

UNIVERSITAT DE VALENCIA
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS DOCTORAL

ESTUDIO TAXONÓMICO Y ECOLÓGICO DE LA PARASITOFAUNA DEL CALDERÓN
COMÚN, *GLOBICEPHALA MELAS* (TRAILL, 1809), EN LAS AGUAS DE EUROPA*

por

Juan Antonio Balbuena Díaz-Pinés

Director

Juan Antonio Raga Esteve

Valencia junio, 1991.

* Trabajo encuadrado en el proyecto PB87-997 de la DGICYT

UMI Number: U607653

All rights reserved

INFORMATION TO ALL USERS

The quality of this reproduction is dependent upon the quality of the copy submitted.

In the unlikely event that the author did not send a complete manuscript and there are missing pages, these will be noted. Also, if material had to be removed, a note will indicate the deletion.



UMI U607653

Published by ProQuest LLC 2014. Copyright in the Dissertation held by the Author.
Microform Edition © ProQuest LLC.

All rights reserved. This work is protected against
unauthorized copying under Title 17, United States Code.



ProQuest LLC
789 East Eisenhower Parkway
P.O. Box 1346
Ann Arbor, MI 48106-1346



Dr. Moliner, 50
46100 - BURJASOT (Valencia)
España

UNIVERSITAT DE VALÈNCIA

DEPARTAMENT DE BIOLOGIA ANIMAL, BIOLOGIA
CEL·LULAR, I PARASITOLOGIA

D. Juan Antonio Raga Esteve, Profesor Titular de Biología Animal de la Universitat de València,

CERTIFICA

que el trabajo titulado "Estudio Taxonómico y Ecológico de la Parasitofauna del Calderón Común, Globicephala melas (Traill, 1809), en las Aguas de Europa", que presenta D. Juan Antonio Balbuena Díaz-Pinés para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas, ha sido realizado en el Departamento de Biología Animal, Biología Celular y Parasitología de la Universitat de València bajo mi dirección.

Burjassot, 27 de mayo de 1991



Jos. Juan Antonio Raga Esteve



Ri. 18780398

R. 9583

Taxonomic and Ecological Study of the Parasite Fauna of the Long-finned Pilot Whale, *Globicephala melas* (Traill, 1809), in European Waters.

ABSTRACT.— A study of the taxonomy and ecology of parasites and epizootics of long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) from three European regions (Faroe Islands, French Atlantic and Spanish Mediterranean) has been carried out. In all, 21 (four crustacean and 17 helminth) species were detected. Two of them, *Hadwenius delamurei* and *Crassicauda carbonelli*, are new to science. The finding of *Hadwenius subtilus*, *Orthosplanchnus albamarinus*, *Diphyllobothrium polyrugosum* and *D. stemmacephalum* in the long-finned pilot whale constitute new host records. An investigation focussing on the egg size of *C. carbonelli*, evidenced that egg length and width have little value in the taxonomy of the genus *Crassicauda*, as previously suggested by Dollfus (1968a).

A comparison of the helminth faunal compositions showed differences across the three areas studied. Differences between the helminth fauna of the Faroese pilot whales and that from pilot whales in Newfoundland waters were also observed. These geographical variations are possibly due to several factors, such as sampling methodology, environmental conditions (specially water temperature) and intermediate-host fauna in the regions concerned.

The prevalence, abundance and spatial distribution of the whale lice *Isocyamus delphini* on Faroese pilot whales showed significant differences between adult males and the rest of individuals. Behavioural factors seemed to account for these results.

Host age was the most important factor determining the prevalence of the stomach helminth species (*Anisakis simplex* and *Pholeter gastrophilus*) from pilot whales off the Faroes, animals > 3 yrs old showing higher prevalences. First infections were detected as soon as unweaned whales started their preying activities. *A. simplex* was the commonest of all species detected at the Faroe Islands. This is possibly due to its low specificity for both the intermediate and definitive hosts. In addition, previous studies showed a high abundance of this species in different intermediate hosts in the North Atlantic.

The intestinal helminth infracommunities of the pilot whales taken at the Faroes appeared to be depauperate and isolationist in character. However, some features indicated potential interactions between the congeners *H. delamurei* and *H. subtilus*.

The abundance of the component intestinal species (prevalence > 10 %) of the Faroese pilot whales was significantly higher in animals \geq 10 yrs old than in younger individuals, the former showing a more diverse helminth community as well. A higher food intake among whales \geq 10 yrs old related to body size may account for these results. Differences in helminth abundances between host sexes may be due to (i) physiological factors and (ii) differences in body size between whale genders. Likewise, the abundance of the helminth species varied across schools. Our results are consistent with previous studies of organochlorine contents in blubber, supporting the idea of several sympatric pilot whale populations in Faroese waters. These differences might also be due to some extent to seasonal or long-term variations of the abundance of infective stages. Eco-evolutive factors seemed to be more important than host phylogeny in determining the structure of the intestinal helminth community of the long-finned pilot whale.

INDICE

AGRADECIMIENTOS.....	v
1.-INTRODUCCION.....	1
1.1. El Parasitismo y su Importancia como Asociación Biológica.....	2
1.2. El Parasitismo en el Medio Marino.....	7
1.3. Biología del Calderón Común.....	10
1.4. Justificación y Objetivos del Trabajo.....	12
2.- MATERIAL Y METODOS.....	14
2.1. Obtención de los Hospedadores.....	15
2.2. Necropsias y Recolección del Material.....	21
2.3. Métodos Parasitológicos.....	25
2.4. Obtención de Datos Biológicos de los Hospedadores.....	30
2.5. Métodos Analíticos y Terminología empleada.....	31
3.- RESULTADOS Y DISCUSION.....	43
3.1. Estudio Taxonómico.....	44
3.1.1. Cirripedia.....	45
<i>Conchoderma auritum</i>	46
<i>Xenobalanus globicipitis</i>	54
3.1.2. Malacostraca.....	60
<i>Isocyamus delphini</i>	61
3.1.3. Digenea.....	69
<i>Hadwenius delamurei</i>	70
<i>Hadwenius subtilus</i>	85
<i>Orthosplanchnus albamarinus</i>	97
<i>Pholeter gastrophilus</i>	104
3.1.4. Cestoda.....	110
<i>Monorygma grimaldii</i>	111
<i>Phyllobothrium delphini</i>	118
<i>Trigonocotyle globicephalae</i>	123

<i>Diphyllobothrium</i> sp. A.....	129
<i>Diphyllobothrium</i> sp. B.....	142
<i>Diphyllobothrium polyrugosum</i>	152
<i>Diphyllobothrium stemmacephalum</i>	160
Diphyllobothriidae sp.	168
3.1.5. Acantocephala.....	173
<i>Bolbosoma capitatum</i>	174
3.1.6. Nematoda.....	180
<i>Anisakis simplex</i>	181
<i>Crassicauda carbonelli</i>	189
<i>Stenurus globicephalae</i>	201
3.2. Estudio Ecológico.....	210
3.2.1. Parasitofauna en las Feroe - Comparación con Otras Areas.....	211
3.2.2. <i>Isocyamus delphini</i> : Relaciones Parásito-Hospedador.....	218
Resultados.....	218
Discusión.....	219
3.2.3. Helmintos Estomacales.....	226
3.2.4. Helmintos Intestinales.....	229
Resultados.....	229
Discusión.....	252
3.3. Patologías Parasitarias.....	278
4.-RESUMEN Y CONCLUSIONES.....	282
BIBIOGRAFIA.....	288

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, debo expresar mi más profunda gratitud al Dr. Juan Antonio Raga Esteve, mi director durante estos últimos años, por su paciencia, dedicación y valiosos consejos en la preparación de este estudio.

El trabajo en las islas Feroe fue posible gracias a la Sra. Dorete Bloch del Føroya Náttúrugripasvn. A ella, le agradezco las innumerables molestias que se tomó realizando distintas gestiones que facilitaron grandemente este trabajo. Igualmente, le doy las gracias por su interés e inestimable ayuda durante el trabajo de campo. Asimismo, estoy profundamente agradecido a la Dra. Geneviève Desportes, de la citada institución, por sus consejos, por su valiosa asistencia en el muestreo y por su amistad y apoyo. Ambas me facilitaron, además, una gran cantidad de datos que posibilitaron gran parte de este trabajo. Al Dr. Jóhannes Jóhansen, Director del Føroya Náttúrugripasvn, doy las gracias por su hospitalidad al dejarme utilizar las instalaciones del museo que dirige, por su infinita paciencia y por su interés en este estudio. Igualmente, doy mis más expresivas gracias al personal del museo por su asistencia; muy especialmente, al Sr. Rógvi Mouritsen, por su valiosísima ayuda técnica y por honrarme con su amistad. También debo destacar la labor de S. Skaaning, de E. Stefansson y de H. Gaasedal. El trabajo de campo pudo realizarse, en gran medida, gracias a la inestimable colaboración de los científicos y voluntarios participantes en el Programa de Investigación Internacional sobre la Biología del Calderón Común en el Atlántico Nororiental. En particular, debo de resaltar la asistencia y el apoyo prestados por Alex y Aina Aguilar, Bill Amos, Lotte Andersen, Marina Debes Dahl, Carmen Garrido, Ivan Gillou, Patrick Jean, Christina Lockyer, Tony Martin, Charlotte Munksgaard y Laura Venturino. Asimismo, estoy en deuda con la Sra. R. Sørensen y el Dr. Egholm del Hospital Central de las Islas Feroe por la preparación y examen preliminar de los tejidos de glandulas mamarias y muestras de leche. El estudio en las Feroe estuvo financiado por el Gobierno Autónomo Feroés. En particular, quiero agradecer al Sr. Kjartan Hoydal, Director del Departamento de Pesca, su apoyo e interés por las investigaciones. La empresa P/F BACALAO cedió los congeladores para el almacenamiento de las

muestras. He de dar las gracias a los trabajadores de esa factoría por su ayuda diligente y desinteresada en el transporte y manejo de las mismas. Mi estancia en las Feroe fue posible, en parte, gracias a una beca del Ministerio de Educación de Dinamarca.

El Dr. Raymond Duguay y la Dra. Anne Collet del Centre National d'Etude des Mammifères Marins de La Rochelle recolectaron y facilitaron el estudio los parásitos de los calderones varados en Francia. Ello fue posible gracias a tres Acciones Integradas Hispano-francesas (n^{os} 38/109, 66/2 y 74/22) de la CICYT.

La detección y estudio de los calderones varados en las costas valencianas se llevó a cabo gracias a la inestimable colaboración de las Comandancias y Ayudantías de Marina, y puestos costeros de la Guardia Civil en la Comunidad Valenciana.

Al Prof. Enrique Carbonell Baldoví del Departamento de Biología Animal de la Universidad de Valencia, tengo que agradecer su decisiva ayuda en el estudio de las patologías parasitarias, así como su constante aliento e interés por el desarrollo del presente trabajo. Asimismo, estoy en deuda con Javier Aznar Avendaño y con Mercedes Fernández Martínez por su inestimable ayuda en el trabajo de laboratorio y en las tareas más tediosas. Su esfuerzo, su paciencia y su apoyo han hecho posible, en gran medida el presente estudio.

También, he de expresar mi gratitud al Dr. Rodney A. Bray del British Museum (Natural History) y a la Dra. Karin Andersen del Zoologisk Museum de Oslo por su valiosa ayuda y asesoramiento en la determinación de los cestodos difilobótridos. Teresa Ortiz, Gloria Tapia y José Antonio Ramos colaboraron en distintas formas en la preparación de esta tesis. Los Drs. Kamegai (Museo Parasitológico de Meguro), Kamo y Yazaki (Universidad de Tottori), Lichtenfels (National Parasite Collection, USDA), Petter (Museum National d'Histoire Naturelle, Paris) y Gibson (British Museum (Natural History)) tuvieron la amabilidad de facilitarnos distintos especímenes de sus colecciones. El Dr. Kanev (Academia Búlgara de Ciencias) y el Dr. Miyazaki (Museo Nacional de Ciencia, Tokio) nos facilitaron distintas publicaciones en ruso y japonés. Al Sr.

Kuramochi (Universidad de Agricultura y Tecnología de Tokio) le agradecemos la traducción de algunos de esos trabajos. El Sr. Tomás Montán del Servicio de Microscopía Electrónica de la Universidad de Valencia prestó una valiosa ayuda con el microscopio electrónico de barrido.

El Dr. José Daniel Acuña del Departamento de Biología Animal de la Universidad de Valencia, el Dr. Alejandro Aguilar del Departamento de Biología Animal de la Universidad de Barcelona, el Dr. David I. Gibson del British Museum (Natural History), el Dr. Leo Margolis de la Pacific Biological Station (Canadá), el Dr. Anthony R. Martin del Sea Mammal Research Unit de Cambridge y la Dra. Annie Petter del Museum National d'Histoire Naturelle ofrecieron valiosas críticas y comentarios sobre diferentes aspectos del trabajo realizado. En especial, quiero agradecer la paciencia y los inestimables consejos del Dr. Manuel Serra de la Unidad de Ecología de la Universidad de Valencia. Igualmente, esta tesis se ha beneficiado de las sugerencias y comentarios brindados por mi compañero y amigo Javier Aznar Avendaño.

Por último, deseo destacar el constante apoyo y comprensión demostrados por muchas personas, tanto profesores de esta facultad, como familiares y amigos; en especial, a las Dras. Carmen Blanco y Angeles Raduán, a los Dres. Vicente Roca y Celso Rodríguez y a José Monzó.

El trabajo de laboratorio fue financiado por el proyecto nº PB87-997 de la DGICYT del Ministerio de Educación y Ciencia. La realización de esta tesis fue posible gracias a una beca de la Conselleria de Cultura, Educació i Ciència de la Generalitat Valenciana.

1.- INTRODUCCION

BIBLIOTECA
FACULTAT DE C. BIOLÒGIQUES
VALÈNCIA

1.1. El Parasitismo y su Importancia como Asociación Biológica

Prácticamente existen tantas definiciones de parásito como autores han escrito sobre ellos, y posiblemente ninguna de ellas resulta completamente satisfactoria. No obstante, la definición recogida en Price (1980) nos parece muy acertada: "parásito es todo organismo que vive en o sobre otro organismo vivo del cual obtiene parte o todo su alimento orgánico; el parásito exhibe normalmente algún grado de modificación estructural adaptativa, y es capaz de causar algún grado de daño real a su hospedador".

A menudo, resulta imposible establecer una frontera inequívoca entre el parasitismo y otras asociaciones biológicas como la foresis, el comensalismo, el mutualismo, e incluso, la predación (véase Rohde, 1982). En la naturaleza, encontraremos frecuentemente asociaciones de clasificación poco clara; en muchos casos, debido a un conocimiento insuficiente de la biología de las especies implicadas, pero, en otros, porque resulta realmente imposible delimitar la frontera entre un tipo de asociación y otro. Por ejemplo, las avispas que polinizan las flores de las higueras pueden considerarse como parásitas por su modo de vida. Sin embargo, los beneficios que causan a la planta contrarrestan los daños que le producen (Price, 1980). En otras situaciones, especies potencialmente parásitas no causan daño apreciable al hospedador cuando mantienen intensidades de infección bajas. De este modo, se establecen relaciones de comensalismo, como en el caso de algunos protozoos intestinales (Rohde, 1982), e incluso de mutualismo, como ciertas infecciones de *Schistosoma mansoni* en los humanos. Una persona infectada por un bajo número de estos trematodos posiblemente no note ningún síntoma y además quedará inmunizada frente a nuevas infecciones. Los parásitos, por su parte, producirán huevos durante varios años, garantizando, de este modo, su reproducción y la posibilidad de colonizar nuevos hospedadores (Trager, 1986). Además, también se ha observado que especies que producen daño a una especie de hospedador son totalmente inocuas para otro (Rohde, 1982). Los hongos *Rhizoctonia solani* y *Armillaria mellea* son importantes parásitos de distintas plantas. Sin embargo, se sabe que aquéllos se asocian como micorrizas con ciertas orquidáceas (Price, 1980).

Por ello, algunos autores prefieren utilizar el término simbiosis para designar todas las asociaciones donde existe una estrecha relación entre dos organismos (ej.: Cheng, 1986). Otros, en cambio, prefieren emplear parasitismo como término general, pues, a menudo, simbiosis se ha aplicado a los organismos que establecen una asociación próxima y obligada de la que se deriva beneficio para ambos. Según estos autores, la simbiosis y el mutualismo serían casos particulares de parasitismo en los cuales el hospedador es capaz de servirse de algunos subproductos metabólicos del parásito (Rohde, 1982).

En cualquier caso, los parásitos representan una gran proporción de los seres vivos de la Tierra. Prácticamente todos los organismos, excepto los virus, albergan sus propios parásitos (Trager, 1986). De hecho, se estima en más de 70.000 las especies animales han establecido este tipo de asociación, lo cual representa casi el 10 % del total de especies conocidas (Pérez-Iñigo, 1976). Este cálculo podría pecar de conservador. Price (1980), tras revisar la lista de especies de insectos en las islas Británicas, llega a la conclusión de que, al menos, el 70 % de ellas son parásitas. Si a éstas se suman otros grupos parásitos muy numerosos como los nematodos, platelmintos, acantocéfalos, ácaros y protozoos, parece evidente que el parasitismo es más frecuente que el resto de las estrategias tróficas juntas (Price, 1980).

Según esto, el parasitismo debería de haber recibido una atención preponderante como asociación biológica. Desgraciadamente, este no ha sido el caso, principalmente por la dificultad que entraña el estudio de organismos normalmente pequeños, pero también porque muchos biólogos no han sido capaces de apreciar la gran extensión de este modo de vida (Price, 1980).

Históricamente, el parasitismo ha centrado la atención de los investigadores y de los gobiernos (especialmente en los países en vías de desarrollo) por sus indudables e importantísimas repercusiones tanto sanitarias como económicas (véase Cheng, 1986; Cremin *et al.*, 1986; Trager, 1986). Es probable que, a pesar de los notables avances realizados en la

prevención y tratamiento de las infecciones parasitarias, las enfermedades causadas por los parásitos sean, hoy en día, más frecuentes que las de ningún otro tipo (Rohde, 1982). A modo de ejemplo, indicaremos que, en 1947, se calculaba que de los 2000 millones de habitantes del planeta, unos 1700 padecían infecciones por nematodos. Aunque la población mundial ha crecido considerablemente desde entonces, esta proporción no parece haber cambiado sustancialmente (Trager, 1986).

