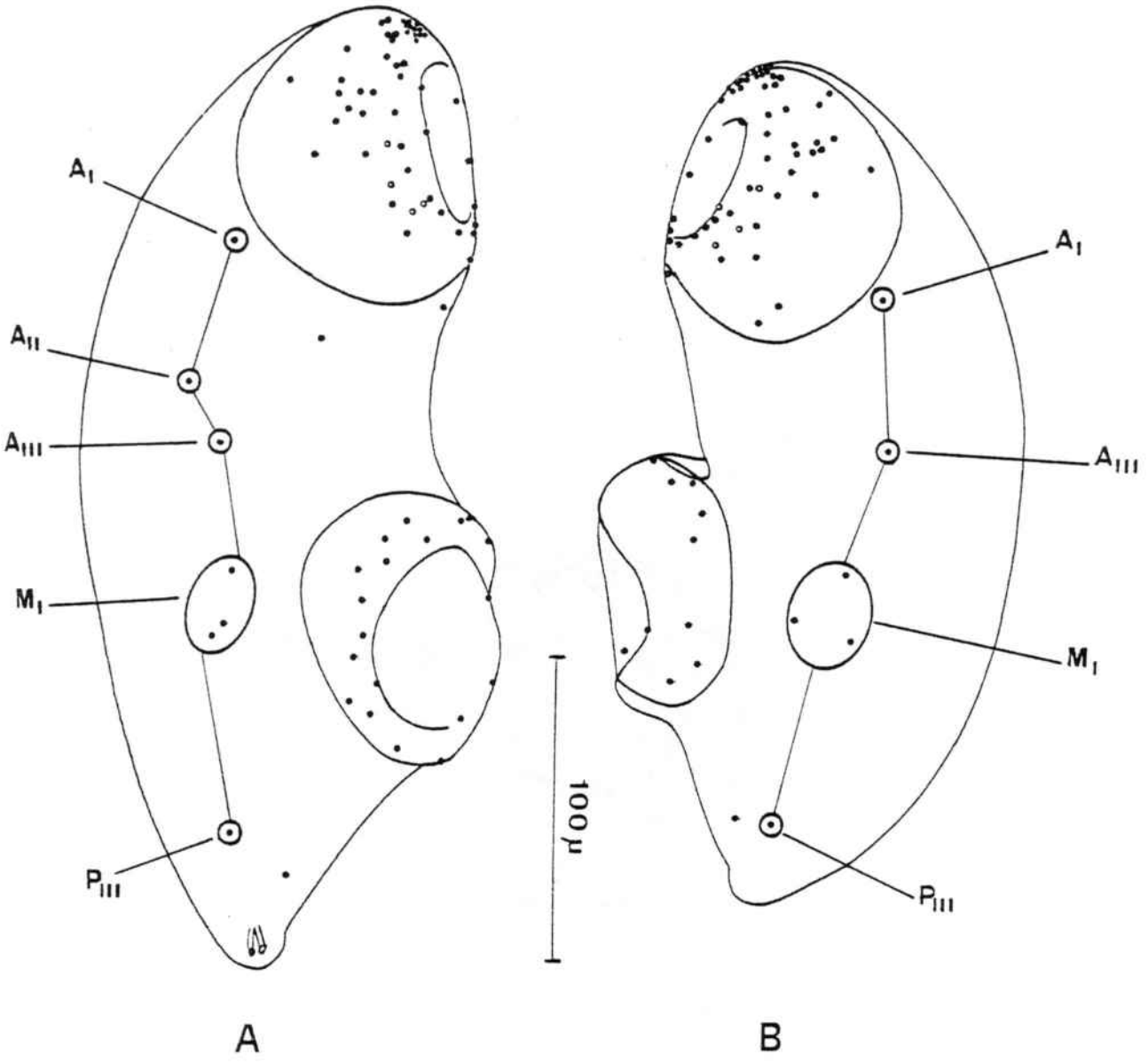


Fig. 175.- Dollfusinus frontalis: quetotaxia de la cercaria: A) visión lateral de una cercaria; B) visión lateral de otro ejemplar.

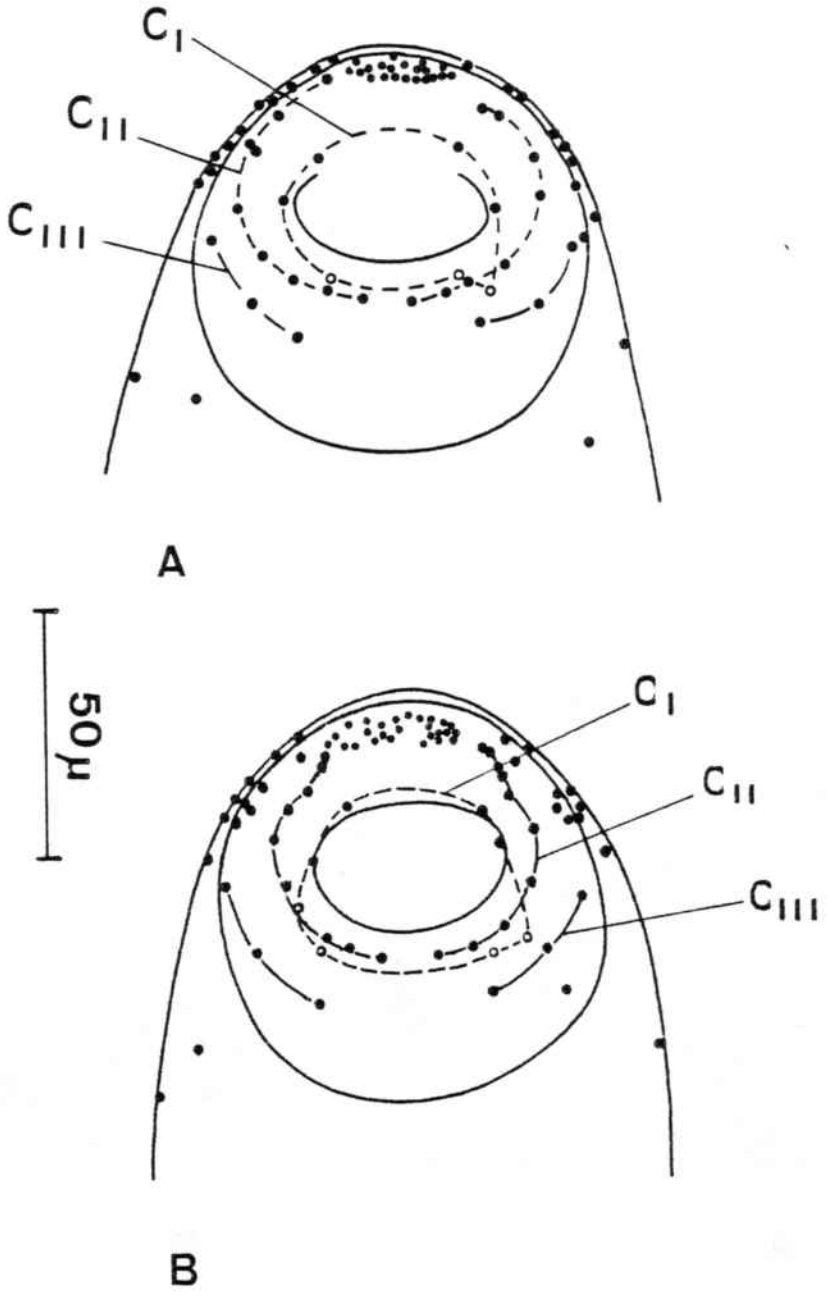


Fig. 176.- Dollfusinus frontalis: quetotaxia de la cercaria: A) visión ventral de la región cefálica de una cercaria; B) visión ventral de la región cefálica de otro ejemplar.

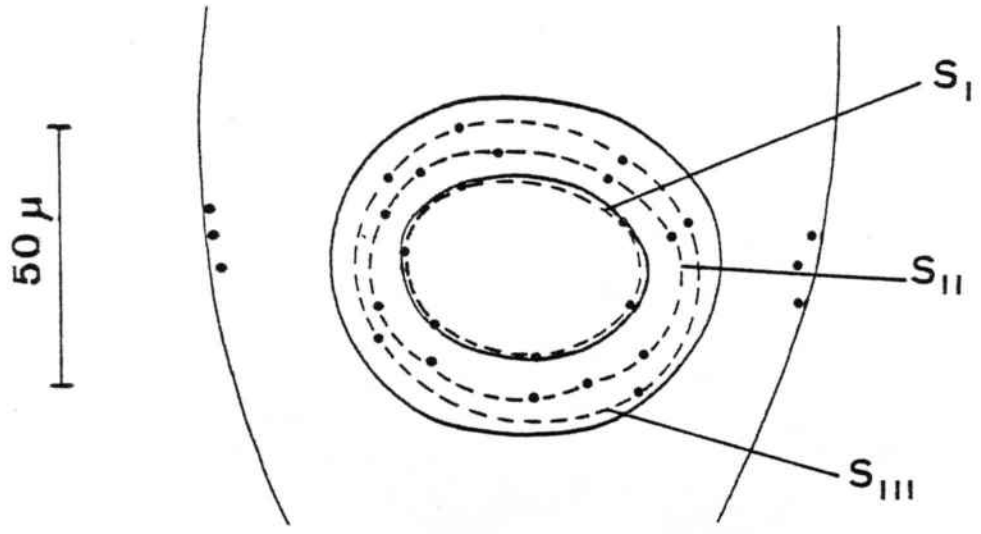


Fig. 177.- Dollfusinus frontalis: quetotaxia de la región acetabular de una cercaria en visión ventral.

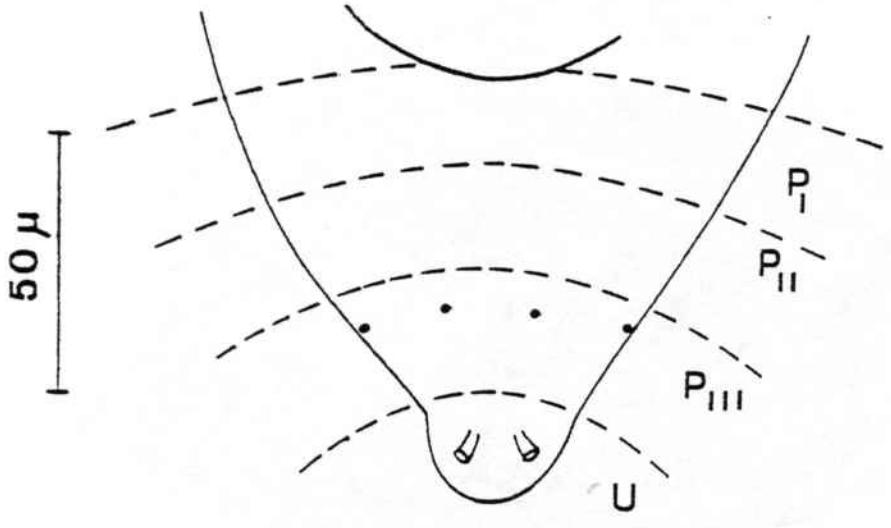
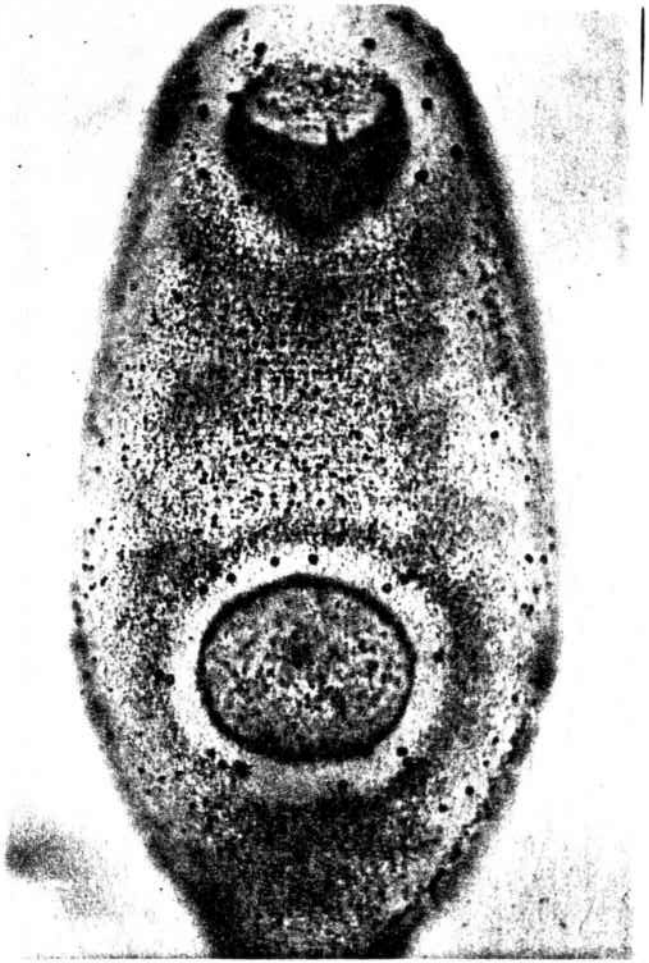


Fig. 178.- Dollfusinus frontalis: quetotaxia de la región posterior de una cercaria en visión ventral.



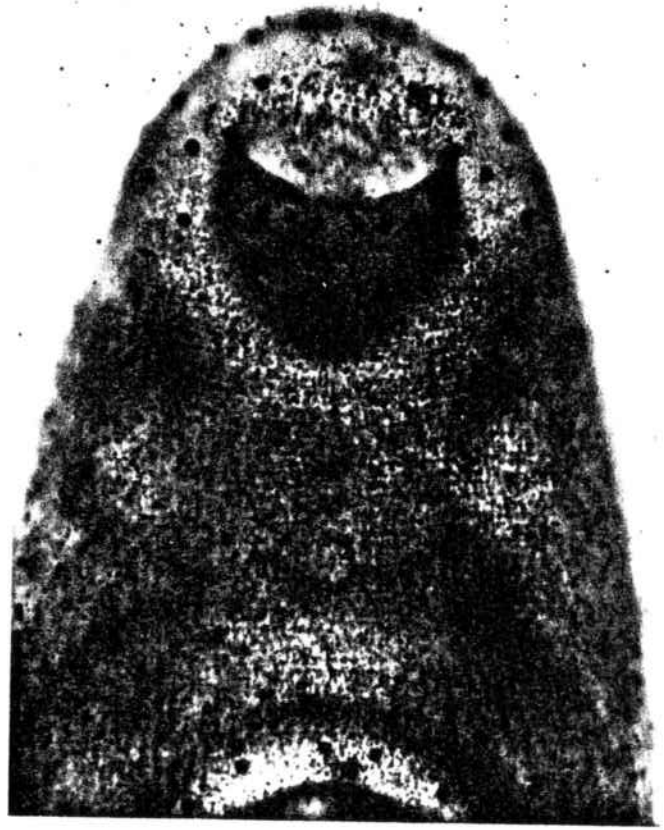


Fig. 179, 180.- Dollfusinus frontalis: microfotografías de dos cercarias mostrando respectivamente las quetotaxias del cuerpo entero y de la región cefálica en visión ventral. x 480 y x 710 respectivamente.

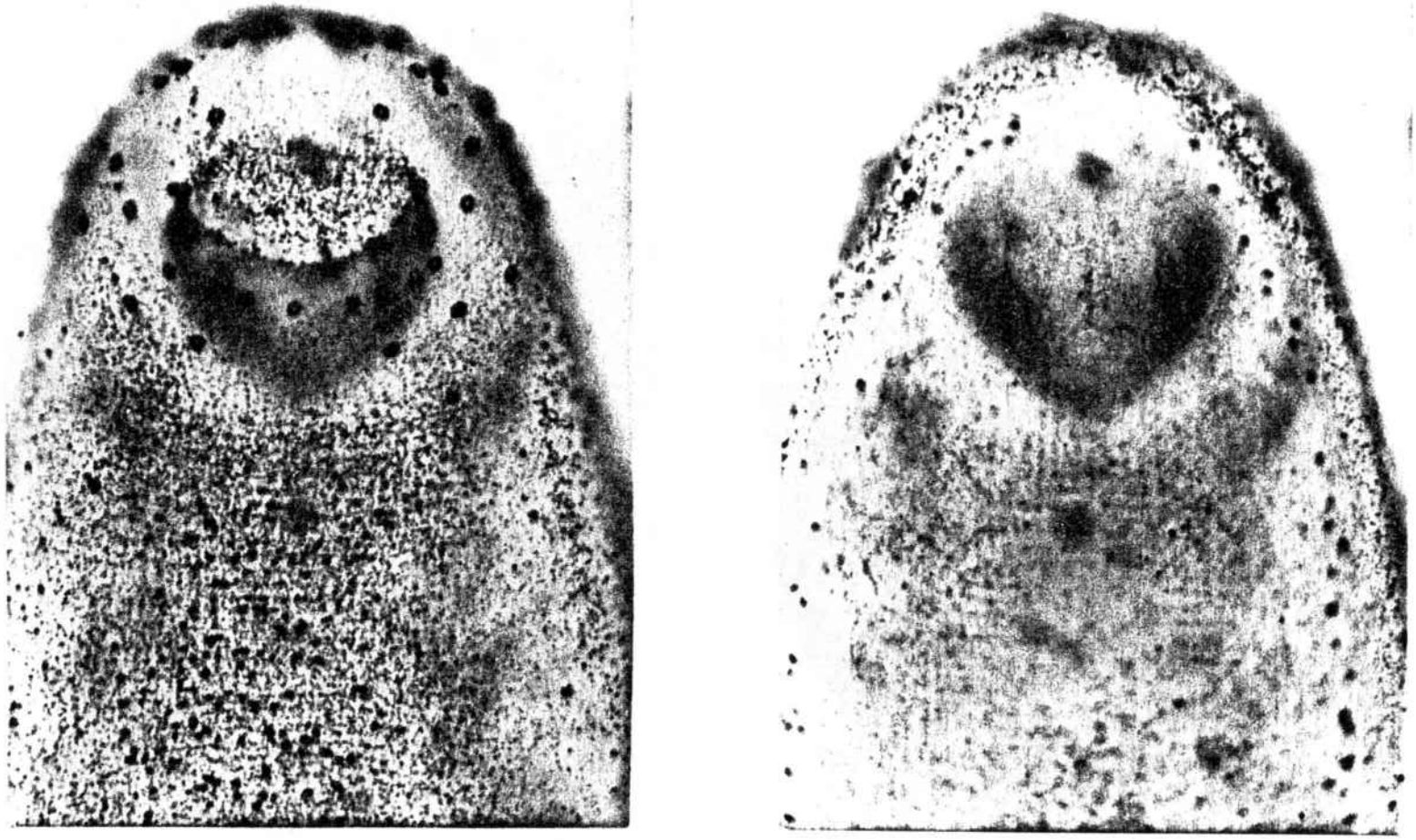
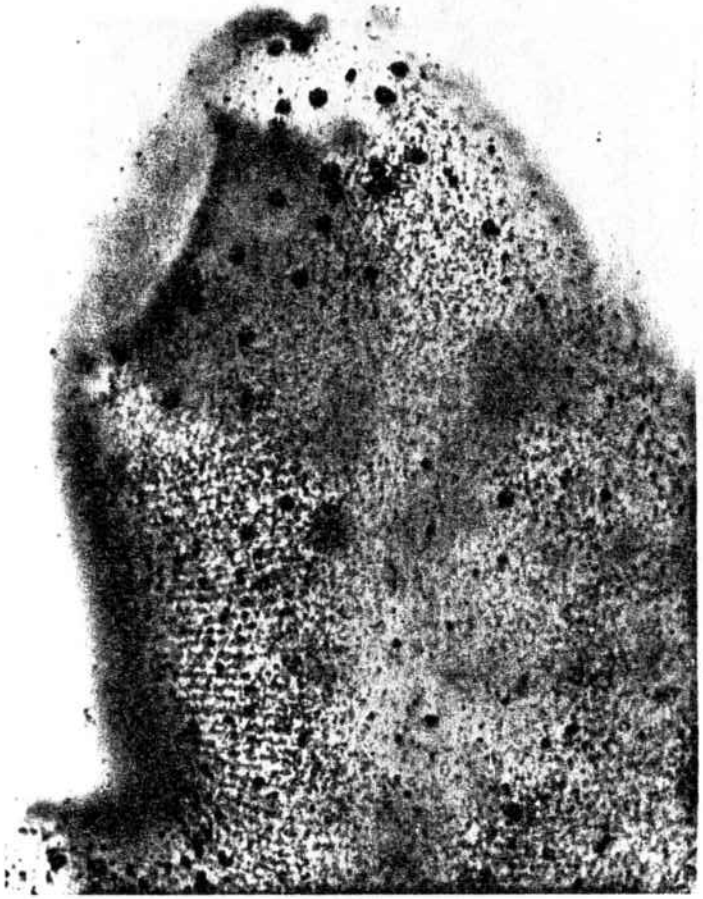


Fig. 181, 182.- Dollfusinus frontalis: microfotografías de una misma cercaria mostrando respectivamente las quetotaxias de la región cefálica en visión ventral y de esta misma región en visión dorsal. x 800.



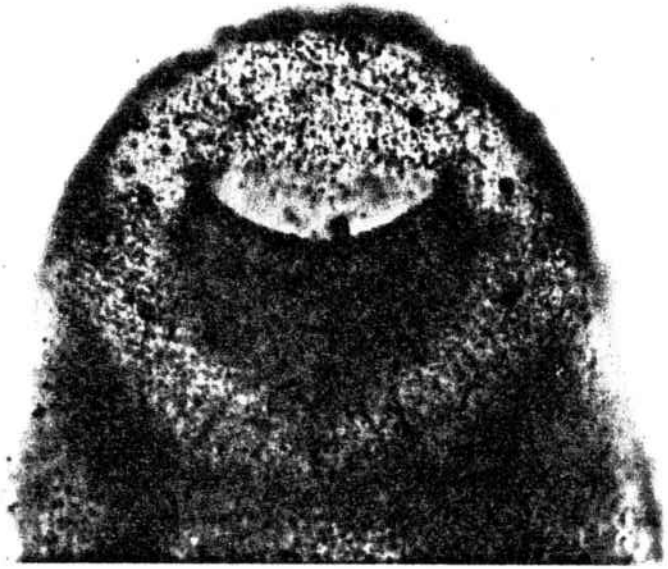
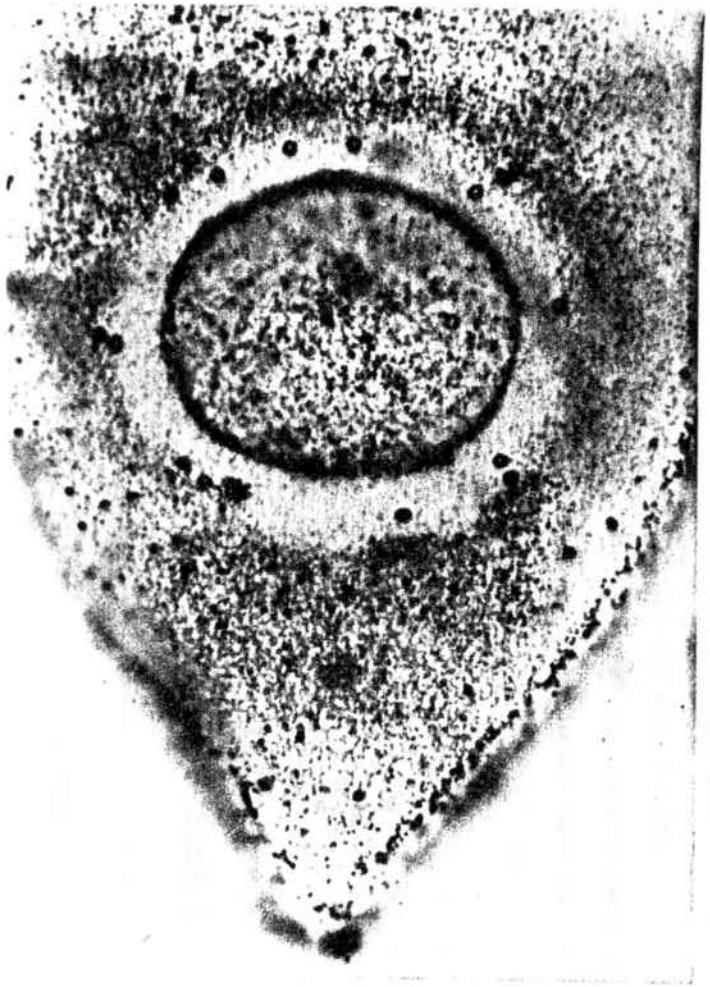


Fig. 183, 184.- Dollfusinus frontalis: microfotografías de dos cercarias mostrando respectivamente las quetotaxias de la región cefálica en visión lateral y de esta misma región en visión ventral. x 800.



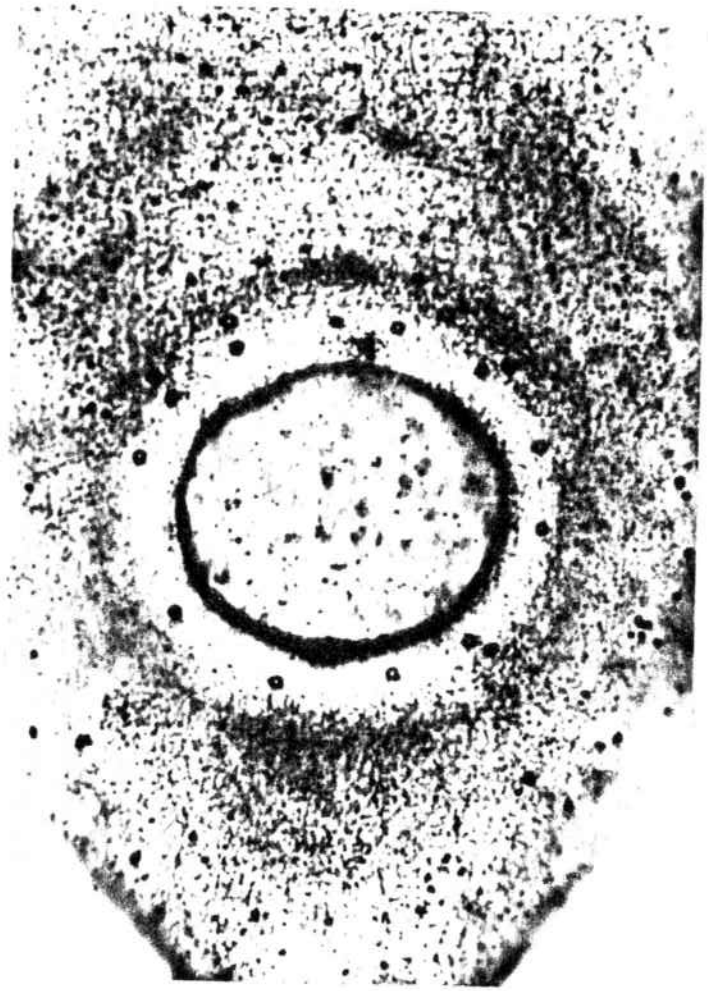


Fig. 185, 186.- Dollfusinus frontalis: microfotografías de dos cercarias mostrando respectivamente las quetotaxias de las regiones acetabular-caudal y acetabular en visión ventral. x 800.

Debido a que no se ha efectuado hasta la fecha cortes histológicos de caracoles emisores de cercarias no podemos afirmar cual es la vía seguida por la cercaria desde que sale del esporocisto hasta que alcanza el pneumostoma. Así, pues, sólamente nos es posible basarnos en suposiciones acerca de cual podría ser la vía de salida. En una primera vía suponible, la cercaria una vez fuera del esporocisto se dirigiría al intestino a través de los conductos glandulares del hepatopáncreas, recorriéndolo todo hasta llegar al ano donde se proyectaría al exterior. Otra posible vía consistiría en que la cercaria no entraría en los conductos glandulares, sino que directamente a través de la cavidad paleal alcanzaría el pneumostoma.

TIMON-DAVID (1965 b) escribe al respecto de modo concreto: "la voie de sortie emprunte donc le tube digestif de l'Hélicelle, comme le montre la présence des cercaires dans les cylindres fécaux rejetés; mais ce n'est pas l'unique itinéraire suivi. Des Hélicelles en période d'émission on été fixées en vue de leur examen histologique: les coupes montrent la présence des cercaires dans la cavité palléale et certaine d'entre elles sont engagées dans le pneumostome, ce qui établit nettement l'existence de cette seconde voie de sortie". A diferencia de lo que dice el autor francés, el hecho de que nosotros no hayamos encontrado cercaria alguna entre los excrementos del caracol nos conduce a pensar que la vía de salida que presumiblemente debe de tener lugar y de modo preferente, en caso de existir alguna otra, sería la descrita anteriormente en segundo término, es decir, a través de la cavidad paleal del Gasterópodo.

En cuanto a la cronobiología de la emisión de cercarias de Dollfusinus frontalis por parte de los caracoles emisores no podemos aportar desgraciadamente dato alguno debido a las ya aludidas dificultades con que nos encontramos en el mantenimiento de las dos especies de Gasterópodos Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana primeros hospedadores intermediarios de Dollfusinus frontalis.

E) COMPORTAMIENTO EN LIBERTAD

En condiciones experimentales puede observarse el movimiento de las cer-

carias recién emitidas, tanto sobre el papel embebido en agua como sobre el fondo de una cápsula de Petri con una fina película de agua natural. Sobre este sustrato, en condiciones óptimas de humedad, las cercarias se desplazan mediante movimientos rítmicos reptatorios gracias a las dos ventosas que se van fijando alternativamente a medida que van avanzando hacia adelante.

En un medio denso como es la segregación mucosa de los caracoles es posible observar también como se desplazan las cercarias del mismo modo que en un medio líquido aunque con mayor lentitud.

Las cercarias de Dollfusinus frontalis son capaces de aguantar con vida en la cápsula de Petri con agua bastantes horas, superando mychas incluso las 48 horas. Esta capacidad de supervivencia les confiere un mayor número de probabilidades de poder alcanzar otro caracol que vaya a actuar como segundo hospedador intermediario.

En el caso del ciclo experimental que nos ocupa el ejemplar de caracol que actúa de primer hospedador intermediario puede actuar a su vez de segundo hospedador intermediario con lo que las cercarias, una vez en el exterior, no tendrían que desplazarse muy lejos.

Una vez efectuada la toma de contacto de las cercarias con el caracol segundo hospedador intermediario, sea éste otro caracol distinto o bien sea el mismo individuo emisor (en este caso, pues, probablemente sin que la cercaria abandone por completo el caracol), las cercarias comienzan a desplazarse sobre el Gasterópodo alcanzando algunas el pneumostoma donde desemboca el canal excretor por el que penetran.

3.4.1.3.- EVOLUCION EN EL SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO

Procederemos a analizar en esta segunda fase del ciclo la evolución seguida por el Digénido desde el momento de la entrada de la cercaria en el caracol hasta la consecución en el mismo del estadío de metacercaria infestante.

3.4.1.3.1.- RECEPTIVIDAD DE LOS GASTEROPODOS

El estudio del parasitismo de los caracoles terrestres por los segundos estadíos larvarios de Dollfusinus frontalis ha sido efectuado tanto experimentalmente en el Laboratorio como con material procedente directamente de la Naturaleza. Las especies de Gasterópodos Pulmonados analizados para estudiar su viabilidad como segundos hospedadores intermediarios son debidamente considerados a continuación.

A) POR INFESTACION NATURAL

La comprobación de parasitación por metacercarias de Dollfusinus frontalis en Gasterópodos terrestres de la isla de Formentera se ha llevado a cabo por disección. Las especies estudiadas con sus respectivos porcentajes de infestación han sido las siguientes:

- Rumina decollata

  Formentera, octubre 1975: 6 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

  Formentera, octubre 1976: 1 ejemplar procedente de Ca'n Campanich, negativo (0%).

  Formentera, octubre 1981: 50 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

- Milax gagates

  Formentera, octubre 1979: 31 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 2 infestados con metacercarias en la cavidad pericárdica (6,45%), con 7 y 9 metacercarias cada uno.

- Otala (Otala) punctata

  Formentera, octubre 1976: 10 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1978: 6 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 7 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 3 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 10 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

- Eobania vermiculata

Formentera, octubre 1975: 3 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1976: 50 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1978: 9 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1979: 2 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1981: 31 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 2 infestados con 1 metacercaria cada uno en la cavidad pericárdica (6,45%); 8 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 39 ejemplares examinados en total, 2 infestados con metacercarias (5,13%).

- Theba pisana

Formentera, octubre 1975: 75 ejemplares procedentes de Ca'n Marí, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1976: 18 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 207 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 225 ejemplares examinados en total, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1978: 10 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1979: 2 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos.

- Trochoidea (Xeroplexa) caroli

Formentera, octubre 1976: 1 ejemplar no emisor procedente de Ca'n Campanich, negativo (0%); 19 ejemplares no emisores procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 20 ejemplares no emisores examinados en total, todos negativos (0%).

Formentera, octubre 1978: 1 ejemplar no emisor procedente de Ca'n Campanich, negativo (0%); 4 ejemplares emisores procedentes de Ca'n Campanich, todos infestados con metacercarias en la cavidad pericárdica (100%), oscilando el número de metacercarias por caracol entre 4 y 64 (media = 28,5).

Formentera, octubre 1979: 40 ejemplares no emisores procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, 19 infestados con metacercarias en la cavidad pericárdica (47,5%), oscilando el número de metacercarias por caracol entre 1 y 6 (media = 2,74); 12 ejemplares emisores procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, 11 infestados con metacercarias en la cavidad pericárdica (91,67%), oscilando el número de metacercarias por caracol entre 9 y 41 (media = 21,73%).

Formentera, octubre 1981: 92 ejemplares no emisores procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, 38 infestados con metacercarias en la cavidad pericárdica (41,3%), oscilando el número de metacercarias por caracol entre 1 y 13 (media = 3,38); 16 ejemplares emisores procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, 14 infestados con metacercarias en la cavidad pericárdica (87,5%), oscilando el número de metacercarias por caracol entre 2 y 97 (media = 40,29).

- Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana

  Formentera, octubre 1979: 4 ejemplares no emisores procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, 2 infestados con 2 y 6 metacercarias en la cavidad pericárdica (50%).

  Formentera, octubre 1981: 6 ejemplares no emisores procedentes de Ca'n Campanich, 2 infestados con 6 y 10 metacercarias en la cavidad pericárdica (33,33%); 1 ejemplar emisor procedente de Ca'n Campanich, infestado con 19 metacercarias en la cavidad pericárdica.

- Cernuella (Cernuella) virgata

  Formentera,octubre 1979: 62 ejemplares procedentes en total de de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, 7 infestados con metacercarias en la cavidad pericárdica (11,29%), oscilando el número de metacercarias por caracol entre 1 y 4 (media = 1,43).

  Formentera, octubre 1981: 254 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, 56 infestados con metacercarias en la cavidad pericárdica (22,05%), oscilando el número de metacercarias por caracol entre 1 y 14 (media = 3,68).

- Cochlicella conoidea

  Formentera, octubre 1976: 5 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%).

  Formentera, octubre 1979: 25 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, 1 infestado con 4 metacercarias bastante pequeñas en la cavidad pericárdica (4%).

- Caracollina lenticula

  Formentera, octubre 1979: 32 ejemplares procedentes en total de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos, todos negativos (0%).

Del conjunto de materiales examinados se llega a la conclusión de que en la isla de Formentera actúan como segundos hospedadores intermediarios viables de Dollfusinus frontalis las especies Trochoidea (Xeroplexa) caroli, Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana, Cernuella (Cernuella) virgata, Eobania vermiculata y Milax gagates. En lo que se refiere a Cochlicella conoidea, el ha-

llazgo de 4 metacercarias diminutas, procedentes indudablemente de infestación muy reciente, en un sólo ejemplar, no es suficiente para estimar a dicha especie como un seguro segundo hospedador intermediario sino únicamente como uno posible, por cuanto ello no viene a indicar en absoluto que las metacercarias sean capaces de desarrollarse hasta estadío infestante en tal especie de Gasterópodo.

Hay que resaltar de todos modos, el hecho de que la receptividad parece ser muy diferente según las especies de caracoles, detectándose tanto porcentajes de infestación generales (número de caracoles de una misma especie infestados con metacercarias) como individuales (número de metacercarias por individuo de caracol) muy diferentes. De todos los datos acumulados cabe deducir que en la isla de Formentera el segundo hospedador intermediario habitual lo constituye Trochoidea (Xeroplexa) caroli y en menor grado Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana y Cernuella (Cernuella) virgata, desarrollando Eobania vermiculata y Milax gagates dicho papel sólo esporádicamente.

Es de destacar, asimismo, la peculiaridad de no existir incompatibilidad en el sentido de que un mismo individuo de caracol emisor de las especies Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana puede actuar y de hecho así lo hace con frecuencia en la Naturaleza, de primer y segundo hospedador intermediario simultáneamente. A todo ello hay que añadir, además, el fenómeno interesante de que son indudablemente aquellos individuos de Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana que albergan esporocistos y emiten por lo tanto cercarias de Dollfusinus frontalis los que presentan casi siempre, por no decir siempre, un número de metacercarias a nivel de pericardium mayor que el que cabe detectar en individuos no emisores de estas dos mismas especies.

B) POR INFESTACION EXPERIMENTAL

Se ha ensayado en el Laboratorio mediante cercarias emitidas por ejemplares de Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana, primeros hospedadores intermediarios albergantes de esporocistos de Dollfusinus frontalis, la infestación experimental de diferentes especies de Gasterópodos terrestres, tanto presentes en la isla de Formentera como no existentes en la misma.

En concreto se procedió a efectuar los ensayos de infestación con las siguientes especies de caracoles:

a) Ejemplares procedentes de Formentera:

- Theba pisana: ensayo de infestación de 10 ejemplares durante 6 días, posteriormente examinados a distintos tiempos; durante el tiempo del ensayo, disección de 5 ejemplares, 2 a las 5 horas y 3 a las 24 horas: todos negativos; al término de los 6 días que duró el ensayo, disección de 3 ejemplares: todos infestados con cercarias (1 o 2 cercarias cada uno) a nivel de riñón y 1 además infestado con 1 cercaria a nivel de cavidad pericárdica; a los 30 días de la infestación, disección de 2 ejemplares: todos negativos;

- Eobania vermiculata: ensayo de infestación de 4 ejemplares, posteriormente examinados a los 6 días de la infestación: todos negativos;

- Otala (Otala) punctata: ensayo de infestación de 2 ejemplares durante 3 días, posteriormente examinados a los 6 días después de la infestación: todos negativos;

b) Ejemplares nacidos y criados en el Laboratorio descendientes de caracoles procedentes de Formentera:

- Rumina decollata: ensayo de infestación de 26 ejemplares, de los cuales 12 murieron sin poder ser diseccionados; los 14 ejemplares restantes fueron diseccionados a los 2 meses de la infestación (6 ejemplares) y a los 2 meses y medio de la infestación (8 ejemplares): todos negativos;

c) Ejemplares nacidos y criados en el Laboratorio descendientes de caracoles procedentes de la Costa Catalana (Estartit):

- Helix (Cryptomphalus) aspersa: ensayo de infestación de 27 ejemplares, posteriormente examinados a distintos tiempos transcurridos después de la infestación; durante el ensayo se diseccionó 1 ejemplar: hallazgo de cercarias tanto en el riñón como en la cavidad pericárdica; a los 3 meses, disección de 6 ejemplares: 3 infestados con metacercarias en la cavidad pericárdica; a los 4 meses,disección de 5 ejemplares: 2 infestados con metacercarias en la cavidad pericárdica; a los 5 meses, disección de 4 ejemplares: 3 infestados con metacercarias en la cavidad pericárdica; a los 6 meses, disección de 7 ejemplares: 4 infestados con metacercarias en la cavidad pericárdica; de los 27 ejemplares ensayados y examinados en total: 15 infestados con metacercarias (55,5%), oscilando el número de metacercarias por caracol entre 1 y 7 (media = 3,27).

Los resultados obtenidos en estos ensayos parecen concordar perfectamente con los datos obtenidos a partir de los materiales procedentes de la isla de Formentera, a excepción hecha de Eobania vermiculata, si bien es cierto que el ensayo de infestación con esta especie de Gasterópodo sólo se pudo llevar a cabo con 4 ejemplares, de tal modo que los ensayos experimentales no pueden tomarse en este caso como significativos. Los datos experimentales obtenidos con la especie Theba pisana señalan únicamente la posibilidad de entrada de las cercarias (hallazgo en disecciones inmediatas de cercarias en su mayor parte en el riñón y sólamente en un caso una de ellas en la cavidad pericárdica) ya que los caracoles diseccionados al mes de la infestación resultaron negativos. En cambio, en lo que se refiere a los ensayos realizados con Helix (Cryptomphalus) aspersa, los resultados obtenidos demuestran no sólo la capacidad de infestación inmediata por cercarias (hallazgo de cercarias recién entradas en riñón y cavidad pericárdica en disecciones realizadas poco tiempo después del ensayo) sino también la viabilidad en este Pulmonado de su evolución y desarrollo hasta el estadío de metacercaria infestante.

Del conjunto de materiales examinados, tanto de Gasterópodos procedentes de la Naturaleza como de los ensayados en el Laboratorio, se llega a la conclusión de que en la isla de Formentera actúan como segundos hospedadores intermediarios viables de Dollfusinus frontalis las especies Trochoidea (Xeroplexa) caroli, Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana, Cernuella (Cernuella) virgata, Eobania vermiculata y Milax gagates, y experimentalmente en el Laboratorio la especie Helix (Cryptomphalus) aspersa.

3.4.1.3.2.- METACERCARIAS

Se pasa a continuación en este apartado a considerar la vía o camino seguido por la cercaria tras su penetración en el segundo hospedador intermediario hasta su localización en el microhábitat definitivo dentro del mismo caracol, así como el proceso morfo-evolutivo que sufre el Digénido en el microhábitat final hasta alcanzar el estadío de metacercaria infestante.

A) VIA SEGUIDA Y LOCALIZACION

Tal y como se dijo al finalizar el análisis del comportamiento de la cercaria en libertad, ésta penetra en el segundo hospedador intermediario por su pneumostoma, hecho observable directamente bajo la lupa binocular. Para discernir el camino seguido desde el pneumostoma hasta alcanzar su localización final y el tiempo invertido en esta migración, se procedió a la disección de caracoles a las pocas horas a partir del momento en que se les puso en contacto con los Gasterópodos emisores de cercarias. Estos ensayos fueron efectuados únicamente con ejemplares de Theba pisana y Helix (Cryptomphalus) aspersa.

El examen de los caracoles en disecciones inmediatas, más o menos a las 4 horas a partir del momento de la puesta en contacto con los Pulmonados emisores de cercarias, demostró la presencia de cercarias en su mayoría a nivel dle riñón y en menor número en la cavidad pericárdica. A todo ello hay que añadir el hecho de que nuestros estudios, tanto experimentales como en la Naturaleza, permiten concretar de modo definitivo que el microhábitat final de ma-

duración de las metacercarias es exclusivamente la cavidad pericárdica y que en dicho órgano el desarrollo tiene lugar hasta estadío infestante siempre como metacercaria libre dentro de dicha cavidad, sin que haya ningún tipo de enquistamiento en momento alguno. Es un hecho frecuente el hallar a las metacercarias, en el momento de la disección del caracol, fuertemente adheridas al músculo miocárdico mediante sus dos ventosas.

En consecuencia, cabe suponer sin lugar a dudas que el camino seguido por las cercarias tras su penetración por el pneumostoma se realiza vía poro excretor - canal excretor o uréter - riñón - conducto reno-pericárdico - cavidad pericárdica, donde maduran hasta metacercarias infestantes.

B) EVOLUCION MORFO-ANATOMICA EN CONDICIONES EXPERIMENTALES

El material obtenido tanto en los ensayos experimentales como en los estudios efectuados en la Naturaleza, permiten describir con detalle la evolución del Digénido en el segundo Gasterópodo intermediario, esto es, el crecimiento y maduración del parásito hasta estadío infestante. No hay que olvidar empero que la evolución experimental completa de la metacercaria sólo se ha conseguido en Helix (Cryptomphalus) aspersa y por lo tanto en una especie de Pulmonado a la cual, en principio, la cepa insular de Dollfusinus frontalis no puede estar adaptada, ya que Helix (Cryptomphalus) aspersa no existe en Formentera, y además, que ello ha tenido lugar en condiciones experimentales de Laboratorio, entre las cuales probablemente la temperatura haya ejercido una influencia decisiva en el tiempo precisado por la larva hasta llegar a la madurez en este Invertebrado. En consecuencia, el desarrollo temporal de las metacercarias obtenido experimentalmente sólo debe ser considerado como dato meramente de referencia. Ya el mismo TIMON-DAVID (1965 b: 282) especuló al respecto al no conseguir más que metacercarias de un mes de edad: "il est probable que dans la nature, leur maturation se réalise lentement et nécesite une durée de l'ordre de plusieurs mois". En el caso de Formentera, sin embargo, es muy probable que este desarrollo se vea notablemente acortado, no sólo por seguir allí el ciclo a través de hospedadores habituales sino también por la climatología benigna que ostenta ésta, la más meridional de las islas del Archipiélago Balear.

En la Tabla 29 puede seguirse la evolución morfométrica experimental de la metacercaria en Helix (Cryptomphalus) aspersa desde los 3 hasta los 6 meses de la infestación. La comparación de dichos datos con los obtenidos en metacercarias desarrolladas procedentes de infestación natural (datos detallados en la Tabla 32) nos permite observar como los niveles de madurez alcanzados experimentalmente en Helix (Cryptomphalus) aspersa son perfectamente superponibles a los detectados en metacercarias procedentes de infestación natural.

Tal y como cabe observar en la Tabla 29, a lo largo del espacio de tiempo transcurrido entre los 3 y 6 meses a partir de la infestación, las dimensiones corporales de la metacercarias se acrecentan progresivamente, si bien a ritmo escaso, alcanzando a nivel de estadío infestante una longitud y anchura corporales aún notablemente distantes de las propias de loa adultos (compárese con MAS-COMA & GALLEGO, 1975 b; MAS-COMA & KAHMANN, 1978; MAS-COMA & MONTOLIU, 1978 a).

En todas las cuatro muestras (de 3, 4, 5 y 6 meses) se ha podido observar la presencia de individuos en los que el apéndice caudal en forma de muñón, remanente de la cercaria microcerca, aún no se había desprendido. Tampoco en las metacercarias experimentales de 1 mes descritas por TIMON-DAVID (1965 b) se había desprendido aún dicha cola. Añádase aquí, empero, que tal y como reseñan MAS-COMA & KAHMANN (1978), esta característica de la cercaria puede mantenerse en la especie Dollfusinus frontalis incluso hasta el estadío adulto.

Las ventosas, que también van creciendo paralelamente al crecimiento corporal, se mantienen durante el crecimiento en unas dimensiones relativas ventosa oral/ventosa ventral siempre próximas a la unidad, si bien con alguna tendencia a ser ligeramente mayor la ventosa oral que la ventral. Esta relación, que no es más que la continuación de la relación VO/VV detectada en las cercarias, se habrá de invertir posteriormente a nivel de adulto. En los Digénidos adultos grávidos el enorme desarrollo uterino consecuencia de la gran producción ovífera habrá de modificar la relación antedicha, al ensancharse el Trematodo a nivel corporal acetabular y distenderse consecuentemente la ventosa ventral (véase MAS-COMA & KAHMANN, 1978).

Edad	3 meses n=7		4 meses n=8		5 meses n=9		6 meses n=10	
	V.E.	$\bar{x}$	V.E.	$\bar{x}$	V.E.	$\bar{x}$	V.E.	$\bar{x}$
Longitud	538-701	632	600-688	649	660-769	708	686-842	756
Anch. máx.	238-351	315	294-359	324	261-350	304	253-343	299
Vent. oral	135-168/125-157	156/141	159-176/150-168	167/159	157-191/148-178	170/160	163-198/146-174	178/160
Acetábulo	127-161/120-159	154/144	157-168/153-161	165/157	150-197/140-183	173/165	152-191/142-189	168/161
Rel. VO/VV	0,87-1,11	0,99	0,95-1,12	1,03	0,75-1,11	0,97	0,92-1,20	1,06
Faringe	48-65/56-80	58/71	52-60/69-75	55/71	56-67/67-84	61/84	52-67/60-78	53/68
Test. I	24-32/20-21	28/21	25-32/18-25	29/21	25-36/21-23	30/22	25-36/21-29	29/24
Test. II	25-28/18-21	27/20	25/20	25/20	21-32/18-25	27/21	22-32/18-25	29/22
Ovario	20-36/20-27	27/23	23-34/18-25	29/20	25-29/20-25	26/22	23-29/18-23	26/20
Ap. caudal (l.x a.b.)	22-26/22-30	24/24	26/22	26/22	20-22/21-32	21/24	22/22	22/22
Dist. VO-VV	142-225	192	153-206	184	168-273	216	187-300	244
Dist. VV-TI	43-57	49	25-34	30	21-47	34	25-45	35

Tabla 29.- Dollfusinus frontalis: evolución morfométrica de metacercarias experimentales obtenidas en la cavidad pericárdica de Helix (Cryptomphalus) aspersa. Apéndice caudal: l.x a.b. = longitud x anchura base). Dimensiones en μ.

La distancia entre ventosas (VO-VV) crece también paralela a la evolución corporal, esto es, progresiva pero escasamente, llegando alcanzar incluso dimensiones propias ya de los adultos. Como ya demuestran MAS-COMA & KAHMANN (1978), dicha distancia entre ambas ventosas habrá de variar muy poco a nivel de adulto. El caso inverso es el que cabe observar en lo que se refiere a la distancia entre acetábulo y la gónada más anterior (VV-TI: la gónada más anterior es casi siempre el primer testículo). Aquí, mientras a nivel de metacercaria no cabe observar incremento alguno en dicha separación de las estructuras aludidas, observándose ya en algunos individuos dimensiones de adultos jóvenes inmaduros, a nivel de adultos grávidos tendrá lugar un incremento gradual muy notable (véase MAS-COMA & KAHMANN, 1978). Estos hechos detectados en la distancia entre ventosas y la distancia entre acetábulo y primera gónada se deben indudablemente a que ambas dimensiones están relacionadas básicamente con procesos de crecimiento distintos. Así, mientras la distancia VO-VV corre acorde con el desarrollo corporal general externo, la distancia VV-TI lo hace en relación a la evolución de órganos internos, útero y gónadas. A nivel de metacercaria el cuerpo va creciendo y se ve seguido en su crecimiento por un aumento de la distancia entre ventosas, mientras que la distancia entre acetábulo y primer testículo apenas si varía debido al insignificante desarrollo alcanzado por útero y gónadas. En cambio, a nivel de adulto la distancia entre ventosas sufre un incremento escaso, mientras la distancia acetábulo - primera gónada se ve aumentada progresivamente de modo muy evidente, debido al hecho de que el crecimiento del Trematodo tenga lugar principalmente en las regiones acetabular y post-acetabular como consecuencia del enorme desarrollo seguido por los órganos sexuales internos, útero y gónadas.

El aparato digestivo se muestra funcional ya a los 3 meses. TIMON-DAVID (1965 b) observa de hecho su funcionalidad al mes escaso, con unos ciegos intestinales extendiéndose posteriormente hasta poco antes del primordio genital. En nuestro caso los ciegos se extienden a los 3 meses hasta la altura de las gónadas, para a partir de los 4 meses mostrarse, si no lo estaban, ya completamente desarrollados, esto es, alcanzando casi el extremo posterior del cuerpo. La faringe, en cambio, apenas si acrecenta sus dimensiones a lo largo de los cuatro meses y de hecho casi no difiere de la ostentada por los ejemplares adultos (véase MAS-COMA & GALLEGO, 1975 b; MAS-COMA & MONTOLIU, 1978 a).

El primordio genital detectable como masa única al mes de la infestación (TIMON-DAVID, 1965 b), debe empezar a diferenciarse a los 2-3 meses, si bien no en todas las metacercarias más o menos simultáneamente, por cuanto en metacercarias de 4, 5 y 6 meses de edad cabe observar constituciones muy dispares, desde ejemplares en los que no es posible discernir la presencia de ninguna gónada bien conformada, o en su caso únicamente una de las mismas, hasta individuos en los que las gónadas se muestran totalmente diferenciadas. Sea como fuere, en todos los casos la primera gónada en diferenciarse a partir del primordio parece ser el testículo anterior. Ovario y testículo posterior, conjuntamente con el ootipo, habrán de hacerlo posteriormente a partir de la masa primordial restante. Aparentemente es el ovario el que luego procede a su diferenciación y separación, para diferenciarse ootipo y testículo posterior los últimos. En algunas metacercarias con órganos sexuales ya completamente conformados cabe observar la presencia de unos restos de masa extendiéndose dorsalmente bajo ovario, ootipo y testículo posterior y que cabe interpretar como un ulterior resíduo del primordio genital, y más concretamente de la segunda masa del mismo, originada tras la separación del testículo anterior.

Las dimensiones alcanzadas por las tres gónadas en las metacercarias infestantes, tanto experimentales como naturales, difieren muy sensiblemente todavía de las que ostentarán a nivel de adulto (véase MAS-COMA & GALLEGO, 1975 b; MAS-COMA & KAHMANN, 1978; MAS-COMA & MONTOLIU, 1978 a).

El poro genital de posición subterminal ventral, se muestra ya esbozado a los 3 meses. Teniendo en cuenta que en metacercarias de un mes aún no es manifiesto (TIMON-DAVID, 1965 b) cabe suponer que su aparición debe tener lugar a los 2-3 meses de edad.

Las primeras formaciones uterinas cabe observarlas a los 4 meses. Posteriormente pasa a mostrarse como un cordón granular, desfigurado, que a partir del ootipo asciende por entre gónadas, remonta escasamente, invierte su sentido y desciende finalmente, de nuevo por entre las gónadas, hasta el mismo poro genital, no sin antes dilatarse significativamente en su región terminal. En metacercarias infestantes perfectamente desarrolladas cabe detectar ya la presencia de un tubo uterino bien conformado, describiendo idéntico trayecto al descrito. Es de remarcar el hecho de que la extensión uterina en la meta-

cercaria no llegue a sobrepasar nunca el nivel posterior del acetábulo, siendo así que en el adulto el útero llega alcanzar anteriormente hasta el mismo nivel faríngeo (véase evolución uterina en el adulto en MAS-COMA & KAHMANN, 1978). Este dato resulta ser excepcional dentro de la familia, puesto que en las especies de Brachyláimidos en general el tubo uterino alcanza en la metacercaria ya el mismo nivel anterior que luego ostentará el adulto.

En las metacercaria desaparecen aquellos dos complejos post-acetabulares de glándulas de penetración existentes en la cercaria. TIMON-DAVID (1965 b) no señala siquiera la presencia de restos de dichas glándulas en metacercarias de un mes de edad. Sin embargo, en metacercarias maduras cabe obsevar la presencia de dos complejos glandulares pre-acetabulares laterales en racimo, constituidos cada uno por unas formaciones glandulares en número de aproximadamente 18-22 unidades y que dan lugar a sus respectivos conductos glandulares que se dirigen agrupados en dirección anterior hasta desembocar en unos poros que se abren en la región anterior de la metacercaria.

C) EVOLUCION MORFO-ANATOMICA EN LA NATURALEZA

Presentamos en este apartado el análisis de la evolución morfo-anatómica de la metacercaria efectuado sobre un total de especímenes recolectados por disección en la cavidad pericárdica de varios caracoles, parasitados naturalmente, de las especies Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Cernuella (Cernuella) virgata, primeros y segundos hospedadores intermediarios de Dollfusinus frontalis preferentes en la isla de Formentera.

Se presenta este análisis a modo comparativo del expuesto en el apartado anterior sobre la evolución morfo-anatómica de las metacercarias en condiciones experimentales. El hecho de haber conseguido metacercarias experimentales sólamente en una especie de caracol inexistente en la isla de Formentera, Helix (Cryptomphalus) aspersa, nos induce a presentar el presente estudio sobre la evolución morfo-anatómica de la metacercaria en condiciones naturales, es decir, en caracoles segundos hospedadores naturales.

Para analizar la cuestión de la evolución morfo-anatómica de la metacercaria en ejemplares de Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Cernuella (Cernuella)

virgata (no la analizamos en Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana por material insuficiente) infestados en la Naturaleza, hemos optado por distinguir arbitrariamente tres grupos de metacercarias de acuerdo con las dimensiones de las mismas.

En un primer grupo que abarca metacercarias de unas dimensiones entre 200 y 499 µ de longitud cabe distinguir como cambios morfo-anatómicos más evidentes, a partir del estadío de cercaria, por un lado el alargamiento de los dos ciegos intestinales, los cuales crecen hasta pasar inicialmente sus extremos a mostrarse como post-acetabulares, y hasta alcanzar ulteriormente el nivel del primordio genital, ya en las proximidades de la región terminal del verme. Cabe señalar en este primer grupo el hecho de que con frecuencia se encuentran metacercarias mostrando unos ciegos intestinales bastante dilatados y llenos de material alimenticio. En segundo lugar, es posible observar ya el inicio de la evolución del primordio genital cercariano, el cual empieza a estructurarse e incluso en algunos casos ya cabe distinguir qué partes del primordio habrán de configurar en un futuro las tres gónadas. Por otro lado, la mayoría de las metacercarias de este grupo, por no decir todas, ostentan todavía el apéndice caudal en forma de muñón propio del estadío de cercaria.

En un segundo grupo de metacercarias comprendiendo individuos cuyas longitudes corporales oscilan entre 500 y 699 µ puede apreciarse ya en todos los casos una configuración bien clara de algunos de los órganos genitales. Se puede distinguir perfectamente los dos testículos bien separados y contrastados, el ovario, el ootipo y la bosa del cirro, apareciendo entonces bien visible el atrio genital. El útero ya es observable incluso a partir de las metacercarias menos desarrolladas de este grupo, presentando ya una disposición post-acetabular idéntica a la de la metacercaria infestante, sólo que su aspecto no es tan definido. Cabe distinguir ya, en las metacercarias de este grupo, un inicio de formación de los dos complejos glandulares laterales preacetabulares presentes en las metacercarias infestantes, aunque sus contornos y conductos glandulares correspondientes no están todavía muy definidos. Como característica final de las metacercarias de este grupo podemos reseñar la ausencia del muñón caudal típico de la cercaria y presente todavía en los individuos del grupo anterior.

En un tercer y último grupo que abarca las metacercarias de mayores di-

	GRUPO I n=26			GRUPO II n=71			GRUPO III n=76		
	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	238-499	412	75,1	502-694	606	85	700-1081	783	64,7
Anch. máx.	123-283	214	45,7	181-374	276	42,3	238-395	327	34,8
Vent. oral	90-146/56-116	119/99	16,2/16,3	116-200/105-180	157/142	19,1/18,7	142-217/133-210	181/172	19,5/17,8
Acetábulo	75-138/63-120	113/102	16,5/16	105-208/103-206	154/145	25,1/23,3	140-236/118-221	182/174	23,1/22,6
Rel. VO/VV	0,69-1,25	1,02	0,16	0,71-1,54	1,01	0,17	0,78-1,24	0,99	0,09
Faringe	33-54/37-63	45/53	5,1/6,7	30-75/41-78	56/65	7,7/8,8	50-82/52-90	66/72	8,6/8,8
Test. I	15-30/13-20	23/18	4,8/2,1	20-56/17-37	31/24	7,2/4,6	24-63/18-52	38/29	8,7/6,6
Test. II	20-22/13-18	21/16	1,4/3,9	18-47/13-32	30/21	5,6/4,6	22-58/15-33	33/23	6,5/3,9
Ovario	18-30/13-18	22/17	5,4/2,7	17-33/13-30	25/20	3,7/3	22-41/18-34	30/23	5/4,1
Dist. VO-VV	48-157	110	29,2	138-277	188	29,6	180-432	256	43
Dist. VV-TI	5-30	19	7,6	3-71	25	12,1	17-67	34	11,7

Tabla 30.- Dollfusinus frontalis: dimensiones en μ de metacercarias halladas en la cavidad pericárdica de ejemplares de Trochoidea (Xeroplexa) caroli procedentes de los enclaves de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos (isla de Formentera).

	GRUPO I n=9			GRUPO II n=12			GRUPO III n=16		
	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s	V.E.	$\bar{x}$	s
Longitud	283-477	344	61,3	529-693	622	49,3	700-924	819	81,1
Anch. máx	148-246	172	31,9	261-343	297	30,7	298-395	366	29,7
Vent. oral	78-129/67-97	94/80	15,4/8,5	146-195/135-172	163/150	14,1/10,9	168-213/161-210	199/188	11,3/12,1
Acetábulo	77-131/67-108	91/80	16/12	135-178/120-168	158/148	13/15,2	170-221/170-213	208/194	14,8/12
Rel. VO/VV	0,88-1,17	1,04	0,10	0,88-1,21	1,05	0,11	0,86-1,06	0,93	0,06
Faringe	28-47/39-60	36/44	5,6/6,6	48-75/62-82	62/70	6,7/7,1	67-84/71-97	76/81	5,1/6,2
Test. I	-	-	-	26-33/18-24	29/22	2,9/2,2	33-60/20-47	51/38	6,9/6,7
Test. II	-	-	-	24-30/15-22	28/19	2,1/2,5	30-52/20-47	42/29	6,3/4,2
Ovario	-	-	-	22-32/15-22	26/19	3,9/2,2	30-45/18-33	37/27	4,1/3,5
Dist. VO-VV	50-146	86	32,7	131-206	174	24,4	191-325	254	42,4
Dist. VV-TI	-	-	-	18-43	31	8,8	15-48	28	9

Tabla 31.- Dollfusinus frontalis: dimensiones en μ de metacercarias halladas en la cavidad pericárdica de ejemplares de Cernuella (Cernuella) virgata procedentes de los enclaves de Ca'n Campanich (isla de Formentera).

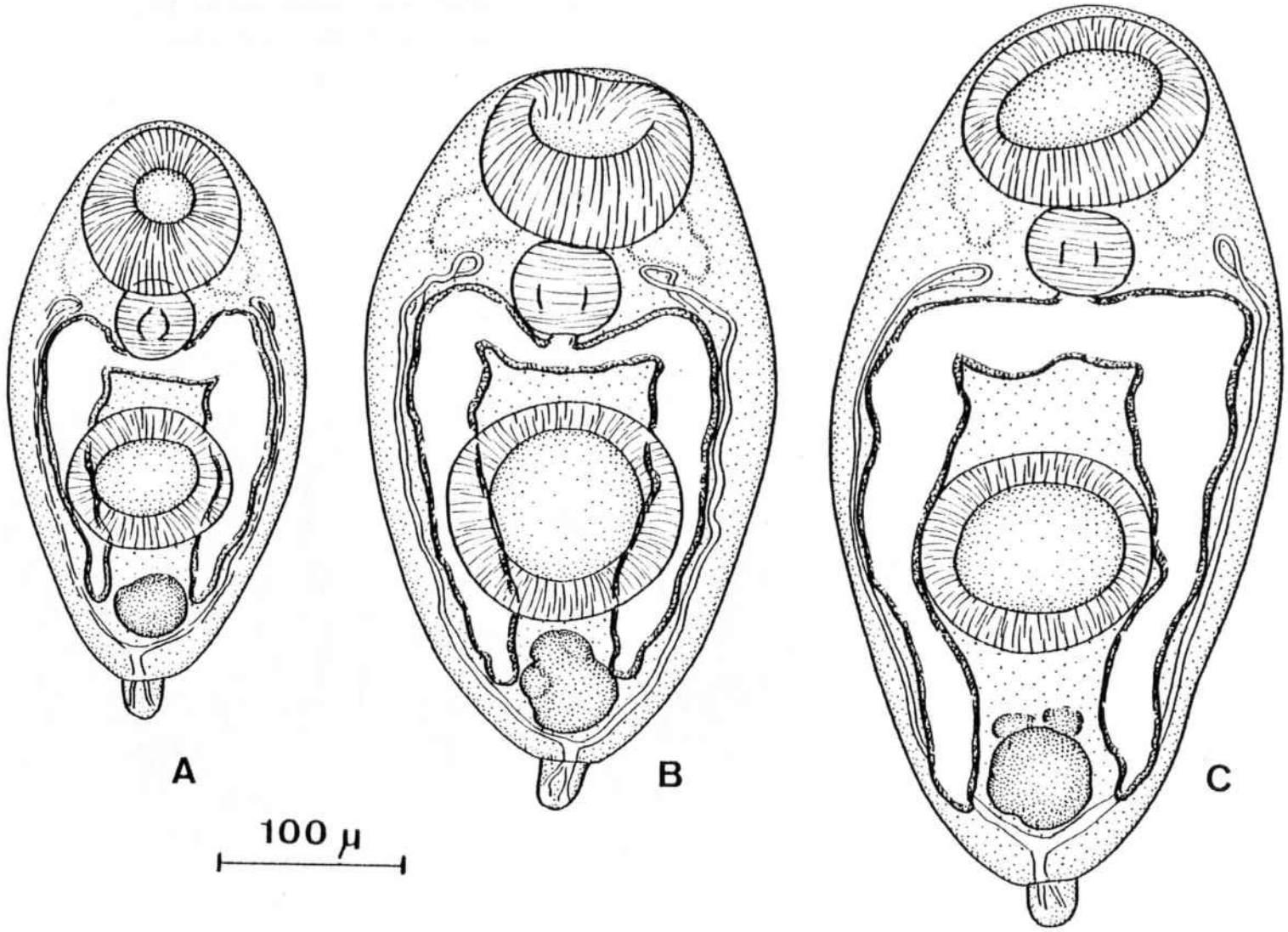


Fig. 187.- Dollfusinus frontalis: evolución morfo-anatómica de la metacercaria en Trochoidea (Xeroplexa) caroli: ejemplares inmaduros (en progresión A-C) incluidos en el texto dentro del grupo I, en visión ventral.

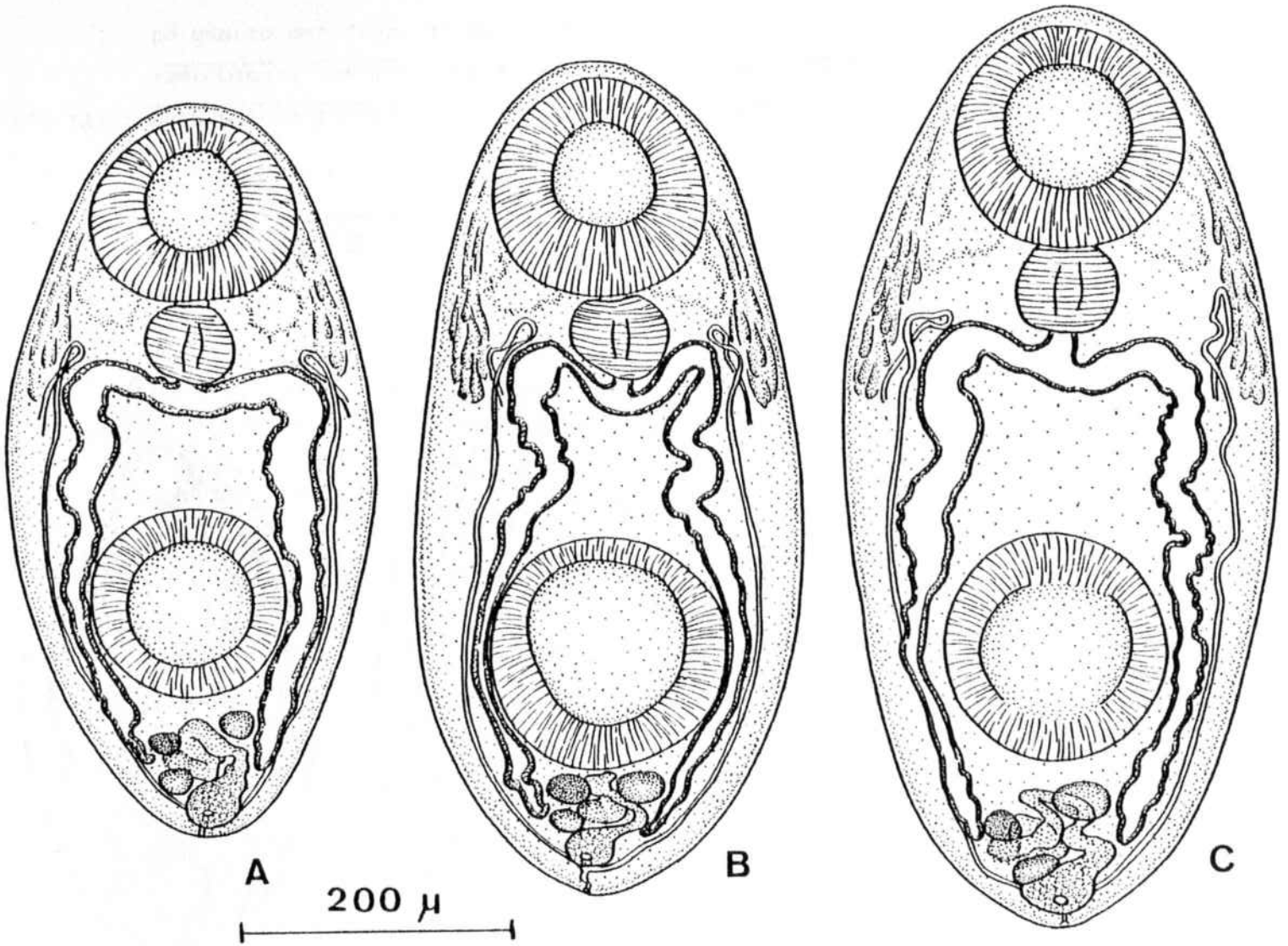


Fig. 188.- Dollfusinus frontalis: evolución morfo-anatómica de la metacercaria en Trochoidea (Xeroplexa) caroli: ejemplares de tamaño mediano (en progresión A-C) incluidos en el texto dentro del grupo II, en visión ventral.

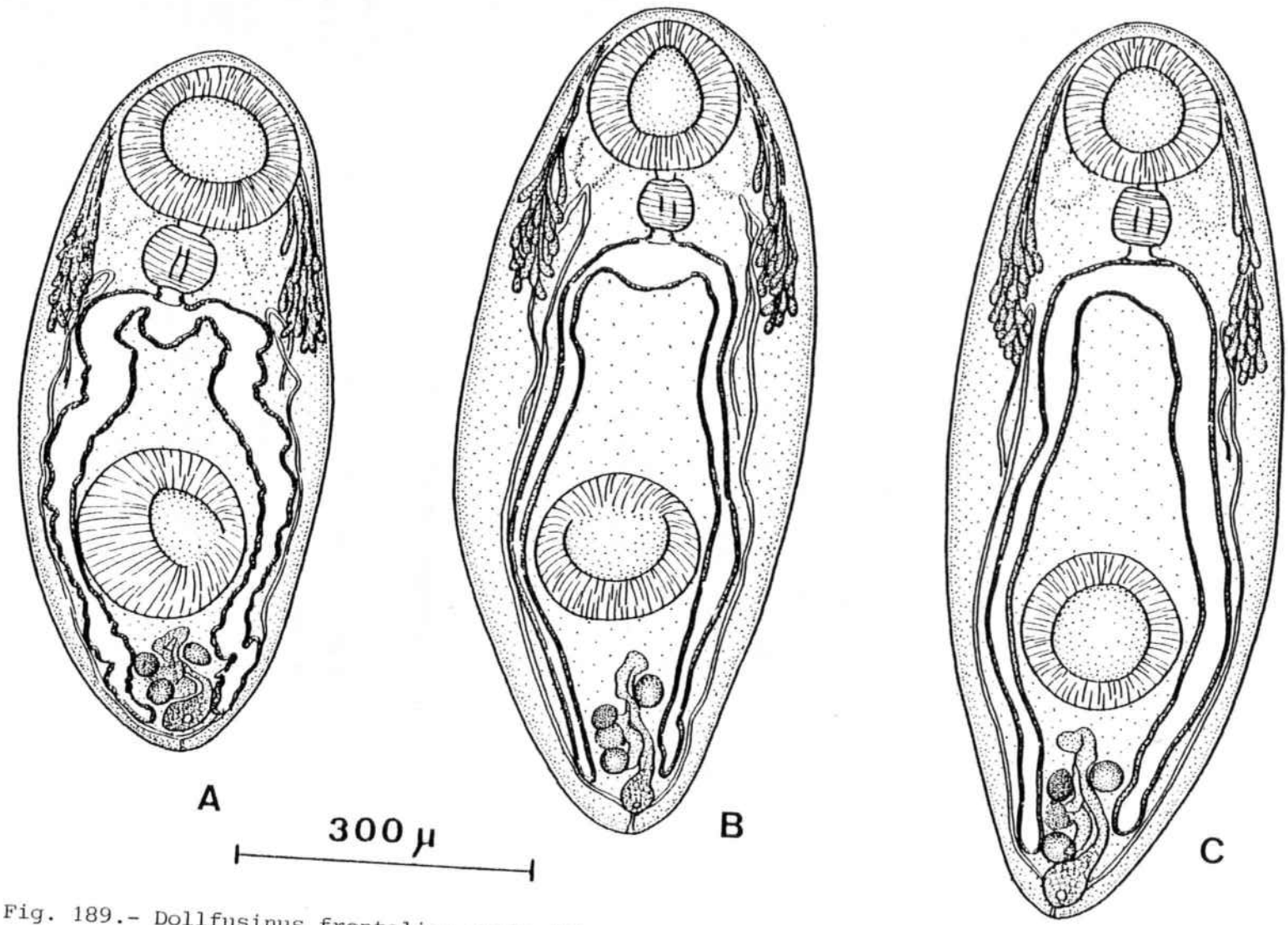


Fig. 189.- Dollfusinus frontalis: evolución morfo-anatómica de la metacercaria en Trochoidea (Xeroplexa) caroli: ejemplares maduros (en progresión A-C) incluidos en el texto dentro del grupo III, en visión ventral.

mensiones, de unas 700 hasta 1.100 µ de longitud, cabe observar ya la configuración final de todas las estructuras, distinguiéndose perfectamente todos y cada uno de los órganos, exceptuando las glándulas vitelógenas que en la mayoría de las metacercarias no se aprecian todavía del todo diferenciadas y sólo en algunos casos es posible discernirlas si bien algo confusas según dos campos latero-posteriores entre un nivel post-acetabular y un nivel gonadal. Asimismo, tampoco se aprecia con claridad el aparato excretor, que si bien debe alcanzar en este nivel la mayor complejidad como metacercaria, queda siempre casi totalmente enmascarado, indiscernible bajo la opacidad del cuerpo de la metacercaria. El único cambio sustancial observable a nivel de este tercer grupo es precisamente la configuración completa de los dos complejos glandulares laterales pre-acetabulares en los que ya se distinque perfectamente, aunque sólamente en aquellas metacercariass que han quedado bien teñidas y diferenciadas, las glándulas que los forman así como los conductos glandulares que van a desembocar en la parte anterior de la ventosa oral. En este tercer y último grupo de metacercarias más desarrolladas hemos podido encontrar incluso algún ejemplar presentando todavía el muñón caudal.

La evolución morfométrica de las metacercarias halladas en la cavidad pericárdica de ejemplares de Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Cernuella (Cernuella) virgata naturalmente infestados, de acuerdo con los tres grupos aquí analizados, es debidamente detallada en las Tablas 30 y 31.

D) MORFOLOGIA Y ANATOMIA DEL ESTADIO INFESTANTE

La morfología, anatomía y medidas de las metacercarias infestantes, que en este apartado pasamos a exponer, han sido obtenidas a partir de formas maduras halladas exclusivamente en Moluscos parasitados naturalmente.

La metacercaria infestante de Dollfusinus frontalis muestra un cuerpo alargado, presentando su anchura máxima a nivel ecuatorial o ligeramente post-ecuatorial, concretamente a nivel acetabular. Su cutícula es gruesa y está desprovista de espinulaciones.

Las ventosas son musculosas, circulares y subiguales. La ventosa oral es subterminal, ventral, más musculosa que la ventral. El acetábulo se localiza

en posición siempre post-ecuatorial, dejando un gran espacio entre el mismo y la bifurcación intestinal.

El aparato digestivo consta de una faringe relativamente grande, globulosa, a veces directamente adosada a la ventosa oral, otras veces separada de la misma por un corto espacio prefaríngeo. A continuación cabe observar en general un esófago corto casi inexistente, que da lugar al nacimiento de los dos ciegos intestinales más o menos anchos y contorneados que se extienden a lo largo del Digénido por ambos lados del acetábulo hasta alcanzar la región posterior del verme, si bien permaneciendo sin llegar al mismo extremo terminal, más o menos hasta un nivel entre gónadas y poro genital.

El aparato excretor es de tipo "stenostoma" igual que en la cercaria. En la metacercaria se puede apreciar con claridad el tramo ascendente y descendente de los dos tubos colectores principales, donde puede verse batir a los cilios vibrátiles así como la vesícula excretora en forma de Y y el poro excretor que es terminal. Las células flamígeras son difíciles de observar y contar, aunque sí se observa que se presentan en un número mucho más elevado que en el caso de la cercaria.

Los órganos sexuales están completamente diferenciados en este estadío de metacercaria infestante, hallándose todos ellos en la región post-acetabular.

Las tres gónadas se encuentran en disposición intercecal, de acuerdo con las características de la familia Brachylaimidae: el ovario está situado entre los dos testículos, disponiéndose en general en un triángulo más o menos acentuado, hallándose en general la gónada femenina desplazada hacia el lado derecho del verme. Testículos y ovario son ovalados o esferoidales, de contorno más bien liso. Las glándulas vitelógenas están muy poco diferenciadas en el caso de la metacercaria, hasta el punto de que en la mayoría de las metacercarias analizadas no cabe observar estructuras vitelógenas diferenciadas y sólo en algunos casos es posible discernirlas algo confusas según dos campos latero-posteriores entre un nivel acetabular y un nivel gonadal.

El conducto uterino nace a nivel de ootipo, tras el ovario, y asciende por entre el ovario y el testículo anterior para extenderse anteriormente sin sobrepasar nunca el nivel posterior del acetábulo, como ya se apuntó en el

Hospedador	Trochoidea (Xeroplexa) caroli n=47		Cernuella (Cernuella) virgata n=5		Milax gagates n=1	Eobania vermiculata n=2	
	V.E.	$\bar{x}$	V.E.	$\bar{x}$		V.E.	$\bar{x}$
Longitud	544-879	721	626-924	790	807	738-850	794
Anch. máx.	246-360	302	261-387	348	370	305-328	317
Vent. oral	144-206/125-195	170/158	161-213/138-210	193/175	204/180	183-192/172-189	188/180
Acetábulo	142-191/135-191	169/163	150-221/138-213	191/185	202/195	181-196/181-189	189/185
Rel. VO/VV	0,86-1,10	0,98	0,87-1,14	0,97	0,93	0,96-0,98	0,97
Faringe	50-75/52-80	61/69	60-75/63-84	67/75	69/78	63-75/61-82	69/72
Test. I	20-47/18-37	32/26	28-56/22-47	43/36	46/42	45-48/26-35	47/30
Test. II	22-45/15-30	30/21	26-48/18-47	39/30	45/35	37-39/20-26	38/23
Ovario	18-41/17-33	27/21	22-44/20-32	32/23	33/26	30-31/23-24	31/23
Dist. VO-VV	157-382	237	204-313	255	236	232-295	264
Dist. VV-TI	9-66	31	22-30	27	18	22-30	26

Tabla 32.- Dollfusinus frontalis: cuadro comparativo de las dimensiones en μ de metacercarias infestantes, halladas a nivel de cavidad pericárdica, según los distintos hospedadores detectados en los enclaves de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos (isla de Formentera).

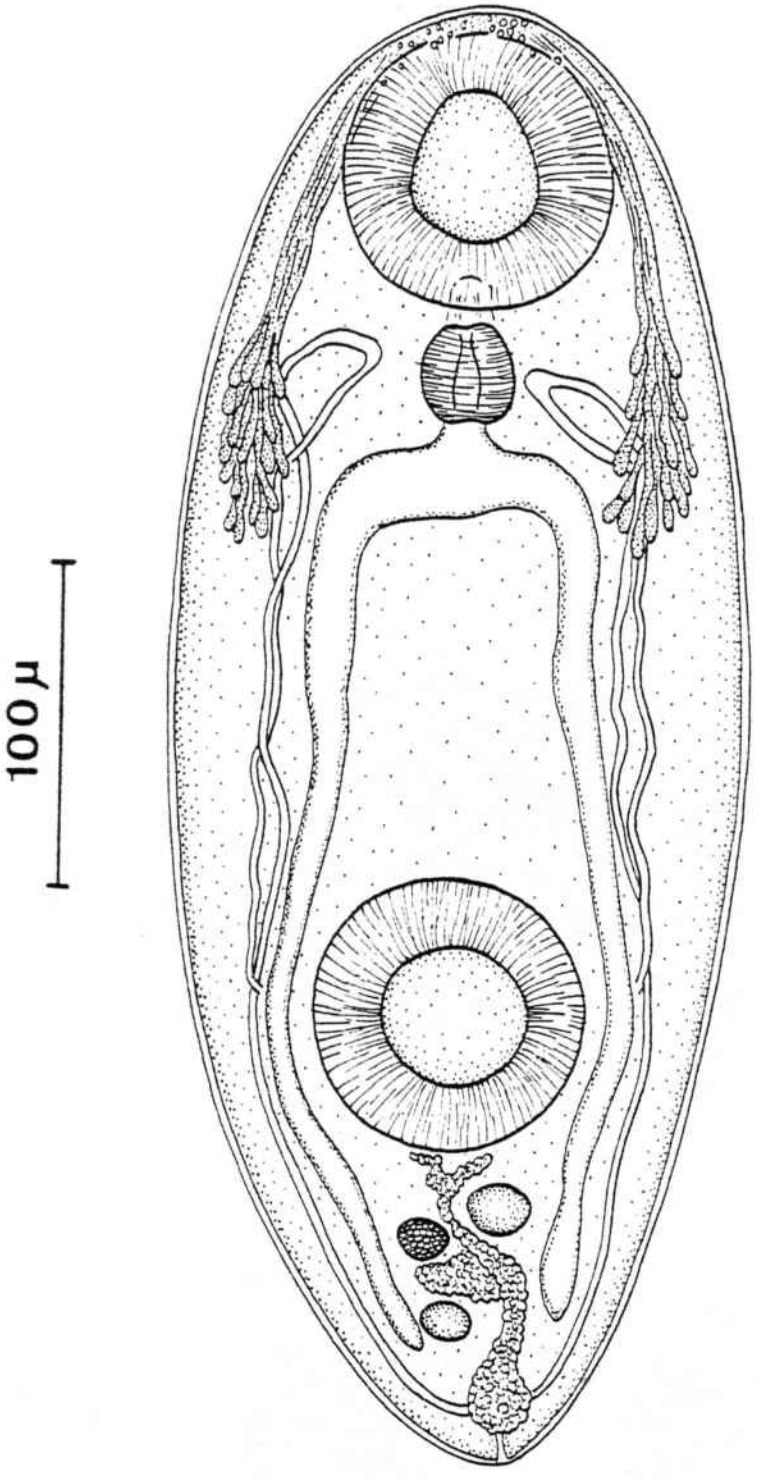


Fig. 190.- Dollfusinus frontalis: morfología general de una metacercaria infestante procedente de Trochoidea (Xeroplexa) caroli, en visión ventral.