Con todo, desde un punto de vista estrictamente biológico, el parasitismo resulta también de gran interés, especialmente en lo que se refiere a las relaciones ecológicas y evolutivas con sus hospedadores.

Debido al pequeño tamaño y a la especialización de los parásitos, su ecología difiere considerablemente de la de los organismos de vida libre. A pesar de ello, los textos de ecología general han dedicado tradicionalmente una atención preponderante a la predación, mientras que el parasitismo ha sido ignorado o tratado como una forma particular de aquélla. Sin embargo, el estudio de las comunidades parásitas tiene mucho que ofrecer a la ecología de las comunidades en general (Holmes, 1986). Este hecho a empezado ha ser reconocido por los ecólogos, como lo evidencia la inclusión de capítulos dedicados al parasitismo en la mayoría de los textos más recientes sobre ecología de las comunidades (ejs.: Fukujama y Slatkin, 1983; Anderson y Kikkawa, 1986; Diamond y Case, 1986).

Actualmente, los puntos de vista sobre cuáles son los mecanismos que determinan la organización de las comunidades biológicas están siendo objeto de una constante reevaluación (ej.: Hanski, 1982). Por ello, es necesario realizar estudios minuciosos que arrojen luz sobre estas cuestiones. Las comunidades de parásitos poseen características peculiares que les hacen especialmente apropiados para abordar estos problemas (Holmes y Price, 1986; Price, 1986).

La identificación de los recursos que utilizan los organismos resultan de gran ayuda para comprender algunos de los

procesos que determinan la estructura de una comunidad. Esto resulta muy difícil en las comunidades formadas por generalistas de vida libre, tan frecuentemente estudiadas por los ecólogos. En el caso de los parásitos, es verdad que es todavía más difícil establecer la cantidad y el número de los recursos potencialmente utilizables. Sin embargo, una gran proporción de estos recursos están fuertemente ligados a la especie hospedadora, o a una parte específica del hospedador que es la explotada. Los recursos a estos dos niveles, al menos, pueden identificarse fácilmente (Holmes y Price, 1986).

Otra ventaja importante de las comunidades parásitas sobre otras es que el hábitat sobre el que viven los parásitos (el hospedador) posee una estructura muy bien definida. Aunque exista una gran variedad genética y fisiológica, podemos considerar que la estructura de estos hábitats se mantiene, en mayor o menor medida, no sólo entre hospedadores de la misma población, sino también entre poblaciones, especies o taxones superiores (Price, 1986). El estudio de las comunidades establecidas independientemente en cada hospedador ofrecerá una serie de medidas repetidas, susceptibles de ser utilizadas estadísticamente. De esta manera, se podrá diferenciar lo que son tendencias, de los sucesos puramente aleatorios dentro de las comunidades. Asimismo, estas tendencias podrán compararse entre distintas poblaciones, especies o taxones superiores de hospedadores (Holmes y Price, 1986).

En lo que respecta a la evolución de los parásitos, en general, ha pasado desapercibido el hecho de que las radiaciones adaptativas más extraordinarias de la vida en la Tierra se han dado entre estos organismos (Price, 1980). En contra de la concepción de los parásitos como seres degenerados o como vías evolutivas muertas, se comprueba que se trata, en realidad, de organismos altamente especializados, estrechamente adaptados a un microhábitat particular, capaces de asegurar su descendencia gracias a su alta tasa reproductora. Las adaptaciones al hospedador pueden ser morfológicas, fisiológicas y etológicas, estando ligadas principalmente a distintos factores etológicos y fisiológicos del hospedador (Baer, 1971; Holmes, 1983; Trager,

1986).

Un punto de vista muy extendido es el que sostiene que los parásitos evolucionan más lentamente que sus hospedadores, ya que la estructura más simple de los aquéllos impide, a menudo, cambios evolutivos de igual magnitud que los sufridos por sus hospedadores. Esta hipótesis se basa en la comparación de la diferenciación taxonómica relativa (cladogénesis) de los hospedadores y de sus parásitos respectivos (Rohde, 1982; Holmes, 1983). Existe una gran cantidad de datos que apoyan este punto de vista (Holmes, 1983). Por ejemplo, prácticamente todos los peces que se encuentran en los lados Atlántico y Pacífico de Panamá se han diversificado formando especies distintas, mientras que un gran número sus trematodos parásitos no lo han hecho (Manter, 1955).

Sin embargo, Price (1980) sostiene que características tales como el tiempo de generación corto, el gran tamaño poblacional (en relación con el de los hospedadores) y el aislamiento de las subpoblaciones de los parásitos les dotan en conjunto de un potencial evolutivo muy alto. Según esta hipótesis, los parásitos no sólo son capaces de seguir los cambios evolutivos de sus hospedadores, sino que pueden adaptarse rápidamente a las condiciones cambiantes. En este contexto, Brooks (1980) sostiene que la filogenia de los parásitos tiende a reflejar la de sus hospedadores, de manera que la especiación en el linaje de hospedadores tiene como resultado la coespeciación en el linaje de los parásitos. En algunos casos, estos procesos evolutivos vendrán determinados por cladogénesis. Por ejemplo, las poblaciones del mar Rojo y de Australia de la raya *Taeniura lymna*, albergan dos especies distintas del cestodo *Anthobothrium* y algunas otras especies de cestodos difieren también (Rohde, 1982). Sin embargo, las adaptaciones anagenéticas parecen ser más frecuentes (Holmes, 1983). Un ejemplo de éstas es el desarrollo de la resistencia, en tres generaciones, al tiabendazol por parte de *Haemochus contortus*, un nematodo parásito del estómago de la oveja. Este tipo de adaptaciones parecen existir incluso en sistemas parásito-hospedador tan recientes como el formado por el virus de la mixomatosis y el conejo en Australia (Holmes,

1983).

1.2.- El parasitismo en el medio marino

Como en la mayoría de los estudios biológicos, las investigaciones sobre los parásitos en los ecosistemas terrestres o dulceacuícolas se encuentran mucho más avanzados que aquéllas sobre el parasitismo en el medio marino. Sin embargo, cada vez resulta más evidente su relevancia, no sólo ecológica, sino también económica y sanitaria (Rohde, 1982).

En muchos casos, las parasitosis causan importantes pérdidas tanto en la acuicultura (Lester, 1986; Margolis y Evelyn, 1987), como en la pesca comercial. Por ejemplo, la presencia de larvas del nematodo *Pseudoterranova decipiens* en el bacalao provoca problemas para su comercialización, que se traducen en la pérdida de unos 29 millones de dólares anuales, tan sólo en Canadá (Parrish y Shearer, 1977, Odense, 1979; Bjørge, 1984, 1985; Bowen, 1990). También son perfectamente conocidos los problemas sanitarios que acarrearán las infecciones humanas causadas por ciertos parásitos de mamíferos marinos, como, por ejemplo, los nematodos anisákidos (Cheng, 1976, 1982; Smith y Wootten, 1978; Oshima y Kliks, 1986; Huang, 1988; Huang y Bussiéras, 1988).

El gran número de especies parásitas que se han descrito en los animales marinos es indicativo de su gran importancia en la ecología de los océanos. A pesar de ello, los parásitos marinos son, probablemente, el grupo menos conocido de organismos vivientes. Considerando el gran número de hospedadores marinos, especialmente en los trópicos, no resulta exagerado afirmar que la descripción de sus parásitos se encuentra apenas en sus comienzos (Rohde, 1982).

1.3. Parasitofauna de los Mamíferos Marinos

La parasitofauna de los mamíferos marinos muestra una serie de peculiaridades como consecuencia del retorno secundario de los hospedadores al medio marino. Este proceso conllevó un aislamiento ecológico-evolutivo del resto de los mamíferos, que dura desde principios (en el caso de los cetáceos) o mediados (en el de los pinnípedos) de la era Terciaria (Barnes et al., 1985).

Sin embargo, la independencia del medio terrestre no es comparable en todos los grupos. Mientras los pinnípedos necesitan pasar parte de su vida sobre tierra o, al menos, sobre sustratos sólidos (banquisa) para reproducirse; la mayoría de los cetáceos marinos llevan una vida pelágica totalmente independiente del ecosistema terrestre.

Este hecho tiene su reflejo en la fauna de parásitos y de otros organismos asociados que viven en o sobre estos animales. Una gran parte de los parásitos de los pinnípedos están relacionados filogenéticamente con los de carnívoros terrestres (Delyamure, 1955; Anderson, 1984), aunque también incluyen formas de reciente adquisición (ej.: los trematodos campúlidos y los cestodos tetrabótridos (Delyamure, 1955)). En lo que se refiere a los parásitos de origen terrestre, los hábitos marinos de sus hospedadores han originado nuevas adaptaciones a partir de las presiones impuestas por el nuevo medio. Resulta muy ilustrativo el ejemplo de los ectoparásitos, anopluros y ácaros, que han sufrido unas notables adaptaciones morfológicas y, especialmente, fisiológicas (Kim, 1985; Murray, 1986). Estos representan uno de los escasísimos casos de parasitismo de arácnidos e insectos en el medio marino (Lauckner, 1985; Raga, en prensa a).

En el caso de los cetáceos, y contrariamente a lo que ocurre en los pinnípedos, encontramos una serie de familias de helmintos cuyos representantes parasitan exclusivamente a este orden: Pholeteridae, Nasitrematidae, Brauninidae y Crassicaudidae (Delyamure, 1955; Raga, en prensa b). Esta fauna peculiar es indicativa, sin duda, del gran aislamiento ecológico-evolutivo de estos hospedadores con respecto a los mamíferos terrestres. Esto ha hecho que, en algunos casos, se hayan conservado formas arcaicas prácticamente extinguidas o poco representadas entre los mamíferos terrestres. Por ejemplo, todos los nematodos de la familia Pseudaliidae parasitan el aparato respiratorio de los odontocetos, con la excepción de los del género *Stenuroides*, que se encuentran en los senos frontales del meloncillo (*Herpestes ichneumon*) (Anderson, 1982).

Parte de los parásitos de los cetáceos tienen un origen

ancestral y han sufrido un proceso coevolutivo con el hospedador. Este parece ser el caso de los distintos grupos de nematodos (Anderson, 1984). Sin embargo, otros han sido adquiridos más recientemente; probablemente tras la vuelta de los cetáceos al medio acuático, como podría ser el caso de los cestodos tetrabótridos y difilobótridos (Kennedy *et al.*, 1990). Asimismo, la adaptación al medio marino permitió el establecimiento de distintas asociaciones con distintos crustáceos. Así, encontramos casos de comensalismo, como el del copépodo *Balaenophilus unisetus*, que se encuentra en la cavidad bucal de los grandes misticetos; casos de foresis, como el de ciertos cirrípedos (por ej.: *Xenobalanus globicipitis*), que se fijan sobre distintas partes del cuerpo; y casos de parasitismo, como el de los ciámidos, que parasitan exclusivamente la piel y aberturas naturales de los cetáceos y representan el único grupo de anfípodos adaptados al parasitismo (Balbuena y Raga, 1991; Raga, en prensa b). Con excepción de algunos casos excepcionales registrados en distintos pinnípedos (Bonner, 1968; Best, 1971; Baldrige, 1977), este tipo de relaciones entre crustáceos y cetáceos son únicas entre los mamíferos.

En general, la parasitofauna de los cetáceos ha sido poco estudiada, por lo que los datos disponibles son muy escasos. Esto se debe principalmente a la dificultad para obtener ejemplares para su estudio. Igualmente, su gran tamaño supone siempre un obstáculo a la hora de realizar las necropsias. Por ello, la información se limita, principalmente, a la obtenida a partir de estudios puntuales de unos pocos animales varados o capturados accidentalmente. Estos datos han sido periódicamente revisados, e incorporados a distintos listados parásito-hospedador (ejs.: Delyamure, 1955; Dailey y Brownell, 1972; Raga, en prensa b). Por ello, no debe extrañarnos que los estudios parasitológicos de los cetáceos sean casi exclusivamente de índole taxonómico.

La fauna parasitaria del calderón común, *Globicephala melas* (Traill, 1809), no es una excepción a esta regla. La mayor parte de la información disponible proviene del estudio de individuos aislados o de las colecciones de distintos museos (ejs.: Dollfus, 1968a; Rausch y Margolis, 1969; Lincoln y Hurley, 1974; Arnold

y Gaskin, 1975; Gibson y Harris, 1979; Raga *et al.*, 1987). La única excepción es el trabajo de Cowan (1967) que se basó en un número relativamente elevado de calderones capturados en Terranova. Sin embargo, este estudio es básicamente descriptivo, ya que se limita a ofrecer un inventario de las especies detectadas y su prevalencia.

A pesar de lo fragmentario de los datos, hasta el presente estudio se había citado un número relativamente elevado (18) de especies parásitas o forontes en el calderón común. Esto se debe posiblemente a la relativa abundancia de la especie en el hemisferio norte, en donde se han llevado a cabo la mayoría de los estudios.

1.4.- Biología del Calderón Común

G. melas es un cetáceo odontoceto de mediano tamaño, relativamente abundante en el Atlántico norte. En el hemisferio boreal, se distribuye desde Groenlandia, Islandia y el mar de Barents hasta el cabo Hatteras, en el Atlántico occidental, y hasta el noroeste de Africa, en el oriental (Watson, 1981; Leatherwood y Reeves, 1983; Martin, 1990). La especie es también relativamente frecuente en el Mediterráneo occidental (Vallon *et al.*, 1976; Di Natale, 1983; Duguay *et al.*, 1983; Raga *et al.*, 1988). Su distribución en el hemisferio austral comprende el Atlántico sur, el Pacífico sur y el océano Indico, especialmente en las aguas frías de las corrientes de Humboldt, de Benguela y de las Malvinas. El área alrededor del ecuador constituye una franja de separación entre las poblaciones boreal y austral. En su lugar encontramos el congénere alopátrico *G. macrorhynchus* Gray, 1846, también conocido como calderón tropical. Al parecer, *G. melas* ha desaparecido del Pacífico norte en tiempos relativamente recientes, pues existen testimonios escritos de que esta especie se encontraba en las aguas de Japón en el siglo X (Watson, 1981; Leatherwood y Reeves, 1983). La especie es preferentemente pelágica, aunque puede acercarse ocasionalmente a las costas en busca de alimento. Suele encontrarse en aguas de una temperatura superficial comprendida entre los 0^o y los 25^o C (Martin, 1990).

El calderón común es una especie gregaria que exhibe una alta sociabilidad. Los individuos suelen nadar en grupos formados por unos 40-200 animales, si bien, excepcionalmente, se han observado manadas de hasta 3000 ejemplares (Sergeant, 1962). La *sex ratio* de los individuos adultos en las manadas es de 3:1 a favor de las hembras. Sin embargo, ésta es, en el momento del nacimiento, prácticamente de 1:1. Los animales pueden alcanzar unos 30-50 años de edad, pero las hembras suelen ser las más longevas. Dado que no parece existir una segregación geográfica de los sexos, estos datos parecen indicar una tasa de mortalidad más elevada entre los machos (Martin *et al.*, 1987; Kasuya *et al.*, 1988; Martin, 1990).

G. melas es una de las especies más comúnmente representada en los registros de varamientos masivos de odontocetos (Geraci y St. Aubin, 1977; Evans, 1980), lo cual ha sido achacado, en mayor o menor grado, a la alta cohesión social de las manadas (Martin *et al.*, 1987). Durante siglos, distintos pueblos del Atlántico norte han sabido sacar partido de este hecho, provocando varamientos de manadas en bahías, con fines alimenticios. Esta práctica sólo se ha mantenido hasta nuestros días en las islas Feroe (O'Riordan, 1975; Joensen, 1976; Martin *et al.*, 1987).

La biología de la reproducción ha sido estudiada con cierto detalle en el Atlántico norte. Las hembras alcanzan la madurez sexual a los 6-10 años, que viene a corresponder con una longitud corporal de unos 3,8 m, mientras que los machos no lo hacen hasta los 12-20 años, que corresponde aproximadamente con unos 5 m de longitud corporal. La gestación dura unos 15-16 meses y la lactancia, de 20 a 22 meses. Esto representa un tasa de reclutamiento de una cría por hembra cada 3 años hasta el climaterio. La mayoría de los nacimientos parecen producirse a finales del verano. Las crías al nacer miden alrededor de 1,8 m y pesan unos 90 Kg (Sergeant, 1962; Desportes, 1985; Martin *et al.*, 1987; Bloch *et al.*, 1989a; Martin, 1990).

Los individuos adultos exhiben un dimorfismo sexual que se manifiesta sobre todo en el tamaño. Los machos son mayores, pues

pueden alcanzar los 6 m de longitud y los 1700 Kg de peso; mientras que las hembras llegan hasta los 5 m y los 1000 Kg (Martin, 1990).

Según Martin *et al.* (1987), las características de dimorfismo sexual, baja *ratio* de machos maduros en relación a las hembras adultas, y una tasa de mortalidad más alta entre los machos, son indicativas de un sistema social poligínico. Se postula que los machos luchan entre sí por acceder a las hembras, pues aquéllos presentan frecuentemente marcas y cicatrices sobre la piel (Martin *et al.*, 1987). Algunos Estudios genéticos indican que los machos maduros se mueven frecuentemente entre las manadas y no pasan en éstas más que unos pocos meses, lo necesario para aparearse. En cambio, parece que las hembras permanecen en la misma manada desde su nacimiento (Amos *et al.*, en prensa).

1.4. Justificación y Objetivos del Trabajo

En 1986, se inició un programa de investigación internacional sobre la biología del calderón común en el Atlántico norte, bajo los auspicios de la International Whaling Commission (IWC) y del United Nations Environmental Programme (UNEP). El estudio se basó principalmente en los calderones capturados en las islas Feroe. El Gobierno Autónomo Feroés y el Museo de Historia Natural proporcionaron el apoyo económico y logístico necesario. Las investigaciones se centraron en distintos aspectos: determinación de la edad, reproducción, metabolismo, estructura social, distribución, variabilidad genética y estructura de la población, niveles de sustancias contaminantes, parasitología, etc. (Desportes, 1990).