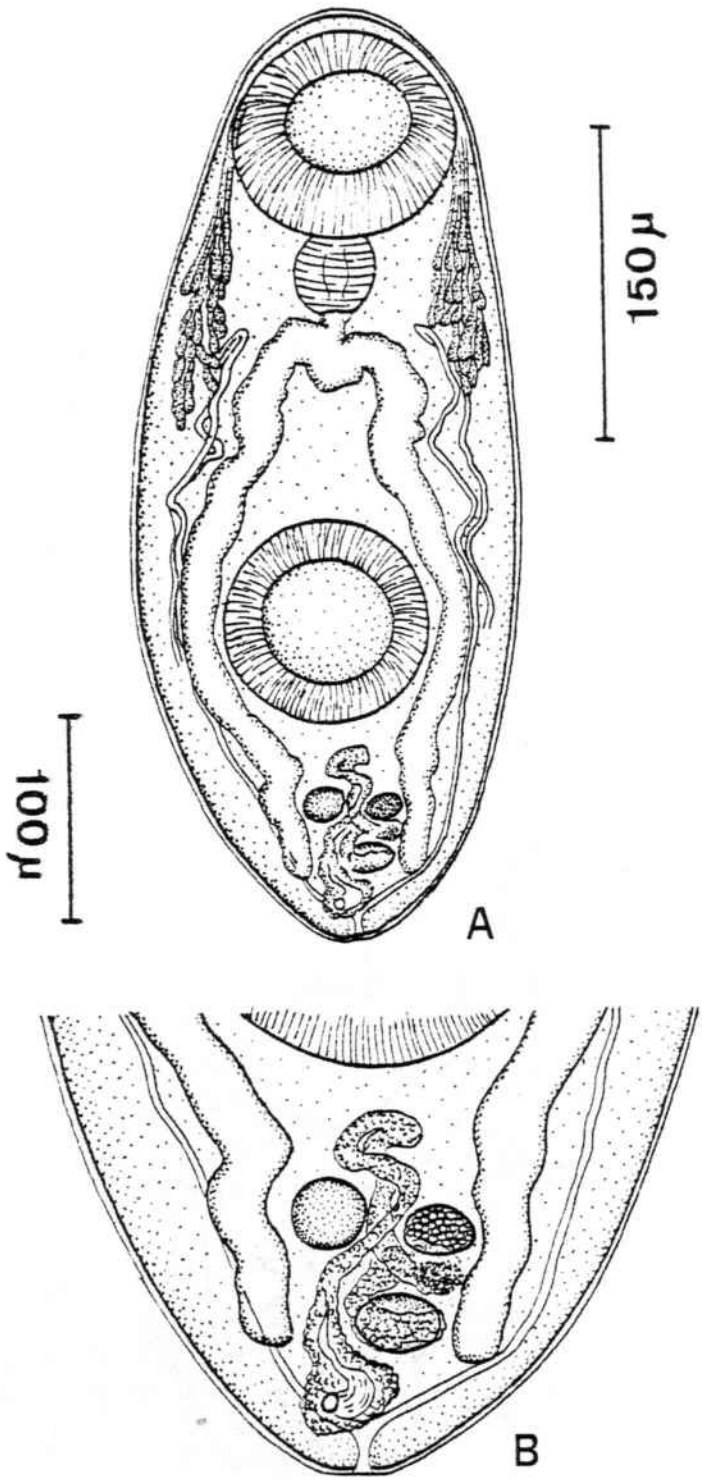


Fig. 191.- Dollfusinus frontalis: morfología general de la metacercaria infestante: A) ejemplar procedente de Trochoidea (Xeroplexa) caroli en visión ventral; B) detalle de la región posterior del mismo ejemplar en visión ventral.

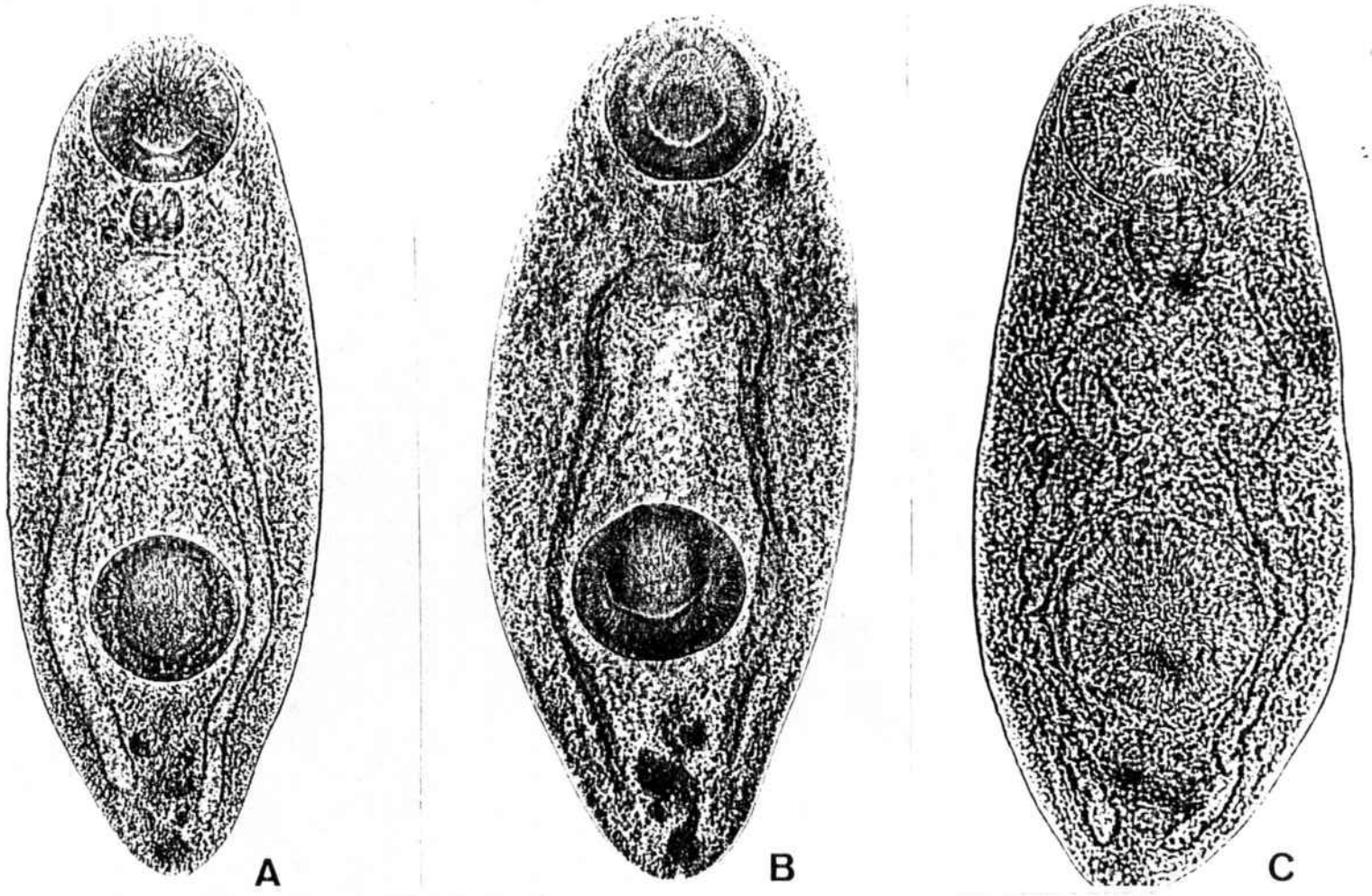


Fig. 192.- Dollfusinus frontalis: microfotografías de metacercarias infestantes en visión ventral: A) ejemplar procedente de Trochoidea (Xeroplexa) caroli; B) ejemplar procedente de Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana; C) ejemplar procedente de Cernuella (Cernuella) virgata (Formentera). x 140.

apartado anterior. Tras invertir el sentido, desciende por entre las mismas dos gónadas hasta terminar en el poro genital, que es subterminal y ventral. Dicho poro genital se abre en la distancia media entre el testículo posterior y la extremidad final del verme, en general a nivel de la bifurcación de los dos canales excretores principales, y, por tanto, de acuerdo con las características de los representantes de la subfamilia Panopistinae.

En cuanto a las dimensiones de las metacercarias infestantes cabe dirigirse a la Tabla 32 en la que se expone un cuadro comparativo según las distintas especies de caracoles albergantes de metacercarias de Dollfusinus frontalis en la isla de Formentera.

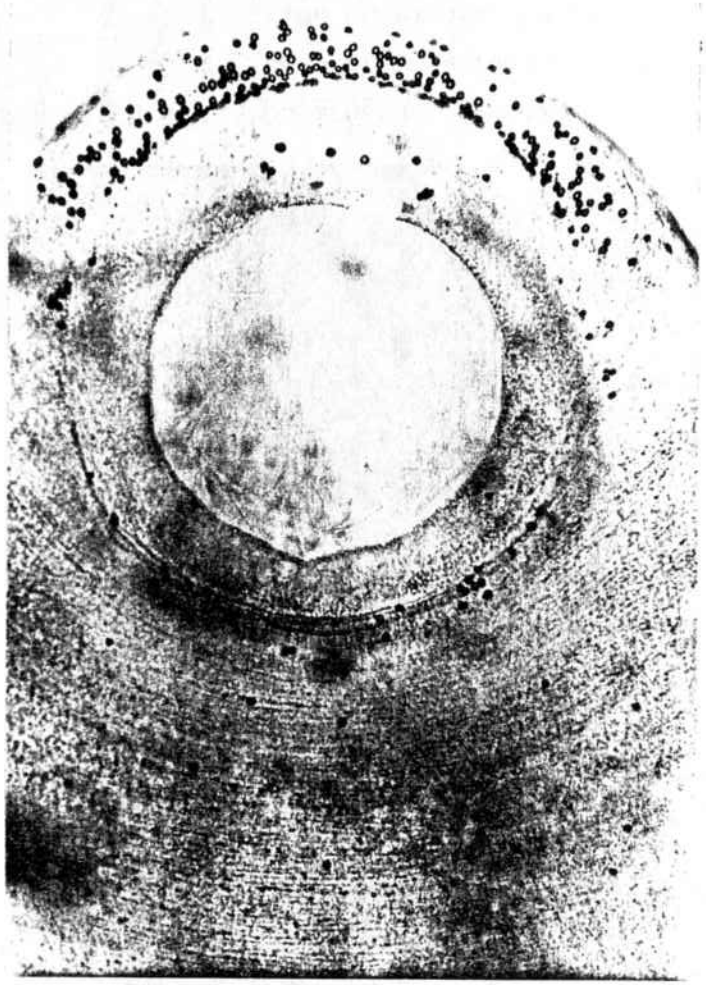
E) QUETOTAXIA

El hecho de haber dispuesto de un elevado número de metacercarias en distintos niveles de evolución nos indujo a intentar efectuar impregnaciones de las mismas con Nitrato de Plata con el fin de dilucidar la ausencia o existencia y en este caso su número y distribución de las papilas sensoriales a nivel de metacercaria. Las numerosas preparaciones que hemos podido efectuar nos demuestran la existencia de sensores en la metacercaria de Dollfusinus frontalis así como que su número se incrementa y su distribución se hace cada vez más compleja a medida que la metacercaria va avanzando en desarrollo.

Desgraciadamente, la quetotaxia a nivel de metacercaria es tan compleja que nos es imposible llegar a dilucidar su formulación, hecho para el cual tendrá que recurrirse a estudios futuros. Desconocemos en la actualidad si las papilas sensoriales de la cercaria desaparecen a nivel de metacercaria siendo las de esta última todas de nuevo origen, o si por el contrario se mantienen junto a las de nueva aparición. Asimismo, ignoramos la evolución de la quetotaxia en la metacercaria si bien nuestras preparaciones parecen evidenciar un incremento del número y complejidad de las papilas paralelos al desarrollo de la metacercaria.

A pesar de no poder dar aquí la fórmula quetotáxica de la metacercaria, sí que podemos mostrar su aspecto a través de las varias microfotografías de las figuras adjuntas.

Fig. 193, 194.- Dollfusinus frontalis: microfotografías de una misma metacercaria mostrando respectivamente las quetotaxias de las regiones anterior del cuerpo y cefálica en visión latero-ventral. x 190 y x 525 respectivamente.



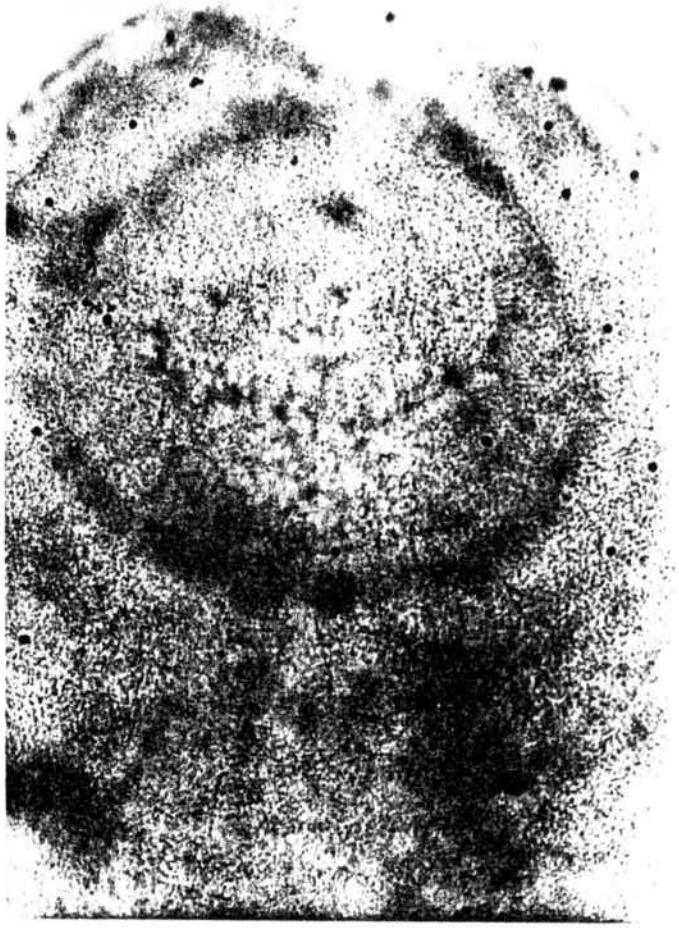
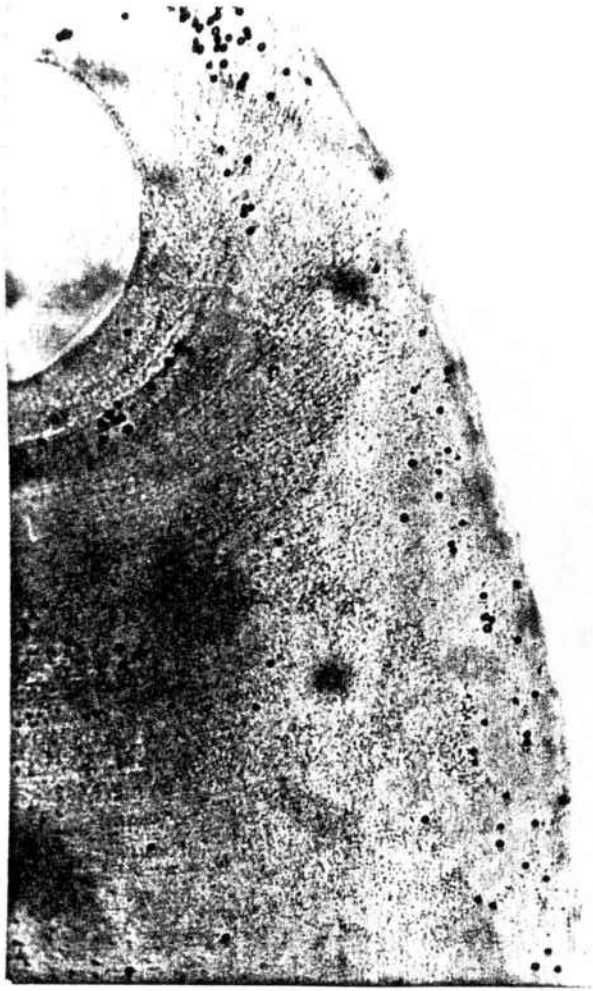


Fig. 195, 196.- Dollfusinus frontalis: microfotografías de una misma metacercaria mostrando respectivamente las quetotaxias de la región cefálica en visión ventral y de esta misma región en visión dorsal. x 525.



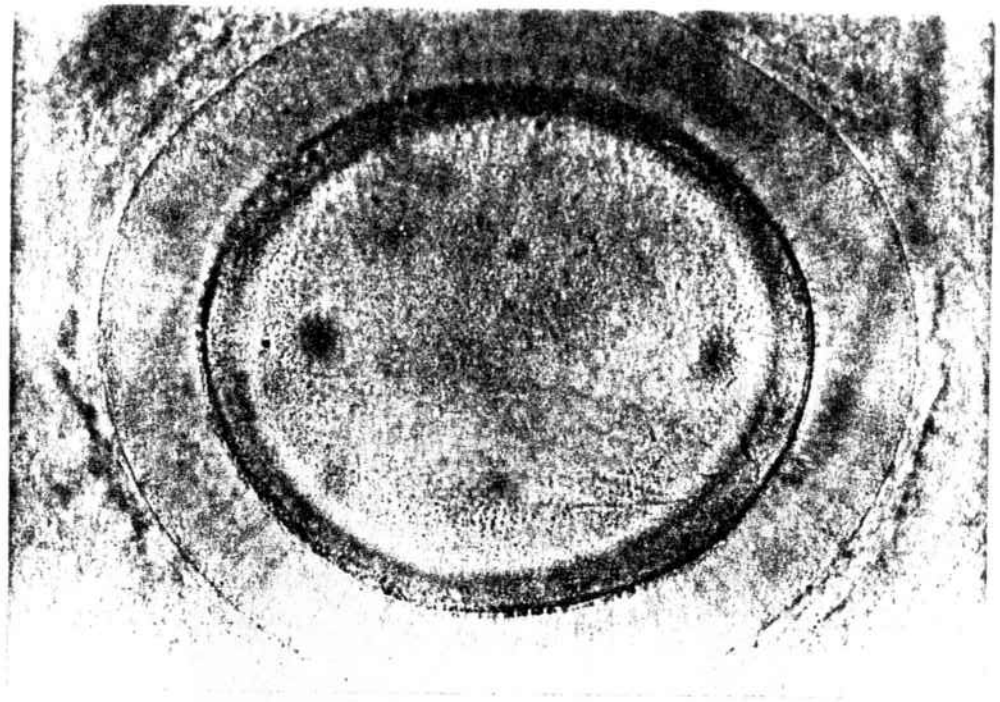


Fig. 197, 198.- Dollfusinus frontalis: microfotografías de dos metacercarias mostrando respectivamente las quetotaxias de las regiones post-cefálica lateral y acetabular en visión ventral. x 525.

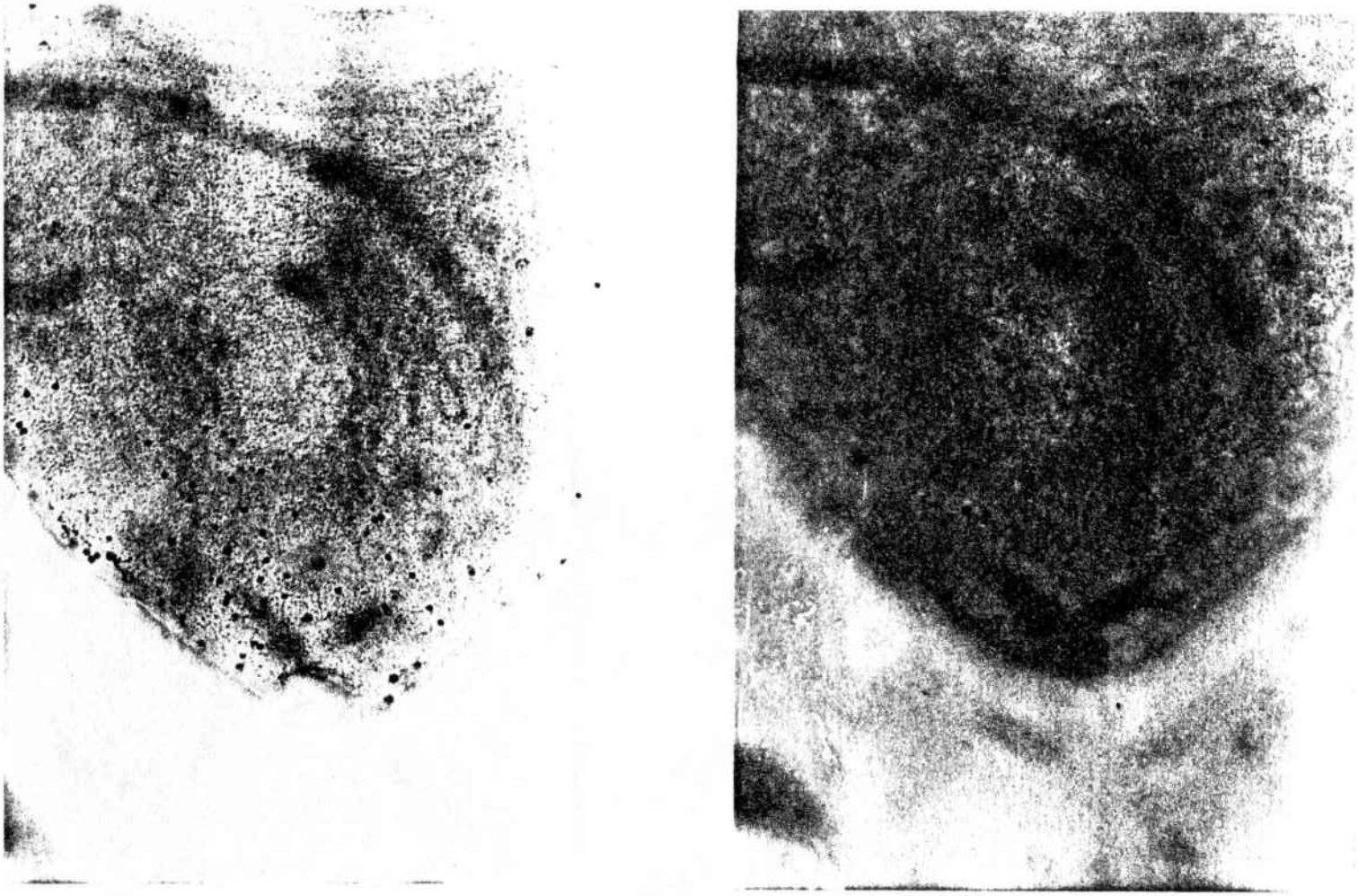


Fig. 199, 200.- Dollfusinus frontalis: microfotografías de una misma metacercaria mostrando respectivamente las quetotaxias de la región caudal en visión ventral y de esta misma región en visión dorsal. x 710.

3.4.1.4.- EVOLUCION EN EL HOSPEDADOR DEFINITIVO

En esta última fase del ciclo se considerará la evolución seguida por el Trematodo desde el momeno de la infestación del hospedador definitivo con la metacercaria, bien de modo natural, bien por infestación experimental, hasta la consecución del estadío adulto grávido en el microhábitat final dentro del hospedador definitivo.

3.4.1.4.1.- RECEPTIVIDAD DE LOS HOSPEDADORES DEFINITIVOS

El estudio del parasitismo de los Micromamíferos por adultos de Dollfusinus frontalis ha sido efectuado tanto experimentalmente en el Laboratorio como con material obtenido directamente de la Naturaleza. Las especies de Micromamíferos estudiadas así como los resultados obtenidos en su examen son debidamente consideradas a continuación.

A) POR INFESTACION NATURAL

La comprobación de parasitación por adultos en Micromamíferos de la isla de Formentera se ha llevado a cabo por disección de los animales capturados.

Las especies estudiadas, con sus respectivos porcentajes de infestación, que se detallarán seguidamente sólamente incluyen a aquellas especies en las que su disección comprendía el examen de las fosas nasales y senos frontales. En concreto, fueron las siguientes:

- Erinaceus (Aethechinus) algirus cf. vagans: 15 ejemplares procedentes de La Mola, 5 infestados con adultos en las fosas nasales y senos frontales (33,3%); 25 ejemplares procedentes de San Fernando, todos negativos (0%); 4 ejemplares procedentes del Km 4 de la Sabina, todos negativos (0%); 44 ejemplares examinados en total, 5 infestados con adultos (11,4 %), oscilando el número de parápor animal entre 1 y 8 (media = 3,4);

- Eliomys quercinus ophiusae: 14 ejemplares procedentes de La Mola, 5 infestados con adultos en las fosas nasales (35,7%); 3 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos infestados con adultos en las fosas nasales (100%); 66 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, 39 infestados con adultos en las fosas nasales (59,1%); 3 ejemplares procedentes de Playa MItjorn, 2 infestados con adultos en las fosas nasales (66,6%); 6 ejemplares procedentes de Es Caló, 5 infestados con adultos en las fosas nasales (83,3%); 4 ejemplares procedentes de Ca'n Marí, todos infestados con adultos en las fosas nasales (100%); 1 ejemplar procedente de San Fernando, negativo (0%); 2 ejemplares procedentes de Las Salinas, todos infestados con adultos en las fosas nasales (100%); 8 ejemplares procedentes de Cala Sahona, 1 infestado con adultos en las fosas nasales (12,5%); 2 ejemplares procedentes del Km 4 de La Sabina, 1 infestado con adultos en las fosas nasales (50%); 1 ejemplar procedente de Ca'n Rocavella, negativo (0%); 110 ejemplares examinados en total, 62 infestados con adultos (56,4%), oscilando el número de parásitos por animal entre 1 y 42 (media = 8,1);

- Rattus rattus: 10 ejemplares procedentes de La Mola, 4 infestados con adultos en las fosas nasales (40%); 4 ejemplares procedentes de Ca'n Campanich, todos negativos (0%); 23 ejemplares procedentes de Ca'n Carlos, todos negativos (0%); 1 ejemplar procedente de Playa Mitjorn, negativo (0%); 1 ejemplar procedente de Es Caló, negativo (0%); 1 ejemplar procedente de Ca'n Marí, negativo (0%); 5 ejemplares procedentes de Cala Sahona, todos negativos (0%); 2 ejemplares procedentes de Cap Berbería, todos negativos (0%); 1 ejemplar procedente del Km 4 de La Sabina, negativo (0%); 48 ejemplares examinados en total, 4 infestados con adultos (8,3%), oscilando el número de parásitos por animal entre 1 y 3 (media = 1,75).

El alto índice de parasitación por adultos de Dollfusinus frontalis que presenta la especie Eliomys quercinus ophiusae, permite considerar al lirón como el hospedador habitual del parásito en Formentera, mientras que la rata y el erizo, con unos porcentajes de infestación mucho más bajos, constituirían dos posibles hospedadores definitivos secundarios en dicha isla.

A priori, y teniendo en cuenta la aparente escasa especificidad de los adultos, cabría presuponer como hospedadores definitivos posibles todos aquellos Micromamíferos en cuya dieta alimenticia entraran a formar parte los Gasterópodos Pulmonados terrestres con mayor asiduidad, traduciéndose esta última en respectivas mayores y menores frecuencias de parasitación por Dollfusinus frontalis. Sin embargo, ello no parece ser así en la Naturaleza, puesto que hasta el momento el Digénido sólo es conocido en Micromamíferos de tamaño considerable, por tanto con fosas nasales y senos frontales lo suficientemente espaciosos como para albergar los parásitos. Ello justificaría el hecho de que no se haya incluido en la lista de especies de Micromamíferos estudiados a los otros dos componentes de la microfauna de la isla de Formentera, Apodemus sylvaticus y Mus musculus.

De un modo semejante, en el caso de la rata, a pesar de ser un Roedor de tamaño relativamente grande, la angostidad de sus fosas nasales podría explicarnos quizás el escaso número de Digénidos que presenta, si bien ello podría estar relacionado también con la ingestión infrecuente del Gasterópodo segundo hospedador intermediario.

La cuestión del espacio es la que permite explicarnos también el hecho de que en algunos Micromamíferos sean las fosas nasales tanto como los senos frontales los invadidos por los adultos de Dollfusinus frontalis, mientras que en otros lo son sólamente las fosas nasales. Así, en el caso de los erizos, los senos frontales son lo suficientemente espaciosos como para albergar los Digénidos, mientras que en los Roedores estos senos frontales no permiten por sus reducidas dimensiones, la infestación, limitándose entonces la presencia de los parásitos a las fosas nasales.

Los estudios que han sido efectuados hasta la fecha parecen mostrar que los parásitos en cuestión no muestran preferencias por ninguno de los lados de ambas fosas nasales y ambos senos frontales, viéndose infestados tanto el lado derecho como el izquierdo sin distinción especial.

Como punto final cabe referirse a la presencia, en algunos casos de lirones de la isla de Formentera, de Digénidos en las fosas nasales de un mismo animal en estadíos de desarrollo tan distintos que necesariamente han de proceder de infestaciones diferentes y por tanto acumulativas. Cabe concluir, pues, que no existe en este caso premunición a inmunidad coinfecciosa a nivel de hospedador definitivo.

B) POR INFESTACION EXPERIMENTAL

Se ha ensayado la infestación experimental, mediante metacercarias infestantes obtenidas en la disección de ejemplares emisores y no emisores de cercarias de Trochoidea (Xeroplexa) caroli, Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana y Cernuella (Cernuella) virgata naturalmente infestados, de dos especies de Roedores de Laboratorio, el ratón casero Mus musculus y la rata albina Rattus rattus.

Los distintos tipos de experiencias sobre ensayos de infestación que han sido realizados están debidamente detallados en el último apartado del primer capítulo correspondiente a material y métodos. En concreto, y según la especie de Roedor utilizada, se efectuó las siguientes experiencias:

- Mus musculus

EXPERIENCIA TIPO I (infestación a nivel bucal):

- infestación de 1 ratón con 9 metacercarias y disección del mismo a las 2 horas 15 minutos: hallazgo de 1 metacercaria en las fosas nasales (resto del digestivo resultó negativo);
- infestación de 1 ratón con 48 metacercarias y disección del mismo a las 4 horas: todo el digestivo, cavidad bucal y fosas nasales resultaron negativos;
- infestación de 6 ratones con 10 metacercarias cada uno y disecciones respectivas a las 4 horas y 10 minutos, 4 horas y 30 minutos, 9 días 14 días: todos los digestivos, cavidades bucales, y fosas nasales

resultaron negativos;

EXPERIENCIA TIPO II (infestación a nivel estomacal con metacercarias libres previa neutralización del pH estomacal):

- infestación de 4 ratones con 12 metacercarias cada uno (transcurridos 45 minutos desde el momento de la intubación con GELOTRISIN): hallazgo de 1 metacercaria muerta en el estómago y 6 vivas en el duodeno de un primer ratón examinado a los 15 minutos de la infestación, de 1 metacercaria viva en el estómago y 1 en el duodeno en un segundo ratón examinado a los 30 minutos, de 5 metacercarias vivas en el intestino delgado de un tercer ratón examinado a los 45 minutos, y de 1 metacercaria viva en el intestino delgado del cuarto ratón examinado a los 60 minutos; el resto del digestivo y fosas nasales de los ratones ensayados resultaron negativos;

- infestación de 1 ratón con 48 metacercarias (transcurridos 50 minutos desde la intubación con GELOTRISIN) y disección del mismo a los 16 días: todas las vísceras y fosas nasales resultaron negativas;

EXPERIENCIA TIPO III (infestación a nivel estomacal con metacercarias libres sin previa neutralización del pH estomacal):

- infestación de 6 ratones con aproximadamente 20 metacercarias cada uno y posteriores disecciones de los mismos a distintos tiempos consecutivos, el primero a los 45 minutos de la infestación y los restantes a intérvalos de 15 minutos a partir del primero: todos los digestivos y fosas nasales resultaron negativos;

- infestación de 6 ratones con 10 metacercarias cada

uno: hallazgo de 6 metacercarias muertas en el estómago de un primer ratón examinado transcurrida 1 hora tras la infestación, resultando todos los demás negativos (digestivo y fosas nasales) al ser examinados respectivamente a las 2 horas, 2 horas 20 minutos, 4 horas 15 minutos y 2 ratones ambos a las 5 horas de la infestación;

- infestación de 9 ratones con 10 metacercarias cada uno y disecciones respectivas a las 24 horas, 24 horas 50 minutos, 25 horas 45 minutos, 3 de ellos a los 5 días y los restantes a los 10, 16 y 21 días: todas las vísceras y fosas nasales resultaron negativas;

EXPERIENCIA TIPO IV (infestación a nivel estomacal con metacercarias libres previa ligadura de píloro):

- infestación de 1 ratón con 10 metacercarias y disección del mismo a las 6 horas de la infestación: estómago, esófago y fosas nasales resultaron negativos (el estómago del ratón presentaba un pH estomacal = 2-3 en el momento de ser examinado);

EXPERIENCIA TIPO V (infestación a nivel estomacal con metacercarias administradas junto al órgano del caracol al que parasitaban):

- infestación de 1 ratón con un número indeterminado de metacercarias dentro de la cavidad pericárdica de un caracol y disección del mismo a 1 hora 10 minutos de la infestación: todo el digestivo y fosas nasales resultaron negativos;

EXPERIENCIA TIPO VI (infestación a nivel intestinal por vía directa en disección in vivo con infestación a nivel de íleon distal tras ligadura de píloro y zona prececal):

- infestación de 1 ratón con 24 metacercarias y disección del mismo a las 6 horas: hallazgo de 11 metacercarias vivas en la zona intestinal próxima al lugar de la intubación;
- infestación de 1 ratón con 58 metacercarias y disección del mismo a las 5 horas: hallazgo de 48 metacercarias vivas en el intestino;

EXPERIENCIA TIPO VII (infestación a nivel intestinal en intestino delgado aislado y mantenido in vitro):

- introducción de 19 metacercarias en el intestino mantenido in vitro y ulterior examen del mismo a las 17 horas: hallazgo de las mismas 19 metacercarias muertas en el interior de la porción intestinal aislada;

EXPERIENCIA TIPO VIII (infestación intraperitoneal):

- infestación de 1 ratón con 34 metacercarias y disección del mismo a los 16 días: todos los órganos y fosas nasales resultaron negativos;

- Rattus rattus

EXPERIENCIA TIPO IX (infestación a nivel bucal):

- infestación de 3 ratas con 8, 9 y 12 metacercarias cada una y disecciones respectivas a los 10, 17 y 24 días: todos los órganos y fosas nasales resultaron negativos;

EXPERIENCIA TIPO X (infestación a nivel estomacal previa neutralización del pH estomacal):

- infestación de 3 ratas con 6, 10 y 10 metacercarias cada una y disecciones respectivas a los 10, 17 y 24 días: todos los órganos y fosas nasales resultaron negativos;

EXPERIENCIA TIPO XI (infestación a nivel estomacal sin previa neutralización del pH estomacal):

- infestación de 7 ratas con aproximadamente 20 metacercarias cada una y posteriores disecciones respectivas a los 45 minutos, 1 hora, 1 hora 15 minutos, 1 hora 30 minutos, 1 hora 45 minutos, 2 horas y 2 horas 15 minutos: hallazgo de 2 metacercarias muertas en el estómago de la rata examinada a 1 hora, resultado negativos los digestivos y fosas nasales de las restantes.

Todos los aspectos que cabe discutir sobre la receptividad de los hospedadores definitivos no pueden ser deducidos más que con los datos obtenidos en la Naturaleza, puesto que desgraciadamente todos los ensayos experimentales de infestación resultaron negativos, excepto con un individuo de ratón, Mus musculus, siendo así que precisamente esta especie de Múrido nunca ha sido hallada en la Naturaleza mostrando una infestación por adultos de Dollfusinus frontalis.

De acuerdo con el ensayo experimental positivo de infestación con Mus Musculus es indudable que el Digénido es capaz de alcanzar las fosas nasales también en Micromamíferos de menores dimensiones. La explicación a todo ello cabe buscarla quizás en el hecho de que la respiración en todos los Micromamífero es exclusivamente nasal, de manera que en los animales pequeños la presencia de Dollfusinus frontalis en las fosas nasales puede llegar a representar problemas mucho mayores que en los animales grandes, con lo que para evitar la consecuente obstrucción de las fosas nasales los pequeños anima-

les deben forzar probablemente la expulsión de los adultos nasales con el estornudo. Ello es perfectamente asumible, puesto que los adultos de Dollfusinus frontalis no muestran precisamente ningún tipo o modo especial ni de fijación ni de mantenimiento de la localización dentro del microhábitat nasal.

3.4.1.4.2.- ADULTOS

Consideraremos en este apartado la vía de entrada y la migración del Digénido hasta alcanzar el microhábitat definitivo, así como la consiguiente evolución morfo-anatómica que sufre la metacercaria hasta convertirse en adulto grávido, para por último acabar exponiendo la morfología y antomía generales del adulto.

A) MIGRACION Y MICROHABITAT FINAL

La penetración de las metacercarias en el hospedador definitivo se efectúa de modo pasivo por vía oral. En la Naturaleza ello tiene lugar por ingestión de los caracoles segundos hospedadores intermediarios albergantes de metacercarias maduras. En el Laboratorio, y debido a la utilización como hospedadores definitivos experimentales de ratones (Mus musculus) y ratas albinas (Rattus rattus) no habituados a la depredación de caracoles, se ha procedido a suministrar las metacercarias, previamente aisladas a partir de la cavidad pericárdica de los caracoles, directamente mediante sonda gástrica o pipeta Pasteur, constituyendo éste, además, un método más preciso en cuanto al número de metacercarias exacto con que se infesta.

El microhábitat final de Dollfusinus frontalis dentro del hospedador definitivo está constituido por las fosas nasales y senos frontales de los Micromamíferos. Ello implica la necesidad de una migración más o menos compleja, desde el momento de la entrada en la boca del caracol transportador de metacercarias infestantes hasta dichas fosas nasales y dichos senos frontales. A priori son varios los caminos que puede seguir la metacercaria hasta alcanzar el microhábitat final:

- vía más corta: liberación de las metacercarias de la cavidad pericárdica ya a nivel bucal, para seguir luego la vía directa de boca a fosas nasales y senos frontales, y, por tanto, sin que tenga lugar una deglución ni migración compleja de las metacercarias;
- vía exclusivamente digestiva: deglución de las metacercarias hasta nivel esofágico, gástrico o intestinal, para migrar éstas, una vez liberadas de la cavidad pericárdica del caracol, en sentido inverso, es decir, vía ascendente por el digestivo hasta llegar a las fosas nasales y los senos frontales;
- vía extradigestiva: deglución de las metacercarias hasta nivel esofágico, gástrico o intestinal, para posteriormente, tras ser liberadas las metacercarias de la cavidad pericárdica del caracol, atravesar la pared del digestivo a uno u otro nivel (esofágico, estomacal, intestinal), alcanzar la cavidad correspondiente según el caso (cavidad torácica, cavidad abdominal), penetrar en los pulmones para poder ascender luego por el árbol respiratorio (bronquiolos, bronquios, tráquea) hasta alcanzar las fosas nasales y senos frontales;
- vía circulatoria: deglución de las metacercarias hasta nivel esofágico, gástrico o intestinal, para posteriormente, tras ser liberadas las metacercarias de la cavidad pericárdica del caracol, penetrar en la pared del digestivo a uno y otro nivel (esofágico, estomacal, intestinal) y acceder a algún capilar o vaso de la zona correspondiente para luego, vía circulatoria, bien llegar a los pulmones y ascender por el árbol respiratorio, bien permaneciendo dentro del sistema circulatorio, llegar a alcanzar las fosas nasales y senos frontales.

Si bien de hecho no cabría descartar a priori ninguna de las posibles vías de migración expuestas, puesto que todas ellas son seguidas y utilizadas por Helmintos parásitos de Mamíferos en algunos casos de determinadas especies, en realidad ciertos aspectos del Digénido en cuestión parecen apuntar

en uno u otro sentido. Así, por un lado, las relativamente notables dimensiones de las metacercarias nos permiten descartar, casi sin lugar a dudas, la posibilidad de seguir la vía circulatoria. Por otro lado, la ausencia de estilete en la metacercaria viene a sugerir la incapacidad de la misma de atravesar la pared del digestivo o de penetrar en la misma, si bien la presencia de los dos complejos glandulares laterales preacetabulares presentes en la metacercaria podría llevar a pensar, caso de aceptar que se tratase de glándulas de penetración (como sucede en en las cercarias), en una migración más o menos compleja. Incluso las afinidades sistemáticas próximas a las especies del género Brachylaima cuyo microhábitat final lo constituye preferentemente el esófago pero también el estómago (véase el caso de Brachylaima fulvus Dujardin, 1843 = Brachylaima oesophagei Shaldybin, 1953, párasito de las musarañas descrito por LEWIS, 1968, JOURDANE, 1971, MAS-COMA & GALLEGO, 1975 b y MAS-COMA, 1977 b). También la naturaleza de los caracoles de las especies Trochoidea (Xeroplexa) caroli, Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana y Cernuella (Cernuella) virgata, segundos hospedadores intermediarios preferentes en la isla de Formentera, sugieren la existencia de una migración más o menos compleja a partir del estómago o intestino, puesto que en la Naturaleza y de acuerdo con los resultados de los exámenes de los contenidos estomacales del lirón careto, a su vez hospedador definitivo preferente, este Roedor suele ingerir dichos caracoles de reducidas dimensiones en general intactos, esto es, sin ser previamente masticados, lo cual evidentemente sugiere una liberación de las metacercarias de la cavidad pericárdica de los Gasterópodos como mínimo a nivel estomacal o intestinal.

Para poder dilucidar cual de todas estas posibilidades es la seguida por las metacercarias en su migración dentro del hospedador definitivo hasta alcanzar las fosas nasales y los senos frontales, se procedió a efectuar numerosas experiencias de infestación en ratón y en rata las cuales han sido detalladas ya con anterioridad, tanto en su naturaleza como en sus relultados. De dichos resultados cabe deducir que por el momento debe admitirse la existencia de la primera de las vías indicadas, esto es, la vía más corta y directa de boca a fosas nasales sin deglución ni migración larga y compleja de las metacercarias.

En cuanto a la posibilidad de excluir con seguridad la existencia de al-

guna que otra vía de migración, es quizás aún un poco prematuro y ello debería confrontarse con un número mayor de experiencias. De todos modos, los ensayos llevados a cabo vienen a indicar que las metacercarias que alcanzan el estómago, o bien son digeridas en condiciones de acidez gástrica, o bien son capaces de superar el tránsito estomacal en condiciones de pH gástrico próximo a la neutralidad. Aquellas metacercarias que llegan al intestino, caso de no ser digeridas en él, parece que son eliminadas sin más problemas al exterior con las heces. Sea como sea, todo parece indicar que las metacercarias, una vez alcanzado el estómago o el intestino, son incapaces de iniciar migración alguna, ya sea intradigestiva en sentido ascendente, ya sea extradigestiva atravesando o penetrando en la pared del digestivo.

En conclusión pues, aparentemente sólo aquellas metacercarias que en el momento de ser masticado el Gasterópodo a nivel bucal son capaces de salir de la cavidad pericárdica del caracol por rotura de la misma y de contactar y adherirse rápidamente a alguna mucosa bucal, lingual o cualquier otra, evitando así su posterior deglución, serán las que podrán migrar con éxito hasta alcanzar vía directa las fosas nasales y senos frontales a las pocas horas de la ingestión del Molusco por parte del Mamífero.

B) EVOLUCION MORFO-ANATOMICA EN EL MICROHABITAT FINAL

Efectuando un análisis de todo el cuantioso material de adultos de Dollfusinus frontalis que se ha podido recolectar puede deducirse que el crecimiento en el microhábitat final debe realizarse con bastante rapidez, ya que de todos los ejemplares estudiados únicamente tres presentaban escasos huevos en el útero. La rapidez de maduración de los adultos de la familia Brachylaimidae fué puesta en evidencia ya, en lo que se refiere a Brachylaiminae, por JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID, (1934) y MAS-COMA & MONTOLIU (1978 b). Los primeros autores indican que los vitelógenos y el útero se desarrollan el cuarto día tras la infestación y que los primeros huevos aparacen en el útero al sexto día. Los segundos autores describen un caso aún más rápido, en el que el adulto muestra los primeros huevos ya al cuarto día de la infestación. En cuanto a los Panopistinae, JOURDANE (1976) describe aún una mayor rapidez en el caso de la especie Pseudoleucochloridium soricis (denominada por nosotros

como Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.), cuyos adultos alcanzan la gravidez total y son expulsados al exterior en escasamente 48 horas.

La consideración del cuantioso material permite tener una visión aproximada sobre el crecimiento morfológico en el microhábitat nasal del lirón careto (Eliomys quercinus ophiusae), escogiendo los ejemplares en una serie de menor a mayor tamaño, desde un individuo muy joven, probablemente recién llegado y en el que el útero, poco discernible, no contiene ningún huevo, hasta un adulto muy desarrollado. A tal fin, reproducimos aquí la tabla de estas dimensiones, presentada ya por MAS-COMA & KAHMANN (1978) y que ilustra en buena manera el crecimiento del Digénido en el microhábitat final (véase Tabla 33). Asimismo, queda reflejado este crecimiento en las Figuras 201 y 202.

Las dimensiones del ejemplar joven mencionado son las siguientes: longitud 1240 µ; anchura máxima 471 µ; ventosa oral 212/212 µ; acetábulo 256/209 µ; relación VO/VV 0,83; faringe 101/94 µ; testículo anterior 122/108 µ; testículo posterior 130/108 µ; ovario 94/73 µ; apéndice caudal 36/14,4-39,6 µ.

Si comparamos este ejemplar con las metacercarias infestantes anteriormente descritas, cabe distinguir como diferencias más significativas: la mayor longitud corporal que se manifiesta en un alargamiento considerable de la región post-acetabular, pasando la ventosa ventral de ser netamente post-ecuatorial en la metacercaria infestante a claramente ecuatorial en este individuo; el mayor tamaño relativo del acetábulo con restecto a la ventosa oral; la aparición de unas glándulas vitelógenas perfectamente conformadas; y el mantenimiento del muñón caudal en el individuo adulto jóven. En lo que se refiere al apéndice caudal hay que señalar que si bien en las metacercarias en general dicho muñón caudal se pierde, los estudios efectuados sobre variabilidad morfológica intraespecífica a nivel de adulto demuestran que dicha cola puede mantenerse esporádicamente en los mismos, tratándose en estos casos de adultos surgidos a partir de metacercarias que indudablemente habían madurado hasta nivel de estadío infestante y alcanzado al hospedador definitivo sin haberse desprendido del apéndice cercariano en cuestión.

A partir de un nivel de adulto joven como el descrito, el Trematodo debe seguir, en el microhábitat definitivo y final, un desarrollo aproximadamente como el ilustrado en las Figuras 201 y 202. Si se trata de seguir dicha evolución numéricamente, a través de relaciones superficiales como se ha efectuado

en el estudio de variabilidad (Tabla 33), cabe distinguir inicialmente un crecimiento lógico de todos los órganos más o menos paralelo al crecimiento corporal. Sin embargo, puede apreciarse que el paralelismo entre cuerpo y órganos, así como entre órganos mismos, no es muy uniforme. Así, por ejemplo, la relación entre ventosas oscila entre coeficientes bastante distantes, y las relaciones entre las dos ventosas y el tamaño corporal tampoco parecen guardar una uniformidad que venga a referirse a un evidente y marcado paralelismo entre crecimiento corporal y crecimiento de los órganos fijadores. La distancia entre las dos ventosas, considerada independientemente o en relación a la longitud corporal, no refleja el crecimiento en modo alguno; no sucede así con la distancia entre acetábulo y primera gónada, medida que muestra absolutamente un crecimiento casi continuo y que si se relaciona con el tamaño corporal muestra, a excepción de las primeras fases, una uniformidad evidente. Ello es comprensible si se piensa que el crecimiento corporal va acompañado por el crecimiento uterino, formación dispuesta entre el interespacio acetábulo-gónadas. De todo lo comentado cabría deducir que la situación del acetábulo podría estimarse con mayor propiedad a partir del extremo posterior que no del anterior, sobre todo teniendo en cuenta la capacidad de alargamiento del cuello de este verme in vivo y el consecuente efecto de la fijación según el estado de contracción del mismo.

En las figuras 201 y 202 puede seguirse la evolución aproximada del útero paralelamente al crecimiento general del Tematodo. Resulta fácil obervar el crecimiento y engrosamiento de las asas uterinas conjuntamente con el ensanchamiento del verme en las regiones acetabular y post-acetabular. En una primera fase (individuo central de la Figura 201) el útero muestra un diámetro reducido y escasas circunvalaciones sin sobrepasar el nivel anterior de la ventosa ventral. En la zona posterior puede vislumbrarse un número muy corto de asas tras el segundo de los testículos y antes de finalizar en el poro genital. Con el tiempo, el número de huevos se incrementa considerablemente, desarrollándose un útero de mayor diámetro y mayor número de asas, llegando a sobrepasar ostensiblemente el nivel anterior del acetábulo. Tal y como subrayara ya TIMON-DAVID (1964) esta especie es capaz de almacenar una enorme cantidad de huevos.

En cuanto a la longevidad del adulto en el microhábitat final del hospe-

	a	b	c	d	e	f	g	h	n=46 V.E.	$\bar{x}$
Longitud	1240	2174	2615	3519	4329	4385	4723	5232	5232-2174	4004
Anch. máxima	471	750	810	1204	1296	1343	1597	1597	1597-684	1277
Superficies:										
Cuerpo	458705	1280594	1663595	3327642	4406395	4625263	5923982	6562412	6562412-1280594	4105994
Ventosa oral	35299	68999	62192	113411	182770	169093	206692	238794	251963-68999	159814
Acetábulo	42419	82448	117871	197451	316692	308763	290334	379809	379809-82448	257904
Test. I	10385	52441	100098	117871	185813	169093	118237	248063	462524-52441	195850
Test. II	11122	57255	110446	147253	255176	283121	163312	312715	444146-57255	238757
Test. I + II	21507	109696	210544	265124	440989	452214	281549	560778	842328-109696	440132
Ovario	5462	38359	40828	87826	74216	100098	118237	125036	144815-38359	90440
VO/VV	1/1,2	1/1,1	1/1,8	1/1,7	1/1,7	1/1,8	1/1,4	1/1,5	1/2,0-1/1,1	1/1,6
VO/Cuerpo	1/12,9	1/18,5	1/26,7	1/29,3	1/24,1	1/27,3	1/28,6	1/27,4	1/34,4-1/17,0	1/25,1
VV/Cuerpo	1/10,8	1/15,5	1/14,1	1/16,8	1/13,9	1/14,9	1/20,4	1/17,2	1/21,9-1/11,0	1/16,6
Test.I+II/Cuerpo	1/21,3	1/11,6	1/7,9	1/12,5	1/9,9	1/10,2	1/21,0	1/11,7	1/21,0-1/5,8	1/10,1
Ovario/Cuerpo	1/83,9	1/33,3	1/40,7	1/37,8	1/59,3	1/46,2	1/50,1	1/52,4	1/75,3-1/29,2	1/45,8
Distancias:										
VO-VV	243	477	334	464	213	680	654	380	680-200	463
VO-VV/Longitud	1/5,1	1/4,5	1/7,8	1/7,5	1/20,3	1/6,4	1/7,2	1/13,7	1/20,3-1/3,9	1/9,0
VV-I Gónada	40	152	480	623	760	935	1064	912	1064-152	669
VV-I Gón./Long.	1/31,0	1/14,3	1/5,4	1/5,6	1/5,6	1/4,6	1/4,4	1/5,7	1/19,0-1/4,3	1/6,8

Tabla 33.- Dollfusinus frontalis: dimensiones en μ en progresión (a-h) de adultos hallados en Eliomys quercinus ophiusae de la isla de Formentera, ilustrando el crecimiento del Digénido en el microhábitat final (según MAS-COMA & KAHMANN, 1978).

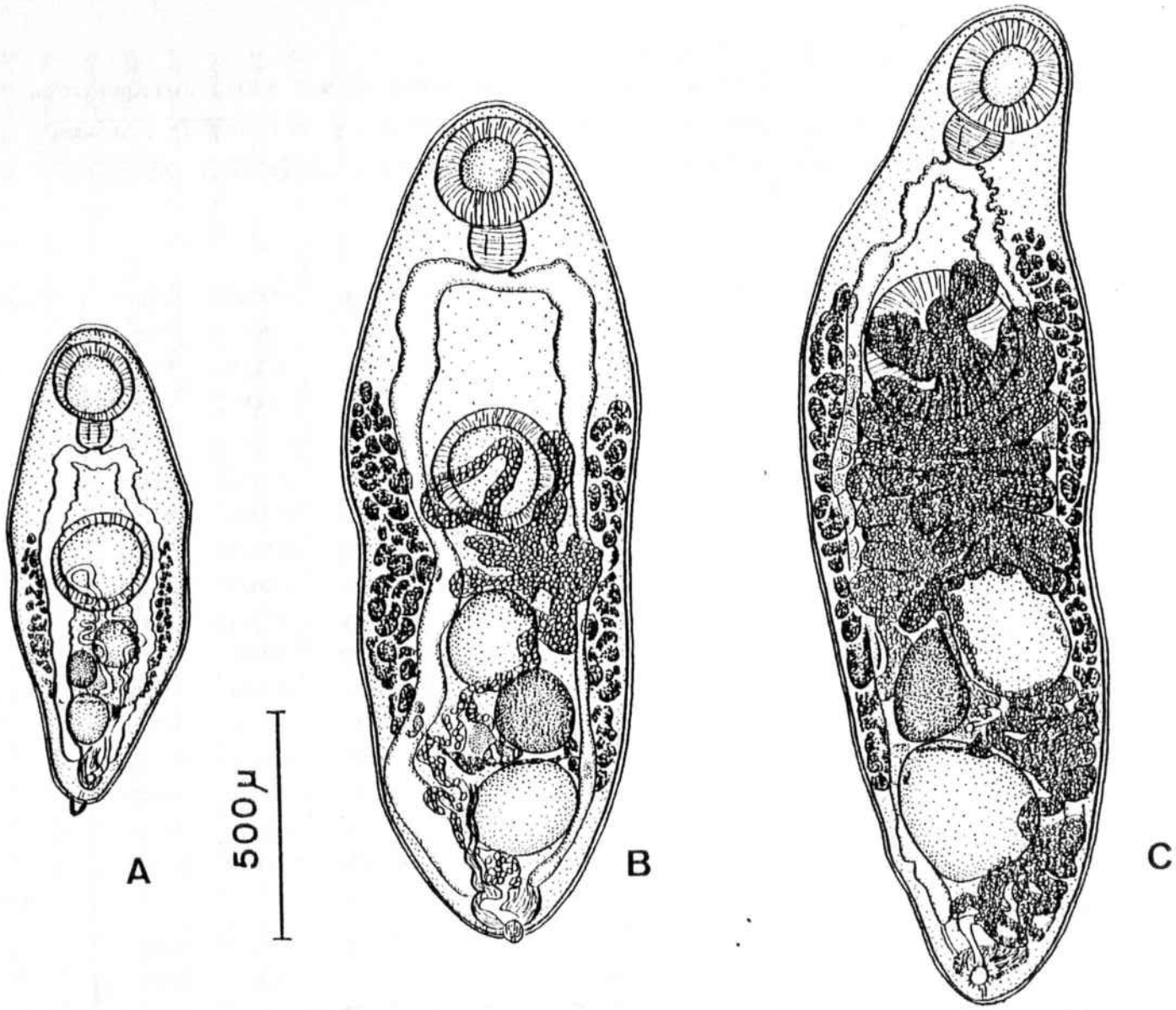


Fig. 201.- Dollfusinus frontalis: evolución morfo-anatómica del adulto en Eliomys quercinus ophiusae: ejemplares jóvenes (A y B) y ejemplar de tamaño mediano (C), en visión ventral.

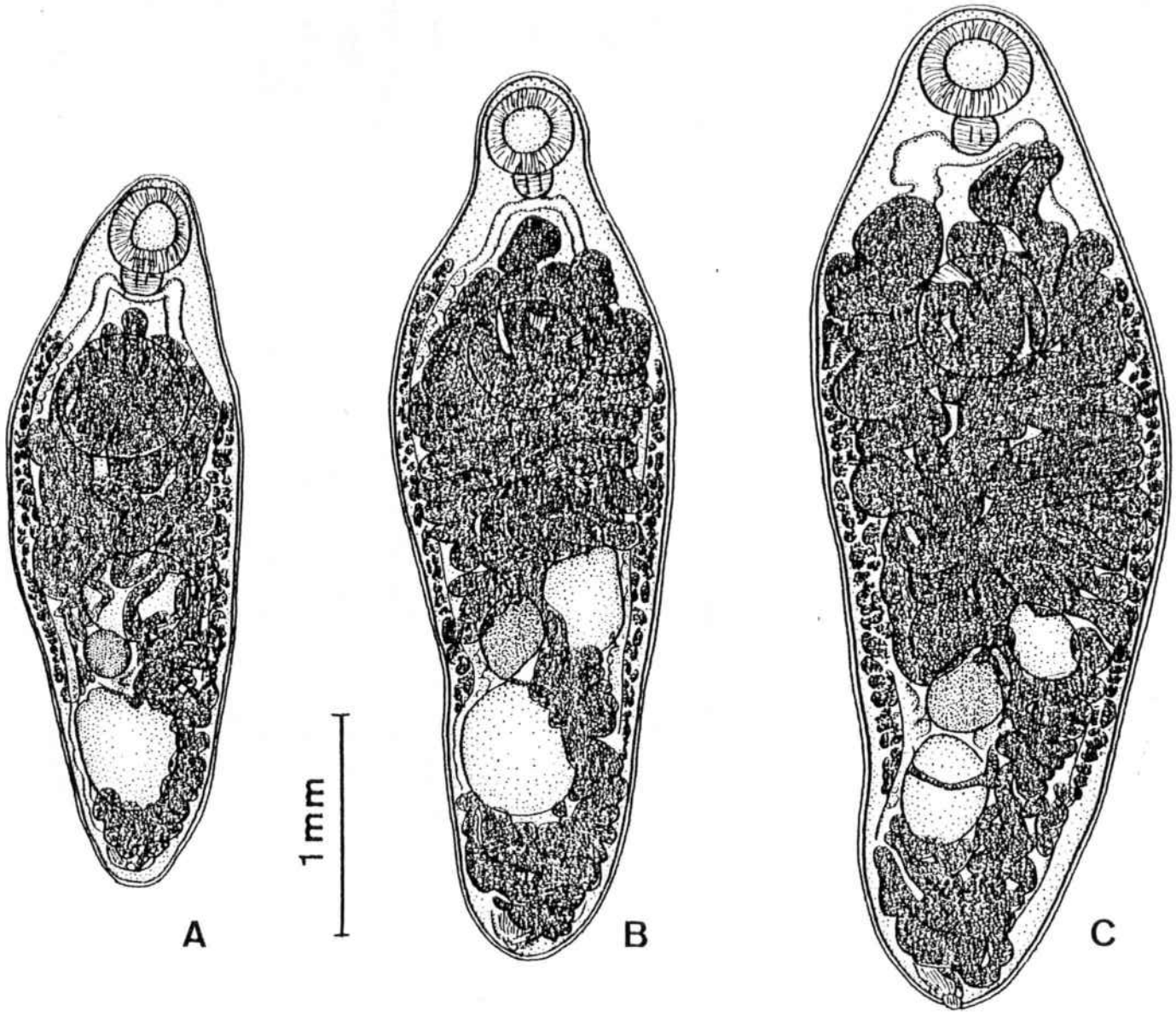


Fig. 202.- Dollfusinus frontalis: evolución morfo-anatómica del adulto en Eliomys quercinus ophiusae: ejemplares maduros en progresión A-C, en visión ventral.

dador podemos decir que en la Naturaleza ésta puede alcanzar valores bastante altos. La razón que nos conduce a tal conclusión está basada en los datos obtenidos en disecciones de algunos ejemplares de lirón careto capturados vivos en distintos enclaves de Formentera (octubre 1975) y que habían sido mantenidos en cautividad en el Laboratorio hasta el momento de su disección. Concretamente, se examinó las fosas nasales de 9 lirones (procedentes de Ca'n Campanich y Ca'n Carlos) cuyas disecciones tuvieron lugar respectivamente, y según el tiempo transcurrido desde su captura, a 1 año 2 meses, 1 año 3 meses, 2 años 1 mes, 2 años 9 meses, 3 años, 3 años 1 mes, 3 años 4 meses, 3 años 6 meses y 3 años 9 meses. Como resultado de las disecciones, sólamente el individuo examinado a 1 año 2 meses después de su captura, procedente de Ca'n Campanich, presentó formas adultas en sus fosas nasales; fueron hallados en su fosa nasal izquierda 3 Dollfusinus frontalis bien vivos y muy grávidos.

C) MORFOLOGIA Y ANATOMIA DEL ADULTO

La siguiente descripción morfológica y anatómica del adulto de Dollfusinus frontalis está basada en ejemplares fijados y montados in toto, tanto los que han sido fijados con Bouin entre portaobjetos y cubreobjetos in vivo como los que han sufrido una refijación.

Los especímenes analizados proceden de las tres especies de Micromamíferos que actúan en Formentera como hospedadores definitivos de Dollfusinus frontalis, esto es, Eliomys quercinus ophiusae, Rattus rattus y Erinaceus (Aethechinus) algirus cf. vagans, y se encontraban parasitando las fosas nasales de los dos Roedores y las fosas nasales y los senos frontales del Insectívoro.

a) Cuerpo

La forma del Digénido puede variar ligeramente, si bien de modo no significativo, según los hospedadores, aunque en general podemos decir que presenta un cuerpo ovalado, más o menos alargado. Suele presentar típicamente la anchura máxima a un nivel pre-ecuatorial, que suele coincidir con el nivel acetabular.

La cutícula externa no presenta ningún tipo de espinulación.

b) Ventosas

La ventosa oral, localizada en situación subterminal-ventral es más musculosa que la ventosa ventral. El acetábulo, a su vez, presenta unas dimensiones mucho mayores que la ventosa oral y se halla situado hacia el tercio anterior del cuerpo.

c) Aparato excretor

El aparato excretor, de tipo "stenostoma" , se hace difícilmente visible a nivel de adulto. Se distingue bien, sin embargo, la zona en forma de Y donde convergen los dos tubos colectores principales en uno sólo y que va a desembocar a la vesícula excretora. El poro excretor se abre dorsalmente respecto al poro genital.

d) Aparato digestivo

El aparato digestivo presenta una faringe redondeada y grande sin que quepa observar espacio prefaríngeo alguno. El esófago es inexistente o muy rudimentario, dando lugar la faringe casi directamente al nacimiento de dos ciegos intestinales, los cuales se extienden más o menos paralelamente a las paredes laterales del cuerpo hasta alcanzar, aunque nunca hasta el extremo terminal, la región final del Digénido.

e) Aparato genital masculino

Los dos testículos son de forma variable generalmente ovalada y su tamaño es relativamente grande. Ambos testículos se encuentran a un nivel postacetabular y en las disposición típica que presentan los representantes de la

familia Brachylaimidae, uno de ellos anterior al ovario (testículo I) y el otro posterior al mismo (testículo II). El testículo posterior presenta con frecuencia un tamaño mayor que el anterior.

De los dos testículos salen los respectivos conductos deferentes que van a unirse para converger en una bolsa del cirro bien visible que contiene un cirro inerme evaginable, y que desemboca en un atrio genital post-testicular, subterminal-ventral. Este poro genital es siempre bien visible.

f) Aparato genital femenino

El ovario presenta también una forma más o menos ovalada con tendencia a la esferidad y se sitúa generalmente entre los dos testículos y algo ladeado hacia el lado derecho del verme.

Las glándulas vitelógenas , compuestas por pequeños y numerosos folículos, se disponen extracecalmente a ambos lados del verme. Su extensión es muy variable y es frecuentemente distinta a ambos lados. Anteriormente pueden llegar a sobrepasar el nivel anterior del acetábulo, posteriormente pueden extenderse hasta el nivel posterior del segundo testículo. De ambos lados y a nivel de la zona ovárica, surgen dos viteloductos bien evidentes que se unen más o menos en la región post-ovárica central en una formación bien perceptible, de forma y tamaño muy variables, pero con tendencia triangular.

El útero es muy largo y puede llegar a almacenar gran cantidad de huevos. Empieza generalmente entre el ovario y testículo posterior, a nivel del ootipo, y termina siempre tras este último, en el poro genital junto a la bolsa del cirro. El curso del útero es muy variable, describiendo asas que, en ejemplares muy desarrollados, se dilatan pronunciadamente y rellenan cuantos espacios libres dejan los demás órganos. En la mayoría de los ejemplares examinados, el útero asciende, tras transcurrir en sus inicios por entre el ovario y el testículo anterior, por el lado derecho del cuerpo. En la zona acetabular y post-acetabular describe numerosas circunvalaciones, alcanzando normalmente la bifurcación intestinal y extendiéndose en ciertos casos hasta las mismas paredes del cuerpo. En su tramo descendente, pasa, en general, nuevamente entre testículo posterior y ovario y finalmente traza siempre, entre este último y

Hospedador	*Erinaceus (Aethechinus) algirus* cf. *vagans* n=6		*Eliomys quercinus ophiusae* n=200		*Rattus rattus* n=3	
	V.E.	$\bar{x}$	V.E.	$\bar{x}$	V.E.	$\bar{x}$
Longitud	2176-3334	2689	2174-5232	3878	3650-4306	3963
Anch. máx.	625-1065	829	684-1667	1235	1250-1389	1389
Vent. oral	311-456/289-426	367/340	281-631/274-547	446/406	471-554/426-456	519/446
Acetábulo	380-547/365-486	461/433	324-760/324-745	572/541	547-669/547-654	628/598
Rel. VO/VV	0,50-0,79	0,64	0,40-0,84	0,57	0,55-0,67	0,62
Faringe	126-187/122-180	156/144	119-274/83-234	192/175	180-216/180-202	201/194
Test. I	216-486/144-319	362/262	289-958/213-806	563/454	395-562/395-547	471/466
Test. II	216-578/182-455	393/295	289-1155/251-760	628/501	426-519/380-478	462/422
Ovario	104-274/97-228	220/183	213-486/137-395	341/271	334-387/282-295	367/298
Huevos	26-39,5/18-21,5	28,8/18	25-36/15,5-21,5	28,5/17,9	27-30/18	28,8/18
Dist. VO-VV	334-562	448	200-745	439	410-486	450
Dist. VV-TI	152-456	287	152-1064	615	517-669	618

Tabla 34.- *Dollfusinus frontalis*: cuadro comparativo de las dimensiones en μ de adultos según los distintos hospedadores detectados en la isla de Formentera.

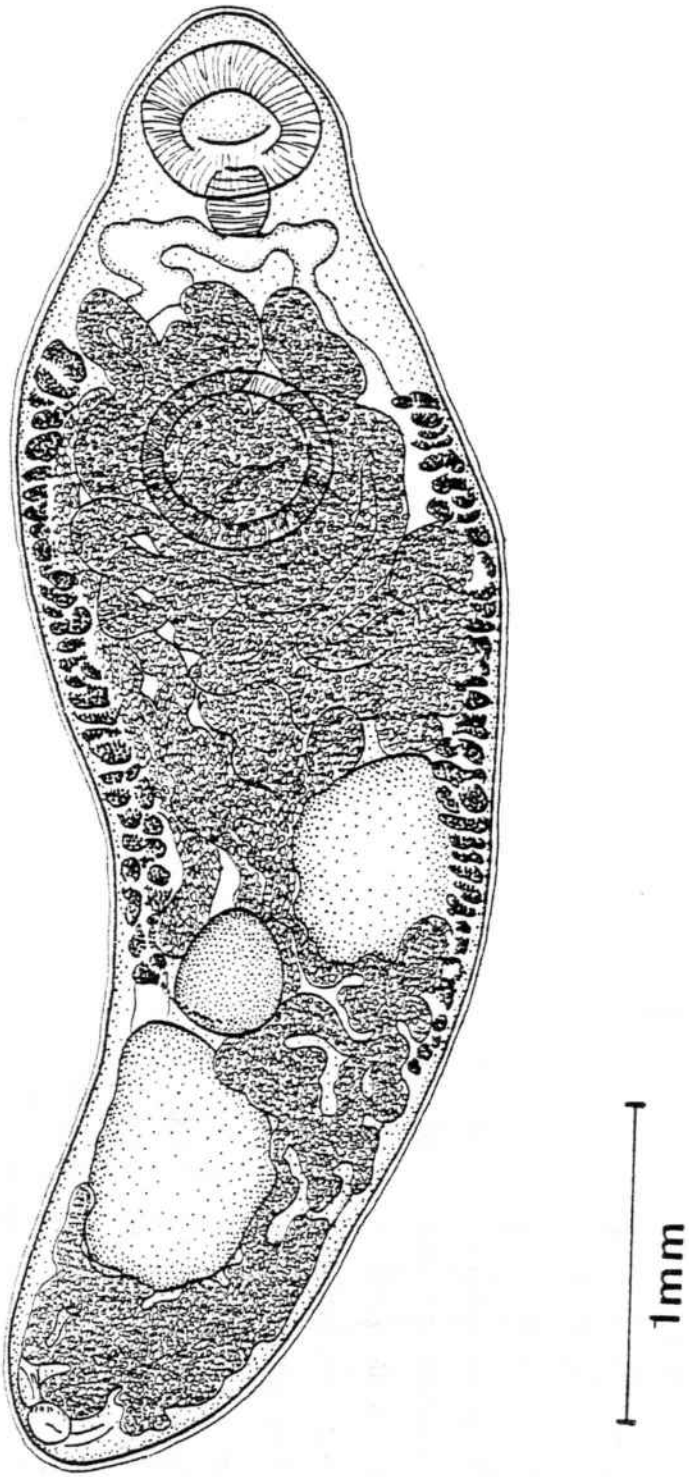


Fig. 203.- Dollfusinus frontalis: morfología general del adulto: ejemplar procedente de Eliomys quercinus ophiusae en visión ventral.

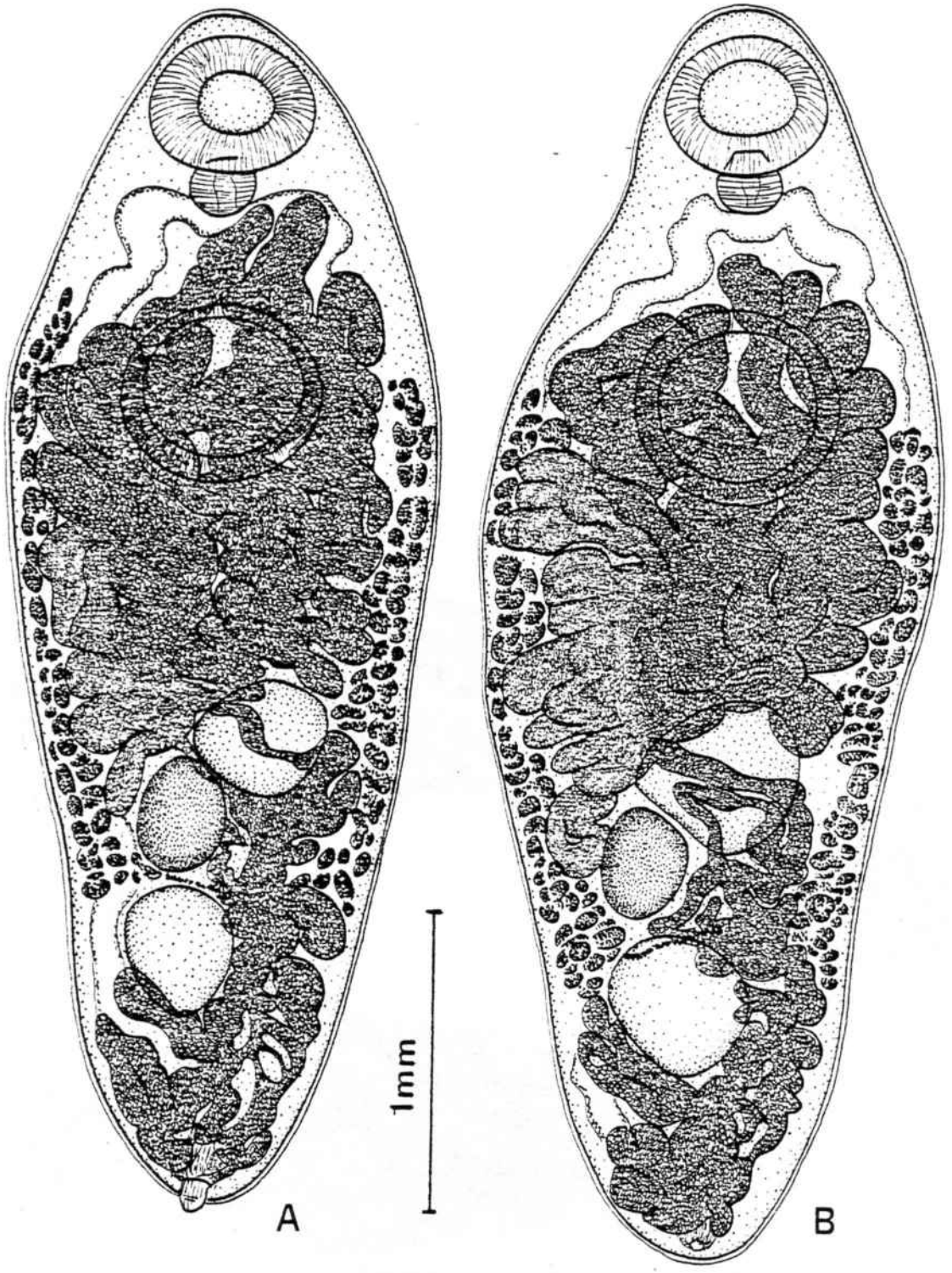


Fig. 204.- Dollfusinus frontalis: morfología general del adulto: A y B) ejemplares procedentes de Rattus rattus en visión ventral.

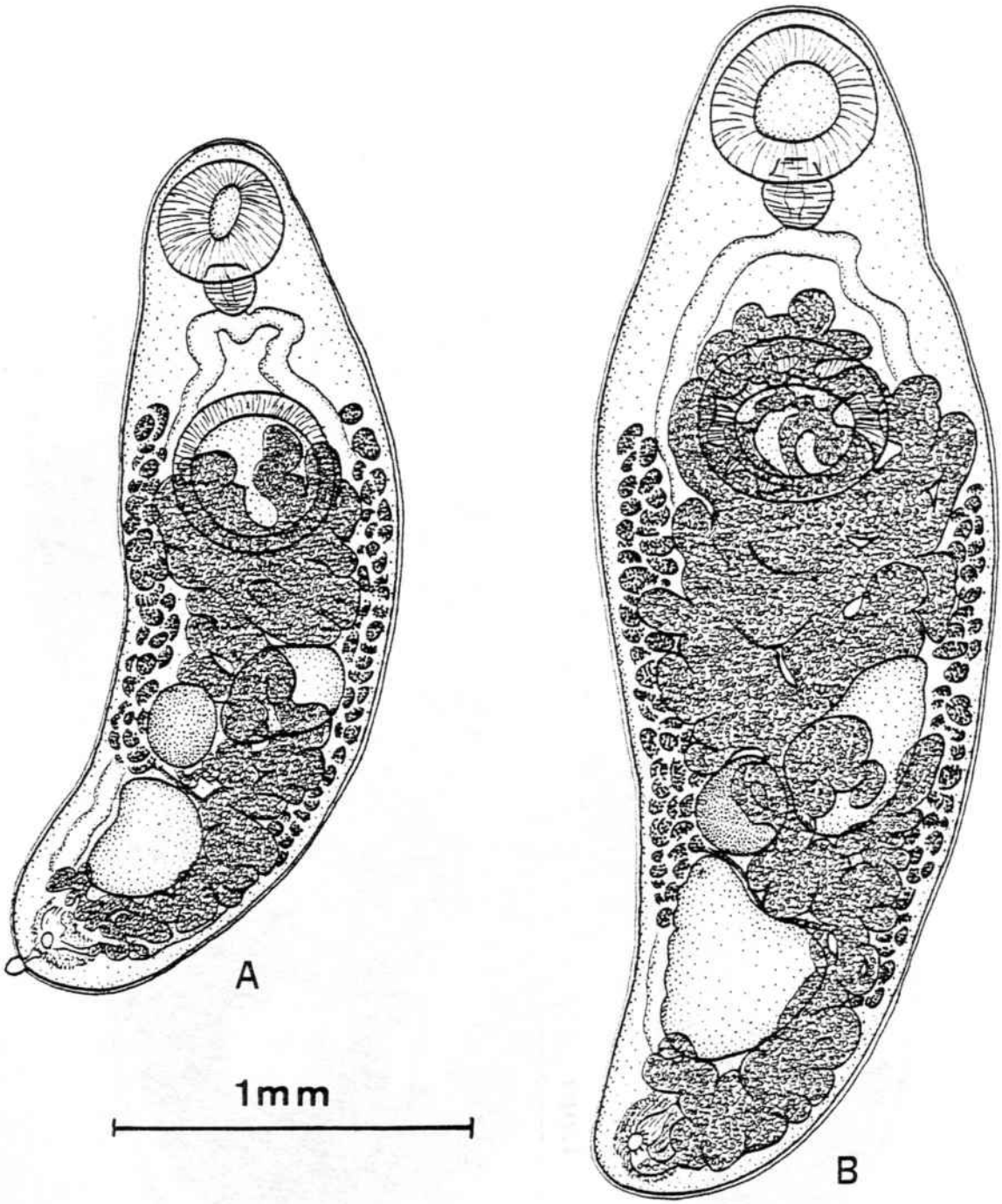


Fig. 205.- Dollfusinus frontalis: morfología general del adulto: A y B) ejemplares procedentes de Erinaceus (Aethechinus) algirus en visión ventral.

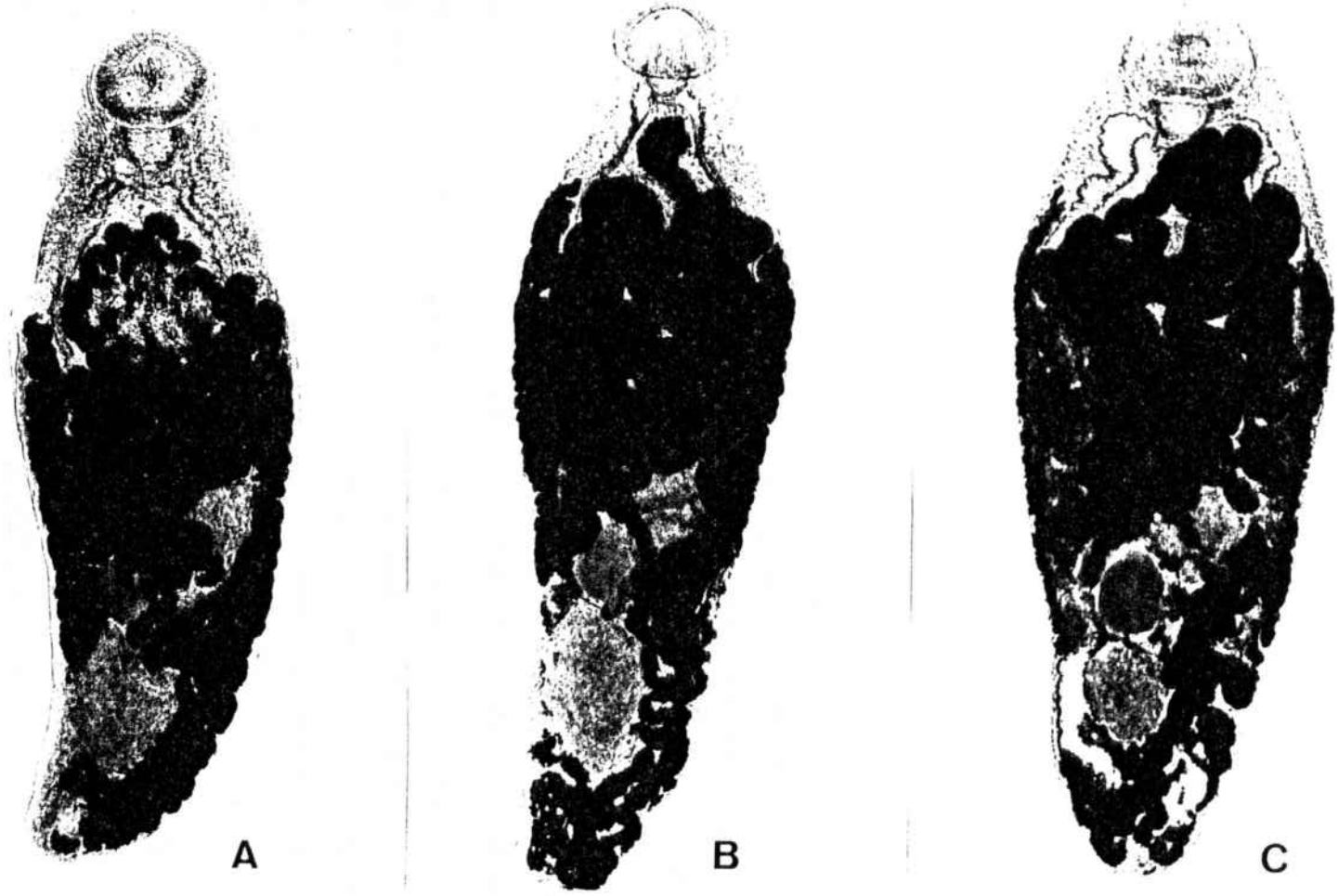


Fig. 206.- Dollfusinus frontalis: microfotografías de ejemplares adultos en visión ventral: A) ejemplar procedente de Erinaceus (Aethechinus) algirus cf. vagans (Formentera); B) ejemplar procedente de Eliomys quercinus ophiusae (Formentera); C) ejemplar procedente de Rattus rattus (Formentera). x 37, x 37 y x 27 respectivamente.

el atrio genital, algunas asas que se evidencian en un robusto metratermo.