Este proyecto nos brindó una oportunidad única para realizar un estudio parasitológico de un número considerable de hospedadores. Además, estos se examinaron de un modo relativamente uniforme. Igualmente, contamos con la colaboración de otros participantes en el proyecto que nos suministraron una serie de datos biológicos de los calderones, como la edad, talla corporal, sexo y estado de madurez sexual. Todo ello nos permitió abordar, por primera vez en una especie de cetáceo, algunos aspectos ecológicos del parasitismo, especialmente en lo

referente a las relaciones parásito-hospedador.

Este trabajo se complementa con el estudio de los calderones varados en las costas francesas del Atlántico y en las del Mediterráneo español. Ello nos ha permitido el comparar los datos obtenidos en las distintas regiones.

Los objetivos del presente estudio son: (i) Contribuir a un mejor conocimiento de la taxonomía de los parásitos y forontes del calderón común en las aguas europeas; (ii) ofrecer nuevos datos sobre la biogeografía de estos organismos; (iii) estudiar la relación de ciertas infecciones parasitarias con algunos factores de los hospedadores (edad, sexo, estado de madurez sexual, etc.); (iv) identificar, tanto desde una perspectiva ecológica, como evolutiva, qué mecanismos determinan la estructura de las comunidades helmínticas intestinales de los calderones.

2.- MATERIAL Y METODOS

2.1. Obtención de los hospedadores

Los calderones estudiados provienen de tres regiones geográficas distintas: Mediterráneo occidental, aguas atlánticas francesas e islas Feroe (Atlántico nororiental) (Fig. 2.1.1).

En las dos primeras regiones, los análisis se efectuaron en un reducido número de individuos varados en distintas localidades. Habitualmente, los varamientos de cetáceos solitarios tienen lugar cuando animales enfermos se aproximan a la costa para resguardarse del posible ataque de predadores, o bien cuando mueren mar adentro y son posteriormente arrastrados hasta la costa por las corrientes marinas o las mareas (Odell, 1987). Este tipo de varamientos han servido de base para gran número de estudios parasitológicos (ejs.: Ridgway y Dailey (1972), Dailey y Stroud (1978), Raga y Carbonell (1985)) pero, dado su carácter esporádico e imprevisible, la información obtenida a partir de ellos se ve indefectiblemente mediatizada por el reducido tamaño muestral. Prueba de ello es que, en nuestro caso, sólo pudimos estudiar cinco calderones varados en las costas mediterráneas españolas entre junio de 1982 y julio de 1988 y seis en la costa atlántica francesa entre noviembre de 1972 y junio de 1988.

La detección y examen de los calderones embarrancados en las costas mediterráneas españolas fue posible gracias a la inestimable colaboración prestada por las Comandancias y Ayudantías de Marina y los puestos costeros de la Guardia Civil. En cada uno de estos varamientos, registramos sobre el terreno la información correspondiente al sexo del ejemplar, la fecha y localidad del varamiento y los datos biométricos estandarizados pertinentes (Norris, 1961; Filella y Casinos, 1984).

Los calderones varados en las costas francesas fueron examinados por personal del Centre National d'Etude des Mammifères Marins, con sede en el Musée Océanographique de La Rochelle. Estos colegas tuvieron la amabilidad de facilitarnos

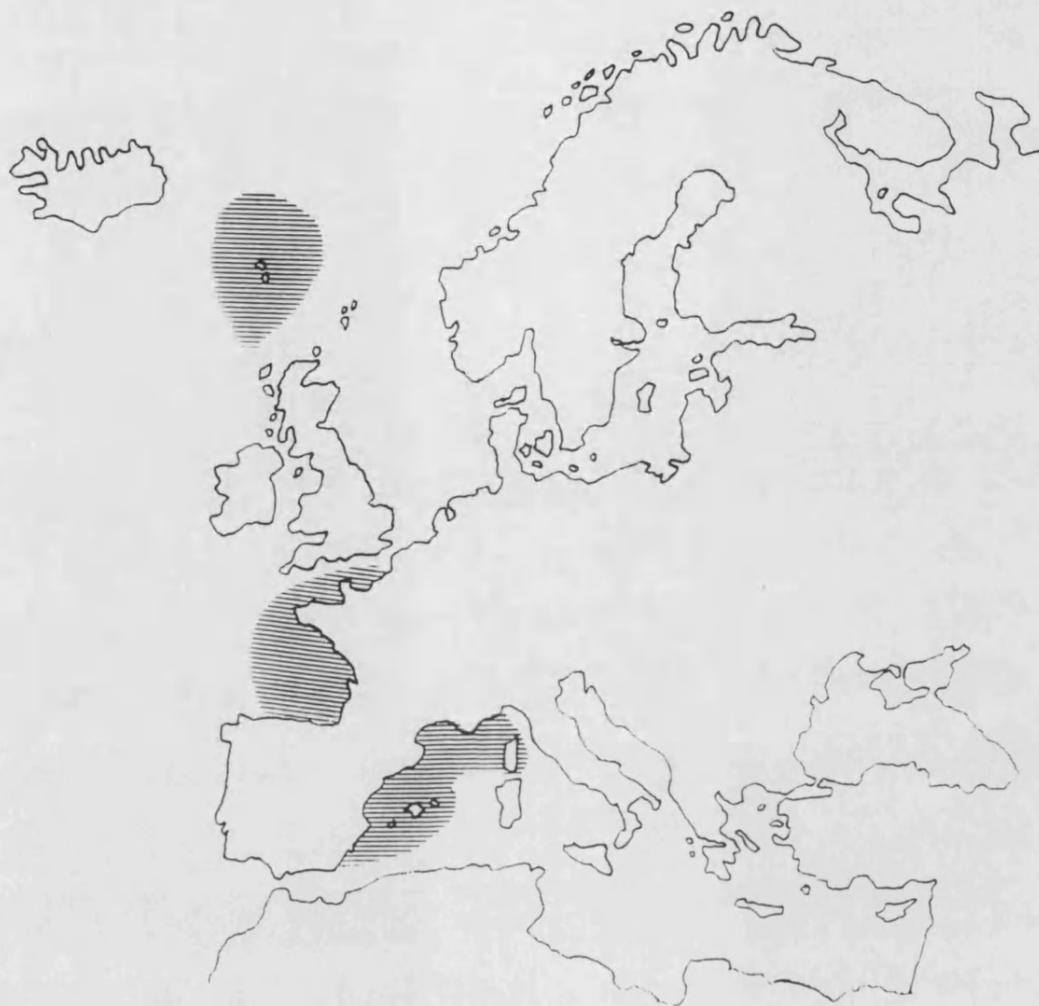


Fig. 2.1.1. Regiones europeas de donde proceden los calderones comunes estudiados: islas Feroe; atlántico francés y Mediterráneo occidental.

los parásitos recolectados, así como cierta información biológica complementaria, análoga a la obtenida para los especímenes mediterráneos.

El estudio parasitológico realizado en las islas Feroe se ha basado, sin embargo, en un número relativamente grande de calderones, capturados en las actividades de caza tradicional de este cetáceo. Dicho estudio estuvo integrado en un amplio programa de investigación sobre la biología del calderón común en el Atlántico nororiental, con lo cual se pudo obtener complementariamente un importante volumen de datos biológicos de los ejemplares. El grueso del estudio en esta región se centró en 170 calderones pertenecientes a 13 manadas que se capturaron en siete localidades entre julio de 1987 y junio de 1988 (Fig. 2.1.2, Tabla 2.1.1.). Además, examinamos directamente o tuvimos acceso a los datos sobre los helmintos estomacales de 590 individuos analizados entre julio de 1986 y junio de 1988, para un estudio de contenidos estomacales. En este caso, tanto los datos como los helmintos recolectados nos fueron amablemente facilitados por la Dra. Desportes, del Føroya Náttúrugripasvñ.

La caza del calderón común en las islas Feroe se remonta, al parecer, hacia mediados del siglo IX, cuando los primeros pobladores de origen noruego se establecieron en el archipiélago. Datar el comienzo exacto de esta caza resulta, sin embargo, difícil, si bien se sabe que el primer testimonio escrito de esta actividad está fechado en 1584 (Joensen, 1976; Hoydal, 1986; Bloch et al., 1990).

Los métodos de captura de los calderones no parecen haber variado mucho con el transcurso del tiempo. Además, están regulados por normas específicas, que, basadas en un principio en la tradición, se vieron posteriormente plasmadas en leyes escritas. La caza del calderón tiene un carácter comunitario, pues la carne y la grasa de los calderones se reparte gratuitamente entre los residentes y los participantes en cada cacería de acuerdo con criterios bien establecidos (Bloch et

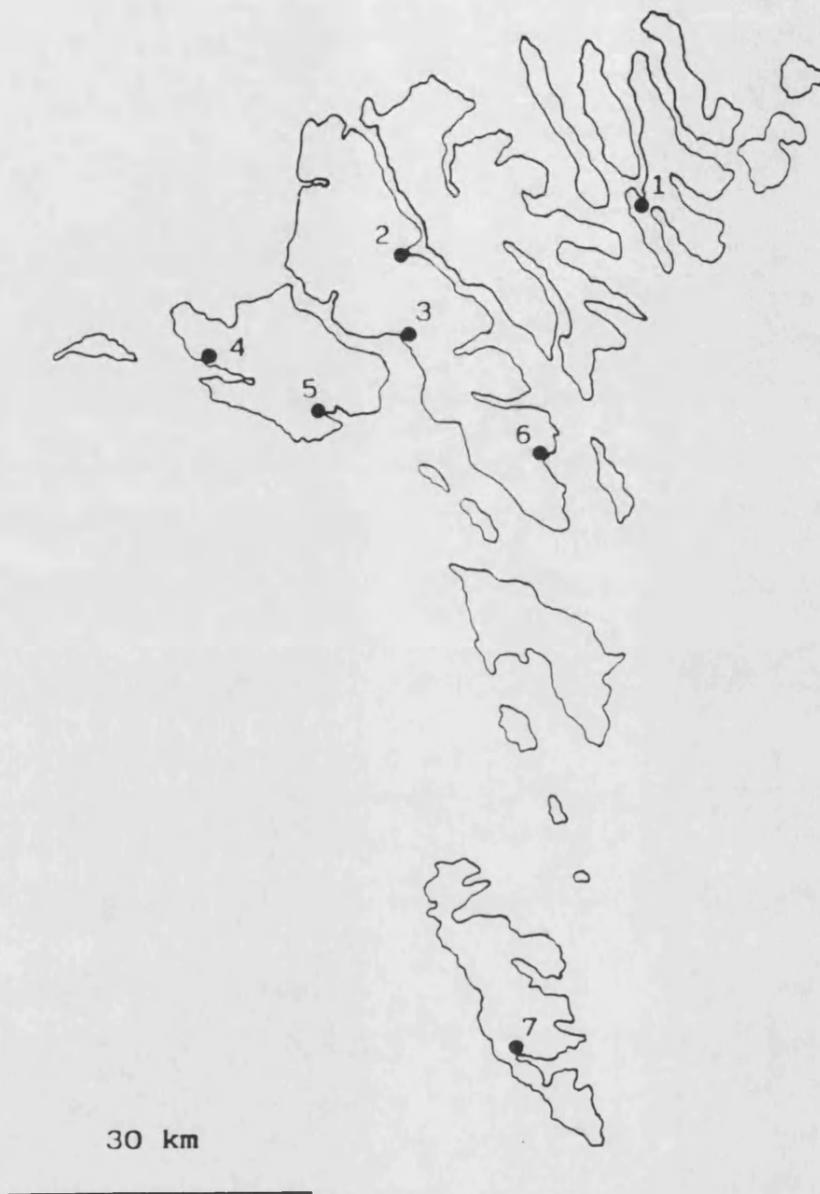


Fig. 2.1.2. Localidades en las islas Feroe donde se produjeron las capturas de los calderones comunes estudiados: (1) Klasvík; (2) Hvalvík; (3) Leynar; (4) Bøur; (5) Midvágur; (6) Tórshavn; (7) Vágur.

Tabla 2.1.1. Datos referentes a los 170 calderones comunes de 13 manadas capturadas en las islas Feroe utilizados en el estudio de helmintos intestinales.

N ^o de manada	Localidad	Fecha	Edad (años)		Sexo			Total
			\bar{x}	(DT)	Machos	Hembras	? ¹	
1*	Leynar	22 jul 1987	10,7	(8,8)	3	12	0	15
2*	Midvágur	24 jul 1987	17,8	(11,4)	4	6	0	10
3*	Midvágur	2 ago 1987	14,5	(9,7)	6	8	0	14
4*	Vágur	19 ago 1987	8,5	(6,6)	4	4	0	8
5*	Klaksvík	29 ago 1987	15,2	(12,9)	3	3	0	6
6*	Vágur	18 sep 1987	10,8	(9,1)	8	4	2	14
7*	Tórshavn	8 oct 1987	10,0	(10,7)	9	10	0	19
8*	Vágur	20 oct 1987	11,5	(12,4)	6	12	2	20
9	Hvalvík	24 oct 1987	1,4	(1,1)	5	9	0	14
10	Tórshavn	17 feb 1988	2,7	(1,9)	2	4	0	6
11	Midvágur	13 mar 1988	2,5	(1,5)	5	5	0	10
12	Bøur	20 abr 1988	-	-	6	9	0	15
13*	Leynar	10 jun 1988	10,5	(8,6)	9	10	0	19
Totales de toda la muestra			9,8	(9,8)	70	96	4	170

* Manadas elegidas para la comparación de abundancias de las especies de helmintos

¹ No se registró

² Datos no disponibles

a1, 1990).

La cacería se inicia tan pronto como se detecta, desde la costa o desde el mar, alguna manada de calderones en las inmediaciones de las islas. En principio, cualquier hombre puede dejar sus ocupaciones cotidianas para participar en la captura (tradicionalmente las mujeres no toman parte). Quienes deciden tomar parte se organizan en dos grupos. Uno de ellos se distribuye en pequeños botes que avanzarán hacia la manada formando un semicírculo. El propósito de esta operación es el de conducir a los animales hacia lugares adecuados para su sacrificio, normalmente playas de pendiente poco pronunciada situadas al fondo de bahías o fiordos. Allí es donde aguarda el otro grupo. Debido a la poca profundidad de estas playas y al constante acoso desde los botes, los calderones acaban embarrancando. Entonces, quienes esperan en tierra sacrifican a los animales seccionándoles la yugular y la carótida (Joensen, 1976; Bloch et al., 1990). Posteriormente, los calderones suelen ser remolcados hasta el puerto más cercano, donde se colocan sobre el muelle. Ahí, en primer lugar, se miden, utilizando un bastón dividido en escala logarítmica, que permite estimar la cantidad de carne y grasa utilizable en cada animal. Una vez se ha asignado la porción que corresponde a cada cual, se procede al despiece de los animales (Bloch et al., 1990).

En nuestro estudio, el muestreo biológico se iniciaba en cuanto los calderones eran colocados sobre el muelle, antes del reparto de la carne, y debía concluir forzosamente cuando comenzaba el despiece de éstos pues no debíamos interferir en dichas labores. Esto suponía, dependiendo del tamaño de la manada y de la diligencia en la división de las porciones, un período para la toma de muestras que osciló normalmente entre las cuatro y las ocho horas (Bloch et al., 1989b).

La caza del calderón en las islas Feroe tiene un carácter esporádico e impredecible, si bien la mayoría de las capturas se producen en los meses estivales. Al parecer, la presencia y

abundancia de calderones en el archipiélago está directamente relacionada con la distribución estacional del cefalópodo *Todarodes sagittatus* (Lamarck, 1798), que constituye su principal presa en dicha área (Hoydal, 1985).

2.2. Necropsias y recolección del material

El método de análisis de los ejemplares varados en las costas españolas del Mediterráneo y de una parte (170) de los capturados en las islas Feroe fue muy similar.

En el caso de los ejemplares del Mediterráneo, comenzamos con un examen de la superficie externa del cuerpo de cada animal, con objeto de detectar la presencia de crustáceos forontes o ectoparásitos. Posteriormente, estudiamos sobre el terreno los siguientes órganos o tejidos: pulmones, senos aéreos, corazón, riñones, glándulas mamarias, pene, cavidad peritoneal y tejido adiposo. Cuando detectábamos parásitos *in situ*, bien los recolectábamos, bien transportábamos el órgano o tejido donde se hallaban hasta el laboratorio para su posterior examen. Asimismo, extrajimos el aparato digestivo completo con el mismo fin. Todas las vísceras se conservaron congeladas a -20° C, en espera de ser estudiadas. En el caso de los aparatos digestivos, analizamos las diferentes partes de éstos (hígado, estómago, intestino, conductos biliares y pancreáticos) por separado. Para ello, abrimos los distintos conductos longitudinalmente y recogimos los parásitos que detectamos a simple vista.

El estudio realizado en las islas Feroe estuvo determinado por una serie de factores adversos, como la falta de tiempo y escasez de personal durante el muestreo, y las a menudo malas condiciones atmosféricas (Bloch et al., 1989b) que, sumadas al gran tamaño y peso de los calderones, dificultaron las necropsias. En muchas ocasiones, no pudimos efectuar un examen completo y exhaustivo de cada animal como hubiera sido nuestro deseo. No obstante, siempre que nos fue posible realizamos un muestreo perfectamente estandarizado.

El muestreo de crustáceos ectoparásitos y forontes se llevó a cabo sobre 152 calderones capturados entre agosto de 1987 y marzo de 1988 pertenecientes a ocho manadas. Para ello, efectuamos un cuidadoso examen de la superficie externa de cada animal, prestando especial atención a las aberturas naturales (ano, hendidura genital, boca, espiráculo) y a las heridas, cicatrices o marcas externas. Señalaremos, sin embargo, que no pudimos estudiar el costado de los animales que se encontraba en contacto con el suelo. En cada caso, registramos la presencia o ausencia de estos crustáceos. También contamos el número de individuos, excepto en tres casos de infecciones de ciámidos cuyo número era superior a varios centenares. Estos tres casos se excluyeron en posteriores análisis estadísticos, salvo en el cálculo de la prevalencia, donde sólo se tiene en cuenta la presencia o ausencia de individuos. Con objeto de determinar la preferencia por la localización de las especies de crustáceos en cada hospedador, definimos arbitrariamente cinco zonas sobre la superficie corporal según el diagrama de la Fig. 2.2.1. En cada caso, anotamos la presencia de crustáceos y el número de individuos en cada una de estas zonas.