Los huevos son de forma ovalada, operculados y presumiblemente embrionados en el momento de la puesta. Estos huevos, en el interior del útero, presentan una coloración tanto más amarillento parduzca cuanto más próximos al atrio genital se encuentren.

En la Tabla 34 quedan detalladas las dimensiones de los adultos de Dollfusinus frontalis según los distintos hospedadores definitivos,esto es, el lirón, la rata y el erizo.

Un estudio detallado de los adultos de este Digénido demuestra la existencia de una variabilidad intraespecífica muy grande, en la cual influye no sólo los métodos de fijación utilizados sino también la naturaleza del hospedador definitivo en cuestión, así como también la edad del Digénido, esto es, el tiempo transcurrido en los senos frontales y/o fosas nasales desde el mismo momento de la infestación, todo ello además de la variabilidad intraespecífica que le es propia y que se muestra muy amplia, al igual que como sucede en otros representantes de la familia Brachylaimidae. Dicho estudio fué efectuado ya por MAS-COMA (1976) quien detecta y analiza la variabilidad morfoanatómica del adulto de Dollfusinus frontalis, tanto la que presenta en una misma especie de hospedador definitivo, como en un mismo individuo hospedador, así como también en distintas especies hospedadoras.

Por último, digamos que la presencia de Dollfusinus frontalis puede originar modificaciones en las fosas nasales del hospedador definitivo. Esta patología producida por los adultos del Digénido en los hospedadores definitivos fué debidamente estudiada por MAS-COMA (1976) y MAS-COMA & KAHMANN (1978).

3.4.2.- ECOLOGIA DEL CICLO

Con el fin de proporcionar una visión general aproximada de como debe evolucionar el ciclo de Dollfusinus frontalis en la isla de Formentera se procede a continuación a la exposición previa de las modalidades que presenta el ciclo en la Naturaleza y de los conocimientos básicos imprescindibles sobre el ecosistema natural en el que tiene lugar el ciclo, los enclaves estudia-

dos y los resultados de nuestras prospecciones efectuadas en los mismos para finalmente acometer la presumible ecología del ciclo de Dollfusinus frontalis.

3.4.2.1.- MODALIDADES DEL CICLO EN LA NATURALEZA

De acuerdo con los estudios llevados a cabo hasta la fecha, la especie Dollfusinus frontalis evoluciona en la isla de Formentera según los siguientes hospedadores:

Primer hospedador intermediario: Trochoidea (Xeroplexa) caroli
Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana

Segundo hospedador intermediario: Trochoidea (Xeroplexa) caroli
Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana
Cernuella (Cernuella) virgata
Eobania vermiculata
Milax gagates
Cochlicella conoidea (?)

Hospedador definitivo: Eliomys quercinus ophiusae
Rattus rattus
Erinaceus (Aethechinus) algirus cf. vagans

En lo que se refiere al primer hospedador intermediario, cabe decir que nuestros estudios indican en el sentido de una marcada especificidad a nivel de primer hospedador, actuando como tal únicamente las especies de Gasterópodos Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana, la primera de ellas preferentemente y la segunda secundariamente. De todos modos, hay que añadir aquí el hecho de que no se ha efectuado en el Laboratorio hasta la fecha ningún ensayo de infestación de distintas especies de Gasterópodos procedentes de Formentera con huevos de adultos del Digénido.

Por lo que respecta al segundo hospedador intermediario, nuestros estudios indican en el sentido de que las especies de Gasterópodos terrestres que actuan como segundos hospedadores intermediarios preferentes y habituales en la isla de Formentera son precisamente aquellos, además de la especie Cernuella (Cernuella) virgata, que ejercen la función de primeros hospedadores, esto es, las especies Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana, actuando la primera como tal en mayor grado que la se-

gunda y desarrollando dicho papel sólo esporádicamente las especies Eobania vermiculata, Milax gagates y quizás también Cochlicella conoidea. A todo ello hay que añadir el hecho de que son indudablemente aquellos individuos de Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana que actúan como primeros hospedadores intermediarios los que representan a su vez, gracias al fenómeno de la autoinfestación, el papel de segundo hospedador intermediario con mayor frecuencia que otros individuos de estas mismas especies no parasitados por esporocistos de Dollfusinus frontalis.

En lo que atañe al hospedador definitivo, el fenómeno de la coexistencia de Dollfusinus frontalis en el lirón y la rata, además del erizo moruno, en la isla de Formentera, debe ser interpretado con base en los fenómenos propios e inherentes de la insularidad. En dicha isla es de destacar la frecuencia de Dollfusinus frontalis en el lirón careto. Tal y como indican MAS-COMA & MONTOLIU (1978 a), este Digénido debió hallar el el lirón un hospedador posible en la isla y con el tiempo ha ido sufriendo un proceso de adaptación progresiva hasta la actualidad en el que el lirón debe ser catalogado como el hospedador habitual del parásito en Formentera, mientras que la rata y el erizo constituyen únicamente dos posibles hospedadores definitivos secundarios en dicha isla.

Tal y como se observa, el Digénido Dollfusinus frontalis parece mostrar una marcada especificidad a nivel de primer hospedador intermediario, siendo menos específico a nivel de segundo hospedador intermediario, al igual que a nivel de hospedador definitivo. Todo ello está de acuerdo con los conocimientos generales que actualmente se posee sobre la biología de otras especies de Brachyláimidos.

3.4.2.1.1.- CARACTERIZACION DE LA ISLA DE FORMENTERA

La caracterización de la isla de Formentera ha quedado debidamente detallada ya en este mismo capítulo en el apartado correspondiente al estudio de la bionomía del Brachyláimido Brachylaima ruminae n. sp. efectuado con material procedente también de la isla de Formentera y obtenido a partir de los mismos hospedadores (véase apartado 3.1.2.1.1.).

3.4.2.1.2.- ENCLAVES INSULARES PROSPECTADOS

Como es lógico, pues, los enclaves prospectados son los mismos apuntados ya en el apartado 3.1.2.1.2 al hacer referencia del ciclo evolutivo de Brachylaima ruminae n. sp.

3.4.2.1.3.- PORCENTAJES DE INFESTACION DETECTADOS

En este apartado se procederá a resumir brevemente los resultados obtenidos en las investigaciones efectuadas con materiales procedentes de la isla de Formentera, en lo que se refiere a los porcentajes de infestación detectados en los distintos hospedadores que intervienen en el ciclo evolutivo de Dollfusinus frontalis. Estos porcentajes ya reseñados separadamente en los distintos apartados correspondientes a la biología del ciclo constituyen unos datos imprescindibles en cuanto a la consideración de la ecología del ciclo que posteriormente llevaremos a cabo.

Para facilitar esta exposición de los diferentes porcentajes de infestación detectados hemos optado por reseñarlos por medio de unas tablas y según se trate de porcentajes a nivel de primer hospedador intermediario, segundo hospedador intermediario u hospedador definitivo. En cada caso se incluirá las especies hospedadoras del parásito en Formentera, detallándose separadamente los porcentajes de parasitación de cada una de estas especies por enclaves y fechas de recolecta (véase Tablas 35, 36 y 37).

Tal y como cabe observar en estas tablas, los estudios sobre la biología de los estadíos larvarios se llevaron a cabo preferentemente en los enclaves de Ca'n Campanich y de Ca'n Carlos, mientras que en el caso de los hospedadores definitivos, si bien se ha hecho mayor hincapié en algunos determinados enclaves, lo cierto es que se ha procurado llegar a alcanzar una visión completa de toda la isla de Formentera.

Cabe tener en cuenta aquí el hecho de que los porcentajes de infestación a nivel de hospedadores intermediarios se ven siempre mucho más marcados por el enclave estudiado, dada la mínima capacidad de migración de los Gasterópodos terrestres. Todo lo contrario sucede, en cambio, a nivel de hospedador de-

Trochoidea (Xeroplexa) caroli

	Ca'n Campanich			Ca'n Carlos			Ca'n Campanich + Ca'n Carlos			Es Caló			Total		
	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%
Octubre 1976	1	0	0	19	0	0	-	-	-	-	-	-	20	0	0
Octubre 1978	38	9	23,68	8	1	12,50	-	-	-	-	-	-	46	10	27,74
Octubre 1979	-	-	-	-	-	-	246	17	6,91	-	-	-	246	17	6,91
Octubre 1981	174	20	11,49	50	9	18,00	-	-	-	18	0	0	242	29	11,88
Total	213	29	13,62	77	10	12,99	246	17	6,91	18	0	0	554	56	10,11

Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana

Octubre 1978	9	3	33,33	-	-	-	-	-	-				9	3	33,33
Octubre 1979	-	-	-	-	-	-	20	0	0				20	0	0
Octubre 1981	24	2	8,33	5	0	0	-	-	-				29	2	6,90
Total	33	5	15,15	5	0	0	20	0	0				58	5	8,62

Tabla 35.- Dollfusinus frontalis: porcentajes de infestación detectados a nivel de primer hospedador intermediario según enclaves (isla de Formentera) y fechas de captura. n = nº de caracoles examinados; + = nº de caracoles parasitados.

Trochoidea (Xeroplexa) caroli

	Ca'n Campanich						Ca'n Carlos						Ca'n Campanich + Ca'n Carlos					
	Emisores			No emisores			Emisores			No emisores			Emisores			No emisores		
	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%
Octubre 1976	-	-	-	1	0	0				19	0	0	-	-	-	-	-	-
Octubre 1978	4	4	100	1	0	0				-	-	-	-	-	-	-	-	-
Octubre 1979	-	-	-	-	-	-				-	-	-	12	11	91,67	40	19	47,50
Octubre 1981	-	-	-	-	-	-				-	-	-	16	14	87,50	92	38	41,30
Total	4	4	100	2	0	0				19	0	0	28	25	89,29	132	57	43,18

Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana

Octubre 1979	-	-	-	-	-	-										4	2	50,00
Octubre 1981	1	1	100	6	2	33,33										-	-	-
Total	1	1	100	6	2	33,33										4	2	50,00

Cernuella (Cernuella) virgata

Octubre 1979				-	-	-										62	7	11,29
Octubre 1981				254	56	20,05										-	-	-
Total				254	56	20,05										62	7	11,29

Milax gagates

Octubre 1979	31	2	6,45															

Eobania vermiculata

Octubre 1975				-	-	-				3	0	0						
Octubre 1976				-	-	-				50	0	0						
Octubre 1978				-	-	-				9	0	0						
Octubre 1979				-	-	-				2	0	0						
Octubre 1981				31	2	6,45				8	0	0						
Total				31	2	6,45				72	0	0						

Cochlicella conoidea

Octubre 1976				5	0	0										-	-	-
Octubre 1979				-	-	-										25	1	4,00
Total				5	0	0										25	1	4,00

Tabla 36.- Dollfusinus frontalis: porcentajes de infestación detectados a nivel de segundo hospedador intermediario según enclaves (isla de Formentera) y fechas de captura. n = nº de caracoles examinados; + = nº de caracoles parasitados.

ERINACEUS (AETHECHINUS) ALGIRUS CF. VAGANS

	La Mola		Ca'n Campanich		Ca'n Carlos		Playa Mitjorn		Es Caló		Ca'n Marí		San Fernando		Las Salinas		Cala Sahona		Cap Berbería		Km 4 La Sahona		Ca'n Rocavella		Total isla		
	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	n	+	%
1975	15	5											25	0							4	0			44	5	11,4
		33,3%												0%								0%					

ELIOMYS QUERCINUS OPHIUSAE

1974	-	-	2	2	25	9	3	2	-	-	-	-	-	-	-	-	7	0			-	-	-	-	37	13	35,1
1975	7	4	1	1	25	19	-	-	2	1	4	4	1	0	2	2	-	-			2	1	1	0	45	32	71,1
1977	3	1	-	-	16	11	-	-	4	4	-	-	-	-	-	-	1	1			-	-	-	-	24	17	70,8
1979	4	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			-	-	-	-	4	0	0
Total	14	5	3	3	66	39	3	2	6	5	4	4	1	0	2	2	8	1			2	1	1	0	110	62	56,4
		35,7%		100%		59,1%		66,6%		83,3%		100%		0%		100%		12,5%				50,0%		0%			

RATTUS RATTUS

1974	-	-	1	0	1	0	1	0	-	-	-	-					2	0	-	-	-	-			5	0	0
1975	8	4	3	0	9	0	-	-	-	-	1	0					3	0	2	0	1	0			27	4	14,8
1977	-	-	-	-	13	0	-	-	1	0	-	-					-	-	-	-	-	-			14	0	0
1979	2	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-					-	-	-	-	-	-			2	0	0
Total	10	4	4	0	23	0	1	0	1	0	1	0					5	0	2	0	1	0			48	4	8,3
		40,0%		0%		0%		0%		0%		0%						0%		0%		0%					

Tabla 37.- Dollfusinus frontalis: porcentajes de infestación detectados a nivel de hospedador definitivo según enclaves (isla de Formentera) y fechas de captura. n = nº de micromamíferos examinados; + = nº de micromamíferos parasitados.

finitivo, por cuanto los Micromamíferos son capaces de mayores desplazamientos, reduciéndose pues la influencia de los enclaves al hallarnos en una isla de tan reducidas dimensiones.

3.4.2.2.- EVOLUCION DEL CICLO EN FORMENTERA

El ciclo biológico de Dollfusinus frontalis evoluciona en la isla de Formentera siguiendo las características generales típicas de un ciclo trihetero-roxeno que se desarrolla en un sólo ecosistema, el terrestre. En la exposición de la ecología de este ciclo distinguiremos, dentro de un notable número de factores mesológicos, ecológicos y corológicos implicados, dos grupos de condicionantes según afecten de un modo particular sobre alguna fase determinada del ciclo o de un modo general sobre todo el mismo.

3.4.2.2.1.- FACTORES CONDICIONANTES PARTICULARES

Se incluye en este apartado todos aquellos factores que inciden en el ciclo a nivel de una fase determinada del mismo. Distinguiremos pues, ordenadamente de acuerdo con la biología, los factores que influyen a nivel de huevo, de primer hospedador intermediario, de fase libre de cercaria, de segundo hospedador intermediario, y finalmente a nivel de hospedador definitivo.

A) A NIVEL DE FASE LIBRE DE HUEVO

En la fase libre de huevo dos hechos deben influir de un modo más marcado. Por un lado, las condiciones del medio externo en que los huevos son evacuados por el hospedador definitivo resultan ser determinantes, ya que estas condiciones habrán de ser decisivas en la mayor o menor viabilidad de los huevos. Cabe tener en cuenta aquí las características generales, tanto geológicas (suelo arenoso y pedregoso) como climáticas (escasas lluvias, temperaturas moderadas o elevadas), de la isla de Formentera y que indudablemente jugarán en este punto como factores desfavorables, influyendo la aridez de modo general en

detrimento de la viabilidad de las fases libres. Como ya hemos apuntado anteriormente, influencias semejantes de factores abióticos sobre la viabilidad de los huevos han sido determinadas ya con detalle en otros Digénidos de ciclo terrestre como Dicrocoelium dendriticum (ALUNDA, 1982).

Por otro lado, resulta vital que los huevos sean evacuados por los Micromamíferos hospedadores definitivos en biotopos en los que se presenten aquellas especies de caracoles que actúan como primeros hospedadores intermediarios en el ciclo, dada la marcada especificidad que a este nivel parece mostrar Dollfusinus frontalis con respecto de los Helícidos Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana. Teniendo en cuenta la escasa variedad de biotopos que se da en la isla de Formentera y las características etológicas de los dos primeros hospedadores intermediarios, resulta lógico suponer que los biotopos de Formentera que deben ofrecer un mayor número de probabilidades de éxito a la fase de huevo son aquellos constituidos por muros de piedra en cuyo interior y entornos inmediatos coexisten las especies Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana junto con los Micromamíferos hospedadores definitivos en densidades poblacionales considerables.

B) A NIVEL DE PRIMER HOSPEDADOR INTERMEDIARIO

A nivel de primer hospedador intermediario, el hecho principal reside en la marcada especificidad que el Digénido muestra en la isla de Formentera para con los Helícidos Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana. Consecuentemente, las características ecológicas de estos dos Gasterópodos terrestres jugarán un papel decisivo en esta primera fase del ciclo. Tal y como se dijo ya anteriormente estas dos especies de Pulmonados muestran ambas una ecología marcadamente xerófila con preferencias por hábitats secos en los que suelen encontrarse bajo las piedras, protegiéndose del calor solar, hábitats en los que Trochoidea (Xeroplexa) caroli se encuentra en una densidad poblacional mucho mayor que la que muestra Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana, lo que nos permite poder asociar a la primera de estas especies de Gasterópodos como primer hospedador intermediario preferente en el ciclo de Dollfusinus frontalis, como ya se indicó anteriormente. Estas características que

presentan estas dos especies de Helícidos habrán de jugar de un modo decisivo, sobre todo teniendo en cuenta que debido a la especificidad, la presencia de estos caracoles determina de hecho los límites del "endemiotopo". No obstante, en el caso concreto que nos ocupa, al tratarse de una isla de reducidas dimensiones, la capacidad de desplazamiento de los hospedadores definitivos es suficiente para concluir en una distribución isleña general, detectándose la presencia de los adultos del Digénido en Micromamíferos, en general el lirón careto, capturados en todo tipo de biotopos (la rata y el erizo han mostrado infestaciones por Dollfusinus frontalis hasta la fecha únicamente en el enclave prospectado de La Mola).

Se dan otros dos factores que también deben influir de modo indudable en la evolución de esta fase del ciclo. Así, la infestación de Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana se efectúa de manera pasiva por ingestión de huevos, por lo que el comportamiento coprofágico de estos Gasterópodos ha de jugar un papel decisivo en su infestación.

Es evidente que, visto desde un segundo punto de vista, en estos dos Gasterópodos pueden originarse infestaciones masivas por esporocistos que, dada su gran capacidad generadora, garantizarán la emisión de un número suficiente de cercarias al medio externo como para asegurar la supervivencia del ciclo en la Naturaleza. Sin embargo, existen en este sentido dos aspectos que actúan aparentemente de modo negativo. Así, por una parte, no parece que estas dos especies de Pulmonados sean muy resistentes y de hecho es normal hallar un elevado número de conchas vacías sobre todo de Trochoidea (Xeroplexa) caroli, por lo que las posibilidades de éxito de la siguiente fase libre de cercaria habrán de ser a priori muy reducidas en lo que se refiere a las probabilidades de alcanzar otros caracoles segundos hospedadores intermediarios. Los porcentajes generales e individuales de infestación de los Gasterópodos (no emisores) segundos hospedadores intermediarios así lo indican. Más adelante veremos como este obstáculo de transmisión es salvado por la especie de Digénido en cuestión mediante la autoinfestación de los mismos caracoles albergantes de esporocistos y emisores de cercarias.

C) A NIVEL DE FASE LIBRE DE CERCARIA

Tal y como sucede en todos los miembros de la familia Brachylaimidae, el ciclo normal incluye la emisión, por parte de los Gasterópodos Pulmonados terrestres primeros hospedadores intermediarios albergantes de esporocistos, de cercarias que saldrán al medio externo para por sus propios medios conseguir alcanzar, contactar y penetrar activamente en otros individuos de Gasterópodos terrestres de igual o distinta especie que actuarán como segundos hospedadores intermediarios.

En esta fase libre de cercaria influyen determinados factores mesológicos abióticos y características etológicas tanto de los caracoles emisores como de los receptores (veremos estas últimas en el apartado siguiente).

Entre los primeros podemos citar la necesidad de un mínimo de humedad para que tenga lugar la emisión y para que sea factible el desplazamiento de las cercarias, lo que nos recuerda la importancia que debe tener la formación de rocío en una isla con pocas lluvias como es Formentera. Otros condicionantes ambientales pueden ser el fotoperíodo y el termoperíodo, que probablemente actuarán sobre la emisión a través de la estimulación de la actividad de los caracoles emisores , tal y como se ha demostrado sucede en la cronobiología de la emisión cercariana de otras especies de la familia Brachylaimidae (véase MAS-COMA, MONTOLIU & GRACENEA, 1980; GRACENEA, MONTOLIU & MAS-COMA, 1981).

El comportamiento del caracol emisor juega igualmente un papel importante, habida cuenta la limitada autonomía de desplazamiento de las cercarias sobre el sustrato exterior dentro de su escasa longevidad en fase libre. La convivencia del caracol emisor con otros individuos de Gasterópodos de la misma o diferente especie en proximidad, resulta ser pues un factor muy importante para el éxito de las cercarias. En este sentido, la cohabitación en Formentera de colonias de caracoles bajo grandes piedras que les protegen del calor solar, manteniéndose un clima más o menos fresco y húmedo debajo de las mismas, es un hecho que debe intervenir favorablemtne. Cabe añadir aquí que en la isla en cuestión se encuentra con frecuencia la coexistencia próxima bajo una misma piedra de individuos de Trochoidea (Xeroplexa) caroli, Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana, incluso a veces también, aunque ya menos frecuentemente, con Milax gagates, Eobania vermiculata y Cochlicella conoidea,

todos los cuales pueden actuar como segundos hospedadores intermediarios en el ciclo de Dollfusinus frontalis.

A pesar de que la transmisión de cercarias de primer hospedador emisor a segundo hospedador receptor sea el camino evolutivo normal y originario de Dollfusinus frontalis, como sucede en todos los Brachyláimidos, en la isla de Formentera cabe observar como este Digénido ha seguido en este punto de su ciclo evolutivo una adaptación secundaria a las condiciones de inhospitabilidad del medio externo para con las cercarias, sobre todo en lo que se refiere a la inhospitabilidad de los hábitats ocupados por especies de caracoles xerófilas como es el primer hospedador intermediario preferente del Digénido en la isla, Trochoidea (Xeroplexa) caroli. De esta manera, el ciclo del Digénido en cuestión ha adoptado como vía usual de las cercarias la de la autoinfestación de los propios Gasterópodos emisores, de tal modo que la fase libre de cercaria se ve reducida a la mínima expresión, limitándose esta fase a la salida de las cercarias por el pneumostoma en el momento de la emisión y penetración de las mismas por el poro excretor del mismo individuo de caracol. Este fenómeno de la autoinfestación se da tanto en Trochoidea (Xeroplexa) caroli como en Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana.

Como consecuencia más importante de estos fenómenos de autoinfestación se da el hecho de que son precisamente aquellos individuos de Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana albergantes de esporocistos y emisores de cercarias los que presentan siempre, o casi siempre, un mayor número de metacercarias a nivel de cavidad pericárdica. Desde el punto de vista ecológico este hecho resulta fundamental pues no dudamos en resaltar que son precisamente estos ejemplares de Gasterópodos que actúan simultáneamente como primer y segundo hospedador intermediario los que aseguran la supervivencia de la especie Dollfusinus frontalis.

D) A NIVEL DE SEGUNDO HOSPEDADOR INTERMEDIARIO

La infestación del Gasterópodo segundo hospedador intermediario tiene lugar de un modo activo, pareciendo demostrar las cercarias un comportamiento selectivo y tropismo, puesto que aparentemente penetran únicamente en caracoles de las especies Trochoidea (Xeroplexa) caroli, Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana, Cernuella (Cernuella) virgata, Eobania vermiculata, Milax gagates, He-

lix (Cryptomphalus) aspersa (en infestaciones experimentales), Theba pisana (en infestaciones experimentales) y Cochlicella conoidea, habiéndose comprobado hasta la fecha que puede evolucionar hasta el estadío de metacercaria infestante en la cavidad pericárdica de todos ellos, exceptuando las dos últimas especies.

En esta infestación deben darse, pues, cuantiosas pérdidas de cercarias, sumándose a aquellas que nunca llegan a alcanzar otro caracol o que acceden a numerosos Gasterópodos en los que su evolución no podrá tener lugar por cuestiones de especificidad. Teniendo en cuenta la corta vida libre de la cercaria, es fácil entender que el principal factor incidente en la infestación de los caracoles es su comportamiento, dado el hecho de que la infestación sólo será posible en aquellos Pulmonados de las especies antedichas que se encuentren en las proximidades de los caracoles emisores de cercarias. Recordemos nuevamente la convivencia de Gasterópodos en Formentera bajo grandes piedras en contacto más o menos íntimo. Esta particularidad debe influir, asimismo, en el hecho de que Trochoidea (Xeroplexa) caroli, Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana y Cernuella (Cernuella) virgata constituyen por este orden en la Naturaleza los segundos hospedadores intermediarios principales, ya que los ejemplares de estas tres especies suelen convivir en pequeñas colonias bajo las piedras, aún y cuando las primeras muestren una ecología marcadamente xerófila y la última tienda a frecuentar hábitats más húmedos. Por idénticas razones es por lo que otras especies de Gasterópodos Pulmonados terrestres, a pesar de ser segundos hospedadores potenciales, pasan a actuar como tales con mucha menor frecuencia. En efecto, las restantes especies antes enumeradas, exceptuando la especie inexistente en la isla Helix (Cryptomphalus) aspersa, son en general Gasterópodos que si bien cabe encuadrarlos también bajo las piedras conviviendo con Trochoidea (Xeroplexa) caroli, Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana y Cernuella (Cernuella) virgata, ello se da más esporádicamente.

Hemos comentado ya anteriormente que al tratarse de una isla de pequeñas dimensiones, el primer hospedador, a pesar de limitarse exclusivamente a dos especies de Pulmonados, no determina el "endemiotopo" a nivel de adulto. Sin embargo, esto sí debe suceder a nivel de segundo hospedador, dada la limitada autonomía de desplazamiento de los caracoles. En consecuencia, en los "endemiotopos" determinados por ejemplares de Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana, emisores de cercarias, es en donde cabrá

y cabe detectar unos porcentajes de infestación más elevados, tanto a nivel de segundo hospedador como de hospedador definitivo.

Hay que añadir finalmente en este punto la consideración del fenómeno de autoinfestación ya reiterado con anterioridad. Es indudable que la capacidad que muestran los estadíos larvarios de Dollfusinus frontalis de desarrollarse todos en un mismo individuo de caracol es un hecho que influye favorablemente de modo decisivo en la evolución del ciclo en la isla de Formentera. El hecho de que las cercarias sean capaces de penetrar en el mismo caracol que las ha emitido, de alcanzar la cavidad pericárdica del mismo y de desarrollarse en ella hasta el estadío de metacercaria infestante por un lado, y las características de secano que muestran las ecologías de los primeros hospedadores intermediarios específicos, Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana, que disminuyen de modo notable las posibilidades de éxito de las cercarias en su fase de vida libre por otro lado, nos permiten explicar fácilmente el que sean precisamente los mismos individuos parasitados por esporocistos y emisores de cercarias los que presentan casi siempre un número mayor de metacercarias a nivel de cavidad pericárdica. Por tanto, habrán de ser estos ejemplares de caracoles precisamente los que permitirán infestaciones mayores de los hospedadores definitivos. Y este hecho es fundamental en este ciclo, puesto que, teniendo en cuenta que dicha infestación del hospedador definitivo implica la necesaria liberación de las metacercarias de la cavidad pericárdica a nivel bucal del Mamífero y la rápida adhesión de las mismas a las mucosas bucal o lingual, cosa que muy probablemente sólo un número muy reducido de metacercarias sean capaces de efectuar en cada infestación por ingestión de un caracol transportador de metacercarias maduras, lo más lógico es presuponer que únicamente en aquellos casos de ingestión por parte del Micromamífero de Gasterópodos presentando un número elevado de metacercarias se garantizarán las probabilidades de éxito de algunas de las mismas y en suma el éxito de la misma infestación del hospedador definitivo.

E) A NIVEL DE HOSPEDADOR DEFINITIVO

A nivel de hospedador definitivo no cabe observar ningún tipo de especificidad, en el sentido estricto de la palabra, puesto que los adultos de Doll-

fusinus frontalis son capaces de infestar hospedadores filogenéticamente muy dispares pertenecientes a órdenes distintos (Insectívoros y Roedores), sino que únicamente muestran su presencia, sencillamente por motivos de espacio vital, en Micromamíferos con fosas nasales y senos frontales lo suficientemente espaciosos. En consecuencia, las características de la dieta de estos animales en la isla habrán de ser aquellos factores que determinen cuales son los hospedadores potenciales. Limitándonos a los Micromamíferos, puede decirse que es bien sabido que los caracoles constituyen en general un elemento de la dieta alimenticia de todas las especies presentes en la isla. Sin embargo, cabe remarcar que de modo concreto en la isla de Formentera sólo se dispone de datos sobre alimentación en el caso del lirón careto, y que si bien las otras especies son depredadoras de caracoles por doquier, el fenómeno del aislamiento geográfico y la consiguiente adaptación a la insularidad podrían haber originado modificaciones en la composición general de su dieta. De todos modos, el Digénido parece mostrar a nivel de adulto una marcada preferencia por Eliomys quercinus ophiusae, afinidad que se halla de acuerdo con la composición de su dieta, en la que los caracoles entran a formar parte en un 100% de los casos (véase KAHMANN & LAU, 1972). Asimismo, habla también en este sentido la aparente mayor adaptación del Trematodo adulto al lirón, en el cual los individuos alcanzan un mayor grado de desarrollo que el alcanzado en otros Micromamíferos como Rattus rattus y Erinaceus (Aethechinus) algirus cf. vagans.

Las densidades poblacionales alcanzadas por la rata y el erizo en la planicie de La Mola, en donde cabe encontrarlos cohabitando estrechamente con el lirón, es el hecho que nos permite explicar quizás que haya sido únicamente en este enclave en el que rata y erizo hayan mostrado hasta la fecha la parasitación por Dollfusinus frontalis. De todos modos y como consecuencia de que el lirón sea en Formentera el hospedador definitivo por excelencia, el Digénido presenta una distribución isleña general, detectándose por doquier en la isla de un modo paralelo a la presencia del Glírido.

En el caso del lirón se ha visto como la infestación puede darse incluso en animales recién salidos del nido, siendo el único requerimiento para ello el que tenga lugar la ingestión de caracoles de manera precoz cuando aún son muy jóvenes.

A nivel de la fase de adulto cabe presuponer que deberán tener lugar grandes pérdidas en el momento de la infestación del hospedador definitivo. En efecto, ello es fácilmente comprensible si se piensa que únicamente aquellas metacercarias que hayan podido liberarse a nivel bucal y adherirse a la mucosa bucal o lingual del Micromamífero serán capaces de efectuar luego la migración hasta el mirohábitat final, ya que todas las demás metecercarias, presumiblemente la mayoría en toda infestación por ingestión de un caracol transportador de las mismas, habrán de ser deglutidas para posteriormente ser o bien digeridas o bien excretadas.

Estas considerables pérdidas, paliadas en parte por la presencia de un número normalmente muy elevado de metacercarias en la cavidad pericárdica de los Gasterópodos emisores de cercarias, de tal modo que con ello se garantiza siempre las probabilidades de éxito de alguna de ellas, también quedan minimizadas, en lo que al ciclo general se refiere, por dos factores que juegan un papel indudablemente favorable. En primer lugar hay que referirse en este sentido a la notable resistencia y sobre todo la larga longevidad del adulto, que llega a alcanzar incluso el año de vida, y en segundo lugar, el hecho de que se trate de una especie con una capacidad de producción ovífera muy remarcable.

Estos dos factores favorables serán los únicos que también se encargarán de paliar las pérdidas representadas por todas aquellas metacercarias que van a pasar a hospedadores inadecuados. De todos modos, en la isla de Formentera la interposición de depredadores no adecuados en la última fase del ciclo no es que tenga un especial interés, por cuanto el lirón, la rata y el erizo constituyen los principales depredadores de caracoles de la isla, siendo muy pocas las otras especies de Vertebrados (otros Micromamíferos como Mus musculus y Apodemus sylvaticus, o quizás también Carnívoros domésticos usualmente empero no depredadores de caracoles) en los cuales podría no desarrollarse el Digénido hasta la madurez.

3.4.2.2.2.- FACTORES CONDICIONANTES GENERALES

Muy pocos datos concretos pueden adelantarse sobre la dinámica de la po-

blación de Dollfusinus frontalis en la isla de Formentera, pero sí cabe intuir la existencia de ciertas fluctuaciones, tanto periódicas o estacionales como accidentales.

Las escasas lluvias que se dan en la isla de Formentera deben provocar la emisión de cercarias y la salida de los caracoles, motivando una ola de infestación de segundos hospedadores intermediarios. Si tenemos en cuenta los datos climatológicos de esta isla, cabe deducir que estas olas de infestación serán más frecuentes en los meses de octubre, noviembre, diciembre y enero, para ir descendiendo paulativamente hasta mediados de verano.

La época estival, caracterizada por las pocas lluvias, motiva en Formentera la estivación de los Helícidos, factor estacional que habrá de influir desfavorablemente.

En la época invernal se puede dar otro estancamiento de naturaleza periódica que incidiría en la fase final de adulto. La causa de esta fluctuación es el sueño invernal de los lirones, que incidiría negativamente durante un período determinado en su infestación y en la evacuación de los huevos. De todos modos, este factor invernal tampoco debe de influir de una manera marcada, puesto que el sueño de los lirones en Formentera es de corta duración y es muy posible incluso que en años benignos no tenga lugar. También el erizo es un animal que hiberna, si bien hasta la fecha no se dispone de dato alguno sobre un posible letargo de este Insectívoro en la isla de Formentera. En el caso de la rata no se da este fenómeno. Desde un punto de vista general, pues, cabe concluir diciendo que la incidencia de este fenómeno sobre el ciclo de Dollfusinus frontalis siempre habrá de ser secundaria.

Las influencias del fenómeno del aislamiento geográfico también se dejan sentir sobre el ciclo. En general las influencias de la insularidad parecen actuar de un modo favorable para la evolución del ciclo. Así, como consecuencia de la insularidad, los hospedadores presentan generalmente unas densidades poblacionales superiores a las normalmente ostentadas en el continente.

El fenómeno de la insularidad deja sentir su huella principalmente a nivel de la última fase del ciclo, esto es, a nivel de hospedador definitivo, ya que es a nivel de Micromamífero donde se originan grandes densidades poblacionales ante la ausencia de depredadores, cosa que no sucede con los caraco-

les que son presa de los anteriores. Tampoco podemos olvidar que las características fisiográficas de la isla de Formentera no son ni mucho menos propicias a la existencia de Gasterópodos terrestres. Téngase en cuenta, además, que, como ya se ha dicho, las pérdidas que en la última fase del ciclo por interposición de depredadores no adecuados es mínima, dado el hecho de la no existencia de otros animales de vida libre en la isla.

De todos estos determinantes favorables, el que indudablemente lo es en mayor grado es la notable densidad poblacional que ostenta el lirón careto, hospedador final preferente en la mayoría de enclaves insulares.

Sin embargo, la insularidad no implica exclusivamente factores favorables sino que también los motiva desfavorables. En el caso concreto de Formentera, su fisiografía supone un verdadero problema para la consecución del ciclo. La pobreza de biotopos, la aridez general, la escasez de biotopos húmedos y de agua superficial son suficientes para contrarrestar los efectos positivos anteriormente expuestos.

Y finalmente, queremos hacer hincapié en un hecho que, si bien tiene lugar a nivel de una determinada fase del ciclo, la existencia del mismo resulta ser decisiva en cuanto a la consecución del ciclo completo y en definitiva en la supervivencia de la especie Dollfusinus frontalis en la isla de Formentera. Nos estamos refiriendo a la capacidad de autoinfestación que se da a nivel de Gasterópodo, de tal modo que un mismo individuo de caracol infestado a nivel de hepatopáncreas por esporocistos emisores de cercarias sea capaz de albergar simultáneamente metacercarias maduras infestantes en gran número a nivel de cavidad pericárdica. Este fenómeno es un factor enormemente positivo por cuanto hace que el ciclo pueda ser en gran parte independiente a los factores climáticos adversos propios de Formentera al suprimir la necesidad de la fase libre de cercaria y del concurso de un nuevo Gasterópodo como segundo hospedador intermediario. En este sentido casi podría hablarse de una triheteroxenia convertida en una diheteroxenia secundaria por adaptación ecológica, puesto que en realidad el ciclo pasa a evolucionar entonces únicamente en dos hospedadores: el Gasterópodo intermediario (que actúa simultáneamente de primer y de segundo hospedador intermediario) albergante de todas las fases larvarias del ciclo y el hospedador definitivo transportador de las formas adultas.

Más, si bien la incidencia de este fenómeno a nivel de las fases larvarias del ciclo es evidente, también lo es a nivel de hospedador definitivo, puesto que, tal y como se ha discutido anteriormente, el fenómeno en cuestión viene a garantizar el éxito de un mínimo de metacercarias que podrán efectuar la migración hasta alcanzar el microhábitat final dentro del hospedador definitivo.

Resumiendo pues, cabe concluir en que el fenómeno de la autoinfestación de los Gasterópodos Pulmonados terrestres es claramente decisivo a nivel de todas las fases del ciclo y por tanto vital para la evolución de Dollfusinus frontalis en la isla de Formentera.

3.4.3.- DISCUSION Y CONCLUSIONES

Poniendo fin a todo el análisis biológico y ecológico anteriormente expuesto sobre la especie Dollfusinus frontalis procedemos a continuación a discutir los resultados obtenidos en todos sus aspectos.

3.4.3.1.- DISCUSION

Se procederá en este apartado, tras una previa discusión comparada de nuestros resultados con los obtenidos por otros autores también sobre la biología de Dollfusinus frontalis, al análisis de distintos aspectos como la clasificación sistemática del Digénido, su especificidad y espectro de hospedadores y por último su distribución geográfica.

A) COMPARACION DE RESULTADOS

Los trabajos publicados hasta la fecha sobre las características biológicas y evolutivas de Dollfusinus frontalis, dejando aparte la isla de Formentera, se reducen a los escritos publicados por TIMON-DAVID (1964, 1965 a, b).

Este autor francés estudió experimentalmente en el Laboratorio el ciclo

biológico de una cepa de Dollfusinus frontalis procedentes de Le Tholonet y Luynes (Bouches-du-Rhône, Francia) a partir de individuos adultos que se hallaban parasitando al erizo europeo Erinaceus europaeus. TIMON-DAVID (loc. cit.) consiguió dilucidar parte de su ciclo vital y demostrar la necesidad de los dos Moluscos Gasterópodos Pulmonados terrestres como primer y segundo hospedadores intermediarios del parásito. De los trabajos de dicho autor se llega a la conclusión, en resumen, de que dicho Digénido sigue un ciclo triheteroxeno en el que el adulto se localiza en los senos frontales y fosas nasales de Insectívoros Erinaceidae. Los huevos alcanzan el medio externo bien directamente con el estornudo, bien indirectamente tras ser deglutidos, atravesando todo el digestivo y saliendo con las heces. El primer hospedador intermediario es un caracol terrestre, Molusco Pulmonado que ingiere los huevos y en el que se desarrollan unos esporocistos ramificados preferentemente a nivel de hepatopáncreas (TIMON-DAVID anota que cabe admitir probablemente la existencia de dos generaciones de esporocistos, aunque la primera de ellas nunca haya sido observada). En el interior de dichos esporocistos se originan las cercarias microcercas que salen de los mismos por los poros de emergencia y, a través de vías múltiples (tubo digestivo y salida anal; vía respiratoria y salida por el pneumostoma), alcanzan el exterior. Una vez libres en el medio externo reptan sobre el sustrato, en condiciones de humedad adecuadas, hasta contactar con el caracol segundo hospedador intermediario en el que penetran activamente vía poro excretor, uréter, riñón y conexión reno-pericáridica hasta alcanzar la cavidad pericárdica, constituyendo esta última su microhábitat definitivo. Para la determinación de los hechos anteriormente expuestos dicho autor (TIMON-DAVID, loc. cit.) utilizó a las especies de Gasterópodos Helicella (Helicopsis) arenosa y Theba pisana como primer y segundos hospedadores intermediarios experimentales respectivamente, sin efectuar estudio alguno en la Naturaleza, por lo que los caracoles hospedadores intermediarios de Dollfusinus frontalis en el Sur de Francia, y resto de Europa continental, permanecen desconocidos.

TIMON-DAVID (loc. cit.) en sus experiencias describe la morfología y anatomía de las cercarias, así como también de una metacercaria experimental de 1 mes de edad. Los datos morfométricos obtenidos por este autor quedan reflejados en la Tabla 38.

Hospedador	Cercarias *Helicella arenosa*	Metacercarias *Theba (Euparypha) pisana*
Edad		1 mes
		n=1
	$\bar{x}$	
Longitud	300	351
Anch. máx.	100	144
Vent. oral	65/70	89,5/80,5
Acetábulo	60	77/77
Rel. VO/VV	-	1,21
Faringe	33	38,5/38,5
Esófago	15	-
Prim. genit.	30/30	31,5/31,5
Ap. caudal (l.x a.b.)	-	35/23
Dist. VO-VV	-	63
Dist. VV-Prim. gen.	-	59,5

Tabla 38.- *Dollfusinus frontalis*: dimensiones en μ de cercarias y metacercarias obtenidas experimentalmente según TIMON-DAVID (1964, 1965B).