A continuación, realizamos las necropsias de los animales. Dado que los calderones son capturados con fines alimenticios, los cortes deben realizarse siguiendo la manera tradicional de despiece. Teniendo en cuenta esta limitación, éstas se efectuaron practicando una incisión a nivel ventral, y varias transversales separadas por distancias de unos 20 a 40 cm. La mayor parte de los datos se obtuvieron del muestreo de 170 calderones pertenecientes a 13 manadas distintas, que fueron capturadas entre julio de 1987 y junio de 1988 (Tabla 2.1.1). Dichos datos se completan con la información obtenida del análisis de los estómagos de otros 590 individuos capturados entre julio de 1986 y junio de 1988.

Como hemos señalado, el análisis de los 170 hospedadores no siempre fue completo. Así, el trabajo sobre el terreno se centró en el examen de los mesenterios abdominales de 114

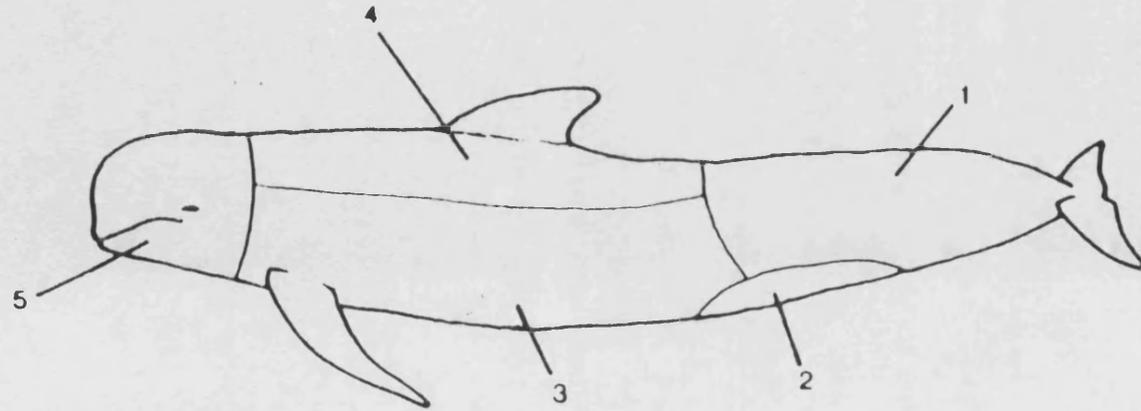


Fig. 2.2.1. Diagrama de un calderón común donde se muestran las cinco zonas que se establecieron para el estudio de la preferencia por la localización de los ectoparásitos o forontes: (1) zona caudal; (2) hendidura genital; (3) costados; (4) dorso y aleta dorsal; (5) cabeza.

calderones, los pulmones de 53, los senos aéreos de 31, los riñones de 28 y las glándulas mamarias de 92 ejemplares. Cuando se observaron parásitos, se recolectaron, o bien se recogieron los órganos o tejidos en los que se hallaron para examinarlos posteriormente en el laboratorio. No obstante, pudimos analizar los aparatos digestivos de los 170 animales antes mencionados que se conservaron en un congelador industrial a -20° C hasta su posterior examen. Este se realizó del modo siguiente:

En primer lugar, separamos el estómago, hígado y páncreas e intestino para su estudio por separado. Comenzamos con el examen del hígado y páncreas, que consistió en una revisión del parénquima hepático y de los conductos biliares, pancreáticos, hepáticos y colédoco.

A continuación, procedimos a la disección del estómago, para lo cual analizamos cada cámara estomacal independientemente. El estómago de *G. melas* consta de tres cámaras diferenciadas: el llamado estómago mecánico, que corresponde en realidad a un divertículo del esófago; el estómago principal o químico y el estómago pilórico. Existe además un corto conducto en forma de S que conecta el estómago principal con el pilórico, denominado conducto de conexión (Desportes, 1985). En cada caso, registramos los parásitos y lesiones parasitarias existentes y estimamos el número de individuos en cada compartimento del estómago. Los datos obtenidos para el conducto de conexión se sumaron a los del pilórico. Los helmintos hallados en el estómago correspondieron a dos especies: el nematodo *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809) y el trematodo *Pholeter gastrophilus* (Kossack, 1910). En el caso de *A. simplex*, consideramos cuatro niveles de infección: (1) infección ligera (1-100 vermes), (2) moderada (101-300), (3) severa (301-500) y (4) masiva (500+). *P. gastrophilus*, por su parte, se suele encontrar en quistes en la submucosa del estómago. Dado que normalmente encontramos de tres a cuatro individuos por quiste, consideramos que el número de quistes puede ser un buen indicador de la cantidad de parásitos. En este caso, establecimos tres niveles de infección: (1)

infección ligera (1-5 quistes), (2) moderada (6-15) y (3) severa (15+).

Por último, concluimos con el examen del intestino. Este se dividió en secciones de 2 m. Examinamos cada una de estas secciones por separado abriéndolas longitudinalmente. A fin de minimizar la pérdida de material parasitológico durante este proceso, filtramos el contenido de cada tres secciones intestinales consecutivas con un tamiz de una abertura de malla de aproximadamente 1,5 mm. En todos los casos, recogimos los parásitos detectados a simple vista y anotamos el número de éstos por cada sección y filtrado.

El presente trabajo se completa con el estudio de especímenes depositados en las colecciones del Musée Océanographique de La Rochelle procedentes de calderones varados en las costas atlánticas francesas (véase Raga *et al.* (1988)). También, con los especímenes del Føroya Náttúrugripasvni, recogidos en calderones capturados en las Feroe a lo largo de los últimos años.

2.3. Métodos parasitológicos

El gran tamaño de los calderones dificultó la aplicación óptima de ciertas técnicas, especialmente en el caso de los helmintos. Una de las limitaciones vino impuesta por tener que muestrear un número de individuos relativamente grande en poco tiempo, por lo cual se necesitaba congelar las vísceras antes de su examen. Según ciertos autores, esto resulta desaconsejable en los estudios taxonómicos de helmintos (Gibson, 1985), aunque Bailey (1987) puntualiza que la congelación rápida de las muestras permite obtener ejemplares en buenas condiciones para su determinación sistemática. En nuestro caso, sin embargo, tuvimos que trasladarlas hasta un congelador industrial, lo cual normalmente llevaba algunas horas. Además, dado el gran volumen de las vísceras, el proceso de congelación fue sin duda lento. Estas circunstancias, han podido afectar a los parásitos de dos maneras principalmente:

a) Al transcurrir un cierto tiempo desde la muerte del hospedador hasta la fijación y conservación de los parásitos, éstos son susceptibles de sufrir cambios degenerativos que pueden incluso conducir a errores en su determinación. Este hecho ha sido puesto de manifiesto recientemente en el caso de algunos trematodos de la familia Campulidae (Adams y Rausch, 1989).

b) La congelación lenta puede tener un efecto traumático sobre los helmintos debido a la formación de cristales de hielo (Bailey, 1987).

Sin embargo, la mayoría de los estudios parasitológicos realizados en mamíferos marinos, especialmente aquellos en los que se utilizó en un número considerable de animales obtenidos en un periodo de tiempo relativamente corto, se llevaron a cabo con material congelado (ejs.: Beverley-Burton, 1978; Geraci *et al.*, 1978a, b; Helle y Valtonen, 1981; Dailey *et al.*, 1988).

Por ello, tuvimos todo esto presente a la hora de valorar ciertos caracteres morfológicos de utilidad en la determinación de las especies, en especial los relacionados con la ultraestructura de tegumentos y epitelios, como espículas, papilas, etc., que consideramos pudieron sufrir alteraciones debidas a la congelación.

Los especímenes depositados en colecciones parasitológicas que nos han sido cedidos para su estudio suelen haber sido fijados y conservados en alcohol 70 % o formol 10-15 %. En el caso del material procedente de nuestras necropsias, se procedió a un lavado preliminar de los especímenes en solución salina 9 % o, cuando trabajamos sobre el terreno, en agua de mar, con objeto de eliminar partículas de suciedad o fragmentos de tejidos adheridos a su superficie. A continuación, fijamos y conservamos los crustáceos forontes o ectoparásitos en alcohol 70 %. En el caso de los helmintos endoparásitos, los fijamos en solución de Bouin o alcohol 70 %, según los casos, y utilizamos alcohol 70 % como solución conservante.

El estudio morfoanatómico de los parásitos o forontes detectados hizo necesaria la aplicación de una serie de técnicas que variaron sustancialmente dependiendo de las especies.

Los crustáceos fueron observados con lupa binocular o microscopio. En algunos casos, hicimos microdisecciones con el fin de separar algunas estructuras tales como cirros, piezas bucales, etc. para realizar montajes extemporáneos con glicerina.

El estudio de los helmintos endoparásitos resultó algo más laborioso dado el gran tamaño de la mayoría de los especímenes detectados. El examen de los nematelmintos (nematodos y acantocéfalos) requiere la previa transparentación de la cutícula para la observación de estructuras internas. Los especímenes de menor talla se aclararon con glicerina, mientras que utilizamos lactofenol o creosota en el caso de aquellos de mayor grosor y tamaño. La observación con el microscopio óptico requirió de montajes extemporáneos en el medio aclarante. En el caso de los nematodos, la observación de ciertas estructuras cefálicas se vió facilitada mediante la preparación de porciones apicales en glicogelatina (Anderson, 1958).

El estudio morfoanatómico de los platelmintos (trematodos digénidos y cestodos) requirió el empleo de colorantes. En nuestro caso, empleamos carmín clorhídrico alumínico o carmín borácico. El proceso de tinción se realizó del siguiente modo:

En primer lugar, sumergimos los especímenes completos (en el caso de los trematodos) o porciones de estróbilos (en el caso de los cestodos) en el colorante por un periodo de tiempo variable según su grosor y tamaño, pero nunca inferior a media hora. Continuamos con la diferenciación de las muestras, para lo cual se introducen en una solución de alcohol 70 % y ácido clorhídrico 1 % durante un breve periodo. El objeto de esta operación es resaltar las estructuras internas, que quedarán

más oscuras al retener el colorante, sobre el fondo general del cuerpo. Después, las muestras se sumergen en una solución de bicarbonato sódico en alcohol 70 % durante unos 20 minutos. A continuación, deshidratamos por inmersión en soluciones crecientes de alcohol (90 % y 100 %) durante al menos 10 minutos en cada paso. Aclaremos entonces en xileno durante un periodo de tiempo que depende del tamaño y grosor de las muestras y montamos en bálsamo del Canadá entre cubre y portaobjetos. De este modo, las muestras quedan listas para su estudio al microscopio óptico. No obstante, en el caso de algunos cestodos de la familia Diphylobothriidae, que resultaron ser especialmente gruesos, eliminamos el tegumento y las capas de musculatura transversal y longitudinal a nivel ventral durante la fase de aclarado en xileno. De este modo se facilita la visión de ciertas estructuras internas (Rausch y Margolis, 1969; Rausch y Hilliard, 1970; Adams, 1989).

Por otra parte, el estudio de microscopía óptica de los escólices se llevó a cabo tras su aclarado y su montaje temporal, ambos en glicerina.

Asimismo, realizamos cortes seriados sagitales, transversales y longitudinales de 10-15 μm de grosor, de individuos enteros o proglótides, según los casos, y, ocasionalmente, de lesiones parasitarias. Para ello, utilizamos las técnicas clásicas en histología, que comprenden la inclusión en parafina, la tinción con hematoxilina de Mayer y eosina, y el montaje de las muestras en bálsamo del Canadá. Para la aplicación de las técnicas histológicas en los platelmintos se siguieron en parte las recomendaciones de Cooper (1988). Igualmente, efectuamos cortes a mano de proglótides de cestodos difilobótridos, previamente teñidos con carmín, con una cuchilla. Según algunos autores, este procedimiento ofrece mejores resultados para el estudio de estos cestodos que la técnica usual de cortes seriados (Rausch y Margolis, 1969; Rausch y Hilliard, 1970; Rausch, pers. com.). Igualmente, Jones (1990) recomienda técnicas similares para el estudio de platelmintos gruesos.

Como complemento del estudio morfoanatómico de algunas de las especies, empleamos el microscopio electrónico de barrido (SEM). Para ello, las muestras deben someterse a un tratamiento previo que consiste, en primer lugar, en su deshidratación mediante inmersión en alcohol absoluto durante aproximadamente una hora y sucesivos baños de una media hora cada uno en soluciones de acetato de amilo en acetona del 40, 80 y 100 %. Posteriormente, efectuamos el punto crítico en CO₂ y la metalización de las muestras con oro-paladio en un *ion sputter*. La observación se llevó a cabo utilizando un microscopio Jeol JSM-25S.

Las figuras de las especies parásitas o forontes se realizaron con ayuda de una cámara clara. Las mediciones de los ejemplares se realizaron normalmente con un ocular micrométrico y se expresan en μm , a no ser que indiquemos lo contrario, con la media entre paréntesis.

Realizamos, asimismo, un estudio comparativo de la variabilidad morfométrica de los huevos de *Crassicauda carbonelli* Raga y Balbuena, 1991 y los de los especímenes de *Crassicauda* sp. descritos por Dollfus (1968a) (Raga y Balbuena, 1991). Con ello, pretendíamos determinar el valor del tamaño de los huevos en la taxonomía del género. Medimos diez huevos *in utero* de 14 extremos caudales de hembras de *C. carbonelli* y 20 huevos de *Crassicauda* sp. con la ayuda de un analizador de imagen IBAS 2000 (Kontron, Munich). Este equipo permite la digitalización de la imagen microscópica de cada uno de los huevos en un monitor de 768 x 512 pixels. A continuación, realizamos filtrados y discriminados de la imagen con objeto de obtener un mayor contraste. Para medir los diámetros máximo y mínimo de las imágenes, utilizamos un programa diseñado por el Prof. Dr. J.F. Pertusa (Departamento de Biología Animal, Universidad de Valencia), el cual realiza, además, la conversión automática de las medidas en pixels a μm mediante un calibrado previo. En este estudio, hemos supuesto que, ambas dimensiones, es decir, el diámetro máximo y mínimo de la imagen

digitalizada, corresponden respectivamente a la longitud y anchura del huevo.

Los especímenes estudiados se encuentran depositados en el Departamento de Biología Animal de la Universidad de Valencia, British Museum (Natural History) (Londres), Museum National d'Histoire Naturelle (Paris), Musée Océanographique (La Rochelle, Francia); Zoologisk Museum (Oslo) y Føroya Náttúrugripasvn (Tórshavn, Islas Feroe).

2.4. Obtención de datos biológicos de los hospedadores

El proyecto de investigación interdisciplinar realizado en las islas Feroe nos permitió disponer de algunos datos biológicos de los calderones, como el sexo, la longitud corporal, la edad y el estado reproductor, que resultaron de utilidad en el presente estudio. Igualmente, el examen de los contenidos estomacales de los calderones capturados entre julio de 1986 y junio de 1988 permitió conocer con cierto detalle los hábitos alimenticios de este cetáceo (Desportes y Mouritsen, en prensa).

Los calderones capturados en las Feroe se midieron con una precisión de ± 1 cm a lo largo de una línea recta, paralela a la columna vertebral, que va desde el extremo anterior de la cabeza hasta el ápice de la hendidura situada entre los lóbulos de la aleta caudal (Norris, 1961). También, se registró el sexo de los ejemplares y se recogieron algunos dientes para la determinación de la edad mediante el contaje de los estratos de crecimiento de dentina y cemento. Esta técnica fue realizada por personal del Føroya Náttúrugripasvn, siguiendo los procedimientos descritos por Kasuya y Matsui (1984) y por Kasuya *et al.* (1988). (Véase Lockyer *et al.* (1987) y Bloch y Lockyer (1989) para una más detallada información sobre la metodología empleada).

Igualmente, se determinó el grado de madurez sexual de los calderones a partir del examen de tejidos gonadales. En el caso de los machos, el peso del testículo, la presencia de

espermatozoides y su número en cortes histológicos del testículo y epidídimo, se utilizaron como indicadores del estado reproductivo de cada individuo. Los criterios seguidos para la determinación del grado de madurez sexual de las hembras se basaron en el análisis y mediciones de los *corpora lutei* y *albicantia* en el ovario (Sergeant, 1962; Martin et al., 1987; Desportes et al, 1989; Bloch, 1991).

2.5. Métodos analíticos y terminología empleada

El estudio interdisciplinar sobre la biología del calderón común realizado en las islas Feroe, así como el examen de un número relativamente elevado de animales, ha permitido estudiar con cierta exactitud la relación entre el parasitismo de varias especies y algunos factores intrínsecos (talla, sexo, estado reproductor, edad) y extrínsecos (manada) de los hospedadores; así como la preferencia de localización de ciertas especies parásitas, y las relaciones interespecíficas entre algunos helmintos.

"Prevalencia" (porcentaje de hospedadores infectados con una especie dada), "intensidad de infección" (número de parásitos de una especie en un hospedador determinado), "abundancia" (número medio de parásitos de una especie por hospedador, incluyendo aquellos no infectados), así como otros términos parasitológicos se ajustan a las definiciones de sus equivalentes en lengua inglesa propuestos por Margolis et al. (1982). Por otra parte, hemos traducido el término *site selection*, utilizado por estos autores, como "preferencia de localización".

"Infrapoblación" (todos los parásitos de una especie dada en un hospedador determinado), "infracomunidad" (suma de las infrapoblaciones en un hospedador dado), "comunidad componente" (suma de las infracomunidades en una población de hospedadores) y otros términos ecológicos referentes a los parásitos, siguen las definiciones de Esch et al. (1990).

El término "sobredispersión" empleado en este estudio es

equivalente a *overdispersion* definido por Bliss y Fisher (1953). Según estos autores, se considera que existe una distribución sobredispersada o contagiosa cuando la varianza es significativamente mayor que la media de la distribución de frecuencias. La significación viene determinada por un test χ^2 descrito en Elliot (1977).