Tras los estudios efectuados por el autor francés (TIMON-DAVID, 1964, 1965 a, b) permanecían, pues, por dilucidar no sólamente los caminos que sigue el ciclo en la Naturaleza, sino también la evolución de la metacercaria hasta estadío infestante y la infestación del hospedador definitivo, incluyendo la migración intraorgánica seguida por el Digénido hasta que alcanza su microhábitat definitivo particular.

En lo que a hospedadores intermediarios se refiere, cabe remarcar el hecho de que la especie de Gasterópodo que actúa preferentemente tanto de primer como de segundo intermediario en la isla de Formentera, Trochoidea (Xeroplexa) caroli, es un endemismo de las islas Pitiusas presente en Ibiza y Formentera, en las que es muy abundante (véase JAECKEL, 1952; GASULL, 1964). Por lo tanto, Dollfusinus frontalis debe ostentar, tanto en la Europa continental como en Menorca, otros Pulmonados terrestres como intermediarios habituales, siendo lógico pensar por analogía en representantes xerófilos de la familia de los Helícidos. Los estudios experimentales efectuados por TIMON-DAVID (loc. cit.) con Dollfusinus frontalis procedentes del Sur de Francia señalan la misma posibilidad.

Las diferencias existentes entre los resultados obtenidos por dicho autor francés (TIMON-DAVID, loc. cit.) con la cepa francesa y los obtenidos en nuestro trabajo con la cepa de Formentera, son en principio insuficientes para separar sistemáticamente las dos poblaciones, continental e insular, de Dollfusinus frontalis. En efecto, dichas diferencias, referentes exclusivamente a la naturaleza de los hospedadores tanto intermediarios como definitivos en uno y otro lugar, por una parte, y a la capacidad de las metacercarias de infestar y desarrollarse en un mismo Gasterópodo infestado con esporocistos emisores de cercarias de la misma especie parásita, por otra parte, deben achacarse en principio a meras adaptaciones ecológicas de Dollfusinus frontalis. El aislamiento insular nos puede explicar perfectamente las adaptaciones del Digénido a especies de caracoles y de Micromamíferos en las que no cabe encontrarlo en el continente (véase MAS-COMA, 1978 b, 1979). De todos modos, añadamos que nuestra experiencia en la familia Brachylaimidae nos obliga a remarcar que, dados los frecuentes casos de convergencia morfológica y evolutiva en los representantes de dicho grupo terrestre de Digénidos, la respuesta definitiva a la realidad o no de una posible diferenciación evolutiva, y, por

lo tanto, a reflejar o no sistemáticamente (a nivel específico o subespecífico) entre las poblaciones continental e insular de Dollfusinus frontalis, únicamente es posible mediante un estudio comparado de las respectivas quetotaxias cercarianas.

En la Tabla 39 quedan expresadas las medidas efectuadas sobre ejemplares adultos de Dollfusinus frontalis en Erinaceus europaeus por BIOCCA & FERRETTI (1958) y TIMON-DAVID (1965 b), así como los porcentajes de parasitación detectados por los autores italianos.

B) CLASIFICACION SISTEMATICA

Dollfusinus frontalis Biocca et Ferretti, 1958 constituye la única especie conocida hasta la fecha del género Dollfusinus Biocca et Ferretti, 1958. Dicho género ha pasado desapercibido incluso en la última revisión monográfica de la superfamilia Brachylaimoidea Allison, 1943, efectuada por TRAVASSOS & KOHN (1966) siendo únicamente TIMON-DAVID (1965 b) quien abordara seriamente la discusión de su posición sistemática.

BIOCCA & FERRETTI (1958) no concretaron la situación sistemática del género en el trabajo original, apuntando sólamente sus evidentes afinidades morfológicas a nivel de adulto con los representantes de las familias Brachylaimidae Joyeux et Foley, 1930 y Leucochloridiidae Dollfus, 1934.

Posteriormente, TIMON-DAVID (1964, 1965 a, b) con motivo de sus estudios sobre el desarrollo experimental y formas larvarias del Digénido en cuestión, consigue dilucidar parte de su ciclo vital y demostrar la necesidad del concurso de dos Moluscos Pulmonados terrestres como primer y segundo hospedadores intermediarios del parásito. En el último de sus trabajos el autor galo llega a la conclusión de que cabe encuadrar al género Dollfusinus dentro de la familia Leucochloridiidae basándose en la posición terminal del poro genital y propone la creación de una nueva subfamilia, Dollfusinusinae, para albergar a Dollfusinus y probablemente a Pseudoleucochloridium Pojmanska, 1959 como únicos géneros de Leucochloridiidae, presentando dos hospedadores intermediarios, metacercarias libres (= no enquistadas) y Mamíferos (Insectívoros) como hospedadores definitivos (los demás Leucochlorídidos son diheteroxenos,

Localidad	TIMON-DAVID (1965 b) (medidas en µ) Bouches-du-Rhône (Francia)	BIOCCA & FERRETTI (1958) (medidas en mm) Sta. Marinella (Italia)	
% infest.	45%	85%	
	n=1	n=10	
		V.E.	$\bar{x}$
Longitud	4600	3,25-4,60	3,75
Anch. máx.	1600	1,15-1,80	1,40
Vent. oral	450	0,32-0,50/0,30-0,40	0,40/0,38
Acetábulo	520	0,30-0,55/0,30-0,50	0,30-0,55/0,30
Faringe	250	-	-
Test. I	520	0,48-0,60/0,40-0,60	0,52/0,50
Test. II	620	0,48-0,60/0,40-0,60	0,57/0,50
Ovario	500/400	0,13-0,40/0,12-0,38	0,28/0,28
Huevos	28,5/18,5	-	-

Tabla 39.- Dollfusinus frontalis: cuadro comparativo de las dimensiones de adultos hallados en Erinaceus europaeus según TIMON-DAVID (1965 b) y BIOCCA & FERRETTI (1958). % infest. = porcentaje de infestación.

con metacercarias enquistadas presentes en el único hospedador intermediario, e infestan a Aves a nivel de adulto).

YAMAGUTI (1971, 1975) acepta su inclusión en Leucochloridiidae como único representante de la familia en Mamíferos, pero sin embargo, no hace alusión alguna a la subfamilia Dollfusinusinae, incluyendo a Dollfusinus en la subfamilia Leucochloridiinae Poche, 1907.

POJMANSKA (1972) insiste en la necesidad de establecer un sistema de aceptación general dentro de la superfamilia que evitaría clasificaciones dispares resultantes de las diferencias de opinión sobre el valor de caracteres particulares como indicadores del parentesco entre organismos. Dicha autora resalta la necesidad de tener en consideración los estadíos larvarios y la biología de las especies, añadiendo que las relaciones entre grandes grupos taxonómicos (superfamilias y familias) pueden definirse por el curso general de sus ciclos vitales, con lo cual la sistemática reflejaría mucho más claramente la naturaleza biológica y las relaciones filogenéticas de los organismos encuadrados.

GABRION (1974) manifiesta, empero, y a raiz de la diferenciación entre los caracteres morfológicos y biológicos existentes en Brachylaimidae y Leucochloridiidae, su opinión sobre la adjudicación indudable de Dollfusinus a Brachylaimidae.

MAS-COMA & GALLEGO,(1975 a, b), con motivo del hallazgo de Dollfusinus frontalis en la isla de Formentera y del estudio detallado de la variabilidad morfológica del adulto (MAS-COMA, 1976), concluyen, en un trabajo sobre sistemática de Brachyláimidos (MAS-COMA & GALLEGO, 1975 a), en el encuadramiento lógico del género Dollfusinus dentro de la subfamilia Panopistinae Yamaguti, 1958, a su vez encuadrada dentro de la familia Brachylaimidae.

Asimismo, los resultados obtenidos en el presente estudio sobre la biología y ecología de la especie Dollfusinus frontalis en la isla de Formentera no hacen sino corroborar la posición sistemática del Digénido dentro de la familia Brachylaimidae tal y como indicaron ya los últimos autores antes citados.

C) ESPECIFICIDAD Y ESPECTRO DE HOSPEDADORES

Tal y como se indicó ya con anterioridad, el Digénido Dollfusinus frontalis, según nuestros estudios sobre esta especie en la isla de Formentera, parece mostrar una marcada especificidad a nivel de primer hospedador intermediario, siendo menos específico a nivel de segundo hospedador intermediario, al igual que a nivel de hospedador definitivo.

En lo que se refiere al espectro de hospedadores intermediarios del Digénido, hay que señalar que no se conocen más datos que los expuestos en el presente trabajo, referidos exclusivamente a la isla de Formentera, ya que el único otro autor que ha estudiado la biología de Dollfusinus frontalis (TIMON-DAVID, 1964, 1965 a, b) no efectuó análisis alguno en la Naturaleza, concretamente el Sur de Francia, en lo que a hospedadores intermediarios se refiere. En consecuencia, los caracoles hospedadores intermediarios de Dollfusinus frontalis en el Sur de Francia y resto de Europa continental permanecen por ahora desconocidos.

En la isla de Formentera, el Digénido muestra una marcada especificidad para con los Helícidos Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana a nivel de primer hospedador intermediario, actuando el primero de ellos con mayor frecuencia que el segundo. En cuanto al segundo hospedador intermediario, nuestros estudios indican en el sentido de que las especies de Gasterópodos que actúan como tal de un modo preferente y habitual en dicha isla son precisamente aquellas que ejercen asimismo la función de primer hospedador intermediario, esto es, Trochoidea (Xeroplexa) caroli preferentemente y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana secundariamente, así como también la espe- Cernuella (Cernuella) virgata que suele hallarse conviviendo con las dos especies anteriores en los biotopos comunes. Hay que particularizar aquí que son indudablemente aquellos mismos individuos que actúan como primeros hospedadores intermediarios los que representan a su vez el papel de segundo intermediario con mayor frecuencia gracias al fenómeno de la autoinfestación. En otras palabras, aquellos ejemplares de caracoles que presentan esporocistos de Dollfusinus frontalis a nivel de hepatopáncreas emisores de cercarias, albergan a su vez metacercarias a nivel de la cavidad pericárdica, las cuales proceden de estas mismas cercarias. En Formentera se encuentran también desarrollando la función de segundo hospedador intermediario, aunque sólo esporádicamente, las especies Eobania vermiculata, Milax gagates y qui-

zás también Cochlicella conoidea.

Cabe remarcar el hecho de que las especies Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana, primeros y segundos hospedadores intermediarios preferentes y habituales en la isla de Formentera constituyen ambas un endemismo de las islas Pitiusas presentes en Ibiza y Formentera, en las que son muy abundantes, sobre todo la primera de ellas en lo que a Formentera se refiere. Por lo tanto, Dollfusinus frontalis debe ostentar en los otros lugares geográficos en que ha sido citado, tanto en la Europa continental como en Menorca, otros Pulmonados terrestres como hospedadores intermediarios habituales, siendo lógico pensar por analogía en representantes xerófilos de la familia de los Helícidos.

En lo que se refiere al hospedador definitivo, la especie Dollfusinus frontalis ha sido citada hasta la fecha como parásito de los erizos europeo y moruno, del lirón y de la rata. Así, fué descrito originariamente en Erinaceus europaeus por BIOCCA & FERRETTI (1958) en Italia (Santa Marinella, provincia de Roma). Estos autores encuentran un 83 % de los erizos infestados por este Trematodo, en número de 30, 40 e incluso más de 50 individuos por hospedador. Fué hallado también en el mismo hospedador en el Sur de Francia (Bouches-du-Rhône) por TIMON-DAVID (1964, 1965 a, b), si bien con porcentajes de parasitación muy inferiores (oscilando de 1 a 5 ejemplares) y por COMBES & JOURDANE (en MAS-COMA & GALLEGO, 1975 b).

Conocido hasta entonces como parásito del erizo europeo, fué realmente inesperado descubrir la presencia de Dollfusinus frontalis en hospedadores pertenecientes a un orden de Mamíferos completamente distinto, como es el orden Rodentia al cual pertenecen las familias Gliridae y Muridae. Así, fué descrito en Eliomys quercinus ophiusae (Rodentia: Gliridae) y Rattus rattus (Rodentia: Muridae) de Formentera, además del erizo moruno Erinaceus (Aethechinus) algirus cf. vagans (Insectivora: Erinaceidae) de la misma isla por MAS-COMA y col. (MAS-COMA, 1976, 1978 c; MAS-COMA & GALLEGO, 1975 b, 1978; MAS-COMA & KAHMANN, 1978; MAS-COMA & MONTOLIU, 1976, 1978 a). Finalmente, ha sido citado también en Eliomys quercinus gymnesicus Thomas, 1925 (Rodentia: Gliridae) de Menorca por KAHMANN (en MAS-COMA & KAHMANN, 1978).

Tal y como se observa, el adulto de la especie del Digénido que aquí nos ocupa muestra una especificidad poco marcada a nivel de hospedador definitivo, ostentando la capacidad de infestar Mamíferos pertenecientes a grupos filoge-

néticamente alejados, como así lo son los Erináceidos (Insectivora) por un lado y glíridos y Múridos (Rodentia) por el otro. Analizado este espectro de hospedadores y teniendo en cuenta las afinidades sistemáticas del género Dollfusinus con otros miembros de la subfamilia Panopistinae (Panopistus, Pseudoleucochloridium) cabe presuponer en buena lógica que los hospedadores definitivos originales deben ser buscados entre los Insectívoros, sugerencia que se ve apoyada por el hecho de que en tierras continentales son precisamente los erizos los hospedadores definitivos habituales (en realidad, los únicos detectados como tales).

El hallazgo en Formentera de la especie en cuestión en la rata Rattus rattus por MAS-COMA (1976) fué, asimismo, inesperado. Las ratas parasitadas procedían de una biocenoseis de muros de piedra, en donde se capturó lirones y ratas indistintamente, unos al lado de otros. Las ratas infestadas mostraban siempre un número escaso de Trematodos. La morfología de los Digénidos procedentes de este Múrido no evidenciaron diferencia alguna respecto a los individuos del lirón, como ya se ha señalado anteriormente. Cabría deducir, consecuentemente, que la rata puede constituir también el último eslabón del ciclo. La angostidad de sus fosas nasales podría explicarnos quizás el escaso número de Trematodos que presentan, aunque también podría estar relacionado con la ingestión infrecuente del Gasterópodo segundo hospedador intermediario.

Hay que resaltar que en Formentera se da el fenómeno de que el lirón ha llegado a alcanzar tales características morfo-anatómicas (mayores dimensiones y tamaño que el resto de las formas conocidas de la especie - KAHMANN & LAU, 1972 - que se ha equiparado en poder a la rata, e incluso la ha sobrepasado, llegando a ostentar un dominio ecológico en toda la isla, como ya se comentó con anterioridad - KAHMANN & LAU, 1972). Ello es el motivo de que ambas especies cohabiten en ciertos biotopos, tales como muros de piedra. Si a esto le sumamos una similitud en ciertos aspectos de su dieta alimenticia en cuanto a los caracoles, podríamos explicar la semejanza en las faunas parasitarias de ambas en lo que a Trematodos poco específicos se refiere (véase MAS-COMA, 1978 c).

En el caso del erizo podemos decir que se da el parásito con poca frecuencia y en número reducido, a diferencia del erizo continental donde se han

citado infestaciones de hasta más de 50 individuos de Dollfusinus frontalis en un sólo hospedador (BIOCCA & FERRETTI, 1958). Si a las anteriores características le agregamos el hecho ya comentado de que sus dimensiones medias sean considerablemente menores que las del lirón o de la rata, cabe pensar inevitablemente que el erizo actúa a modo de hospedador definitivo secundario, inhabitual, en la evolución de Dollfusinus frontalis en la isla.

A partir de estos datos podemos deducir que nos encontramos frente a un parásito más o menos eurixeno, o mejor dicho oligoxeno, a nivel de hospedador definitivo, siendo capaz de infestar hospedadores dispares. En este sentido cabe resaltar el hecho de que aparentemente sólo aquellos animales de tamaño considerable, con unas fosas nasales y unos senos frontales lo suficientemente espaciosos parecen poder llegar a ser parasitados. En apoyo de esta hipótesis viene el gran número de Apodemus sylvaticus de la isla examinados no mostrando nunca Digénidos en su nariz (KAHMANN & THOMS, com. pers. en MAS-COMA, 1976).

Hasta la fecha, Dollfusinus frontalis no ha sido citado ni en Mallorca, ni en la Península Ibérica, así como tampoco en el continente en ninguno de los lirones caretos estudiados, a pesar de que se haya indagado concretamente en su búsqueda (KAHMANN, com. pers. en MAS-COMA, 1976), habiéndose examinado en Alemania Occidental 72 ejemplares, en Bélgica 76 ejemplares, en Francia 70 ejemplares, en Suiza 38 ejemplares y en Italia 38 ejemplares.

D) DISTRIBUCION GEOGRAFICA

Partiendo del hecho de que todas las citas de Dollfusinus frontalis realizadas hasta la fecha están basadas en el hallazgo de sus formas adultas en los distintos hospedadores definitivos que puedan haber sido analizados, no nos queda otro remedio que hablar de la distribución geográfica de la especie en cuestión en base únicamente a dichas citas.

La especie Dollfusinus frontalis fué descrita originariamente en Santa Marinella (provincia de Roma, Italia), parasitando al erizo europeo (Erinaceus europaeus) por BIOCCA & FERRETTI (1958). Fué hallada también en el mismo hospedador en Le Tholonet y Luynes (Bouches-du-Rhône, Francia) por TIMON-DA-

Fig. 207.- Dollfusinus frontalis: distribución geográfica en el marco del Mediterráneo Occidental de los hallazgos del Digénido citados hasta la fecha.

VID (1964, 1965 a, b). En el mismo erizo fué citada análogamente en Perpignan (Francia) por COMBES & JOURDANE (en MAS-COMA & GALLEGO, 1975 b).

Posteriormente, MAS-COMA y col. (MAS-COMA, 1976, 1978 c; MAS-COMA & GALLEGO, 1975 b, 1978; MAS-COMA & KAHMANN, 1978; MAS-COMA & MONTOLIU, 1976, 1978 a) la citan en la isla de Formentera como parásito del lirón careto (Eliomys quercinus ophiusae) y de la rata (Rattus rattus), además del erizo moruno (Erinaceus (Aethechinus) algirus cf. vagans). Finalmente ha sido citada también en el lirón de Menorca (Eliomys quercinus gymnesicus) por KAHMANN (en MAS-COMA & KAHMANN, 1978).

Hasta la fecha, Dollfusinus frontalis no ha sido citado, tal y como se indicó antes, ni en Mallorca ni en la Península Ibérica, así como tampoco en el continente en ninguno de los lirones caretos estudiados, a pesar de que se haya indagado concretamente en su búsqueda (KAHMANN, com. pers. en MAS-COMA, 1976) en diferentes paises como Alemania Occidental, Bélgica, Francia, Suiza e Italia. De todo ello cabe deducir que el Trematodo en cuestión constituye un elemento característico del cuadro faunístico mediterráneo.

En lo que se refiere a la presencia del Digénido en la isla de Formentera, de acuerdo con MAS-COMA & GALLEGO (1975 b), MAS-COMA (1976, 1978 c), MAS-COMA & MONTOLIU (1976, 1978 a) y MAS-COMA & KAHMANN (1978), podemos decir que se encuentra repartido en toda la isla siendo el lirón el hospedador definitivo habitual.

En la Figura 207 se señala los distintos lugares geográficos en donde se ha citado el hallazgo de Dollfusinus frontalis en el marco del Mediterráneo Occidental y en la Figura 75 aquellos en los que lo hemos podido detectar en la isla de Formentera.

3.4.3.2.- CONCLUSIONES

Las finalidades de este trabajo de contribuir a los conocimientos sobre la biología y ecología de las especies de Digénidos de la familia Brachylaimidae, se han visto cumplidas en gran parte mediante el estudio detallado y profundo del ciclo evolutivo de la especie parásita Dollfusinus frontalis que se ha realizado. En este estudio se ha podido aportar numerosos datos sobre

la morfología y anatomía de los distintos estadíos larvarios y adulto, sobre la biología y evolución seguidas por el Digénido en todas las fases del ciclo y finalmente también sobre su ecología en lo que se refiere a todos los factores condicionantes, tanto a nivel de cada una de las fases del ciclo como a nivel general del ciclo completo, que inciden en su evolución.

Son de destacar, por su carácter de aportaciones de conocimientos nuevos o datos importantes, los siguientes hechos:

- detección de los Gasterópodos de las especies Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana como primeros hospedadores intermediarios específicos de Dollfusinus frontalis en la isla de Formentera, de los cuales el primero actúa como tal de un modo preferente al segundo que actúa de manera secundaria;

- confirmación del hepatopáncreas como microhábitat de los esporocistos en el Pulmonado primer hospedador intermediario;

- detección de la formación de "cámaras de eyección" en los extremos de las ramificaciones terminales de los esporocistos, junto a los poros de salida, en el momento de la expulsión de las cercarias;

- dilucidación completa de la quetotaxia de la cercaria, en la cual cabe observar evidentes semejanzas con respecto a Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp.;

- detección de la intervención de Gasterópodos de las especies Trochoidea (Xeroplexa) caroli, Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana, Cernuella (Cernuella) virgata, Eobania vermiculata, Milax gagates y muy probablemente Cochlicella conoidea como segundos hospedadores intermediarios de Dollfusinus frontalis en la isla de Formentera;

- demostración experimental de la viabilidad de la especie de Gasterópodo Helix (Cryptomphalus) aspersa como segundo hospedador intermediario de Dollfusinus frontalis en el Laboratorio;

- detección de la posibilidad de que un mismo individuo de Gasterópodo terrestre, en los casos de Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Trochoidea (Xeroplexa) ebusitana, actúe simultáneamente como primer y segundo hospedador intermediario de Dollfusinus frontalis en la isla de Formentera y deducción de que este hecho es consecuencia de un fenómeno de autoinfestación, constituyendo dichos caracoles precisamente los segundos hospedadores intermediarios más importantes del ciclo por presentar usualmente un número elevado de metacercarias;

- confirmación del pericardium como microhábitat final exclusivo ocupado por la metacercaria a nivel de segundo hospedador intermediario;

- estudio detallado de la evolución morfo-anatómica del Digénido en el segundo hospedador intermediario hasta alcanzar el estadío de metacercaria infestante. Estudio realizado tanto por dilucidación experimental en Helix (Cryptomphalus) aspersa, como con material procedente de las especies Trochoidea (Xeroplexa) caroli y Cernuella (Cernuella) virgata naturalmente infestados;

- detección en la metacercaria de la existencia de dos complejos glandulares pre-acetabulares laterales, de función desconocida y citadas por primera vez en metacercarias de la familia Brachylaimidae;

- detección por primera vez de la presencia de papilas sensoriales cuticulares en la metacercaria y puesta en evidencia de su número y distribución;

- demostración experimental de la vía de migración que siguen las metacercarias en el hospedador definitivo desde el momento de la infestación por ingestión del segundo hospedador intermediario hasta alcanzar su peculiar microhábitat final, los senos frontales y las fosas nasales; detección, en este sen-

tido, de la viabilidad de la migración directa de las metacercarias de boca a nariz y demostración de la inviabilidad o inexistencia de cualquier otra posible vía migratoria más o menos compleja que precisara la llegada de las metacercarias al estómago o intestino, donde éstas son o bien digeridas o bien excretadas;

- estudio detallado de la evolución morfo-anatómica de los adultos a nivel de las fosas nasales del lirón careto;

- detección de una escasa especificidad a nivel de adulto, actuando como hospedadores definitivos de Dollfusinus frontalis en la isla de Formentera Micromamíferos filogenéticamente dispares como el lirón careto Eliomys quercinus ophiusae (Rodentia: Gliridae), la rata Rattus rattus (Rodentia: Muridae) y el erizo moruno Erinaceus (Aethechinus) algirus cf. vagans (Insectivora: Erinaceidae), siendo la viabilidad de uno u otro hospedador aparentemente debida sólo a la particularidad de ostentar unos senos frontales (erizo) y unas fosas nasales (lirón, rata y erizo) lo suficientemente espaciosas;

- confirmación del encuadre sitemático del género Dollfusinus dentro de la familia Brachylaimidae en base a la morfo-anatomía mostrada por esporocistos, cercarias, metacercarias y adultos, y al ciclo evolutivo incluyendo dos Gasterópodos terrestres como hospedadores intermediarios y Mamíferos, originariamente Insectívoros y secundariamente por adaptación también Roedores, como hospedadores definitivos.

Para finalizar podemos acabar diciendo que, si bien este estudio que se ha efectuado aporta nuevos conocimientos sobre el ciclo evolutivo de Dollfusinus frontalis en sus grandes rasgos y fases, siguen quedando algunos aspectos de los que desgraciadamente aún hoy en día sólo disponemos de escasos datos e incluso en ciertos casos nuestros conocimientos son totalmente nulos. Podriamos citar como ejemplos la resistencia y viabilidad de los huevos en el

medio ambiente, la morfología del miracidio, el origen y evolución de los esporocistos, el número de generaciones y capacidad de germinación de los mismos, la cronobiología de la emisión cercariana y los factores bióticos y abióticos que influyen sobre la misma, la resistencia y viabilidad de las cercarias en su fase de vida libre en el medio externo, el tropismo de las cercarias en la búsqueda y selección de los segundos hospedadores intermediarios, la duración de la evolución de las metacercarias hasta estadío infestante según la especie de Gasterópodo terrestre y según factores climáticos externos como la temperatura, la migración exacta y vía o vías exclusivas seguidas por la metacercaria en la infestación del hospedador definitivo y finalmente la duración de la evolución del adulto en el microhábitat final desde individuo jóven hasta maduro grávido y las diferencias que según la especie de hospedador definitivo tienen lugar en dicha evolución.

CAPITULO CUARTO

DISCUSION GLOBAL
Y
CONCLUSIONES GENERALES

4.- DISCUSION GLOBAL Y CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados obtenidos en nuestros trabajos, correspondientes al estudio de cada uno de los ciclos evolutivos analizados en esta obra, han sido sometidos ya a discusión particular en los subapartados apropiados del capítulo anterior. De igual modo, se ha procedido ya anteriormente a exponer también las conclusiones concretas obtenidas en los estudios efectuados sobre los distintos ciclos biológicos en cuestión. En consecuencia, corresponde a este último capítulo únicamente llevar a cabo una discusión global de los resultados obtenidos en todos nuestros trabajos, de modo conjunto, así como plasmar las conclusiones generales que se derivan de la consideración total de la obra.

4.1.- DISCUSION GLOBAL

Tras la presente revisión, los conocimientos sobre el ciclo biológico, y las características ecológicas inherentes al mismo, de Digénidos representantes de la familia Brachylaimidae, aún y no siendo exhaustivos, sí que permiten obtener una visión global bastante completa en lo que se refiere a todos los géneros exceptuando Ityogonimus, de cuyas especies no se conoce desgraciadamente ningún dato en estos aspectos. El análisis global de dichos conocimientos actuales refleja una uniformidad marcada en los ciclos evolutivos de las especies de esta familia, todos ellos siguiendo siempre el mismo esquema y pautas generales. Este patrón unitario peculiar viene a constituir su distintivo principal dentro de los Digenea y es precisamente el hecho que confiere el carácter de unidad natural indudable al grupo. Ahora bien, si ello permite, por un lado, individualizar fácilmente al grupo como tal, por otro lado, viene a dificultar notablemente la distinción de subgrupos dentro del mismo, esto es, la clasifición sistemática interna y la caracterización de taxones menores a nivel de subfamilias, géneros y subgéneros. Este es el motivo de que, hasta la fecha, la distinción de subfamilias, géneros y subgéneros se haya efectuado basándose exclusivamente en las características morfo-anatómicas de los estadíos adultos. Y en este sentido, nuestros trabajos no vienen a aportar nada nuevo, por lo que en el estado actual de conocimientos consideramos que la

pauta sistemática y taxonómica marcada en su día por MAS-COMA & GALLEGO (1975 a) se encontraba ya en el camino correcto.

Sin embargo, al nivel inferior de especie, sí que entendemos que los resultados de nuestros estudios vienen a aportar nuevos datos a tener en cuenta. Así, hemos demostrado sin lugar a dudas que la consideración exclusiva de las características morfo-anatómicas de los adultos no es suficiente para la clasificación a nivel de especie (salvo en aquellas especies que ostentan estadíos adultos marcadamente peculiares) y que en todos estos casos no queda otro remedio que recurrir a la dilucidación completa de los ciclos evolutivos para poder llegar a una clasificación definitiva de las especies, muy particularmente en lo que se refiere al género Brachylaima sensu lato y las numerosísimas especies del mismo descritas hasta la fecha.

Como puntos de mayor trascendencia podemos enumerar varios, de entre los que cabe destacar los cuatro que detallamos a continuación. En primer lugar, nuestros trabajos han venido a demostrar que dentro de la familia Brachylaimidae existen especies distintas, pero que son totalmente indiferenciables a nivel de estadío adulto parásito del hospedador definitivo, por lo menos según los conocimientos y técnicas de estudio actuales (quizás estudios futuros puedan demostrar la existencia en tales especies de características diferenciales a nivel de adulto, siendo, en este aspecto, los estudios quetotáxicos de número y distribución de papilas, los estudios de la naturaleza y constitución del tegumento y papilas sensoriales mediante microscopía electrónica de barrido y los estudios experimentales de la delimitación de la variabilidad morfo-anatómica intraespecífica, los campos que mejores perspectivas futuras parecen aglutinar). En el mismo sentido cabe destacar la posibilidad demostrada de que existan varias especies distintas, pero indiferenciables a nivel de adulto, en un mismo lugar e incluso infestando a especies de hospedadores definitivos iguales, fenómeno que sin duda viene a incrementar mucho más todavía el ya actual confusionismo sistemático existente en la clasificación de especies pertenecientes a géneros como Brachylaima.

En segundo lugar cabe destacar el hecho demostrado de que la quetotaxia cercariana, a pesar de su peculiar simplicidad en todos los representantes de la familia Brachylaimidae, permite diferenciar especies dentro de un mismo género, incluso en casos de especies no diferenciables a nivel de estadío adulto.

En tercer lugar, los estudios que hemos llevado a cabo han venido a demostrar de modo contundente, gracias esencialmente a la posibilidad de distinguir especies a nivel de cercaria mediante la dilucidación de las fórmulas quetotáxicas, la marcada especificidad de las especies de Brachylaimidae para con los Moluscos Gasterópodos Pulmonados terrestres primeros hospedadores intermediarios. Los ciclos evolutivos que hemos podido dilucidar indican que dicha especificidad es en general de tipo oioxeno (una única especie de caracol puede actuar como albergante de los esporocistos de una especie determinada de Brachylaimidae), o como máximo, y en un número mucho menor de casos, de tipo estenoxeno (sólamente especies muy próximas y emparentadas de caracoles, pertenecientes a un mismo subgénero o género de Pulmonado, son capaces de actuar como primeros hospedadores intermediarios de una determinada especie de Brachylaimidae). En este mismo aspecto, cabe recalcar inversamente, tal y como han podido demostrar nuestras pesquisas parasitológicas efectuadas con materiales procedentes de la isla de Formentera, que una misma especie de Gasterópodo terrestre puede actuar de primer hospedador intermediario de más de una especie de Brachyláimido, incluso de especies de un mismo género indiferenciables a nivel de adulto, en un lugar geográfico concreto.

En cuarto lugar, y por último, nuestros estudios han venido a demostrar que las especies representantes de la familia Brachylaimidae muestran tropismos muy marcados a nivel de todos los tres hospedadores que intervienen en sus ciclos biológicos. De esta manera, si bien a nivel de Molusco Gasterópodo Pulmonado terrestre primer hospedador intermediario ningún dato de interés sistemático puede deducirse en este sentido, por cuanto todas las especies parecen ostentar el mismo micohábitat hepatopancreático como centro de desarrollo de los estadíos de esporocisto, en cambio sí que los microhábitatas de parasitación, tanto a nivel de metacercaria en el caracol segundo hospedador intermediario como de estadío adulto en el Mamífero hospedador definitivo, vienen a aportar datos de interés para la diferenciación de especies, ya que los tropismos respectivos son muy estrictos e independientes de las especies hospedadoras.

De todos modos, a pesar de que la presente revisión haya aportado luz sobre un buen número de aspectos, no por ello dejan de quedar aún varios aspectos y facetas de los Brachylaimidae, de los cuales nuestros conocimientos si-

guen siendo muy escasos e insuficientes o incluso a veces totalmente nulos. Creemos oportuno, en este último capítulo de la obra, proceder aunque sea simplemente a enumerar todos aquellos puntos que habrán de requerir, en los estudios futuros sobre Digénidos representantes de la familia en cuestión, una especial atención y dedicación. Siguiendo ordenadamente el esquema del ciclo evolutivo general de los miembros de la familia, cabe hacer referencia, en este sentido, a: la puesta de huevos por los adultos y su salida conjuntamente con las heces del hospedador definitivo, esto es, los ritmos de eliminación de huevos en heces; viabilidad, supervivencia y poder infestante de los huevos bajo la influencia de factores abióticos diversos en el medio externo; compatibilidad de especies de caracoles para actuar como primeros hospedadores intermediarios, incluyendo estudios sobre las interrelaciones entre factores como la dosis de huevos, la producción de esporocistos, edad del caracol hospedador, etc.; eclosión y migración del miracidio dentro del primer caracol intermediario; evolución de los estadíos esporocísticos, con especial énfasis en el número y naturaleza de las generaciones de esporocistos; histopatología de las lesiones causadas por los esporocistos en sus caracoles hospedadores según las distintas especies de Brachyláimidos, la mayor o menor compatibilidad de las especies hospedadoras, edad del caracol y tiempo transcurrido desde el momento de la infestación, etc.; reacciones de defensa desarrolladas por los Gasterópodos primeros hospedadores albergantes de los esporocistos y emisores de cercarias, con especial hincapié en los fenómenos inmunológicos; cercariogénesis intraesporocística en sus distintas facetas, en distintas especies y géneros de la familia; vías de migración utilizadas por las cercarias para salir de los caracoles emisores; cronobiología de la emisión cercariana e influencia de los distintos factores abióticos sobre la misma; viabilidad, supervivencia y poder infestante de las cercarias bajo factores abióticos diversos en el medio externo; determinación de la quetotaxia cercariana de las especies descritas hasta la fecha; estudios sobre la naturaleza, configuración y ultraestructura de las papilas sensoriales de las cercarias al SEM y TEM; factores químicos que intervienen en la atracción de las cercarias libres por el segundo caracol intermediario; vías de migración seguidas por las cercarias en la entrada en el Gasterópodo segundo hospedador intermediario y hasta llegar a su microhábitat final; compatibilidad de especies de caracoles para actuar como segundos hospedadores intermediarios, incluyendo estudios sobre las inter-

relaciones parásito - hospedador en lo que se refiere a histopatología y reacciones inmunitarias, número de estadíos larvarios presentes, edad del hospedador, etc.; evolución desde el estadío de cercaria hasta el de metacercaria infestante, incluyendo la incidencia de factores abióticos como la temperatura sobre la velocidad de maduración y con especial énfasis en la transformación de la fórmula quetotáxica por incremento del número de papilas sensoriales mediante estudios al SEM y TEM; migración de la metacercaria dentro del hospedador definitivo hasta llegar a alcanzar su microhábitat final; evolución del Digénido a nivel de microhábitat definitivo desde metacercaria hasta estadío adulto grávido, con especial hincapié en la puesta en marcha de las estructuras sexuales, ovogénesis, espermatogénesis, etc.; dilucidación de la variabilidad morfo-anatómica intraespecífica de los adultos, analizando especialmente la influencia de la edad de la metacercaria infestante y la naturaleza de la especie hospedadora; compatibilidad de especies distintas de Vertebrados para actuar como hospedadores definitivos, incluyendo estudios sobre las interrelaciones parásito - hospedador en lo que se refiere a histopatología y reacciones inmunitarias, número de Digénidos presentes, microhábitat de parasitación, edad del hospedador, etc.; estudios sobre el tegumento y muy especialmente las papilas sensoriales de los estadíos adultos al SEM y TEM; y finalmente cultivos in vitro de todos los estadíos evolutivos por los que pasa el ciclo en general de los Brachyláimidos, con particular atención por los cultivos de metacercarias infestantes para la obtención de adultos grávidos.

Como podemos observar, no son pocos los aspectos que cabe estudiar en el futuro sobre miembros de la familia Brachylaimidae. Y piénsese que evidentemente sólo hemos enumerado algunos, los directamente relacionados con esta obra, dejando de lado otras facetas no por ello de menor interés, como por ejemplo los estudios histoquímicos. Aún y así, la familia en cuestión constituye hoy en día, a pesar del confusionismo sistemático y taxonómico existente en la misma, uno de los grupos de Digénidos cuyos conocimientos son más completos.

Desde un punto de vista estrictamente evolutivo, cabe considerar a los Brachyláimidos como uno de los grupos más modernos dentro de los Digenea. En efecto, tal y como comentamos ya en la introducción de este tratado, se acepta en general que el origen de los Digenea debe buscarse en Moluscos y en el medio acuático, estimándose el ciclo patrón involucrando sólamente dos hospe-

dadores (molusco - pez) como el más primitivo. El ciclo triheteroxeno (Gasterópodo - Gasterópodo - Mamífero o Ave) ostentado por los Brachylaimidae viene a representar, pues, un incremento de complejidad alcanzado posteriormente, a lo largo de la colonización del medio terrestre por todos sus estadíos evolutivos.

A nivel interno dentro de la familia también pueden aventurarse algunas consideraciones sobre la evolución del grupo, sustentándose en los datos que poseemos sobre especificidad de los estadíos adultos, espectro de hospedadores de los mismos y distribución geográfica de las especies. Así, un análisis global nos viene a indicar que los estadíos adultos muestran grandes diferencias en especificidad para con sus hospedadores definitivos según el género de Brachyláimido a que pertenezcan las especies.

Ityogonimus, con sus tres especies descritas hasta la fecha (Ityogonimus ocreatus, Ityogonimus lorum e Ityogonimus scalopi) muestra una especificidad bien marcada (tipo oligoxenia a nivel de familia de hospedadores) para con Insectívoros exclusivamente de la familia Talpidae en la región holártica (miembros paleárticos del género Talpa, por un lado, y neárticos del género Scalopus, por el otro). Panopistus, género que incluye a la especie Panopistus pricei como única de validez reconocida hasta la fecha, ostenta tanto la especificidad como su distribución geográfica claramente restringidas, por cuanto se trata de un parásito propio de musarañas, Insectívoros de la familia Soricidae, en América del Norte. Pseudoleucochloridium, que además de la especie tipo Pseudoleucochloridium soricis incluye a la especie descrita en esta misma obra Pseudoleucochloridium pericardicum n. sp., comprende parásitos exclusivos también de Sorícidos pero limitándose su área de distribución a la región paleártica (exceptuando el Norte de Africa). Dollfusinus, género representante extremo por sus características dentro de los Panopistinae (véase MAS-COMA & GALLEGO, 1975 a), incluye en el momento actual únicamente la especie tipo Dollfusinus frontalis, la cual se extiende sólamente en el marco del Mediterráneo occidental, siendo Insectívoros miembros de la familia Erinaceidae (Erinaceus y Aethechinus) los hospedadores definitivos típicos e indudablemente asimismo los originales, si bien es capaz de llegar a infestar y desarrollarse en Roedores (Eliomys quercinus y Rattus rattus) bajo especiales condiciones ecológicas como son las propias de la insularidad, tal y como hemos visto en nues-

tros trabajos. Scaphiostomum, género peculiar que incluye en la actualidad únicamente las dos especies Scaphiostomum illatabile y Scaphiostomum pancreaticum, parece estar, según los conocimientos hasta la fecha, confinado al Nuevo Mundo, siendo la primera parásita de Aves en Sudamérica y la segunda de Roedores (Sciuromorpha: Tamias) en América del Norte. Por último, el género Brachylaima sensu lato que incluye en el momento presente un sinfín de especies parásitas de Aves y Mamíferos (la mayoría Roedores) distibuidas por todo el mundo.

Si se analiza los datos anteriores, cabe distinguir la mayor especificidad ostentada por los adultos de las especies representantes de las subfamilias Ityogoniminae y Panopistinae. Ello viene a sugerir una relación antigua de estos Brachyláimidos respecto de sus hospedadores definitivos, todos ellos Mamíferos pertenecientes al Orden Insectivora. En consecuencia, cabe presuponer que los miembros de estas dos subfamilias deben ser consideradas como formas de Brachylaimidae más primitivas que los representantes de la subfamilia Brachylaiminae. Concretamente dentro de los Brachylaiminae, el género Brachylaima parece ser el más moderno, probablemente hoy en día en expansión y diversificación, como cabe deducir de acuerdo con los resultados de nuestros estudios sobre quetotaxia cercariana y paralelismo morfo-anatómico a nivel de estadíos adultos.