"Significativo", "significativamente" y demás términos derivados se utilizarán en este trabajo exclusivamente en el sentido estadístico. Hemos establecido el nivel de significación de todos los tests en el 0,05 de probabilidad.

Los métodos de análisis utilizados en cada caso variaron según las especies consideradas:

a) Ectoparásitos (ciámidos)

Entre las especies de ectoparásitos de los calderones capturados en las islas Feroe, únicamente *Isocyamus delphini* (Guérin-Ménéville, 1836) (Amphipoda: Cyamidae) apareció con la suficiente frecuencia como para permitir el análisis estadístico de los datos. A efectos comparativos, establecimos cuatro grupos de calderones según su sexo y estado de madurez sexual: Grupo M1 = machos inmaduros o púberes; Grupo M2 = machos maduros; Grupo H1 = hembras inmaduras; Grupo H2 = hembras maduras. Para ello, nos basamos en los datos suministrados por la Sra. Bloch y la Dra. Desportes (véase el apartado 2.4.).

En primer lugar, comparamos la distribución espacial de *I. delphini* en cada uno de estos grupos de calderones. Para ello, estudiamos el ajuste de la distribuciones de frecuencia de los datos a distribuciones binomiales negativas cuyos parámetros k se calcularon por el método de probabilidad máxima (Bliss y Fisher, 1953). La bondad del ajuste se evaluó mediante un test χ^2 . Sin embargo, dado que este test pierde sensibilidad cuando el tamaño muestral es pequeño ($N < 50$), determinamos asimismo la bondad del ajuste por comparación del segundo y tercer momento, definidos por los estadísticos U y T , con sus

respectivos errores estándar. Según este criterio, aceptamos que la distribución binomial negativa esperada se ajusta a la teórica ($P > 0,05$) si U y T difieren de cero en menos que sus respectivos errores típicos (Bliss y Fisher, 1953; Elliot, 1977).

Asimismo, comparamos las prevalencias de *I. delphini* en los cuatro grupos de calderones mediante un test de χ^2 . Para evaluar las diferencias de abundancia de este ciámido entre estos grupos, decidimos utilizar un test de Kruskal-Wallis ya que los datos no cumplían los requisitos para la aplicación de estadística no paramétrica (Sokal y Rohlf, 1981).

b) Helmintos estomacales

En este caso, estudiamos la interdependencia entre la prevalencia de los helmintos estomacales y de las úlceras gástricas causadas por *A. simplex* y la edad y sexo de los hospedadores mediante modelos jerárquicos log-lineales (Norušis, 1986). Para ello, establecimos tres clases de edad de los calderones: 0-3, 4-10 y 10+ años. Para determinar la significación del modelo resultante, utilizamos el estadístico cociente de probabilidad L^2 que sigue aproximadamente la distribución χ^2 (Norušis, 1986). Construimos el modelo añadiendo los términos interactivos uno a uno y reteniendo aquellos que resultaron ser significativos ($P < 0,05$, determinada por la partición de L^2) (Norušis, 1986). Estos análisis se llevaron a cabo con la ayuda de un paquete estadístico SPSS/PC+ (Norušis, 1984; 1986).

c) Helmintos intestinales

Únicamente consideramos las especies de helmintos más comunes en la mayoría de los análisis estadísticos. Estas fueron las que denominaremos "especies componentes" (aquellas que aparecen en al menos el 10% de los hospedadores (Bush et al., 1990)).

En primer lugar, estudiamos la distribución espacial de estas especies en el conjunto de calderones. Para ello,

calculamos la *ratio* entre la media y la varianza de la distribución de frecuencias. En todos los casos, la varianza resultó ser significativamente mayor que la media (test χ^2 en Elliot (1977)), lo cual indica claramente que nos encontramos ante distribuciones contagiosas. Dado que éstas se alejaban mucho de la distribución normal, no resultó apropiada la aplicación de estadística paramétrica. En tales casos, se han planteado tradicionalmente dos líneas de actuación (Sokal y Rohlf, 1981): (i) transformación de los datos que resulte en una distribución que no difiera significativamente de la normal; (ii) utilización de tests estadísticos no paramétricos alternativos. Sin embargo, Conover e Iman (1981) propusieron una útil técnica conocida por transformación por rangos que consiste en ordenar los datos de mayor a menor y sustituir los valores reales por su rango en la ordenación. En caso de producirse empates entre los valores reales, se asigna el rango medio. Según estos autores, esta sencilla manipulación permite la aplicación de test paramétricos usuales, programados en la mayoría de los paquetes estadísticos, a datos de distribución no normal.

La transformación por rangos es robusta y permite la aplicación de métodos estadísticos paramétricos multivariantes a datos de distribución libre (Conover, 1980), lo cual nos permite evaluar la importancia de las interacciones entre distintos factores sobre las variables respuesta. Según Wallace y Pence (1986), esto resulta de gran interés ya que la no consideración de tales efectos puede enmascarar interacciones de importancia o, por el contrario, sobrevalorar la influencia de ciertos factores frente a otros. Además, otra razón que nos impulsó a adoptar esta técnica fue la abundancia de estudios parasitológicos en los que se emplearon técnicas similares (Pence y Windberg, 1984; Corn et al., 1985; Wallace y Pence, 1986; Forrester et al., 1987; Pence et al., 1988; Waid y Pence, 1988).

La aplicación de estas técnicas nos permitió estudiar la influencia de ciertos factores sobre la abundancia de las

especies componentes. Los factores considerados fueron tres: sexo y clase de edad de los calderones, y manada a la que pertenecen. Establecimos dos clases de edad: < 10 años (excepto los individuos < 1 año) (32 machos y 52 hembras) y ≥ 10 años (24 machos y 30 hembras). Dado que no detectamos ningún animal < 1 año de edad (3 machos y 8 hembras) infectado, por razones que justificaremos más tarde (apartado n.n.), decidimos eliminarlos en todos los análisis estadísticos. Igualmente, no se determinó la edad de otros 21 individuos (5 machos, 12 hembras y 4 indeterminados), por lo que también se excluyeron en los análisis.

Estos consistieron, en primer lugar, en un análisis de la varianza bifactorial (ANOVA) y análisis múltiple de la varianza (MANOVA) para determinar la influencia del sexo y clase de edad de los hospedadores sobre la abundancia de las especies componentes tanto individual (ANOVA) como colectivamente (MANOVA).

Debido al reducido tamaño muestral de cada manada, analizamos el efecto de pertenencia a una manada determinada sobre la abundancia de las especies componentes separadamente. Sin embargo, las 13 manadas estudiadas no son directamente comparables debido a las heterogeneidades del muestreo que afectaban, sobre todo a la composición de la edad de éstas (véase la Tabla 2.1.1). En algunos casos, debido a limitaciones de tiempo, sólo pudimos analizar individuos de menor talla, que suelen ser los más jóvenes (< 10 años de edad). A fin de obviar este problema, decidimos considerar el mayor número posible de manadas en las cuales la composición de edad y *sex ratio* no difiriesen significativamente entre sí y, además, el número de muestras fuese lo suficientemente grande como para permitir el tratamiento estadístico. Finalmente, escogimos ocho de las 13 manadas que cumplieron estas condiciones (marcadas con un asterisco en la Tabla 2.1.1). Esto fue puesto en evidencia por un ANOVA ($F = 0,731$; $P > 0,60$) y un test χ^2 ($X^2 = 4,057$; 6 gdl; $0,70 > P > 0,50$) para la comparación respectiva de la edad promedio y la *sex ratio* de las manadas. Asimismo, realizamos un

análisis discriminante por pasos con objeto de evaluar la variabilidad de la edad y sexo de los calderones junto con las abundancias de los parásitos entre los ocho grupos de calderones. Subsiguientemente, comparamos las abundancias de cada especie individual y conjuntamente entre estas manadas mediante respectivos ANOVAs y MANOVA.

En todos estos análisis, sustituimos los valores de abundancia de cada especie componente por su rango (procedimiento RT-2 de Conover e Iman (1981)). Estas pruebas se llevaron a cabo mediante un paquete estadístico SPSS/PC+ (Norušis, 1984; 1986).

Asimismo, analizamos la influencia de la edad y sexo de los calderones sobre la diversidad media, número promedio de especies y número medio de individuos en el intestino. En este caso, no consideramos el factor manada dado su reducido tamaño muestral. Utilizamos, para ello, ANOVAs bifactoriales previa transformación por rangos de las variables (procedimiento RT-2 de Conover e Iman (1981)). El índice de diversidad empleado fue el de Brillouin (H) basado en logaritmos naturales (ec. 2.23 en Magurran (1988)):

$$H = (\ln N! - \sum_i \ln n_i!)/N$$

donde N = número total de individuos y n_i = número de individuos de la especie i ésima. Para su cálculo, nos servimos del programa DIVERS (Krebs, 1989). (Dado que este programa utiliza logaritmos en base 2, tuvimos que multiplicar los valores resultantes por $\ln 2$ para su transformación a logaritmos naturales.) Las razones por las que utilizamos este índice fueron dos: (i) es especialmente recomendable como medida de la diversidad de comunidades totalmente censadas (Pielou, 1977; Magurran, 1988; Krebs, 1989) y tal pareció ser nuestro caso, pues intentamos recoger todos los individuos de todas las especies presentes en cada intestino; (ii) este índice ha sido utilizado previamente en trabajos parasitológicos de importancia (ejs.: Kennedy *et al.*, 1986; Goater *et al.*, 1987;

Kennedy y Bakke, 1989; Kennedy y Williams, 1989; Pence, 1990). Por ello, nuestros métodos de análisis están especialmente concebidos para que los resultados sean directamente comparables a los obtenidos por estos autores (motivo por el cual expresamos H en logaritmos naturales).

Por otra parte, estudiamos la asociación entre las especies helmínticas componentes tanto en términos de presencia/ausencia como en términos de abundancia de las especies. En lo que respecta a los análisis basados en presencia/ausencia, no consideramos apropiada la utilización de los análisis χ^2 de tablas de contingencia de 2×2 (Cole, 1957; Pielou, 1977), ni del test basado en la *ratio* de la varianza descrito por Schluter (1984), dada la heterogeneidad del muestreo (McCulloch, 1985). Cole (1957) señala como una serie de observaciones heterogéneas puede dar como resultado una asociación positiva ficticia entre dos especies por incluir un número de unidades donde la probabilidad de aparición de éstas es prácticamente nula.

La hipótesis nula de estos tests parte del supuesto de una homogeneidad del hábitat, de manera que la probabilidad de ocurrencia de las especies en cada unidad muestral es la misma. Esta suposición nos parece muy cuestionable en estudios parasitológicos, ya que la probabilidad de infección de un parásito en un hospedador dado puede depender de gran número de factores propios de éste. Estos pueden ser la edad, sexo y estado de madurez sexual, constitución genética y previas exposiciones al parásito (que determinarán en gran medida la respuesta inmunológica del hospedador). Si, además, comparamos hospedadores de diferentes localidades o en periodos de tiempo distintos, a todo ello, debemos añadir las variaciones tanto espaciales como medioambientales que determinan el desarrollo de los ciclos vitales de las especies parásitas. esto, tendrá, sin duda, un efecto importante sobre la probabilidad de encuentro entre el parásito y su hospedador definitivo (Crofton, 1971).

Todo ello supone una distorsión de la medida de la medida de asociación que resulta imposible de separar de los efectos debidos exclusivamente a procesos ecológicos (McCulloch, 1985).

Por esta causa, decidimos emplear distintos índices descriptivos que no consideran las ausencias conjuntas de dos especies. Dada la heterogeneidad del muestreo, utilizamos asimismo varios índices que no consideran las asociaciones negativas, (d en la Fig. 2.4.1), para determinar la asociación entre pares de especies. En primer lugar, utilizamos el índice de afinidad de Fager (1957) (α) corregido para el número de muestras (ec. 2 en Hayes, 1978):

$$\alpha = \frac{p_a}{\sqrt{(p_a + p_b)(p_a + p_c)}} - \frac{1}{2\sqrt{n} \max\sqrt{(p_a + p_b), (p_a + p_c)}}$$

utilizando la notación habitual para una tabla de contingencia de 2×2 (Fig. 2.4.1), entonces $p_a = a/N$; $p_b = b/N$ y $p_c = c/N$. Este índice es una medida de la frecuencia con la que dos especies aparecen conjuntamente (Fager, 1957) y muestra un rango de variación que oscila entre $-0,5$ y $+1$. Se acepta que existe una afinidad positiva entre dos especies cuando $\alpha \geq +0,5$ (Fager y McGowan, 1963).

Asimismo empleamos los conocidos índices de Ochiai (OI) y Jaccard (JI), que se expresan de la manera siguiente (ecs. 11.10 y 11.12 en Ludwig y Reynolds, 1988):

$$OI = \frac{a}{\sqrt{a+b} \sqrt{a+c}} ; JI = \frac{a}{a+b+c}$$

donde a , b y c siguen la notación de una tabla de contingencia de 2×2 (Fig. 2.4.1). Ambos índices representan la proporción de apariciones conjuntas de dos especies (1 y 2) respecto al número total de apariciones de 1 y 2 respectivamente y pueden variar entre 0 (no asociación) y 1 (asociación máxima) (Ludwig y Reynolds, 1988).

		Especie 2	
		Presente	Ausente
Especie 1	Presente	a	b
	Ausente	c	d

$$N = a + b + c + d$$

Fig. 2.4.1. Tabla de contingencia de 2×2 para el análisis de la asociación entre dos especies (1 y 2). a = número de muestras en las que la especie 1 y 2 aparecen conjuntamente; b = número de muestras en las que sólo aparece la especie 1; c = número de muestras en las que sólo aparece la especie 2; d = número de muestras en las que no aparece ninguna de las dos especies; N = tamaño muestral.

Para determinar la asociación entre especies en términos de abundancia, utilizamos dos métodos. Primeramente, calculamos coeficientes de correlación de Spearman (Siegel, 1970; Sokal y Rohlf, 1981) para medir el grado de covarianza en la abundancia de pares de especies. Ya que el número de dobles ausencias (calderones en los que dos especies de helmintos están ausentes), fue relativamente elevado, eliminamos estos casos en los cálculos para evitar correlaciones falsas o sin sentido (Ludwig y Reynolds, 1988).

Por otra parte, estudiamos la covarianza conjunta de las cuatro especies componentes mediante el cálculo del coeficiente de concordancia de Kendall (W) (Siegel, 1970; Conover, 1980). Este coeficiente determina la correlación conjunta de k variables ordenadas por rangos y puede variar entre 0 (máximo desacuerdo en las ordenaciones) y 1 (completa coincidencia en las ordenaciones) (Siegel, 1970). La significación de W viene determinada por un valor asociado al estadístico χ^2 (véase

Siegel (1970)). El cálculo de este coeficiente se llevó a cabo con el paquete estadístico SPSS/PC+ (Norušis, 1984).

Finalmente, realizamos un estudio de la distribución de cada especie componente a lo largo del intestino y examinamos el efecto de las demás especies sobre esta distribución.

En primer lugar, establecimos la localización de cada especie transformando la posición del verme situado más anteriormente, del mediano y del situado más posteriormente en cada intestino de una variable discreta, como es el número de sección intestinal en la que se hallaron, en una variable continua expresada como porcentaje de la longitud del intestino. Para ello, seguimos el procedimiento empleado por Bush y Holmes (1986) con ligeras modificaciones. Estos autores parten de un modelo en el cual los parásitos se distribuyen uniformemente en cada sección, siendo la distancia entre el primer (o último) individuo la mitad de aquella que separa dos vermes adyacentes. En nuestro caso, la posición de cada verme (P) viene determinada por la siguiente ecuación:

$$P = \ell \left[(n - 1) + \frac{2p - 1}{2N} \right]$$

donde: ℓ = porcentaje de la longitud total de intestino al que corresponde una sección de 2 m de longitud¹; n = número ordinal de la sección donde se encuentra el verme; p = orden que ocupa el verme en la sección; N = número de vermes que se encuentran en la sección.

La posición en el intestino de cada especie vendrá definida por la posición media del individuo situado más anteriormente, del mediano y del ubicado más posteriormente con sus respectivas desviaciones típicas. Definimos el "rango lineal medio" de una especie dada como la media de la distancia entre

¹ Las longitudes de los intestinos examinados oscilaron, dependiendo de la talla del hospedador, entre los 16 m y los 40 m. En consecuencia, las secciones intestinales de 2 m representaron entre el 5 % y el 12,5 % de la longitud total.

la posición media del verme más anterior y la del verme más posterior en cada intestino. Esta medida ofrece una idea de cual es la preferencia de localización de la especie, considerándose como equivalente al concepto de "nicho reconocido del helminto" (Bush y Holmes, 1986). Definimos, en cambio, el "rango máximo" de una especie como la distancia existente entre el helminto situado más anteriormente y aquel localizado más posteriormente en el conjunto de todos los hospedadores. Consideramos el valor resultante como una estimación de la porción de intestino que la especie es capaz de ocupar (Bush y Holmes, 1986). Este es equivalente al "nicho fundamental" (Goater y Bush, 1988).

Comparamos la dispersión de las especies a lo largo de cada intestino con un modelo nulo de dispersión al azar basado en el "modelo del bastón roto" de McArthur (1957) desarrollado por Bush y Holmes, 1983). En cada hospedador, la posición de cada especie vino dada por la posición del verme mediano. Determinamos la significación del modelo resultante en el conjunto de los calderones mediante un test de signo (Sokal y Rohlf, 1981).

Además, calculamos la amplitud de nicho de Levins estandarizada (B_A) (ecs 11.1 y 11.2 en Krebs (1989)) para cada especie componente en cada intestino. Esta se expresa del siguiente modo:

$$B_A = \frac{\frac{1}{\sum_i p_i^2} - 1}{n - 1}$$

donde: p_i = proporción de individuos que se encuentran en la sección i ésima de intestino y n = número total de secciones intestinales. Consideramos este índice como una medida del grado de amplitud en la distribución lineal del helminto y, por tanto, indicativo del grado de especialización de la especie en cuanto a su localización. Este índice varía entre 0 (especialización máxima) y 1 (especialización mínima).

Por otra parte, calculamos el solapamiento de nicho entre las especies de helmintos para cada hospedador mediante la fórmula de porcentaje de similitud (ec. 1 en Hulbert (1978)):

$$C_{xy} = 1 - 0,5 \left(\sum_i |p_{xi} - p_{yi}| \right)$$

donde: p_{xi} = porcentaje de individuos de la especie x en una sección intestinal con respecto al número total de individuos de la especie en todo el intestino; p_{yi} = porcentaje de individuos de la especie y en una sección intestinal con respecto al número total de individuos de la especie en todo el intestino. Esta medida estima la proporción de individuos de dos especies que aparecen en el área de solapamiento (Bush y Holmes, 1986).

Con objeto de determinar la existencia de interacciones entre pares de especies de helmintos y siempre que el tamaño muestral lo permitiese, realizamos varios análisis estadísticos. En primer lugar, comparamos la posición promedio del verme más anterior, del mediano, del más posterior, así como la amplitud del rango lineal medio y la amplitud de nicho de cada especie en presencia y ausencia de las demás. Para ello, nos servimos de tests de Mann-Whitney (Sokal y Rohlf, 1981). También evaluamos el efecto del tamaño infrapoblacional en la posición de estos vermes y en la amplitud del rango lineal medio mediante el cálculo del coeficiente de correlación por rangos de Spearman (Sokal y Rohlf, 1981). Por último, empleamos también este coeficiente para determinar la existencia o no de correlación entre el solapamiento de nicho entre dos especies y el número conjunto de individuos de ambas especies.

3. RESULTADOS Y DISCUSION

3.1 Estudio Sistemático

En total, hemos detectado 21 especies. Cuatro de ellas corresponden a crustáceos: Cirripedia (2 especies), Copepoda (1) y Amphipoda (1); y 17, a helmintos: Trematoda Digenea (4 especies), Cetoda (8), Nematoda (4) y Acanthocephala (1).

El estudio morfoanatómico se centra únicamente en 19 de estas especies, pues excluimos a *Penella* sp. y a *Crassicauda* sp. debido al mal estado del material recuperado. En el caso de *Penella* sp., únicamente obtuvimos un individuo acéfalo, mientras que en el de *Crassicauda* sp., sólo recolectamos unos pocos ejemplares y ninguno de ellos completo.

3.1.1. Cirripedia

Conchoderma auritum (L., 1767)

CLASE: Cirripedia

ORDEN: Thoracica Darwin, 1854

FAMILIA: Lepadidae Darwin, 1851

GENERO: *Conchoderma* Olfers, 1814

ESPECIE: *Conchoderma auritum* (L., 1767) Darwin, 1851

SINONIMOS: *Lepas aurita* L., 1767; *L. leporina* Poli, 1795; *L. cornuta* Montagu, 1815; *Brania aurita* (L., 1767) Oken, 1815; *Malacota bivalbis* Schumacher, 1817; *Gymnolepas cuvieri* De Blainville, 1824; *Otion depressa et saccutifera* Coates, 1829; *O. auritus* (L., 1767) McGillivray, 1845.

Material Examinado

Estudiamos cuatro ejemplares se encontraron entre los dientes de un calderón capturado el 11 de noviembre de 1986 en Bøur (islas Feroe). El material se encuentra depositado en el Departamento de Biología Animal de la Universidad de Valencia (DBA, UV) (n° de Col. Gm FR 254 86.11.11).

Descripción

Los ejemplares estudiados presentan un cuerpo alargado, de color violáceo, surcado por unas líneas longitudinales más oscuras. En ellos, cabe distinguir dos regiones corporales: el pedúnculo, que es alargado y liso y sirve para la fijación al sustrato; y el capítulo, más ensanchado y situado anteriormente (Fig. 3.1.1). La longitud corporal oscila entre los 1,41 y los 3,35 (2,15) cm. La anchura del pedúnculo es de 0,35-0,76 (0,54) cm y la del capítulo, de 0,47-0,94 (0,78) cm. La mayor parte del cuerpo es membranosa, si bien se presentan dos placas calcáreas muy reducidas.

El escudo destaca entre las piezas operculares. Este es bilobulado y carece de terga y carena. Esta pieza está formada por dos piezas no muy calcificadas, dispuestas debajo del capítulo a ambos lados de la abertura opercular.

La abertura oral se abre en la cavidad del capítulo y se encuentra rodeada de cirros. Entre las piezas bucales, destaca el labro que es abultado y finamente denticulado. Las mandíbulas exhiben cinco dientes con algunos pelos intercalados entre ellos. Las maxilas presentan una patente muesca en su margen frontal y dos dientes en su parte superior. En la región inferior de la muesca, existe una serie espinas que cubren densamente su margen hasta el final. Además, en medio de dicha muesca, se alza un pelo endurecido que sobresale. Los palpos se encuentran densamente cubiertos de sedas que no alcanzan al labro.

Encontramos seis pares de cirros, largos, birrámeos y aplanados. Estos presentan gran número de sedas, especialmente

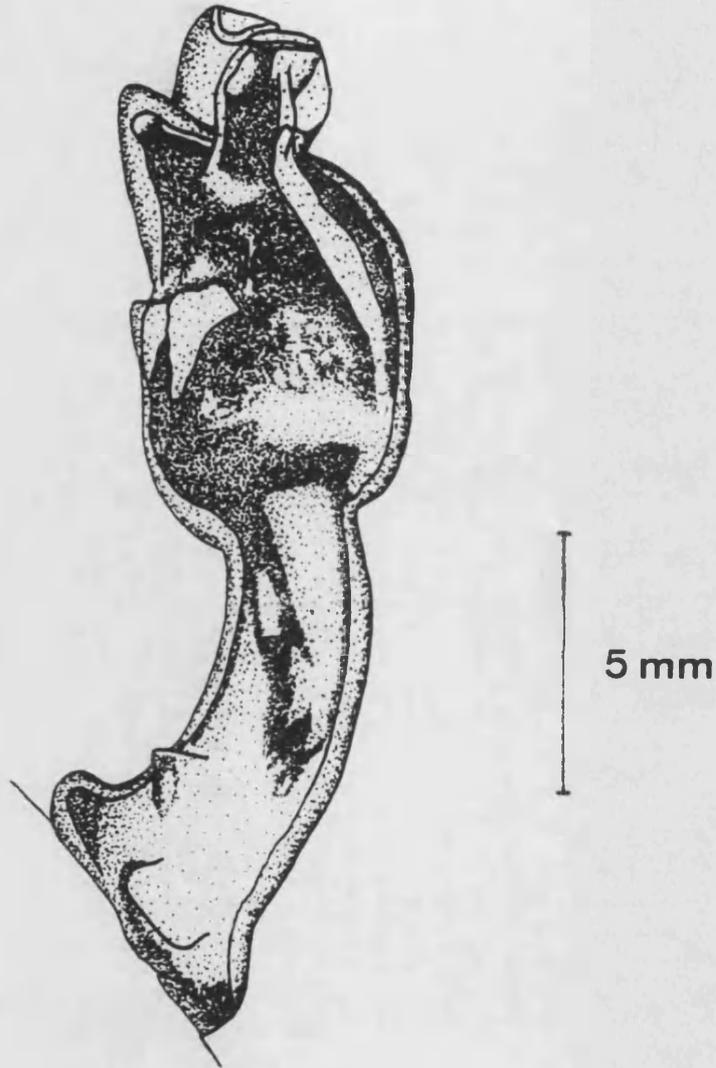


Fig. 3.1.1. *Conchoderma auritum*; especimen en vista lateral.

en los dos primeros pares donde su densidad es tal que confieren a los cirros el aspecto de un cepillo. Igualmente, se puede observar un mayor crecimiento de las sedas basales en los pares de cirros 5 y 6.

El número de segmentos por cirro es variable según el par de que se trate. Así, se presentan nueve segmentos en el par 1, 14 en el 2, 17 en el 3, 14 en el 4, 17 en el 5 y 18 en el 6. Este último par es muy reducido.

Cada par de cirros, excepto el 6, presenta unos apéndices filamentosos basales cuya longitud es aproximadamente el doble de la de los cirros. Su función parece ser respiratoria, actuando a modo de branquias. El número total de estos apéndices es de 14, disponiéndose tres en la base de cada uno de los cirros del par 1 y uno en la base de los pares 2, 3, 4 y 5.

El pene es largo y blanquecino y se halla situado entre las dos filas de cirros. Este queda oculto por los cirros cuando se encuentra retraído.

Discusión Sistemática

Las características morfológicas de los especímenes estudiados determinan su inclusión en el orden Thoracica, dentro de la clase de los Cirripedia. Su fijación mediante un pedúnculo justifica su abscrición al suborden de los Lepadomorfa (Davadie, 1963; Perrier, 1968).

Este suborden alberga siete familias, de las cuales sólo una, la familia Lepadidae, incluye especies con un número de placas del caparazón igual o menor que cinco. Esta familia está formada por cuatro géneros. De ellos, *Lepas* L. se caracteriza por poseer un caparazón con cinco placas aparentes. En *Alepas* Sander-Bâng y *Anelasma* Darwin, estas placas han sufrido una regresión y no son apreciables. Por ello, el capítulo es totalmente membranoso. Sólo en el género *Conchoderma* Olfers, las piezas calcáreas presentan una reducción aunque persiste el

escudo e incluso, a veces, los tergos y la carena. Estos caracteres son corcondantes con los de los cirrípedos estudiados (Davadie, 1963; Perrier, 1968).

Actualmente, se conocen dos especies pertenecientes al género *Conchoderma*: *C. auritum* (L., 1767) y *C. virgatum* (Spengler, 1790). Las diferencias entre ambas se centran en el número y características de las placas calcáreas, las dimensiones corporales, el modo de fijación sobre los cetáceos así como el tamaño y otros caracteres del capítulo (Relini, 1980).

El material estudiado presenta las placas calcáreas muy reducidas, apreciándose tan sólo los escudos. Igualmente, el capítulo de estos ejemplares muestra dos protuberancias en forma de oreja. Estas características corresponden claramente a *C. auritum*. Además la modalidad de fijación, sobre los dientes, es también propia de esta especie. En cambio, *C. virgatum* nunca aparece adherida directamente sobre los cetáceos sino que lo hace sobre copépodos ectoparásitos del género *Pennella* Oken (Raga, en prensa b).

Distribución Geográfica

C. auritum puede considerarse una especie cosmopolita que aparece sobre una gran variedad de objetos y animales. Esta ha sido citada sobre cascos de barcos, cables telegráficos, tortugas, crustáceos decápodos, peces y cetáceos (Southward y Crisp, 1963; Clarke, 1966). Asimismo, la especie se ha registrado excepcionalmente sobre pinnípedos en el hemisferio sur (Best, 1971).

Por lo que respecta a su aparición sobre los cetáceos, *C. auritum* se ha citado sobre un gran número de especies. Clarke (1966) la menciona sobre la ballena yubarta (*Megaptera novaengliae* (Borowski, 1781)) en el Atlántico norte (costas de Groenlandia, Islandia), Pacífico norte (Columbia Británica, islas Aleutianas, estrecho de Bering, California), así como en distintas localidades del hemisferio austral (Antártida,

Sudáfrica, Nueva Zelanda Chile y Perú). Igualmente, este cirrípedo es conocido sobre diversas especies de rorcuales: *Balaenoptera musculus* (L., 1758) en el Atlántico sur; y *B. physalus* (L., 1758) y *B. borealis* Lesson, 1828 en la región anterior, aguas antárticas y Japón. En estos casos, *C. auritum* aparece normalmente sobre otras especies de balánidos sésiles, como *Coronula diadema* (L., 1767) o *C. reginae* Darwin, 1854. Excepcionalmente se encuentra fijada directamente a la superficie de la barbas (Clarke, 1966).

Por lo que respecta a los cetáceos odontocetos, *C. auritum* se ha citado sobre un gran número de especies. En estos casos, esta especie se suele encontrar fijada entre los dientes. esto ocurre especialmente cuando existen malformaciones en las mandíbulas, pues, en ese caso, los dientes quedan al descubierto posibilitando la fijación del crustáceo (Clarke, 1966; Raga, en prensa b). En otras ocasiones, algunos dientes pueden sobresalir de manera natural, como en el caso de los machos de algunas especies de Ziphiidae Gray, 1865 (Pastene et al., 1990).

El cachalote (*Physeter macrocephalus* L., 1758) parece ser el odontoceto sobre la que más frecuentemente se ha registrado esta especie. Las localidades sobre este cetáceo son: Irlanda, Alaska, Azores, Chile, Perú, Japón y océano Antártico (Clarke, 1966; Pilleri, 1969).

C. auritum puede darse, asimismo, sobre otras especies de odontocetos. Morris y Mowbray (1966) la citan sobre *Stenella longirostris* (Gray, 1828) (= *S. roseiventris*) en el Pacífico central. También se ha detectado sobre *S. attenuata* (Gray, 1846) (= *S. graffmani*, = *S. frontalis*) en el Pacífico y en Costa de Marfil (Perrin, 1969; van Bree, 1971). Asimismo, existen referencias en *Ziphius cavirostris* (Cuvier, 1823) en el Mediterráneo occidental (Argelia), *Hiperoodon ampullatus* (Forster, 1770) en el Artico e islas Feroe, *Berardius bairdii* Stejneger, 1883, *Mesoplodon europaeus* Gervais, 1855 (= *M. gervaisi*), *M. bidens* (Sowerby, 1804), *M. densirostris* (de

Blainville, 1817) y *G. melas* en las aguas atánticas de Canadá, Japón, California, Chile y Francia (Clarke, 1966; Pastene et al., 1990).

C. auritum es, pues, una especie cosmopolita capaz de fijarse sobre un gran número de especies de cetáceos.

Ciclo Biológico

Clarke (1966) propone un posible ciclo para *C. auritum*. Según este autor, éste empieza con los primeros estadios nauplianos para pasar posteriormente a los de *cypris*. Al final de estas fases larvarias, éstas buscarían un punto de fijación adecuado para su desarrollo como adultos. La fijación parece realizarse exclusivamente sobre sustratos duros, de ahí que *C. auritum* aparezca, en los cetáceos, sobre el caparazón de balánidos sésiles, sobre las barbas, en el caso de los misticetos, o sobre los dientes que quedan al descubierto a causa de deformaciones de la mandíbula. Esta última posibilidad parece ser la menos frecuente por lo que la aparición de este crustáceo sobre los odontocetos parece poco habitual (Clarke, 1966).

Xenobalanus globicipitis Steenstrup, 1851

Material Examined

Two specimens of an animal captured on the beach at 2 1/2
meters in 1957 at Midway. The specimens are deposited in the
USNM, U.S. National Museum, Washington, D.C. (USNM 55000 and 55001). One specimen
collected on the Galapagos Islands at a distance of 1000
miles from the coast of Ecuador in San Juan (Albemarle) and Santa Cruz
Islands, U.S. National Museum, Washington, D.C. (USNM 55002 and 55003).

CLASE: Cirripedia

ORDEN: Thoracica Darwin, 1854

FAMILIA: Balanidae Leach, 1817

GENERO: *Xenobalanus* Steenstrup, 1851

ESPECIE: *Xenobalanus globicipitis* Steenstrup, 1851

SINONIMOS: *X. strictus* Steenstrup, 1873; *X. natalensis*
Stebbing, 1923.

Material Examinado

Dos especímenes de un animal capturado en las Feroe el 2 de agosto de 1987 en Midvágur. Los ejemplares se encuentran en el DBA, UV (n° de Col. Gm FR 266 87.08.02). Cinco especímenes recolectados en dos calderones varados el 8 de junio de 1982 y el 2 de octubre de 1982 en San Juan (Alicante) y Jaraco (Valencia) respectivamente. El material se halla depositado en el DBA, UV (n° de Col. Gm 3 82.06.08 y Gm 8 82.10.02).

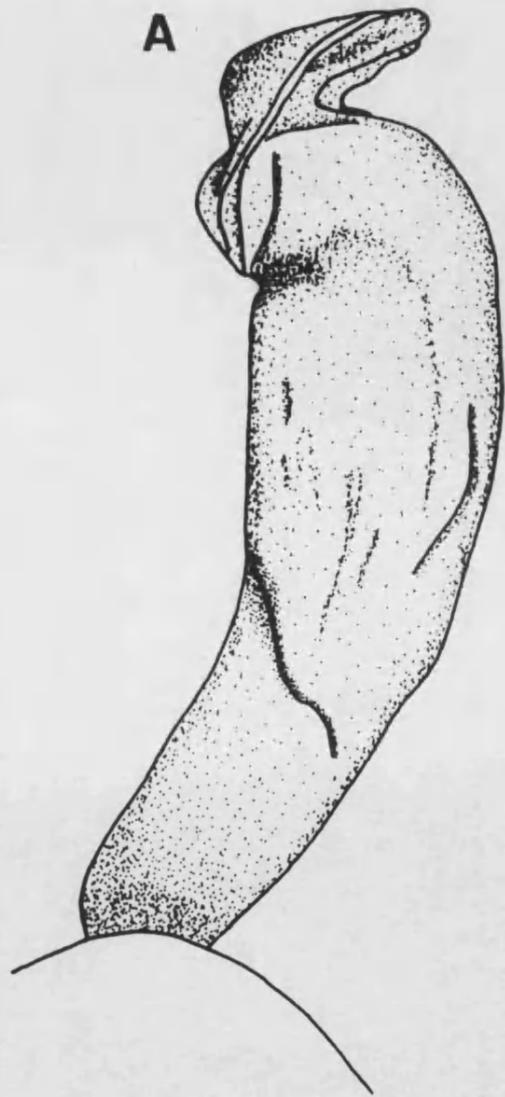
Descripción

Nuestros especímenes presentan un cuerpo alargado. Este se encuentra envuelto por una estructura membranosa tubular de color negro con tonos violáceos denominada *corium*. El *pseudo-capitulum* o pseudopedúnculo presenta una concha rudimentaria en su parte basal. Los ejemplares recolectados en el Mediterráneo presentan una longitud total de 3,76-4,52 cm y una anchura máxima de 0,87-0,59 cm. Los procedentes de las islas Feroe muestran un tamaño corporal bastante menor: su longitud total es de 0,71-1,23 cm y su anchura máxima, 0,32-0,22 cm (Fig. 3.1.2a).