En lo que se refiere a las facetas puramente ecológicas del ciclo biológico de las especies de la familia Brachylaimidae, nuestros estudios han venido a confirmar la enorme complejidad del sistema seguido por la población de una determinada especie de la familia en un lugar concreto. En este sentido, las observaciones efectuadas en esta obra, y la consideración de los trabajos efectuados por otros autores (BAKKE, 1981; ALUNDA, 1982; etc.) sobre Digénidos igualmente de ciclo biológico terrestre como los Leucochloridiidae y los Dicrocoeliidae, vienen a demostrar que el modelo propuesto por REDETZE & CANARIS (1977), único utilizado hasta la fecha según nuestros conocimientos para analizar la dinámica del sistema ecológico seguido por el ciclo biológico terrestre de un Brachyláimidido, resulta incluso demasiado sencillo, a pesar de haber demostrado su consistencia. Estos autores americanos analizaron matemáticamente el ciclo evolutivo de Brachylaima microti utilizando para simulación del sistema de ciclo triheteroxeno un modelo de flujos entre comparti-

mentos cuya representación es enormemente compleja y que entendemos se sale del propósito de esta obra discutir aquí con detalle. Cabe puntualizar aquí, empero, que estos autores juegan únicamente con una misma especie de Gasterópodo terrestre como primer y segundo hospedador intermediario y similarmente con una única especie de Roedor como hospedador definitivo y que además se olvidan de tener en cuenta la incidencia de algunos factores tanto abióticos como bióticos sobre las subpoblaciones libres de huevo y cercaria, así como también sobre las poblaciones de los distintos hospedadores que intervienen en el ciclo. Ahora bien, tampoco debe olvidarse que precisamente esa enorme complejidad real del sistema es lo que viene a dificultar enormemente, si no a imposibilitar totalmente, el análisis ecológico completo de un ciclo de características tales como es el de un Brachyláimido. Este ha sido precisamente el motivo de que en nuestro escrito los análisis de los aspectos ecológicos de los distintos ciclos evolutivos dilucidados se haya efectuado de un modo simplista, limitándonos a enumerar los factores incidentes que hemos podido detectar a nivel de las distintas fases parásitas y de vida libre de cada uno de los ciclos, pero sin pretender en ningún momento querer abordar la problemática planteada por la dinámica de los sistemas en cuestión, que indudablemente requiere estudios más profundos y exclusivamente dirigidos en este sentido.

4.2.- CONCLUSIONES GENERALES

Las conclusiones generales que se derivan de la consideración total de nuestros estudios surgen fácilmente de la comparación de las naturalezas de los ciclos biológicos dilucidados. Estas conclusiones pueden puntualizarse del siguiente modo:

- todos los miembros de la familia Brachylaimidae, cuya biología es conocida, ostentan la característica común de presentar un ciclo evolutivo triheteroxeno, que se desarrolla por completo en el medio terrestre;

- en el ciclo evolutivo de los Brachylaimidae, un individuo de una especie de Molusco Gasterópodo Pulmonado terrestre actúa

como primer hospedador intermediario albergante de los estadíos larvarios de esporocisto emisores de cercarias, un segundo individuo de la misma u otra especie de Gasterópodo Pulmonado terrestre como segundo hospedador intermediario albergante del estadío metacíclico infestante de metacercaria, y finalmente un individuo de una especie de Mamífero (esencialmente Roedores) o Ave como hospedador definitivo albergante del estadío adulto;

- entre los factores abióticos incidentes a nivel de fases parásitas del ciclo evolutivo de los Brachylaimidae cabe destacar todos aquellos climáticos que deciden y delimitan la distribución geográfica, presencia o ausencia en un lugar dado, de la especie o especies de Gasterópodo Pulmonado terrestre que actúan como primeros hospedadores intermediarios específicos; únicamente allí donde existen estos caracoles podrá desarrollarse el ciclo y en consecuencia existir la especie de Brachylaimidae en cuestión;

- factores dependientes de los hospedadores que inciden decisivamente en el ciclo son el carácter coprofágico del Molusco primer hospedador intermediario, la convivencia en colonias o estrecho contacto entre individuos de Gasterópodos que actúan como primeros y segundos hospedadores intermediarios, la intervención de los caracoles terrestres en la dieta alimenticia de los hospedadores definitivos, y las densidades poblacionales de cada especie, tanto de Moluscos como de Mamíferos o Aves que actúan como hospedadores, intermediarios y definitivos, en el ciclo evolutivo;

- en el ciclo evolutivo de los Brachylaimidae, las dos únicas fases de vida no parásita, libre, en el medio externo sobre el suelo, son en primer lugar la fase inactiva de huevo, puesto por el adulto y liberado por el hospedador definitivo siempre por vía fecal (excepto en el caso de Dollfusinus frontalis, que también puede serlo a través del estornudo) y que

extiende su duración hasta el momento de la ingestión del mismo por el caracol primer hospedador intermediario dentro del cual eclosionará el miracidio, y en segundo lugar la fase activa de cercaria, emitida por el esporocisto cercariógeno y liberada por el caracol primer intermediario y que dura hasta el momento de la infestación activa del caracol segundo intermediario;

- de entre los distintos factores abióticos que inciden sobre la viabilidad de las fases de vida libre del ciclo evolutivo de los Brachylaimidae, el factor esencial es indudablemente la presencia necesaria de agua, aunque sea en mínima proporción (rocío, gotas de lluvia, etc.), para la viabilidad de la fase libre de cercaria, estadío larvario incapaz de soportar la más mínima desecación;

- el ciclo evolutivo triheteroxeno de los Brachylaimidae puede en ciertos casos verse abreviado pasando a una diheteroxenia secundaria, como resultado de la autoinfestación exógena por cercarias recién emitidas por el mismo individuo de Gasterópodo primer hospedador intermediario, que pasa a convertirse en hospedador intermediario único que actúa simultáneamente de primer intermediario albergante de los esporocistos cercariógenos y de segundo intermediario albergante de las metacercarias;

- a nivel de Molusco Gasterópodo Pulmonado terrestre primer hospedador intermediario, la especificidad de las especies de Brachylaimidae es muy marcada, siendo de tipo oioxeno (utilización de individuos pertenecientes a una única especie de caracol como hospedador en el que se desarrollan los esporocistos) o de tipo estenoxeno (utilización de individuos pertenecientes a dos o pocas especies de caracoles muy próximas o estrechamente emparentadas - del mismo género o subgénero - como primer hospedador intermediario), todo ello como consecuencia indudable de una especificidad sensu stricto, esto es, de tipo bioquímico;

- el microhábitat de parasitación centro de desarrollo y lugar preferente de ubicación de los esporocistos cercariógenos de las especies de Brachylaimidae está constituido siempre por el hepatopáncreas del Pulmonado, si bien en casos de gran número y desarrollo los esporocistos pueden llegar a extenderse hasta órganos contiguos;

- los esporocistos cercariógenos de los Brachylaimidae, a pesar de mostrar ciertas escasas diferencias entre especies, ostentan todos siempre unas características morfológicas comunes marcadas por la naturaleza ramificada de los mismos, con la presencia en los puntos terminales de las ramificaciones de unos poros de puesta para la salida de cercarias, poros que en general se ven precedidos por la formación de unas "cámaras de eyección" destinadas a facilitar la expulsión de las cercarias;

- el estadío de esporocisto cercariógeno parece ser, en el ciclo evolutivo general de los Brachylaimidae, la principal fase destinada a paliar las enormes pérdidas que el ciclo sufre en todas sus otras fases, tanto parásitas como de vida libre, y por tanto constituye el factor primordial en la perpetuación de las especies de esta familia de Digénidos gracias a su enorme capacidad de generación de cercarias; únicamente otros dos hechos a lo largo del ciclo contibuyen asimismo positivamente en este sentido, la escasa especificidad general a nivel de caracol segundo hospedador intermediario, incrementándose con ello las posibilidades de éxito de las cercarias al existir más especies de Gasterópodos viables, y la capacidad en general relativamente grande de producción de huevos por parte de los adultos; en aquellos casos de especies de Brachylaimidae que evolucionan a través de especies de caracoles terrestres marcadamente xerófilas que se presentan en biotopos secos y áridos, cabe también interpretar como una adaptación destinada a paliar pérdidas del ciclo el fenómeno de la autoinfestación exógena del Gasterópodo primer hospedador inter-

mediario que pasa a actuar simultáneamente de segundo hospedador intermediario y además de modo preferente, por cuanto dichos individuos de Pulmonados son los que siempre albergan, con diferencia, el número mayor de metacercarias;

- las cercarias de las especies de Brachylaimidae son de tipo microcerco (pero no acuáticas, sino terrestres), con cola rudimentaria, mostrando una morfo-anatomía común típica que les caracteriza, con la presencia de las dos ventosas ya perfectamente conformadas, aparato digestivo similar al del adulto excepto en la longitud mucho menor de los ciegos intestinales (sólamente hasta un nivel acetabular), primordio genital esferoidal medio y directamente postacetabular, sin estilete anterior pero con dos complejos laterales postacetabulares de glándulas de penetración constituidas por un número escaso (6-8) de células grandes con núcleos bien patentes y cuyos conductos glandulares transcurren lateralmente hasta desembocar en la parte anterior de la ventosa oral, y finalmente con aparato excretor sencillo constituido siempre por dos pares de grupos de células flamígeras o solenocitos preacetabulares y un único par postacetabular, siendo el número de células flamígeras de cada grupo siempre reducido (3-4), con conductos excretores capilares individuales que desembocan en dos únicos conductos o colectores excretores principales laterales, que van a parar a una pequeña vesícula excretora terminal, la cual desemboca mediante dos pequeños conductos que se abren al exterior a través de dos pequeños poros excretores situados a ambos lados de la cola rudimentaria y que habrán de perderse con el desprendimiento de dicha cola en el siguiente estadío de metacercaria, quedando un único poro excretor terminal;

- la quetotaxia cercariana de las especies de Brachylaimidae se caracteriza siempre por su enorme simplicidad, con pérdida total o casi completa de las papilas corporales dorsales y ventrales, permaneciendo únicamente unas pocas corporales late-

rales, con ausencia total de papilas en la cola rudimentaria, y dándose una concentración de las mismas a nivel de ventosas oral y ventral; a pesar de conocerse en el momento actual sólamente las quetotaxias de unas pocas especies de la familia, cabe intuir ya la existencia común y por tanto característica de algunos números y distribuciones de papilas concretas, como por ejemplo las composiciones de C_I ($2C_IV$ + $1C_IL$ + $1C_ID$) y S_I ($6S_I$); incluso cabe distinguir una diferencia entre miembros de las subfamilias Brachylaiminae y Panopistinae que se nos antoja altamente significativa y que se encuentra a nivel de P_{III}: los Brachylaiminae presentan típicamente la ausencia de papilas ventrales a este nivel ($0P_{III}V$), mientras que los Panopistinae parecen presentar siempre dos ventrales en el mismo ($1P_{III}V$);

- a nivel de Molusco Gasterópodo Pulmonado terrestre segundo hospedador intermediario, la especificidad de las especies de Brachylaimidae es poco marcada, pudiendo actuar en general varias especies distintas de caracoles como segundo intermediario, pertenecientes incluso a familias distintas y dispares, habitualmente además de la misma especie de caracol que actúa ya como primer hospedador en el ciclo evolutivo de la misma especie de Brachyláimido, todo ello como consecuencia de tratarse simplemente de una especificidad de tipo ecológico o etológico;

- el microhábitat de parasitación de las metacercarias difiere según la especie de Brachyláimido, si bien el tropismo mostrado por toda especie es siempre muy marcado e independiente de la especie de caracol parasitado, ostentando cada especie, salvo excepciones, un único y concreto microhábitat para el desarrollo del estadío metacíclico infestante y que como es lógico determina a su vez el lugar de penetración y la vía de migración seguida por la cercaria infestante hasta alcanzar el mismo; los dos microhábitats preferentemente utilizados por las metacercarias de las especies de Brachylaimidae están cons-

tituidos por el riñón y la cavidad pericárdica, en este orden;

- las metacercarias de las especies de Brachylaimidae son típicamente libres, no enquistadas, esto es, no sufren a nivel de caracol segundo hospedador intermediario ningún tipo de autoenquistamiento por material parasitario propio como consecuencia de la ausencia de glándulas cistógenas en las cercarias; los escasos casos conocidos de metacercarias enquistadas de Brachylaimidae son siempre debidos a procesos de encapsulación consecuencia de reacciones de defensa del caracol hospedador y, por tanto, con envolvimiento de la metacercaria por material de índole no parasitaria, sino del hospedador;

- las metacercarias de las especies de Brachylaimidae sufren, a diferencia de lo que sucede en miembros de otras familias de Digénidos, una evolución lenta (duración dependiente sobre todo de la temperatura, pero en general superior siempre a un mes o mes y medio), desde el estadío anterior de cercaria hasta alcanzar, a nivel de su microhábitat dentro del Molusco segundo hospedador intermediario, el estadío metacíclico infestante, tras lo cual siguen no obstante desarrollándose, con incremento notable de las dimensiones tanto del cuerpo como de todas sus estructuras y órganos, y durante periodos de tiempo que llegan a superar el año;

- aunque de hecho no sea estrictamente correcto, cabe hablar, en Brachyláimidos, de metacercaria a partir del momento en que las cercarias han terminado su migración y han alcanzado su microhábitat final dentro del caracol segundo hospedador intermediario; el momento de la evolución de la metacercaria en que alcanza el estadío metacíclico infestante, y en consecuencia el punto que permite distinguir entre metacercarias jóvenes inmaduras y metacercarias maduras infestantes, viene marcado por la individualización y conformación de las distintas estructuras sexuales (esencialmente ovario, testículos, bolsa del cirro y poro genital, todos ellos en general bien visibles; con menor frecuencia también por el conducto uterino y las glán-

dulas vitelógenas, ambos menos visibles), resultantes de la oportuna diferenciación del primordio genital original de la cercaria;

- la evolución global del estadío de metacercaria en los Brachylaimididae sigue siempre una misma pauta general, en la que cabe destacar como fenómenos esenciales el incremento progresivo de tamaño corporal, al que siguen paralelamente todas las estructuras y órganos, el notable incremento de la complejidad del aparato excretor, con un número de solenocitos muy superior al de la cercaria, la pérdida del rudimento caudal propio de la cercaria y consecuente aparición de un único poro excretor terminal, la prolongación de los dos ciegos intestinales hasta casi alcanzar el extremo posterior del cuerpo y, tal y como ya se ha dicho, la diferenciación, individualización y conformación de todas las distintas estructuras sexuales tanto del aparato genital femenino como del masculino;

- las metacercarias infestantes de las especies de la familia Brachylaimidae muestran siempre una morfo-anatomía común típica que los caracteriza, con un aspecto global que recuerda, perfectamente o en casi su totalidad, al estadío adulto de la misma especie, pero sin la presencia de huevos en el útero, como es lógico debido a la inactividad de los órganos sexuales a nivel de estadío larvario; distintivos propios y comunes a las metacercarias de todas las especies de la familia son, pues, esencialmente, la localización postacetabular de las tres gónadas, la posición ventral del poro genital en algún nivel de la zona gonádica o próximo a ella y la ubicación intertesticular del ovario; la extensión pregonadal del útero y la distribución bilateral de los dos campos vitelinos son también peculiares, pero no siempre visibles a nivel de metacercaria;

- cabe destacar la existencia de papilas sensoriales cuticulares a nivel de metacercaria, a diferencia de lo que parece suceder

en general en metacercarias enquistadas de otras familias de Digénidos, en las cuales incluso se pierden los sensores procedentes del estadío evolutivo anterior de cercaria; la quetotaxia metacercariana en los Brachyláimidos se caracteriza por su gran complejidad, incluyendo un incremento muy notable del número de sensores con respecto a la cercaria y cuya distribución se extiende por todas las partes, ventral, dorsal y laterales, del cuerpo, además de en ambas ventosas, sin que por el momento se pueda aventurar aún si dicha quetotaxia metacercariana ostenta las mismas características de especificidad que la quetotaxia cercariana y, por tanto, si en un futuro próximo su dilucidación puede llegar a ser de interés y utilidad sistemática;

- a nivel de Mamífero o Ave hospedador definitivo, la especificidad de las especies de Brachylaimidae es en general reducida, oscilando entre la oligoxenia de orden familiar de los Ityogoniminae y Panopistinae hasta la eurixenia de gran parte de los Brachylaiminae, todo ello entendemos como consecuencia de la superposición de la mayor (Ityogoniminae, Panopistinae) o menor (Brachylaiminae) antigüedad evolutiva de sus miembros con una especificidad de tipo ecológico o etológico;

- el microhábitat de parasitación de los estadíos adultos de las especies de Brachylaimidae dentro del Mamífero o Ave hospedador definitivo está constituido en general por una u otra parte del tracto digestivo (esófago, estómago, intestino en sus distintas fracciones, etc.), cuya luz parasitan, si bien en ciertos casos las especies encuentran su microhábitat definitivo en conductos de glándulas anejas al digestivo, como hígado o páncreas, o más raramente cavidades interconexionadas con el mismo, como lo son las fosas nasales o los senos frontales;

- es de destacar el tropismo acentuado de dichas fases adultas, por cuanto el lugar de asentamiento se encuentra siempre per-

fectamente delimitado; así, por ejemplo, una especie estomacal no cabe encontrarla viva (tras disección post mortem inmediata del hospedador) jamás en el intestino y viceversa, e incluso dentro del tracto intestinal distinguen perfectamente entre sus distintas partes, existiendo especies parásitas duodenales, otras cecales, etc., todo ello además al parecer de modo independiente de cual sea la especie de Mamífero o Ave que actúe de hospedador definitivo;

- la infestación del hospedador definitivo es siempre pasiva vía oral por ingestión del caracol segundo hospedador intermediario portador de las metacercarias infestantes, que habrán de seguir una migración u otra según sea el microhábitat final de los adultos de la especie de Brachyláimido en cuestión; sea cual sea dicha migración, siempre sigue el patrón común de ser simple y directa, sin atravesar mingún tejido y siguiendo únicamente trayectos a través de conductos o cavidades, fenómeno que se halla indudablemente relacionado con la naturaleza de sus microhábitats finales antes citados;

- cabe hablar de estadío adulto a partir del momento en que la metacercaria ha alcanzado el microhábitat final adecuado, pudiéndose distinguir entre adultos jóvenes ingrávidos o inmaduros y adultos maduros o grávidos por la ausencia o presencia de huevos en el útero;

- la evolución de los adultos de Brachylaimidae a nivel de microhábitat final dentro del hospedador definitivo no suele ser muy prolongada, siendo por lo menos aquellos parásitos de la luz del tracto digestivo evacuados, cuando no digeridos tras muerte o degeneración, en un tiempo relativamente corto que oscila entre escasos días en algunas especies (Pseudoleucochloridium) y unos pocos meses en otros casos (Brachylaima), y únicamente en casos esporádicos de parásitos de conductos de glándulas anejas (Scaphiostomum) cabe presuponer una mayor longevidad de los estadíos adultos;

- la evolución morfo-anatómica de los estadíos adultos de especies de la familia en cuestión sigue en general un patrón común, que se limita al crecimiento general de cuerpo, estructuras y órganos, inmediata puesta en funcionamiento de ambos aparatos genitales tras llegada al microhábitat final, fecundación cruzada o autofecundación según los casos o necesidades, y rápida aparición de huevos en el conducto uterino;

- precisamente el incremento progresivo del estado de gravidez de los individuos adultos es el único fenómeno que parece mostrar diferencias significativas a nivel de especies y géneros, según se trate de Brachyláimidos cuyas metacercarias llegan a presentar un conducto uterino con trayecto y extensión similares a los propios de los adultos de la misma especie (por ejemplo, Brachylaima sensu lato y Pseudoleucochloridium) o no (por ejemplo, Dollfusinus);

- por último, los estudios sobre variabilidad morfo-anatómica intraespecífica en adultos de especies de Brachylaimidae son hoy en día aún demasiado escasos como para extraer conclusiones generales; sin embargo, todo parece indicar que, a pesar de los numerosos factores que indudablemente inciden sobre la misma (edad y dimensiones de la metacercaria ingerida; especie de hospedador definitivo; edad de los adultos; etc.), existen algunos elementos, medidas, valores o relaciones determinadas, que, sin escaparse de la variabilidad, la muestran muy reducida, pudiendo ser interpretados como constantes distintivas entre adultos de especies de diferenciación conflictiva; entre estos elementos cabe destacar algunos caracteres anatómicos, como la extensión anterior del útero y los límites anterior y posterior de las glándulas vitelógenas, y otros caracteres de índole morfométrica como las relaciones entre ventosas (VO/VV), longitud corporal y anchura máxima (Long. corp./Anch. máx.), distancia entre ventosas respecto de la longitud corporal (VO-VV/Long. corp.), y distancia entre acetábulo y testículo anterior con respecto de la longitud corporal (VV-TI/Long. corp.).

BIBLIOGRAFIA

BIBLIOGRAFIA

1.- ADAM (W.), 1960.- Mollusques terrestres et dulcicoles. En: Faune de Belgique. Mollusques, T. I: 402 p. 4 pl.

2.- AGUILAR-AMAT (J.B.), 1924.- Dades per un cataleg dels mamífers de Catalunya. Trab. Mus. Cienc. Nat. Barcelona, 7 (4): 1-52.

3.- AGUILAR-AMAT (J.B.), 1933.- Observacions malacologiques. 19. Contribució al coneixement de la malacofauna menorquina. But. Inst. Cat. Hist. Nat. Barcelona, 33: 334-338.

4.- ALCOVER (J.A.), 1977.- The Long-tailed Field Mouse or Wood Mouse Apodemus sylvaticus (Linné, 1758) from the island of Ibiza, Pityusics. Säugetierkdl. Mitt., 25: 204-213.

5.- ALCOVER (J.A.), 1979.- Els Mamifers de les Balears. Edit. Moll. Palma de Mallorca. 192 p.

6.- ALICATA (J.E.), 1938 a.- The land snail, an intermediate host of the cecal fluke of poultry. Science, 88: 129.

7.- ALICATA (J.E.), 1938 b.- Life history of the cecal fluke, Postharmostomum gallinum. J. Parasit., 24 (Suppl.): 29.

8.- ALICATA (J.E.), 1940.- The life cycle of Postharmostomum gallinum, the cecal fluke of poultry. J. Parasit., 26 (2): 135-143.

9.- ALUNDA (J.M.), 1982.- Estudios ecológicos y relaciones Dicrocoelium dendriticum (Rudolphi, 1819) Looss, 1899 (Trematoda, Dicrocoeliidae)/moluscos primeros hospedadores intermediarios en la provincia de León. Tesis Doct., Fac. Biología, Univ. León. 176 p.

10.- ALLISON (L.), 1943.- Leucochloridiomorpha constantinae (Mueller)(Brachylaemidae) its life cycle and taxonomic relationships among Digenetic Trematodes. Trans. Amer. Micr. Soc., 62 (2): 127-168.

11.- AYARZAGÜEÑA (J.), GARZON (J.), CASTROVIEJO (J.), IBAÑEZ (C.) & PALACIOS (F.), 1975.- Nuevos datos sobre la distribución de algunos Micromamíferos ibéricos (Microtus arvalis, M. cabrerae, M. agrestis y Sorex minutus). Doñana Acta Vertebrata, Sevilla, 2: 279-284.

12.- BAER (J.G.), 1932.- Contribution à la faune helminthologique de Suisse. Rev. Suisse Zool., 39 (1): 1-56.

13.- BAER (J.G.), 1971.- El parasitismo animal. Edic. Guadarrama, S.A., Madrid. 256 p.

14.- BAER (J.G.) & JOYEUX (Ch.), 1961.- Classe des Trématodes (Trematoda Rudolphi). En: Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Grassé P.P., edit. Masson et Cie Edit., Paris, 4 (1): 561-692.

15.- BAKKE (T.A.), 1981.- Systematics and Biology of Leucochloridiidae Poche (Platyhelminths; Digenea). Dissertation, Det Mattematisk-Natursvitenskapelige Fakultet, Universiteti Oslo. 188 p.

16.- BALOZET (L.), 1936 a.- Sur un Brachylaemus de l'intestin du porc. Bull. Acad. Veter. Fr., 9: 93.

17.- BALOZET (L.), 1936 b.- Cercaires et métacercaires d'un Brachylaemus. Bull. Soc. Path. Exot., 29: 504-508.

18.- BALOZET (L.), 1937 a.- Brachylaemus suis Mihi 1936, trématode de l'intestin du porc. Rôle pathogène et cycle évolutif. Arch. Inst. Pasteur Tunis, 26: 36-67.

19.- BALOZET (L.), 1937 b.- Cycle évolutif de Brachylaemus suis L. B. 1936. C. R. Séanc. Acad. Sc., Paris, 204: 622-624.

20.- BARUS (V.) & TENORA (F.), 1957.- (Zur Kenntniss der Helminthofauna der Siebenschläfer (Myoxidae) in Südslovakei). Cesk. Parasit., 4: 53-56.

21.- BAYLIS (H.A.), 1927.- Notes on three little-known Trematodes. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 9, 19: 426-433.

22.- BAYLIS (H.A.), 1938.- Helminths and evolution. En: Evolution. Essays on Aspects of Evolutionary Biology. De Beer G.R. edit., 10: 153-189.

23.- BAYSSADE-DUFOUR (Ch.), 1978.- L'appareil sensoriel des cercaires et la systématique des Trématodes Digénétiques. Thèse Doct. d'Etat, Muséum National d'Histoire Naturelle et Université Pierre et Marie Curie, Paris. 110 p.

24.- BAYSSADE-DUFOUR (Ch.), 1979.- L'appareil sensoriel des cercaires et la systématique des Trématodes Digénétiques. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.,

sér. A, Zool. 113: 1-81.

25.- BAYSSADE-DUFOUR (Ch.) & BOURGAT (R.), 1975.- Chétotaxie de la cercaire et la métacercaire de Mesocoelium monodi. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 3ème sér., 313, Zool. 220: 853-860.

26.- BAYSSADE-DUFOUR (Ch.) & MAILLARD (C.L.), 1975.- Chétotaxie de Labratrema lamirandi (Carrère, 1937) Maillard, 1975, Bucaphaloidea. Observations sur Cercaria plumosa Sinitsin, 1911, Fellodistomatoidea. Comparaison avec Cercaria sp. Bayssade-Dufour, 1974, Brachylaimoidea. Discussion sur le sous-ordre des Brachylaimata La Rue, 1957 (Trematoda). Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 3ème sér., 283, Zool. 193: 39-68.

27.- BIOCCA (E.) & FERRETTI (G.), 1958.- Un nuovo Trematode: Dollfusinus frontalis gen. nov. et sp. nov., parassita dei seni naso frontali di Erinaceus europeus. Rendic. Accad. Naz. Lincei, 24 (2): 171-175.

28.- BOFILL I POCH (A.) & AGUILAR-AMAT (J.B.), 1924.- Malacologia de les Illes Pitiuses. Trab. Mus. Cienc. Nat. Barcelona, 10 (3): 3-71.

29.- BRAUN (M.), 1901.- Die Arten der Gattung Clinostomum Leidy. Zool. Jahrb. Abt. Syst., 14: 1-48.

30.- BRISTOL (J.R.) & CANARIS (A.G.), 1973.- Physiology, ecology and life-cycle of Brachylaima microti (Trematoda). American Philosophical Society Year Book 1973: 296-297.

31.- BRISTOL (J.R.) & CANARIS (A.G.), 1977.- The effects of Age, Exogenous Glucose, and Cyanide on the in vitro Oxygen Consumption of adult Brachylaima microti. J. Parasit., 63 (5): 940-941.

32.- BRITTON (J.) & THALER (L.), 1978.- Evidence for the presence of two sympatric species of mice (Genus Mus L.) in Southern France based on biochemical genetics. Bioch. Genetics, 16 (3-4): 213-225.

33.- BRITTON (J.), PASTEUR (N.) & THALER (L.), 1976.- Les souris du midi de la France: caracterisation génétique de deux groupes de populations sympatriques. C.R. Acad. Sc. Paris, 283: 515-518.

34.- CABLE (R.M.), 1974.- Phylogeny and Taxonomy of Trematodes with special reference to marine species. En: Symbiosis and the Sea. Vernberg W.B.

edit., University of South Carolina Press, Columbia, pp. 173-193.

35.- CABRERA (A.), 1904.- Las especies españolas del género Eliomys. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat., 4: 180-188.

36.- CABRERA (A.), 1907.- Micromamíferos nuevos españoles. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat., 7: 223-228.

37.- CABRERA (A.), 1914.- Fauna Ibérica: Mamíferos. Madrid.

38.- CAMERON (T.W.M.), 1964.- Host specificity and the evolution of helminthic parasites. Adv. Parasit., Dawes B. edit., 2: 1-34.

39.- CANARIS (A.G.), 1963 a.- Brachylaima sp. Dujardin, 1843 (Brachylaimidae: Trematoda) in land molluscs from Kenya, East Africa. J. Parasit., 49 (5, Sect. 2): 26.

40.- CANARIS (A.G.), 1963 b.- Postharmostomum sp. Witenberg, 1923 (Brachylaimidae: Trematoda) in land snails from Uganda, East Africa. J. Parasit., (5, Sect. 2): 26.

41.- CLARAMUNT (T.), GOSALBEZ (J.) & SANS-COMA (V.), 1975.- Notes sobre la biogeografia dels micromamifers a Catalunya. But. Inst. Cat. Hist. Nat., 39 (Zool. 1): 27-40.

42.- COLOM (G.), 1964.- El medio y la vida en las Baleares. Palma de Mallorca.

43.- COMBES (C.), 1968.- Biologie, écologie des cycles et biogéographie des Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'Est des Pyrénées. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., nouv. sér., sér. A, Zool. 51 (fasc. unique): 1-195.

44.- COMBES (C.), 1982.- La spécificité des Schistosomes. En: Deuxième Symposium sur la Spécificité Parasitaire des Parasites des Vertébrés (Paris, 13-17 Avril 1981). Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., nouv sér., sér. A, Zool. 123: 235-243.

45.- COMBES (C.) & THERON (A.), 1977.- Rythmes d'emergence des cercaires des Trématodes et leur interêt dans l'infestation de l'homme et des animaux. Excerta Parasitológica en Memoria del Dr. Eduardo Caballero y Caballero (Instituto de Biología, Publicaciones Especiales, 4): 141-150.

46.- COMBES (C.), BAYSSADE-DUFOUR (Ch.) & CASSONE (J.), 1976.- Sur l'impregnation et le montage de cercaires pour l'étude chétotaxique. Ann. Parasitol. hum. comp., 51 (3): 399-400.

47.- COMPTE SART (A.), 1966.- Resultados de una expedición zoológica a las Islas Pitiusas. I. Vertebrados. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.), 64: 15-46.

48.- CRAGG (J.B.), FOSTER (R.) & VINCENT (M.), 1957.- Larval trematodes (Brachylaemidae) from the slugs Milax sowerbii (Férussac), Agriolimax reticulatus (Müller) and Arion lusitanicus Mabille. Parasitology, 47: 396-404.

49.- DEIANA (S.) & ARRU (E.), 1963.- Il ciclo biologico di Postharmostomum commutatum (Dies., 1858) riconstruito sperimentalmente in Sardegna. Riv. Parassit., 24 (3): 163-167.

50.- DICKERSON (L.M.), 1930.- A new variety of Harmostomum opisthotrias from the North American opossum Didelphis virginiana, with a discussion of its possible bearing on the origin of its host. Parasitology, 22: 37-46.

51.- DIESING (K.M.), 1858.- Berichtungen und Zusätze zur Revision der Cercarien. Sitzungsb. K. Akad. Wissensch. Wien. Math. Naturw. Cl., 31: 239-290.

52.- DOHRN (H.) & HEYNEMANN (F.D.), 1872.- Zur Kenntnis der Molluskenfauna der Balearen. Malak. Zbl., 9: 99-111.

53.- DOLLFUS (R.Ph.), 1938.- Metacercariae de Brachylaemus chez Helicella obvia (Ziegler) Hartmann, en Bulgarie. Ann. Parasitol. hum. comp., 16 (1): 28-32.

54.- DOLLFUS (R.Ph.), 1946.- A propos de l'infestation expérimentale du lapin domestique par Brachylaemus: une question de priorité. Ann. Parasitol. hum. comp., 21 (3-4): 203-204.

55.- DOLLFUS (R.Ph.), 1968.- Les Trématodes de l'Histoire Naturelle des Helminthes de Félix Dujardin (1845). Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., nouv. sér., sér. A, Zool. 54 (3): 119-196 + XLVIII pl.

56.- DOLLFUS (R.Ph.) et al., 1961.- Contribution à la faune parasitaire de la

région de Richelieu. Ann. Parasitol. hum. comp., 36 (3): 171-355.

57.- DOLLFUS (R.Ph.), CALLOT (J.) & DESPORTES (C.), 1935.- Infestation expérimentale de Strigiformes par un Brachylaemus. Ann. Parasitol. hum. comp., 13: 12-20.

58.- DUJARDIN (F.), 1843.- Mémoire sur les helminthes des musaraignes, et en particulier sur les trichostomes, les distomes, et les taenias, sur leurs métamorphoses et leurs transmigrations. Ann. Sci. Nat. Zool., 20: 329-349.

59.- DUJARDIN (F.), 1845.- Histoire naturelle des helminthes on vers intestinaux. Libr. Encycl. de Roset, Paris. 645 p.

60.- ELWELL (A.S.) & ULMER (M.J.), 1968.- Effects of Postharmostomum helicis sporocyst infections on Anguispira alternata. Trans. Amer. Micr. Soc., 67 (1): 125.

61.- ELLERMANN (J.R.) & MORRISON (T.C.J.), 1966.- Checklist of Paleartic and Indian Mammals from 1768 to 1946. Second Edition. British Museum (Natural History), London. 810 p.

62.- ERASMUS (D.A.), 1972.- The Biology of Trematodes. Edward Arnold (Publ.), London. 312 p.

63.- ERHARDOVA (B.), 1958.- (Parasitische Würmer der Nagetiere in der Tschechoslowakei). Cesk. Parasit., 5 (1): 27-103.

64.- ESPAÑOL (F.), 1954.- Los Tenebriónidos (Col.) de Baleares. Trab. Mus. Cienc. Nat. Barcelona, 1 (5): 1-96.

65.- EUZET (L.) & COMBES (C.), 1980.- Les problemes de l'espèce chez les animaux parasites. En: Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. T. III. Dir. Ch. Bocquet, J. Génermont & M. Lamotte. Mém. Soc. Zool. France, 40: 239-285.

66.- FARIA DUARTE (M.J. de), 1980.- O ciclo evolutivo de Postharmostomum gallinum Witenberg, 1923, no Estado do Rio de Janeiro, Brasil (Trematoda, Brachylaemidae). Rev. Brasil. Biol., 40 (4): 793-809.

67.- FELIU (C.), 1980.- Contribución al conocimiento de la Helmintofauna de

Micromamíferos ibéricos. Helmintos de Gliridae y Muridae (Rodentia). Tesis Doct., Fac. Farmacia, Univ. Barcelona. 556 p.

68.- FELTEN (H.), 1952.- Untersuchungen zur Oekologie und Morphologie der Waldmaus (Apodemus sylvaticus L.) und der Gelbhalsmaus (Apodemus flavicollis Melchior) im Rhein-Mein-Gebiet. Bonn. Zool. Beitr., 3 (3/4): 187-206.

69.- FONS (R.), 1972.- La musaraigne musette Crocidura russula Hermann, 1780. Science et Nature, 112: 23-28.

70.- FORCART (L.), 1976.- Die Cochlicellinae und Helicellinae von Palestina und Sinai. Arch. Moll., 106 (4/6): 123-188.

71.- FOSTER (R.), 1958 a.- The effects of trematode metacercariae (Brachylaemidae) on the slugs Milax sowerbii Férussac and Agriolimax reticulatus Müller. Parasitology, 48 (3/4): 261-268.

72.- FOSTER (R.), 1958 b.- Infestation of the slugs Milax sowerbii Férussac and Agriolimax reticulatus Müller by trematode metacercariae (Brachylaemidae). Parasitology, 48 (3/4): 303-311.

73.- FUKUI (T.) & OGATA (T.), 1938.- Trematode parasites of Jehol. Rep. I Scient. Exped. to Manchoukuo, sect. V, div. 1, pt. 1, art. 1.

74.- GABRION (C.), 1974.- Etude systématique et écologique des Trématodes Digénétiques parasites de deux espèces de Corvidés dans le Sud de la France. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 3ème Sér, 235, Zool. 158: 859-884.

75.- GALLEGO (J.) & PORTUS (M.), 1976.- Puces de l'illa de Formentera. Comunicación presentada en la Sesión Conjunta S.C.B./I.C.H.N./S.H.N.B. sobre "Insularidad" (Mallorca/Cabrera, 19-21 Marzo 1976).

76.- GASULL (L.), 1963.- Algunos moluscos terrestres y de agua dulce de Baleares. Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares, 9 (1-4): 3-80.

77.- GASULL (L.), 1964.- Las Helicella (Xeroplexa) de Baleares. Gasteropoda Pulmonata. Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares, 10 (1-4): 3-88.

78.- GASULL (L.), 1965.- Algunos moluscos terrestres y de agua dulce de Balea-

res. Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares, 11 (1-4): 7-161.

79.- GASULL (L.), 1969.- Adiciones y rectificaciones a la fauna malacológica terrestre y de agua dulce de las Baleares. Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares, 15: 59-73.

80.- GASULL (L.) & VAN REGTEREN ALTENA (C.O.), 1969.- Pulmonados desnudos de las Baleares (Mollusca, Gasteropoda). Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares, 15: 121-134.

81.- GATHA (S.K.), 1965.- Some observations on the life-cycle of a Brachylaemus sp. Med. J. Malaya, 20 (2): 174-175.

82.- GAUSSEN (H.), 1926.- Végetation de la moitié orientale des Pyrénées. Sol, clima, végetation. Imprimerie J. Bonnet. Toulouse.

83.- GENOV (T.) & DIMITROVA (E.), 1966.- (On the helminthofauna of Insectivorous Mammals in Bulgaria). Bull. Cent. Helminth. Lab., 11: 125-159.

84.- GIBSON (D.I.), 1981.- Evolution of Digeneans. Parasitology, 82: 161-163.

85.- GINETSINKAYA (T.A.), 1968.- Trematodes and their life cycles, biology and evolution. Akademia Nauk SSSR, Leningrad.

86.- GINETSINKAYA (T.A.), 1971.- Wege der Entstehung des Lebenszyklus der Trematoden. En: Perspektiven der Cercarienforschung. Parasitol. Schriftenreihe, 21: 11-16.

87.- GITTENBERGER (E.), BACKHUYS (W.) & RIPKEN (Th.E.J.), 1970.- De Landslakken von Nederland. Koninklijke Nederlandse Natuur Historische Vereniging. Amsterdam.

88.- GIUSTI (F.), 1970.- L'Isola di Pianosa e lo Scoglio La Scola (Arcipelago Toscano). Notulae Malacologicae, 12: 59-148.

89.- GOMEZ (I.) & SANS-COMA (V.), 1976.- Edad relativa de Crocidura russula en egagrópilas de Tyto alba en el Nordeste ibérico. Misc. Zool., 3: 209-212.

90.- GOSALBEZ (J.), 1976.- Sorex minutus en las montañas de Prades (Cataluña, España). Misc. Zool., 3: 213-216.

91.- GOSALBEZ (J.) & CLARAMUNT (T.), 1974.- Sobre los roedores del Pirineo

catalán. VII Congreso Internacional de Estudios Pirenaicos (Seo de Urgel, 16-21 Sept. 1974), Actas (Pirineos, 1982), 3 (2): 59-77.

92.- GOSALBEZ (J.), LOPEZ-FUSTER (M.J.), BOADA (M.) & SANS-COMA (V.), 1981.- Sobre la presencia de Sorex araneus (Mammalia, Insectivora) en el Montseny (Cataluña). P. Dept. Zool. Barcelona, 7: 89-91.

93.- GOSALBEZ (J.), LOPEZ-FUSTER (M.J.), FONS (R.) & SANS-COMA (V.), 1980 (1982).- Sobre la musaraña enana, Sorex minutus Linnaeus, 1766 (Insectivora, Soricinae) en el Nordeste de la Península Ibérica. Misc. Zool., 6: 109-134.

94.- GRABULOSA SANTOS (I.) & FELIX FRANQUESA (J.), 1981.- Noves dades de distribució de Sorex minutus (Insectivora) i Clethrionomys glareolus (Rodentia) al Nord-Est de Catalunya. But. Inst. Cat. Hist. Nat., 47 (zool. 4): 179-181.

95.- GRACENEA (M.), 1980.- Cronobiología de la emisión de cercarias terrestres de la familia Brachylaemidae (Trematoda: Digenea). Tesina, Fac. Farmacia, Univ. Barcelona. 580 p.

96.- GRACENEA (M.), MONTOLIU (I.) & MAS-COMA (S.), 1981.- Cronobiología de la emisión de cercarias de Brachylaima nitellae (Dujardin in Dollfus,1968) (Trematoda: Brachylaimidae). II Mediterranean Conference of Parasitology (Granada, 29 Sept.-2 Oct. 1981), Sec. Biología: 54.

97.- GROSCHAFT (J.), VALLE (M.T. del) & LORENZO HERNANDEZ (N.), 1969.- Postharmostomum gallinum Witenberg, 1923 (Trematoda: Brachylaemidae) un Trematodo de las gallinas cubanas, con notas sobre el ciclo evolutivo. Torreia, n. ser., 12: 3-12.

98.- HAAS (F.), 1929.- Fauna malacológica terrestre y de agua dulce de Cataluña. Trab. Mus. Cienc. Nat. Barcelona, 13: 1-491.