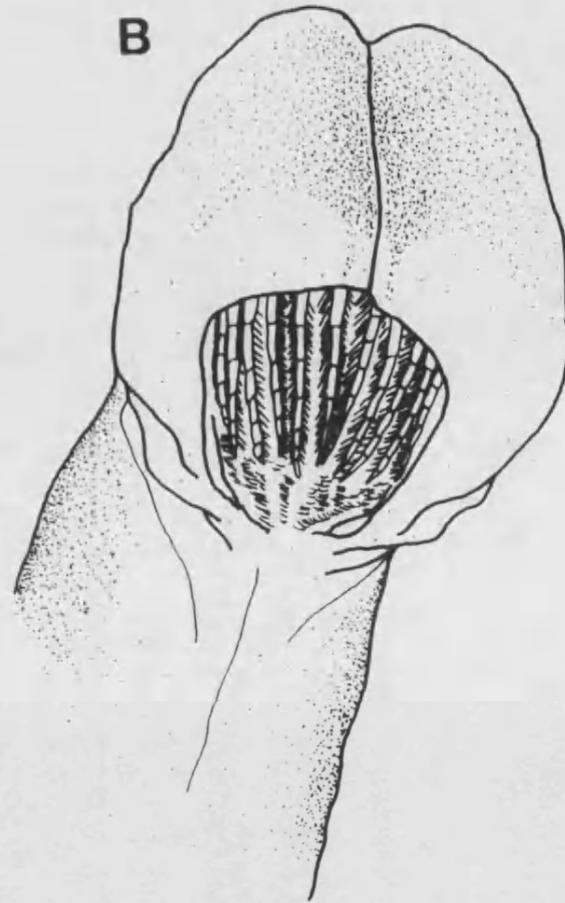
La concha, situada en la porción basal del pseudo-pedúnculo, sirve para la fijación sobre la piel. Esta tiene forma estrellada y se encuentra embebida superficialmente en la epidermis del hospedador. El diámetro de la concha es de 0,11-0,71 cm en los ejemplares mediterráneos, y de 0,17-0,24 cm, en los de las Feroe.

La abertura oral, cirros, pene y otras estructuras se encuentran en la porción distal del pseudopedúnculo. Todas ellas se encuentran rodeadas por una caperuza o collar hinchado de color igual al del *corium*. Esta caperuza se estrecha en su parte frontal y se ensancha a nivel de la abertura. Sobre ella, se encuentran dos pequeñas protuberancias (Fig. 3.1.2b).

El labro es prominente y carece de dientes. Este presenta una muesca en su centro, y su margen se halla cubierto por pequeñas sedas. Las mandíbulas presentan cuatro dientes. Las



5 mm



2,5 mm

57

Fig. 3.1.2. *Xenobalanus globicipitis*. a) espécimen en vista lateral; b) extremo distal del pseudopedúnculo.

maxilas exhiben pequeñas sedas en los lados y su borde frontal es plano. Sobre él se encuentran unas espinas grandes de apariencia cónica.

Los cirros son birrámeos, cortos y se encuentran muy comprimidos. Sobre ellos, se insertan un buen número de sedas, excepto en la región dorsal. Los cirros se encuentran dispuestos en seis pares. Los pares 1,2 y 3 presentan seis segmentos, los pares 4 y 5, 11 y el par 6, 14.

El pene es largo y blanquecino y se encuentra entre los cirros. Los palpos se encuentran recubiertos por densas cerdas en sus márgenes externos e internos. Las branquias, bien desarrolladas, se sitúan en la mitad del cuerpo por su parte interna.

Discusión Sistemática

Los especímenes examinados coinciden plenamente con la descripción de *X. globicipitis* realizada por Cornwall (1927). Esta especie ha sido encuadrada dentro del suborden de los Balaenomorpha y, más concretamente, en la familia Balanidae según la mayoría de los autores (Davadie, 1963; Moore, 1969; Relini, 1980). Sin embargo, otros autores han establecido la familia Xenobaladidae para albergar a esta especie (Perrier, 1968).

Actualmente, se considera que el género *Xenobalanus* es monoespecífico. Este incluye únicamente a *X. globicipitis*. *X. strictus* y *X. natalensis*, no son especies válidas y se consideran sinónimos de *X. globicipitis* (Pope, 1956/57; Dollfus, 1968b).

Distribución Geográfica

X. globicipitis ha sido registrada en la práctica totalidad de los mares del mundo (Devaraj y Bennet, 1974), si bien parece predominar en las aguas tropicales o subtropicales (Arvy, 1982).

Este crustáceo ha sido registrado sobre un gran número de especies de cetáceos, más frecuentemente sobre los odontocetos. *X. globicipitis* se ha citado sobre *G. melas* y *G. macrorhynchus* Gray, 1846 en diversas localidades (Azores, Madeira, Inglaterra, Feroe), y sobre *B. physalus* y *B. borealis* en el océano Antártico y en el Pacífico canadiense respectivamente (Cornwall, 1927). Pope (1956/57) registra esta especie sobre un *Tursiops catalania* (posiblemente se trata de *Delphinus delphis* L., 1758 o de *T. truncatus* (Montagu, 1821)) en Australia. También, ha sido registrado sobre el delfín mular (*T. truncatus*) en el área del estrecho de Gibraltar, sobre *D. delphis*, *Pseudorca crassidens* Owen, 1846 y *Grampus griseus* en el Atlántico, sobre *B. musculus* en aguas sudafricanas y sobre *Orcinus orca* (L., 1758) en el Mediterráneo occidental (Dollfus, 1968b). Pilleri (1970) registra a esta especie sobre distintos odontocetos del Mediterráneo, entre ellos, el delfín listado, *Stenella coeruleoalba* (Meyen, 1833) (= *S. styx*). Devaraj y Bennet (1974), por su parte, lo citan sobre *Neomeris phocoenoides* (Cuvier, 1829) en el océano Índico y sobre *Phocoena phocoena* (L., 1758) y *Feresa attenuata* Gray, 1874 en el Atlántico central. Registros más recientes corresponden a *Stenella attenuata* (Gray, 1846) en aguas de Japón y *T. truncatus* en las costas de Florida (Greenwood et al. 1979). Asimismo, Raga (1985) cita a *X. globicipitis* sobre el rorcual común, *B. physalus* en el Atlántico Atlánticas, así como sobre varios odontocetos (*D. delphis*, *S. coeruleoalba* y *G. melas*) varados en la costa mediterránea. Por último, esta especie se ha registrado en *Orcinus orca* en California (Samaras, 1989).

Ciclo Biológico

Gruvel (1920) aporta la primera referencia conocida sobre el ciclo vital de *X. globicipitis*. Los estadios nauplianos de vida libre parecen dar lugar a la larva *cypris*. Esta sufre una serie de modificaciones para fijarse en sobre la piel de los cetáceos y completar su desarrollo dando lugar al adulto. Este cirrípedo parece darse tan sólo sobre los cetáceos y tiende a situarse sobre los bordes de las aletas.

3.1.2. Malacostraca

Isocyamus delphini (Guérin-Méneville, 1837)

CLASE: Malacostraca

ORDEN: Amphipoda Latueille, 1816

FAMILIA: Cyamidae Rafinesque, 1815

GENERO: *Isocyamus* Gervais et van Beneden, 1859

ESPECIE: *Isocyamus delphini* (Guérin-Méneville, 1837)

SINONIMOS: *Cyamus delphinii* Guérin-Méneville, 1837; *Cyamus delphini* Milne-Edwards, 1840; *Cyamus* n. sp. Steenstrup, 1849; *Cyamus globicipitis* Lütken, 1870; *Paracyamus globicipitis* (Lütken, 1870) Stephensen, 1932

Material Examinado

Diez ejemplares recogidos sobre un calderón capturado en las islas Feroe el 22 de Julio de 1987 en Leynar. El material se encuentra depositado en el DBA, UV (n° de Col. Gm FR 44 87.07.22).

Descripción

Los ejemplares estudiados son de color blanco-amarillento y talla mediana. El cuerpo es robusto y está comprimido dorso-ventralmente. La longitud corporal (tomada desde el margen anterior de la cabeza hasta el borde del séptimo segmento del pereión) oscila entre 5,76 mm y 7,05 mm (6,26 mm) en las hembras ovígeras, entre 4,82 mm y 7,17 mm (5,75 mm) en las no ovígeras, y entre 5,05 mm y 7,87 (6,43 mm) en los machos adultos.

La cabeza es alargada; el primer segmento del pereión es coalescente con ella. Dorsalmente sobre la cabeza, se encuentra un par de ojos. El segundo segmento del pereión es grande y está formado por seis bordes lisos. El borde anterior es cóncavo y sobre él se inserta la cabeza. En el caso de los machos, el tercer segmento presenta un marcado estrechamiento en su margen anterior, en la zona de unión con el segundo segmento y el cuarto segmento es más corto y estrecho que el anterior (Fig. 3.1.3a). Las hembras, en cambio, no exhiben diferencias tan marcadas en la anchura de los segmentos 2, 3 y 4 (Fig. 3.1.3b). En ambos sexos, el segmento 5 es el más ancho; mientras que los segmentos 6 y 7 decrecen progresivamente en anchura. El pleon se situa, dorsal y medialmente, tras el segmento 7. El pleon es alargado, bilobulado, y en el caso de los machos, va precedido del pene.

La superficie ventral del cuerpo presenta unas fuertes espinas orientadas hacia el extremo anterior del cuerpo. Encontramos un par de ellas en los segmentos 5, 6 y 7 del pereión. En las hembras, hallamos, además, las valvas genitales sobre el segmento 5. En este caso, las espinas ventrales se

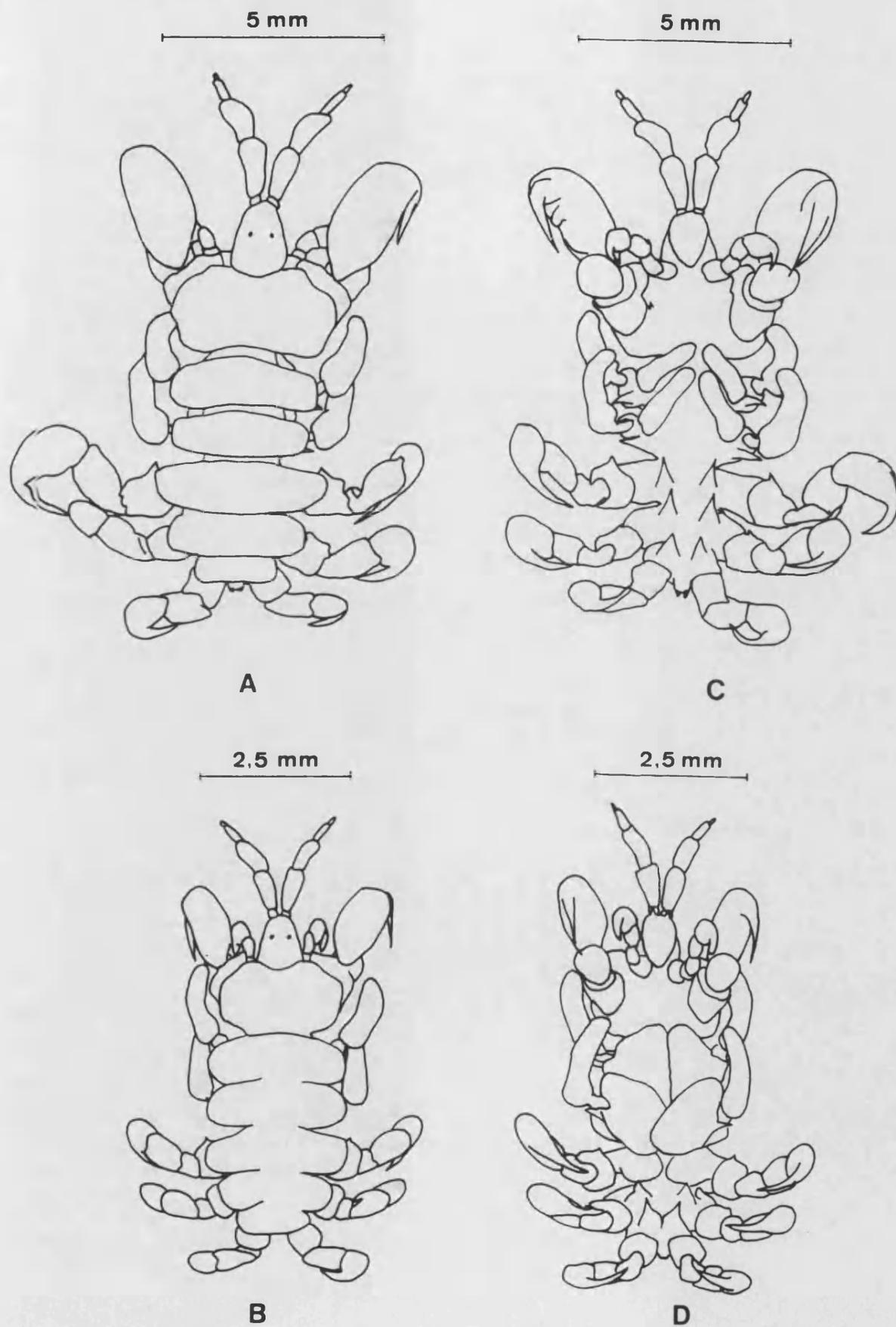


Fig. 3.1.3. *Isocyamus delphini*. a) Macho adulto, vista dorsal; b) hembra adulta, vista dorsal; c) macho adulto, vista ventral; d) hembra adulta, vista ventral.

encuentran más reducidas y se sitúan anteriormente a esta estructura.

Existen dos pares de branquias alargadas, no fasciculadas y de bordes romos con un característico proceso puntiagudo en su base. Cada par se inserta ventralmente sobre los segmentos 3 y 4 del pereión. Los machos exhiben además unas branquias accesorias situadas en la base de las branquias principales (Fig. 3.1.3c).

Las hembras poseen dos pares de oosteguitos que se insertan ventralmente sobre los segmentos 3 y 4 del pereión (un par por cada segmento) (Fig. 3.1.3d). Los oosteguitos forman la bolsa incubatriz cuya misión es albergar y proteger los huevos, y, tras su eclosión, a las larvas.

Sobre la cabeza, se insertan dos pares de antenas. El primer par es mucho más largo que el segundo y está compuesto de cinco artejos. Se pueden observar algunas sedas laterales sobre los artejos 2, 3 y 4, mientras que el artejo 5 muestra un penacho de sedas en su ápice. El segundo par de antenas consta de tres diminutos artejos. El medial es el mayor y el distal está provisto de algunas sedas laterales. El primer par de gnatópodos es bastante más pequeño que el segundo y está compuesto por cinco artejos. El segundo par de gnatópodos consta de cuatro artejos. El más distal destaca por su tamaño y se caracteriza por presentar una protuberancia en forma de espina en su cara ventral. Los tres pares de pereiópodos, correspondientes a los tres últimos segmentos del pereión, están compuestos todos ellos de cuatro artejos. Tanto los Gnatópodos, como los pereiópodos están provistos de unas fuertes uñas, o dactilos, muy curvadas. Las más desarrolladas corresponden a las del segundo par de gnatópodos.

Discusión Sistemática

Los especímenes estudiados deben abscribirse al suborden de los caprélidos por poseer dos pares de antenas, por carecer de caparazón, y por mostrar cinco pares de pereiópodos, un abdomen

rudimentario y láminas incubatrices. Este suborden incluye dos familias Caprellidae y Cyamidae. Nuestros ejemplares deben incluirse en esta última por presentar un cuerpo corto, comprimido ventralmente, y por poseer antenas rudimentarias y los ojos situados dorsalmente, y por encontrarse sobre la piel de un cetáceo (Gruner, 1975).

La familia Cyamidae alberga actualmente seis géneros: *Neocyamus* Margolis, 1955, *Platycyamus* Lütken, 1870, *Syncyamus* Bowman, 1955, *Cyamus* Latreille, 1796, *Scutocyamus* Lincoln et Hurley, 1974 e *Isocyamus* Gervais et van Beneden, 1959 (Raga, 1985).

Los especímenes estudiados difieren claramente del género *Neocyamus*, ya que las especies de este género poseen branquias fasciculadas. Igualmente, el material examinado se aparta de *Platycyamus* pues, en este género, los dos pares de gnatópodos presentan una longitud similar y el primer segmento del pereión se halla separado de la cabeza. *Scutocyamus* y *Syncyamus* se caracterizan por la fusión de los segmentos 6 y 7 del pereión, lo cual no ocurre en nuestros especímenes. De los dos géneros restantes, sólo en *Isocyamus* se presenta, al igual que en los ejemplares examinados, un proceso puntiagudo conspicuo en la base de cada branquia dirigido hacia el exterior (Leung, 1976).

Hasta hace poco tiempo, se consideraba que el género *Isocyamus* era monotípico. Este incluía únicamente a la especie *I. delphini* Gervais et van Beneden, 1859 (Leung, 1967; Gruner, 1975). Sin embargo, Kurochkin (1988) indica que la especie *Cyamus antarcticensis* Vlasova en Berzin y Blasova, 1982 debe transferirse a *Isocyamus*. En cualquier caso, la morfología de los anfípodos estudiados se ajusta claramente a las descripciones más recientes de *I. delphini* (Stock, 1973; Raga, 1985).

Distribución Geográfica

I. delphini ha sido citado sobre un gran número de especies de cetáceos odontocetos en distintas localidades: delfín común

(*Delphinus delphis*), falsa orca (*Pseudorca crassidens*), delfín de Risso (*Grampus griseus*) y calderón común en Azores, Cabo Verde, Mediterráneo, Caribe y Golfo de Méjico (Bowman, 1955; Raga et al. 1983); *Globicephala macrorhynchus* Gray, 1846 (= *G. scammoni*) y *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821) (= *T. gilli*) en aguas de Japón (Hiro, 1938; Greenwood et al., 1979); *Phocoena phocoena* y *Lagenorhynchus albirostris* Gray, 1846 en aguas holandesas (Stock, 1973, 1977); *Steno bredanensis* (Lesson, 1823), a 14° 45' N, 18° 34' W (Lincoln y Hurley, 1974a); y ,por último, *Physeter macrocephalus* y *Orcinus orca* (Kurochkin, 1988).