99.- HAND (C.) & VOGUE (M.), 1952.- Agriolimax columbianus, an intermediate host for Brachylaemus virginiana (Dickerson) in California. J. Parasit., 38 (1): 57-58.

100.- HEYNEMANN (D.), 1960.- On the origin of complex life cycles in Digenetic Trematodes. Libro Homenaje al Dr. Eduardo Caballero y Caballero. Jubileo 1930-1960, Mexico, pp. 133-152.

101.- HOFFMANN (K.), 1899.- Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung von Distomum leptosomum Olsson. Zool. Jahrb. Abt. Syst., 12: 174-204.

102.- IGLESIAS (J.), 1978.- Les Montanyes de Prades. En: Gran Enciclopedia Catalana, Tomo 12.

103.- JAECKEL (S.), 1952.- Die Mollusken der Spanischen Mittelmeer-Inseln. Mitt. Zool. Mus. Berlin, 28: 55-143.

104.- JAECKEL (S.), 1954.- Nachtrag zu "Die Mollusken der Spanischen Mittelmeer-Inseln". Mitt. Zool. Mus. Berlin, 30:

105.- JAECKEL (S.) & PLATE (H.-P.), 1964.- Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna der Insel Mallorca. Malakol. Abt. Staatl. Mus. Tierkd. Dresden, 1 (4): 53-87.

106.- JAMES (B.L.) & BOWERS (E.A.), 1967.- Reproduction in the daughter sporocyst of Cercaria bucephalopsis haimeana (Lacage-Duthiers, 1854)(Bucephalidae) and Cercaria dichotona (Lebour, 1911)(non Müller)(Gymnophallidae). Parasitology, 57: 607-625.

107.- JENSEN (D.N.), 1972.- The life history of Scaphiostomum pancreaticum Mc Intosh, 1934 (Trematoda: Brachylaemidae). Can. J. Zool., 50: 201-204.

108.- JOURDANE (J.), 1970.- Rôle et importance dans les Pyrénées des Gasteropodes terrestres dans les cycles biologiques de quelques Plathelminthes parasites. Thèse, Fac. Sciences, Univ. Montpellier. 79 p.

109.- JOURDANE (J.), 1971.- Helminthes parasites des micromammifères des Pyrénées-Orientales. II. Les Plathelminthes de Soricinae. Ann. Parasitol. hum. comp., 46 (5): 553-573.

110.- JOURDANE (J.), 1976.- Recherches sur le cycle biologique de Pseudoleucochloridium soricis (Soltys, 1952) dans les Pyrénées. Ann. Parasitol. hum. comp., 51 (4): 421-432.

111.- JOURDANE (J.), 1977.- Ecologie du développement et de la transmission des Plathelminthes parasites de Soricidae pyrénéens. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., nouv. sér., sér. A, Zool. 103: 1-171 + 20 pl.

112.- JOYEUX (Ch.) & FOLEY (H.), 1930.- Les helminthes de Meriones shawi shawi Rozet dans le Nord d'Algérie. Bull. Soc. Zool. France, 55: 353-374.

113.- JOYEUX (Ch.), BAER (J.G.) & TIMON-DAVID (J.), 1932 a.- Le développement du Trématode Brachylaemus (Brachylaemus) nicolli (Witenberg). C.R. Séanc. Soc. Biol., 109: 464-466.

114.- JOYEUX (Ch.), BAER (J.G.) & TIMON-DAVID (J.), 1932 b.- Recherches sur le cycle évolutif des Trématodes appartenant au genre Brachylaemus Dujardin (syn. Harmostomum Braun). C.R. Acad. Sc. Paris, 195 (21): 972-973.

115.- JOYEUX (Ch.), BAER (J.G.) & TIMON-DAVID (J.), 1934.- Recherches sur les Trématodes du genre Brachylaemus Dujardin (syn. Harmostomum Braun). Bull. Biol. France et Belgique, 68 (4): 385-418 + 14 pl.

116.- KAHMANN (H.), 1970.- Der Gartenschläfer Eliomys quercinus ophiusae Thomas, 1925 von der Pityuseninsel Formentera (Morphometrie). Veröff. Zool. Staatssamml. München, 14: 75-90.

117.- KAHMANN (H.) & ALCOVER (J.A.), 1974.- Sobre la bionomía del lirón careto (Eliomys quercinus L.) en Mallorca (Baleares). Nota preliminar. Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares, 19: 57-74.

118.- KAHMANN (H.) & LAU (G.), 1972.- Der Gartenschläfer Eliomys quercinus ophiusae Thomas, 1925 von der Pityuseninsel Formentera (Lebensführung). Veröff. Zool. Staatssamml. München, 16: 29-49.

119.- KAHMANN (H.) & STAUDENMAYER (T.), 1968.- Zahnwachstum, Zahnwechsel und Zahnabnutzung bei dem Gartenschläfer Eliomys quercinus Linnaeus,1766. Z. Säugetierkd., 33 (6): 358-364.

120.- KAHMANN (H.) & THOMS (G.), 1974.- Bestandszunahme des Gartenschläfers, Eliomys quercinus ophiusae Thomas, 1925 auf Formentera. Säugetierkdl. Mitt., 22 (4): 351-353.

121.- KAHMANN (H.) & THOMS (G.), 1977.- Ueber Wachstum und Altern des europäischen Gartenschläfers, Eliomys quercinus (Linné, 1766). Säugetierkdl. Mitt., 25 (2): 81-108.

122.- KAHMANN (H.) & VESMANIS (I.), 1978.- Zur Kenntnis des Wanderigels (Erinaceus algirus Lereboullet, 1842) auf der Insel Formentera (Pityusen) und im nordafrikanischen Verbreitungsgebiet. Spixiana, 1: 105-135.

123.- KOCK (D.), 1974.- Zur Säugetierfauna der Insel Chios, Agäis (Mammalia). Senckenberg. Biol., 55: 381-392.

124.- KRUIDENIER (F.J.) & GALLICCHIO (V.), 1959.- The ortography of the Brachylaimidae (Joyeux et Foley, 1930); Brachylaime microti sp. nov.; B. rauschi Mc Intosh, 1950; and an addendum to Dollfus' (1935) list of Brachylaime (Trematoda: Digenea). Trans. Amer. Micr. Soc., 78: 428-441.

125.- KRULL (W.H.), 1933 a.- The white footed mouse Peromyscus leucops noveboracensis, a new host for Entosiphonus thompsoni Sinitsin, 1931 (Brachylaemidae). J. Parasit., 20 (2): 98.

126.- KRULL (W.H.), 1933 b.- The opossum, Didelphis virginiana Kerr, a new host for Brachylaemus spinosulum (Hoffmann, 1899). J. Parasit., 20 (2): 98-99.

127.- KRULL (W.H.), 1933 c.- Studies on the life history of Brachylaemus sp., possibly B. spinosulum (Hoffmann, 1899). J. Parasit., 20 (2): 109-110.

128.- KRULL (W.H.), 1934 a.- New experimental hosts for Brachylaemus virginiana. Wash. Acad. Sci. Jour., 24: 483-485.

129.- KRULL (W.H.), 1934 b.- Notes on the life history of Panopistus pricei Sinitsin, 1931. Proc. Helm. Soc. Wash., 1: 5.

130.- KRULL (W.H.), 1935 a.- Some observations on the life history of Brachylaemus virginiana (Dickerson) Krull, N. 1934. Trans. Amer. Micr. Soc., 54 (2): 118-134.

131.- KRULL (W.H.), 1935 b.- Glaphyrostomum mcintoshi, n. sp. (Trematoda: Brachylaemidae), with notes on its life history. Proc. Helm. Soc. Wash., 2 (2): 77.

132.- KRULL (W.H.), 1935 c.- Studies on the life history of Panopistus pricei Sinitsin, 1931 (Trematoda). Parasitology, 27 (1): 93-100.

133.- KRULL (W.H.), 1936.- New terrestrial and aquatic intermediate hosts for Brachylaemus virginiana (Dickerson) Krull (Trematoda: Brachylaemidae). Proc. Helm. Soc. Wash., 3 (2): 56-58.

134.- LA RUE (G.R.), 1957.- The classification of Digenetic Trematoda: a review and a new system. Exp. Parasit., 6 (3): 306-344.

135.- LEIDY (J.), 1847.- Distoma helicis. Proc. Acad. Nat. Sc. Philad., 3 (8): 220-221.

136.- LEWIS (J.W.), 1968.- Studies on the helminth parasites of voles and shrews from Wales. J. Zool., 154: 287-312.

137.- LEWIS (J.W.), 1969.- Studies on the life history of Brachylaimus oesophagei Shaldybin, 1953 (Digenea: Brachylaimidae). J. Helminth., 43 (1/2): 79-98.

138.- LOOSS (A.), 1899.- Weitere Beiträge zur Kenntnis der Trematodenfauna Aegyptens, zugleich Versuch einer natürlichen Gliederung des Genus Distomum Retzius. Zool. Jahrb. Abt. Syst., 12: 521-784.

139.- LOOSS (A.), 1907.- Ueber zum Teilneue Distomen der europäischen Fauna. Centrbl. Bakt., 43 (5): 604-613.

140.- LOPEZ-FUSTER (M.J.), 1978.- Sobre Mus musculus Linnaeus, 1758 en el Nordeste Ibérico. Tesina, Fac. Biología, Univ. Barcelona. 189 p.

141.- LOPEZ-FUSTER (M.J.), 1983.- Sobre los géneros Sorex Linnaeus, 1758, Suncus Ehrenberg, 1833 y Crocidura Wagler, 1832 (Insectivora, Soricidae) en el Nordeste de la Península Ibérica. Tesis Doct., Fac. Biología, Univ. Barcelona. 338 p.

142.- LÜHE (J.T.), 1899.- Zur Kenntnis einiger Distomen. Zool Anz., 22: 524-539.

143.- LYNEBORG (L.), 1972.- Mamiferi selvatici europaei. Editice S.A.I.E., Copenhague. 283 p.

144.- LLEWELLYN (J.), 1965.- The evolution of parasitic Platyhelminths. En: Evolution of Parasites. III Symposium of the British Society for Parasitology. Taylor A.E.R. edit. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 47-78.

145.- MACCHIONI (G.), 1968.- Segnalazione di nuovi molluschi ospiti intermidi di Brachylaima fuscata (Rudolphi, 1819). Riproduzione sperimentale dell'infestione nel colombo e nella tortora. Atti Soc. Ital. Sci. Vet., 22: 746-749.

146.- MACKIEWICZ (J.S.), 1982.- Parasitic Platyhelminth evolution and systematics: perspectives and advances since ICOPA IV, 1978. En: Parasites-Their Worls and Ours. Mettrick D.F. & Desser S.S., edit. Elsevier Biomedical Press, Amsterdam-New York-Oxford, pp. 179-188.

147.- MAILLARD (C.), 1982.- Spécificité des Trématodes de Poissons. En: Deuxième Symposium sur la Spécificité Parasitaire des Parasites des Vertébrés (Paris, 13-17 Avril 1981). Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., nouv. sér, sér A, Zool. 123: 313-317.

148.- MALEC (F.) & STORCH (G.), 1972.- Der Wanderigel Erinaceus algirus Duvernoy et Lereboullet, 1842, von Malta und seine Beziehungen zum nordafrikanischen Herkunftsgebiet. Säugetierkdl. Mitt., 20: 146-151.

149.- MANTER (H.W.), 1957.- Host specificity and other host relationships among the Digenetic Trematodes of Marine Fishes. En: Premier Symposium sur la Spécifité Parasitaire des Parasites de Vertébrés. Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel. Imprimerie Paul Attinger S.A., Neuchâtel, pp. 185-198.

150.- MARGALEF (R.), 1974.- Ecología. Ed. Omega, Barcelona. 951 p.

151.- MAS-COMA (S.), 1976.- Contribución al conocimiento de la Helmintofauna de Micromamíferos de España. Tesis Doct., Fac. Farmacia, Univ. Barcelona, Tomos I y II. 527 p.

152.- MAS-COMA (S.), 1977 a.- Gongylonema pithyusensis n. sp. (Nematoda: Spiruridae), parasite oesophagien du Lérot Eliomys quercinus ophiusae Thomas, 1925 (Rodentia: Gliridae) à Formentera (Baleares). Ann. Parasitol. hum. comp., 52 (1): 13-18.

153.- MAS-COMA (S.), 1977 b.- Contribución al conocimiento de la helmintofauna de Micromamíferos Ibéricos. II. Parásitos de Neomys fodiens Pennant, 1771 (Insectivora: Soricidae). Rev. Ibér. Parasit., 37 (3-4): 227-242.

154.- MAS-COMA (S.), 1978 a.- Small mammals and their helminths in insular ecosystems. II Cong. Ther. Int. (Brno). Abstracts edited by R. Obrtel, C. Folch & J. Pellontová, p. 118.

155.- MAS-COMA (S.), 1978 b.- Interès, avantatges i inconvenients dels ecosistemes aïllats en estudis parasitologics. Comunicación presentada en la Sesión Conjunta S.C.B./I.C.H.N./S.H.N.B. sobre "Insularidad" (Mallorca/Cabrera, 19-21 Marzo 1976). But. Inst. cat. Hist. Nat., 42 (Zool. 2): 13-17.

156.- MAS-COMA (S.), 1978 c.- Helmintos de Micromamíferos de Formentera (Islas Pitiusas). Nota preliminar. Rev. Ibér. Parasit., 38 (1-2): 139-154.

157.- MAS-COMA (S.), 1978 d.- La Parasitología, auxiliar de la Paleontología y de la Mamalogía en la dilucidación de las vías de poblamiento insular. Circ. Farm., 36 (258): 29-34.

158.- MAS-COMA (S.), 1978 e.- Singularity of the helminths parasitizing the garden dormouse, Eliomys quercinus L. (Rodentia: Gliridae). IV Int. Cong. Parasit. (Warszawa). Section A (Biology, Genetics and Evolution of Parasitic Organisms), 3: 49.

159.- MAS-COMA (S.), 1979.- Parasitofauna insular. La problemática de los parásitos en ecosistemas insulares. Rev. Real Acad. Farm., 21: 3-28.

160.- MAS-COMA (S.) & FELIU (C.), 1977.- Helmintofauna de Micromamíferos de las Islas Medas (Cataluña, España). Vie et Milieu, 27 (2, sér. C): 231-241.

161.- MAS-COMA (S.) & GALLEGO (J.), 1975 a.- Algunas consideraciones sistemáticas sobre las familias Brachylaemidae Joyeux y Foley, 1930 y Leucochloridiomorphidae Travassos y Kohn, 1966 (Trematoda: Brachylaemoidea). Rev. Ibér. Parasit., 35 (3-4): 339-354.

162.- MAS-COMA (S.) & GALLEGO (J.), 1975 b.- Ueber den Trematodenbefall des Gartenschläfers Eliomys quercinus ophiusae Thomas, 1925, von der Pityuseninsel Formentera (Spanien). Säugetierkdl. Mitt., 23 (4): 251-258.

163.- MAS-COMA (S.) & GALLEGO (J.), 1975 c.- Contribución al conocimiento de

la Helmintofauna de Micromamíferos Ibéricos. I. Parásitos de Sorex spp. (Insectivora: Soricidae). Rev. Ibér. Parasit., 35 (3-4): 261-281.

164.- MAS-COMA (S.) & GALLEGO (J.), 1977 a.- Pseudophysaloptera kahmanni n. sp. (Nematoda: Physalopteridae), parasite de l'estomac du lérot Eliomys quercinus ophiusae Thomas, 1925 (Rodentia: Gliridae) à Formentera (Baléares). Ann. Parasitol. hum. comp., 52 (1): 19-24.

165.- MAS-COMA (S.) & GALLEGO (J.), 1977 b.- Conocimientos actuales sobre la helmintofauna de Micromamíferos (Insectivora; Rodentia) en España. Indice-Catálogo de Zooparásitos Ibéricos. III. Cestodos. IV. Nematodos y Anejos. Cordero del Campillo et al., León, pp. 165-205.

166.- MAS-COMA (S.) & KAHMANN (H.), 1978.- Zur Bionomie von Dollfusinus frontalis Biocca et Ferretti, 1958 (Trematoda: Brachylaemidae), Schmarotzer im Sinus frontalis und Cavum nasi von kleinen Säugetieren (Insectivora, Rodentia). Acta Parasit. Polon., 25 (15): 135-147.

167.- MAS-COMA (S.) & MONTOLIU (I.), 1976.- Sobre la biología de los trematodos del lirón careto, Eliomys quercinus ophiusae Thomas, 1925 (Rodentia: Gliridae), en Formentera (Islas Pitiusas). I Cong. Nac. Parasit. (Granada). Sección 6 (Biología): 65.

168.- MAS-COMA (S.) & MONTOLIU (I.), 1978 a.- Sobre la biología de los trematodos del lirón careto, Eliomys quercinus ophiusae Thomas, 1925 (Rodentia: Gliridae), en Formentera (Islas Pitiusas). Rev. Ibér. Parasit., 38 (1-2): 95-109.

169.- MAS-COMA (S.) & MONTOLIU (I.), 1978 b.- Life cycle of Brachylemus nitellae (Dujardin in Dollfus, 1968) on the island of Formentera (Balearics). IV Int. Cong. Parasit. (Warszawa). Section A (Biology, Genetics and Evolution of Parasitic Organisms), 1: 6.

170.- MAS-COMA (S.) & MONTOLIU (I.), 1978 c.- Estudio experimental del ciclo biológico de Brachylaemus nitellae (Dujardin in Dollfus, 1968) (Trematoda: Brachylaemidae). II Reun. An. Asoc. Par. Esp. (Madrid), p. 92.

171.- MAS-COMA (S.) & MONTOLIU (I.), 1979.- Estudios sobre el ciclo evolutivo de Dollfusinus frontalis Biocca et Ferretti, 1958 (Trematoda: Brachy-

laemidae). II Cong. Nac. Parasit. (León), Sección 2 (Helmintología): 97.

172.- MAS-COMA (S.) & MONTOLIU (I.), 1982.- Life cycle of Dollfusinus frontalis Biocca et Ferretti, 1958 (Trematoda: Brachylaemidae) on Formentera Island (Spain). V Int. Cong. Parasit. (Toronto). Abstracts of Papers. Molecular and Biochemical Parasitology, Suppl.: 324.

173.- MAS-COMA (S.), MONTOLIU (I.) & GRACENEA (M.), 1980.- Experimental studies on the chronobiology of the emergence of terrestrial Digenean cercariae. III European Multicolloquium of Parasitology (Cambridge), Colloquia C_{11} (Parasite Ecology-General): 118.

174.- MAYOL SERRA (J.), 1978.- Els Aucells de les Balears. Edit. Moll, Palma de Mallorca. 148 p.

175.- MC INTOSH (A.), 1934.- Two new species of trematodes, Scaphiostomum pancreaticum n. sp. and Postharmostomum laruei n. sp. from the cipmunk. Proc. Helm. Soc. Wash., 1 (1): 2-4.

176.- MEHRA (H.R.), 1962.- Revision of Brachylaemidae Joyeux et Foley, 1930, with new subfamilies Thapariellinae and Urotrematinae and new family Harmotrematiidae with its subfamilies Hormotrematinae Yamaguti, 1936 and Helicotrematinae n. subf. Proc. Nat. Acad. Sci. India, 32, ser. B (4): 319-334.

177.- MILLER (J.N.), 1939.- Observations on the rate of growth of the trematode Postharmostomum laruei Mc Intosh, 1934. J. Parasit., 25: 509-510.

178.- MONTOLIU (I.), 1978.- Ciclo evolutivo de Brachylaemus nitellae Dujardin in Dollfus, 1968 (Trematoda: Brachylaemidae) en Formentera (Islas Pitiusas). Tesina, Fac. Biología, Univ. Barcelona. 155 p.

179.- MONTOLIU (I.) & MAS-COMA (S.), 1979.- Quetotaxia comparada de las cercarias de Brachylaemus nitellae (Dujardin in Dollfus, 1968) y Dollfusinus frontalis Biocca et Ferretti, 1958 (Trematoda: Brachylaemidae). II Cong. Nac. Parasit. (León), Sección 2 (Helmintología): 90.

180.- MONTOLIU (I.), MAS-COMA (S.) & GALLEGO (J.), 1981.- Estudio experimental de la variabilidad morfo-anatómica de los adultos de Brachylaima nitellae (Dujardin in Dollfus, 1968)(Trematoda: Brachylaimidae). II

Mediterranean Conference of Parasitology (Granada, 29 Sept.-2 Oct. 1981), Secc. Taxonomía, Morfología, Ultraestructura: 2.

181.- NIETHAMMER (J.), 1956.- Inserktenfresser und Nager Spaniens. Bonn. Zool. Beitr., 74: 249-295.

182.- NIEWIADOMSKA (K.), 1974.- Phylogeny and evolution of Digenea - a criti- approach. Proc. III Int. Cong. Parasit. (München), 1: 369.

183.- ODENING (K.), 1964.- Dicrocoelioidea und Microphalloidea (Trematoda: Plagiorchiata) aus Vögeln des Berliner Tierparks. Mitt. Zool. Mus. Berlin, 40: 145-184.

184.- ODENING (K.), 1974.- Verwandtschaft, System und zyklo-ontogenetische Besonderheiten der Trematoden. Zool. Jahrb. Syst., 101: 345-396.

185.- PANIN (V.Y.) & SUMENKOVA (N.I.), 1963.- (Life-cycle of Brachylaemus aequans Looss, 1819 (Trematoda, Brachylaemidae)). Trudy Inst. Zool., 19: 83-88.

186.- PAVLOV (P.).- Infestation expérimentale d'animaux domestiques par Brachylemus. Ann. Parasitol. hum. comp., 21: 94-95.

187.- PEARSON (J.C.), 1972.- A phylogeny of life-cycle patterns of the Digenea. Adv. Parasit. Dawes B. edit., 10: 153-189.

188.- PEISLEY (E.) & HOWELL (M.J.), 1975.- A Brachylaemid trematode from marsupial mice with observations on its life cycle. Int. J. Parasit., 5 (4): 441-447.

189.- PETTER (F.), 1961.- Les lérots des Iles Baléares et de l'ouest de la région méditerranéenne (Rongeurs, Myoxidae). Coll. Inst. Centre Nat. Rech. Sc., 94 (Banyuls-sur-Mer): 97-102.

190.- PODOUSCHKA (W.), 1971.- Einbeziehung von Bauen des Igels (Erinaceus europaeus). Säugetierkdl. Mitt., 19: 171-177.

191.- POJMANSKA (T.), 1959.- Metacercariae of some Brachylaemidae (Trematoda) in land snails of the Bialowieza National Park. Acta Parasit. Polon., 7 (13/22): 343-369.

192.- POJMANSKA (T.), 1961.- Investigations on the occurrence and biology of trematodes of Sorex araneus araneus L. in Bialowieza National Park.

Acta Parasit. Polon., 9 (22/30): 305- 330.

193.- POJMANSKA (T.), 1972.- An attempt to estimate the value of some morphological and biological characters for establishing the taxa of various ranks within the superfamily Brachylaimoidea Allison, 1943 (Trematoda). Acta Parasit. Polon., 20 (24): 249-257.

194.- PROKOPIC (J.), 1958.- Kgelmintofaune burozubok roda Sorex v Cechoslovakii. Zool. zur AN SSSR, 27: 174-182.

195.- PROKOPIC (J.), 1959.- The parasitic helminths of Insectivora in CSR. Cesk. Parasit., 6 (2): 87-134.

196.- PROKOPIC (J.) & GENOV (T.), 1974.- Distribution of helminths in micromammals (Insectivora and Rodentia) under different ecological and geographical conditions. Cs. Akad. Praha. 159 p.

197.- REDETZE (K.A.) & CANARIS (A.G.), 1977.- Brachylaime microti: a mechanistic simulation model of the parasite, its intermediate snail host, Oreohelix strigosa, and its definitive rodent hosts, Peromyscus maniculatus and Microtus montanus. Exp. Parasit., 41 (1): 229-241.

198.- REY (J.C.) & REY (J.M.), 1974.- Nota preliminar sobre las musarañas del género Crocidura Wagler, 1932, en las Islas Baleares. Bol. Est. Cent. Ecol., 3 (6): 79-85.

199.- REYNOLDS (B.D.), 1938 a.- Metacercariae of a species of Brachylaemus, probably B. virginianus, from Agriolimax agrestris. J. Parasit., 24 (4): 377-378.

200.- REYNOLDS (B.D.), 1938 b.- Developmental stages of Panopistus pricei Sinitsin in Agriolimax agrestris. Parasitology, 30 (3): 320-323.

201.- RIBA ARDERIU (O.) et al., 1979.- Geografía física dels países Catalans. Edit. Ketres, 2ª edició, Barcelona. 226 p.

202.- RICHARD (J.), 1971.- La Chétotaxie des cercaires. Valeur systématique et phylétique. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., nouv. sér., sér. A, Zool. 67: 1-179.

203.- ROBINSON (E.J.jr.), 1949.- The life history of Postharmostomum helicis (Leidy, 1847) n. comb. (Trematoda: Brachylaemidae). J. Parasit., 35

(5): 513-533.

204.- ROHDE (K.), 1971.- Phylogenetic origin of Trematodes. En: Perspektiven der Cercarienforschung. Parasitol. Schriftenreihe, 21: 17-27.

205.- ROHDE (K.), 1972.- The Aspidogastrea, especially Multicotyle purvisi Dawes, 1941. Adv. Parasit. Dawes B. edit., 10: 77-151.

206.- RUDOLPHI (C.), 1819.- Entozoorum synopsis cui accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi. Berlin.

207.- SACCHI (C.F.), 1954.- Contributo alla conoscenza dei popolamenti delle picolle isole mediterranee. II. Cenni biografiei sulla malacofauna di Iviza (Pitiuse). Boll. Zool., 21 (1): 1-40.

208.- SACCHI (C.F.), 1957.- Relazioni tra superficie insulare e indecorporea in Eobania vermiculata (Müller) dell'Arcipelago Toscano. Boll. Zool., 24: 1-8.

209.- SAINT-GIRONS (M.C.), 1965.- Notes sur les mammifères de France. IV. Prèlèvements exercés sur des populations de petits mammifères para la chouette effraye, Tyto alba (Région de Lyon). Mammalia, 29: 42-53.

210.- SANS-COMA (V.), 1979.- Beitrag zur Kenntnis der Waldspitzmaus, Sorex araneus Linné, 1758, in Katalonien, Spanien. Säugetierkdl. Mitt., 27 (2): 96-106.

211.- SANS-COMA (V.) & KAHMANN (H.), 1977.- Die Waldmaus (Apodemus) der Pityuseninsel Formentera. Säugetierkdl. Mitt., 25 (1): 35-43.

212.- SANS-COMA (V.) & MARGALEF (R.), 1974.- Sobre los Insectívoros (Mammalia) del Pirineo Catalán. VII Congreso Internacional de Estudios Pirenaicos (Seo de Urgel, 16-21 Sept. 1974), Actas (Pirineos, 1981), 3 (1): 93-111.

213.- SANS-COMA (V.), GOMEZ (I.) 6 GOSALBEZ (J.), 1976.- Eine Untersuchung aus der Hausspitzmaus (Crocidura russula Hermann, 1780) auf der Insel Meda Grossa (Katalonien, Spanien). Säugetierkdl. Mitt., 24 (4): 279-288.

214.- SANS-COMA (V.), PALACIOS (L.) & GOSALBEZ (J.), 1971.- Micromamíferos del Montseny. I. Sobre la musaraña enana (Sorex minutus L., 1766) en la región de Arbucias. Publ. Inst. Biol. Apl., 50: 59-64.

215.- SCHWARZ (E.) & SCHWARZ (H.K.), 1943.- The wild and commensal stocks of the house mouse, Mus musculus Linnaeus. J. Mammal., 24: 59-72.

216.- SHALDYBIN (L.G.), 1953.- New trematodes from Insectivores. En: Contributions to Helminthology. Published to commemorate the 75th birthday of K.I. Skrjabin. Akad. Nauk SSSR, Moskva, pp. 748-755.

217.- SIMON-VICENTE (F.), 1955 a.- Nota previa sobre el ciclo experimental de un Brachylaemus. Rev. Ibér. Parasit., 15 (tomo extra): 607-610.

218.- SIMON-VICENTE (F.), 1955 b.- Brachylaemus en infestación experimental y natural. Rev. Ibér. Parasit., 15 (4): 301-320.

219.- SINITSIN (D.), 1931.- Studien über die Phylogenie der Trematoden. V. Revision of Harmostominae in the light of new facts from their morphology and life history. Z. Parasitenkd., 3: 786-835.

220.- SOBOLEVA (T.N.), 1971.- (Limax turkestanus, intermediate host of Brachylaemus spinolosus (Hoffmann, 1899)). Trudy Inst. Zool. Alma-Ata (Novosti Parazitologii Kazakhstan), 31: 92-98.

221.- SOBOLEVA (T.N.), 1972.- (The development of the trematode Brachylaemus aequans (Looss, 1899) in the second intermediate host). Izvestiya Akademii Nauk Kazakhskoi SSR (Kazak SSR Gylym Akademiyasnyn Habarlaiy), Biologicheskie Nauki, 4: 45-51.

222.- SOLE SABARIS (L.) et al., 1958.- Geografía de Catalunya. Vol. I, II y III. Barcelona.

223.- SOLTYS (A.), 1952.- The helminths of common shrew (Sorex araneus L.) of the National Park of Bialowieza (Poland). Ann. Univ. Mariae-Curie Sklodowska, 6: 165-209.

224.- SOLTYS (A.), 1954.- (Helminthofauna of Soricidae in the Bialowieza National Park). Acta Parasit. Polon., 1 (16): 353-402.

225.- SPITZENBERGER (S.) & STEINER (H.M.), 1967.- Die Ökologie der Insectivora und Rodentia (Mammalia) der Stockerauer Donau-Aven (Niederösterreich). Bonn. Zool. Beitr., 18: 258-296.

226.- STAMMER (H.J.), 1955.- Die Parasiten deutschen Kleinsäuger. Verh. Deutsch.

Zool. Gesellsch. Erlangen. Zool. Anz., Suppl., 19: 362-390.

227.- STORCH (G.), 1970.- Holozäne Kleinsäugerfunde aus der Ghar Dalam-Höhle, Malta (Mammalia: Insectivora, Chiroptera, Rodentia). Senckenberg. Biol., 50: 135-146.

228.- SUMENKOVA (N.I.), 1962.- (The biology of Brachylaemus fuscatus). Trudy Inst. Zool. Alma-Ata, 16: 166-168.

229.- TENORA (F.), 1963.- Review of parasitic worms in rodents of the genus Apodemus in Czechoslovakia. Zool. Listy, 12 (4): 331-336.

230.- THERON (A.), 1975.- Recherches sur les rythmes d'emergence des cercaires de Guadaloupe (parasites de Biomphalaria glabrata) et des Pyrénées. Thèse Doct., Univ. Sciences et Téchniques du Languedoc, Montpellier-Perpignan. 149 p.

231.- THOMAS (O.), 1901.- On the mammals of the Balearic Islands. Proc. Zool. Soc. London, 1: 35-44.

232.- THOMAS (O.), 1925.- The Garden dormouse (Eliomys) of Formentera, Balearic Islands. Ann. Mag. Nat. Hist., 9 (16): 389-390.

233.- TIMON-DAVID (J.), 1953.- Trématodes de la pie en Provence. Ann. Parasitol. hum. comp., 28 (4): 247-288.

234.- TIMON-DAVID (J.), 1954.- Kystes à Brachylaemus chez Cyclostoma elegans Müller. Développement expérimental du parasite. C.R. Soc. Biol., 148: 708-710.

235.- TIMON-DAVID (J.), 1959.- Recherches sur les kystes à Brachylaemus du cyclostome. Ann. Parasitol. hum. comp., 34 (3): 271-287.

236.- TIMON-DAVID (J.), 1964.- Développement expérimental et formes larvaires de Dollfusinus frontalis Biocca et Ferretti, 1958 (Trematoda, Digenea), parasite des sinus frontaux du hérisson. C.R. Acad. Sc. Paris, 258 (12): 3755-3757.

237.- TIMON-DAVID (J.), 1965 a.- Infestation expérimentale d'une Hélicelle par huit espèces de trématodes digénétiques appartenant à quatre familles différentes. Ann. Parasitol. hum. comp., 40 (2): 149-154.

238.- TIMON-DAVID (J.), 1965 b.- Développement expérimental, formes larvaires et cycle vital de Dollfusinus frontalis Biocca et Ferretti, 1958 (Trematoda, Digenea, Leucochloridiidae), parasite des sinus frontaux du hérisson. Ann. Parasitol. hum. comp., 40 (3): 265-284.

239.- TIMON-DAVID (J.) & GOUZON (B.), 1961.- Observations sur les formes larvaires d'un trématode du genre Brachylaemus parasite du rein de Zonitoides algirus L. Ann. Fac. Sci. Marseille, 31: 27-38.

240.- TIMON-DAVID (J.) & TIMON-DAVID (P.), 1967.- Observations sur un Brachylaemus (Trematoda, Digenea) parasite de Lariformes sur le littoral méditerranéen. Ann. Parasitol. hum. comp., 42 (2): 179-186.

241.- TOKOBAEV (M.M.), 1962.- (Helminthofauna of the relict suslik-endemic of central Asian mountains). Zool. Zh., 41 (7): 1100-1103.

242.- TRAVASSOS (L.) & KOHN (A.), 1964.- Notas sobre Brachylaemoidea (Trematoda). Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro, 8 (5): 45-48.

243.- TRAVASSOS (L.) & KOHN (A.), 1966.- Lista dos generos incluidos na superfamilia Brachylaemoidea. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 64 (nº único): 11-33.

244.- TRAVASSOS (L.), TEIXEIRA DE FREITAS (J.F.) & KOHN (A.), 1969.- Trematodeos do Brasil. Mem. Inst Oswaldo Cruz, 67 (1): 1-886.

245.- TURNER (H.M.) & MC KEEVER (S.), 1980.- Ityogonimus scalopi sp. n. (Trematoda: Brachylaemidae) from the eastern mole, Scalopus aquaticus (Linnaeus 1758). J. Parasit., 66 (5): 823-824.

246.- UBELAKER (J.E.) & DAILEY (M.D.), 1966.- Taxonomy of the genus Brachylaima Dujardin (Trematoda: Digenea) with description of B. chiapensis sp. n. from Peromyscus guatemalensis in Mexico. J. Parasit., 52 (6): 1062-1065.

247.- ULMER (M.J.), 1949 a.- Life cycle of Postharmostomum laruei Mc Intosh, 1934 (Trematoda: Brachylaemidae). Science (2819), 109: 13-14.

248.- ULMER (M.J.), 1949 b.- Sporocyst generations of Postharmostomum laruei Mc Intosh, 1934 (Trematoda: Brachylaemidae). J. Parasit., 35 (6): 22.

249.- ULMER (M.J.), 1950 a.- A new secondary intermediate host for Postharmos-

tomum helicis (Trematoda: Brachylaemidae). J. Parasit., 36 (6): 20.

250.- ULMER (M.J.), 1950 b.- A precociously developed Brachylaemid metacercaria within a sporocyst. J. Parasit., 36 (6): 28.

251.- ULMER (M.J.), 1951 a.- Studies on Brachylaemid metacercariae (Trematoda: Brachylaemidae). Morphological features of Brachylaemus virginiana metacercariae and migration route of cercariae in the second intermediate host. The Anatomical Record, 111 (3): 584.

252.- ULMER (M.J.), 1951 b.- Postharmostomum helicis (Leidy, 1847) Robinson 1949 (Trematoda), its life history and a revision of the subfamily Brachylaeminae. Part I. Trans. Amer. Micr. Soc., 70 (3): 189-238.

253.- ULMER (M.J.), 1951 c.- Postharmostomum helicis (Leidy, 1847) Robinson 1949 (Trematoda), its life history and a revision of the subfamily Brachylaeminae. Part II. Trans. Amer. Micr. Soc., 70 (4): 319.347.

254.- ULMER (M.J.), 1952 a.- Mesomphix cupreus, a new second intermediate host for Brachylaemus virginiana (Dickerson) Krull (Trematoda: Brachylaemidae). The Anatomical Record, 113 (4): 613-614.

255.- ULMER (M.J.), 1952 b.- Morphological features of Brachylaima virginianum metacercariae (Trematoda: Brachylaimatidae), and migration route of cercariae in the second intermediate host. Iowa State Coll. J. Sc., 27 (1): 91-103.

256.- ULMER (M.J.), 1953.- Studies on the nervous system of Postharmostomum helicis (Leidy, 1847) Robinson, 1949 (Trematoda: Brachylaematidae). J. Parasit., 39 (4, Sect. 2): 19.

257.- VAUCHER (C.) & DURETTE-DESSET (M.C.), 1978.- Nouvelles données sur les helminthes parasites de la musaraigne Blarina brevicauda (Say). Rev. Suisse Zool., 85 (2): 361-378.

258.- VERICAD (J.R.), 1970.- Estudio faunístico y biológico de los Mamíferos montaraces del Pirineo. Publ. Centr. Pirenaico Biol. Exp., 4: 1-231.

259.- VERICAD (J.R.) & BALCELLS (E.), 1965.- Fauna mastozoológica de las Pitiusas. Bol. R. Soc. Españ. Hist. Nat. (Biol.), 63: 233-264.

260.- VILLELLA (J.B.), 1953 a.- The life history of Entosiphonus thompsoni Sinitzin, 1931 (Trematoda: Brachylaematidae). J. Parasit., 39 (4, Sect. 2): 20.

261.- VILLELLA (J.B.), 1953 b.- The life history of Ectosiphonus rhomboideus Sinitzin, 1931 (Trematoda: Brachylaematidae) from the short-tailed shrew Blarina brevicauda. J. Parasit., 39 (4, Sect. 2): 21.

262.- VILLELLA (J.B.), 1953 c.- Retinella indentata (Say), a first intermediate host of Entosiphonus thompsoni Sinitsin (1931) (Trematoda: Brachylaemidae). J. Parasit., 39 (6): 667.

263.- VILLELLA (J.B.), 1954 a.- The life history of Brachylaima rhomboideum (Sinitsin, 1931) (Trematoda: Brachylaematidae). Dissertation Abst. Int., 14 (4): 745-746.

264.- VILLELLA (J.B.), 1954 b.- Ventridens ligera, a new first intermediate host of Panopistus pricei Sinitsin, 1931 (Trematoda: Brachylaematidae). J. Parasit., 40 (4): 470-472.

265.- VILLELLA (J.B.), 1960.- Deroceras laeve, a new first intermediate host of Panopistus pricei Sinitsin, 1931 (Trematoda: Brachylaemidae). J. Parasit., 46 (5, Sect. 2): 15.

266.- WITEMBERG (G.), 1925.- Versuch einer Monographie der Trematoden-Unterfamilie Harmostominae Braun. Zool. Jahrb. Abt. Syst., 51 (2-3): 167-254.

267.- WRIGHT (C.A.), 1960.- Relationships between Trematodes and Molluscs. Ann. Trop. Med. Parasit., 54: 1-7.

268.- WRIGHT (C.A.), 1971.- Flukes and Snails. Science and Biology Series nº 4. Allen et Unvin edit., London, pp. 13-168.

269.- YAMAGUTI (S.), 1958.- Systema Helminthum. Vol. I. Digenetic Trematodes-Interscience Publ. Inc. New York-London.

270.- YAMAGUTI (S.), 1971.- Synopsis of Digenetic Trematodes of Vertebrates. Vol. I. Keigaku Publishing Co., Tokyo. 1074 p.

271.- YAMAGUTI (S.), 1975.- A synoptical review of life histories of Digenetic Trematodes of Vertebrates. Keigaku Publishing Co. Tokyo.

590 p. + 219 pl.

272.- ZARNOWSKI (E.), 1960.- Parasitic worms of forest micromammalians (Rodentia and Insectivora) of the environment of Pulawy (district Lublin). II. Trematoda. Acta Parasit. Polon., 8 (8): 127-168.

273.- ZDARSKA (Z.), 1983.- Ultrastructure of the cercaria of Brachylaimus aequans. Folia Parasit., 30: 189-192.

274.- ZDARSKA (Z.) & SOBOLEVA (T.N.), 1980 a.- Histology and histochemistry of the cercaria and sporocyst of Brachylaimus aequans (Looss, 1899). Folia Parasit., 27: 337-342.

275.- ZDARSKA (Z.) & SOBOLEVA (T.N.), 1980 b.- Scanning electron microscopy of the cercaria and metacercaria of Brachylaimus aequans (Looss,1899). Folia Parasit., 27: 127-130.

276.- ZILCH (A.), 1959-1960.- Gastropoda. Teil 2. Euthyneura. Handb. Paläozool., 5 (2): 1-834 + 12 pl.

277.- ZILCH (A.) & JAECKEL (S.G.A.), 1960.- Weichtiere - Krebstiere - Tausendfüssler - Mollusken. En: Die Tierwelt Mitteleuropas. Brohmer P., Fhrmann P. & Ulmer G. edit. Verlag Von Quelle & Meyer, Leipzig, 2 (1): 186-203.

278.- ZIMMERMANN (K.), 1949.- Zur Kenntnis der mitteleuropäischen Hausmäusen. Zool. Jahrb. (Syst., Ökol. u. Geogr. der Tiere), 78 (3): 301-322.