Corroboramos la gran inespecificidad de este ectoparásito, lo cual parece estar en consonancia con observaciones anteriores que indican que los ciámidos de odontocetos de mediana y pequeña talla tienden a ser más inespecíficos que aquellos parásitos de grandes cetáceos (Leung, 1970). Igualmente, la gran variedad de citas aportadas evidencia la amplia distribución geográfica de *I. delphini*, la cual, según Gruner (1975), se situaría aproximadamente entre los 70° N y los 60° S. Por ello, la aparición de *I. delphini* sobre calderones comunes en el Mediterráneo e islas Feroe no resulta, en modo alguno, excepcional.

Ciclo Biológico

Los ciclos biológicos de los ciámidos resultan, en general, poco conocidos con la excepción de aquellos que se encuentran habitualmente sobre la ballena gris (*Eschrichtius robustus* Lilljeborg, 1861) (Leung, 1976; Samaras y Durham, 1985). No obstante, los datos de los que disponemos parecen indicar que estos anfípodos poseen un ciclo vital monoxeno sin fases de natación activa. Ello hace que la transmisión de estos ectoparásitos entre hospedadores sólo pueda realizarse a través del contacto corporal entre individuos (Leung, 1970; 1976). Por este motivo, se ha afirmado que los ciámidos muestran una clara dependencia de su hospedador para su manutención, reproducción y dispersión (Berzin y Vlasova, 1982).

Igualmente, parece que los ciclos vitales de estos crustáceos están sujetos a una cierta sincronía con migraciones o movimientos de sus hospedadores cetáceos. Esta peculiaridad ofrece buenas posibilidades para la utilización de las especies de ciámidos como indicadores biológicos, lo cual ya ha sido puesto de manifiesto en el caso del cachalote (Best, 1969; Veinger en Berzin y Vlasova, 1982).

En este estudio, pudimos observar hembras con huevos y larvas en sus láminas incubatrices en los calderones capturados en las islas Feroe entre mayo a noviembre. Igualmente, Raga (1985) señala la presencia de hembras en las mismas condiciones en los calderones varados en las costas del Mediterráneo español entre junio y septiembre. Estas observaciones parecen indicar que *I. delphini* es capaz de reproducirse, al menos, durante los meses de verano y otoño en ambas localidades.

3.1.3. Digenea

Hadwenius delamurei (Raga et Balbuena, 1988)

CLASE: Digenea

SUPERFAMILIA: Echinostomatoidea Faust, 1929

FAMILIA: Campulidae Odhner, 1926

GENERO: *Hadwenius* Price, 1932

ESPECIE: *Hadwenius delamurei* (Raga et Balbuena, 1988)

SINONIMOS: *Odhneriella* sp. sensu Raga, 1985, *Leucasiella delamurei* Raga et Balbuena, 1988

Material Examinado

Cuatro especímenes detectados en el intestino de dos calderones varados en Jaraco y en Cullera (Valencia) el 2 de octubre de 1982 y el 17 de marzo de 1987 respectivamente. Estos sirvieron para realizar la descripción original de la especie y se encuentran depositados en el Museum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN) (n° de Col. 24 HC, holotipo) y DBA, UV (n°s de Col. 82.10.02 GM-8; 87.03.17 GM-11; paratipos).

Diez ejemplares detectamos en los calderones capturados en las islas Feroe entre 1987 y 1988. Este material se halla depositado en el Departamento de Biología Animal de la Universidad de Valencia (n°s de Col. Gm FR 278 870802).

Hemos realizado una comparación morfométrica entre los especímenes del Mediterráneo y los de las Feroe. Las medidas de los individuos mediterráneos van acompañadas de las mediciones de los ejemplares hallados en los calderones de las Feroe que aparecen entre paréntesis.

Descripción

Los digénidos estudiados presentan un cuerpo estrecho y muy alargado cuya longitud total es de 9,7-16,8 (12,1) mm (12,5-19,6 (16,4) mm). La anchura máxima corporal a nivel del acetábulo es de 0,597-0,769 (0,677) mm (0,540-1,079 (0,866) mm). El tegumento es espinoso especialmente en su porción preacetabular. La vesícula excretora es tubular y se abre en la extremidad posterior del cuerpo. Esta no es normalmente visible debido a la gran densidad de los folículos del *vitellarium* en la porción terminal del cuerpo (Fig. 3.1.4a).

La ventosa oral es subterminal y ligeramente oval. Su longitud es de 360-597 (463) (453-721 (629)) y su anchura, de 298-473 (377) (381-618 (559)). El acetábulo es subcircular y se encuentra situado en el tercio anterior del cuerpo, sus dimensiones son: 463-782 (589) (597-927 (746)) × 442-648 (545) (453-813 (670)). Este se encuentra a 1233-2390 (1704)

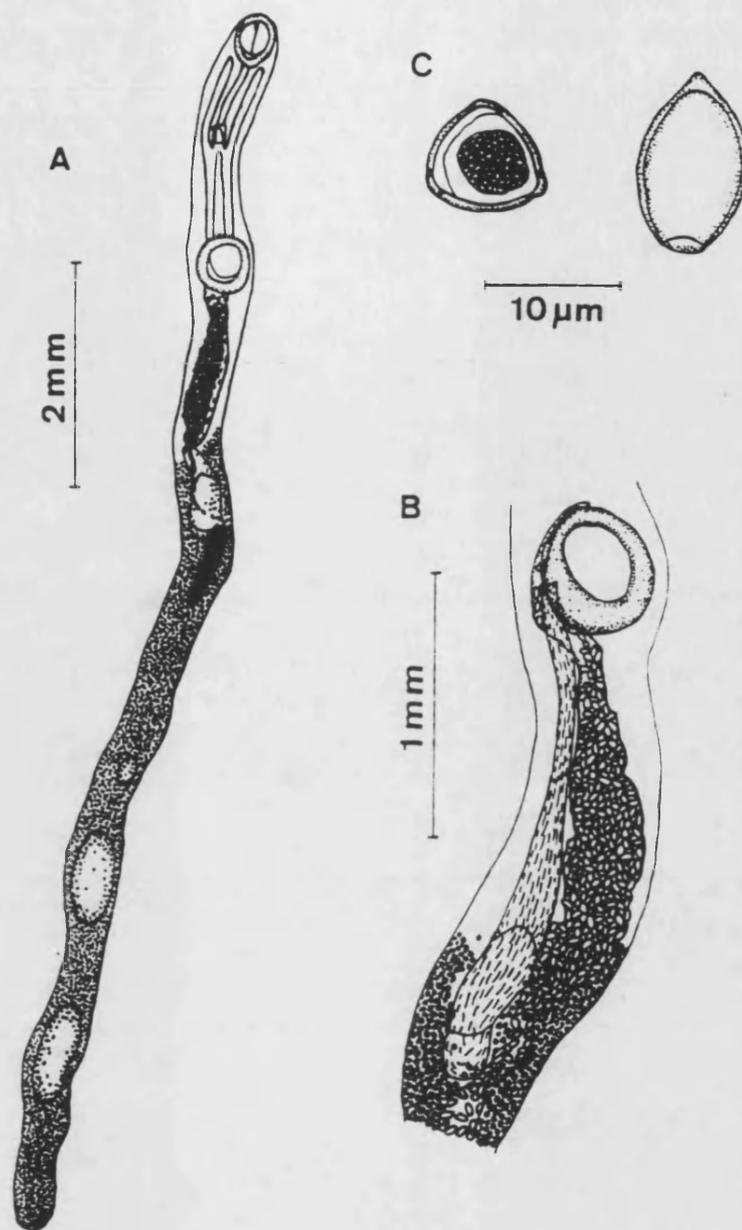


Fig. 3.1.4. *Hadwenius delamurei*. a) Especimen en vista ventral; b) bolsa del cirro, vista ventral; c) huevo.

(1748-3238 (2331)) de la ventosa oral. La *ratio* de esta distancia con respecto a la longitud total del cuerpo es de 0,126-0,143 (0,135): 1 (0,129-0,177 (0,142): 1).

La prefaringe es aparente y mide 298-745 (539) (463-925 (717)) de longitud. Esta se continúa por una faringe, cuya longitud es de 152-230 (181) (309-419 (366)). La faringe desemboca en un esófago muy corto que se bifurca para dar lugar a un par de ciegos intestinales. Estos discurren a lo largo de los márgenes del cuerpo hasta el margen posterior del mismo y están provistos de sendos divertículos anteriores que se extienden paralelamente a la prefaringe. Tanto los ciegos intestinales como los divertículos anteriores carecen de ramificaciones laterales.

Las gónadas se encuentran en la región postacetabular. Los testículos se disponen en tándem, separados por una distancia de 370-1516 (985) (514-1671 (1041)). La *ratio* de esta distancia con respecto a la longitud corporal es de 0,0379-0,0905 (0,0669): 1 (0,033-0,085 (0,063): 1). Ambos testículos tienen forma elipsoidal y sus márgenes son lisos. La longitud del testículo anterior es de 824-1174 (973) (951-1465 (1246)) y su anchura, de 247-381 (334) (360-668 (574)). Las dimensiones del testículo posterior son: 885-1133 (1001) (1079-1645 (1309)) de longitud, por 329-381 (349) (334-668 (581)) de anchura. El testículo posterior se halla a (1054-2699 (1870)) del extremo posterior del cuerpo. La *ratio* de esta distancia con respecto a la longitud del helminto es de (0,084-0,160 (0,114): 1).

La bolsa del cirro posee una longitud de 2008-3443 (2588) (2827-4549 (3714)). Esta se extiende entre la región acetabular y la porción media del cuerpo. La *ratio* entre la longitud de la bolsa del cirro y la del cuerpo es de 0,1702-0,2056 (0,1893): 1 (0,197-0,250 (0,227): 1). La bolsa del cirro envuelve un cirro armado. El cirro invaginado no alcanza al poro genital y puede sobrepasar o no el margen posterior del acetábulo (Fig. 3.1.4b). La vesícula seminal es interna y se halla en el fondo de la bolsa del cirro. Esta desemboca en el poro genital que se

abre medialmente inmediatamente por delante del margen anterior del acetábulo. El poro genital se encuentra a (2287-3855 (2943)) del extremo anterior del cuerpo, lo cual supone una *ratio* con respecto a la longitud corporal de (0,167-0,211 (0,180): 1).

El ovario se sitúa pretesticularmente, es ovoide y sus márgenes son lisos. La longitud del ovario es de 291-360 (314) (283-463 (401)) y su anchura, de 164-208 (191) (283-411 (355)). Este se localiza a 463-1053 (764) (440-1671 (1015)) del testículo anterior. La *ratio* entre esta distancia y la longitud del helminto es de 0,043-0,063 (0,056): 1 (0,028-0,092 (0,062):1). La distancia entre el acetábulo y el ovario es de 3598-6039 (5364) (4061-7582 (5707)), lo cual supone una *ratio* con respecto a la longitud total del cuerpo de 0,360-0,378 (0,369): 1 (0,313-0,386 (0,347): 1).

El útero se encuentra abarrotado de huevos y comienza en las proximidades del ovario para terminar ensanchándose en un metratermo bien desarrollado que desemboca en el poro genital. Las paredes del metratermo no muestran espinas. El *vitellarium* está constituido por numerosos folículos de estructura acinosa que se extienden desde el nivel de la vesícula seminal hasta el margen posterior del cuerpo.

Los huevos son operculados, triangulares en sección transversal. Sus dimensiones son: 57,5-72,5 (66,8) (70-75 (73)) × 32,5-50,0 (39,9) (38-43 (40)) (Fig. 3.1.4c).

Discusión Sistemática

Los digénidos estudiados deben incluirse en la familia Campulidae Odhner, 1926 en virtud de la presencia de un intestino desarrollado con dos divertículos anteriores, y por mostrar el acetábulo en posición ventral, poseer una bolsa del cirro, un sistema excretor simple con vesícula excretora tubular, el poro genital preacetabular y un ovario pretesticular. Además, el hospedador (un cétaceo) y el lugar de parasitación (el intestino) son característicos de los

campúlidos (Yamaguti, 1971).

La taxonomía de la familia Campulidae resulta actualmente muy controvertida y confusa. Entre los factores que pueden justificar esta situación, cabe citar la utilización de material no idóneo para estudios taxonómicos debido a su mala fijación y conservación, la existencia de descripciones específicas inadecuadas y el total desconocimiento de los ciclos vitales de las especies.

Los campúlidos parasitan exclusivamente a los mamíferos marinos (cetáceos, pinnípedos y nutrias de mar) (Delyamure, 1955; Adams y Rausch, 1989). Debido a la gran talla que suelen alcanzar estos hospedadores, la recolección y fijación de los trematodos resulta dificultosa. Frecuentemente, esta tarea se realiza varias horas después de la muerte del hospedador, por lo que los vermes pueden experimentar ciertos cambios degenerativos. Adams y Rausch (1989) han demostrado que, en esta familia, éstos se manifiestan principalmente en la pérdida de las espinas del tegumento, cirro y metratermo. Dado que estos caracteres tienen importancia en la identificación a nivel genérico, la utilización de material en mal estado puede conducir a determinaciones erróneas (Adams y Rausch, 1989).

Yamaguti (1971), en su clásica revisión de los digénidos de vertebrados, dividió, de manera harto artificial, a la familia Campulidae en seis subfamilias: Campulinae Stunkard et Alvey, 1930 (= Brachycladiinae Odhner, 1905), Hunterotrematinae Yamaguti, 1971, Lecithodesminae Yamaguti, 1958, Odhneriellinae Yamaguti, 1958, Orthosplanchninae Yamaguti, 1958 y Synthesiinae Yamaguti, 1958.

Posteriormente, Skrjabin (1976) invalidó la subfamilia Synthesiinae compuesta únicamente por el género monotípico *Synthesium* Stunkard et Alvey, 1930. Esta subfamilia fue establecida dado que, al parecer, la especie *Synthesium tursionis* (Marchi, 1873) poseía ciegos intestinales sin divertículos anteriores (Marchi, 1873; Poirier, 1886), lo cual

les distinguía claramente del resto de los campúlidos (Yamaguti, 1971). Sin embargo, el examen de nuevo material por parte de Skrjabin (1976) puso de manifiesto la existencia de estos divertículos intestinales. Consecuentemente, la subfamilia no es válida, por lo que este autor transfirió provisionalmente al género *Synthesium* a la subfamilia Orthosplanchninae. Tras el examen de especímenes de *S. tursionis* depositados en las colecciones del DBA, UV, Fernández (1990) corroboró la observación de Skrjabin (1976).

Asimismo, Adams y Rausch (1989), tras el examen de material recolectado en mamíferos marinos de Alaska, llegaron a la conclusión de que *Odhneriella rossica* Skrjabin, 1915 no difiere esencialmente de otras especies del género *Orthosplanchnus*. Por ello estos autores la transfirieron al referido género, formando una nueva combinación: *Orthosplanchnus rossicus*. Dado que *O. rossica* era la especie tipo tanto del género *Odhneriella* Skrjabin, 1915, como de la subfamilia Odhneriellinae, no puede justificarse la validez de ambos taxones (Adams y Rausch, 1989).

Por consiguiente, y a la espera de futuras revisiones taxonómicas, admitiremos cuatro subfamilias en la familia Campulidae: Campulinae, Hunterotrematinae, Lecithodesminae y Orthosplanchninae.

Los miembros de la subfamilia Hunterotrematinae se caracterizan por la posesión de divertículos laterales en el esófago y por la reducida extensión del *vitellarium*, por lo que difirieron claramente de los digénidos estudiados. La subfamilia Lecithodesminae está formada por especies que muestran el acetábulo en posición muy retrasada, muy al contrario de lo que ocurre en nuestro material. Nuestros digénidos también difieren de los Campulinae ya que los ciegos intestinales de éstos muestran divertículos laterales internos y externos en toda su longitud (Yamaguti, 1971).

Por contra, los especímenes estudiados mostraron una serie

de caracteres típicos de los *Orthosplanchninae sensu* Adams y Rausch (1989) (véase también Yamaguti, 1971)), como son la carencia de divertículos laterales en el intestino, la localización del acetábulo en el tercio anterior del cuerpo, la posesión de un cirro armado y de un útero corto que desemboca en el metratermo.

Según los criterios taxonómicos que hemos adoptado, la subfamilia *Orthosplanchninae* incluye cuatro géneros: *Synthesium*, *Orthosplanchnus* Odhner, 1905, *Hadwenius* y *Oschmarinella* Skrjabin, 1947 (Skrjabin, 1976; Adams y Rausch, 1989). Como hemos indicado más arriba, el género *Odhneriella* Skrjabin, 1915 no es válido y las especies que lo formaban fueron transferidas bien a *Orthosplanchnus*, bien a *Hadwenius* (Adams y Rausch, 1989).

Asimismo, según Adams y Rausch (1989), el género *Leucasiella* Krotov et Deliamure, 1952 es sinónimo de *Hadwenius*. Aquel se erigió para albergar a las especies de *Odhneriellinae* que mostraban el cirro inerme (Treshchev, 1978). Sin embargo, el examen posterior de ejemplares de la especie tipo del género, *L. mironovi* Krotov et Delyamure, 1952, evidenció la presencia de un cirro armado, por lo que no puede aceptarse la validez del género (Adams y Rausch, 1989). La sinonimia entre *Leucasiella* y *Hadwenius* ya había sido adoptada anteriormente por Yamaguti (1971), aunque éste autor no ofreció explicación alguna que lo justificase.

De los cuatro géneros válidos arriba mencionados, los digénidos examinados difieren claramente de *Oschmarinella* ya que éste se caracteriza por la ausencia de prefaringe y la posesión de un gran cirro claviforme (Yamaguti, 1971). Igualmente, nuestros helmintos se apartan claramente de *Synthesium* ya que la única especie de este género, *S. tursionis*, posee unos testículos lobulados (Fernández, 1990). Por otra parte, el género *Orthosplanchnus* se caracteriza por el profuso desarrollo del *vitellarium*, que suele empezar a nivel preacetabular, por la presencia de un metratermo armado y por

incluir preferentemente especies parásitas de los conductos biliares (Adams y Rausch, 1989).

Por contra, los helmintos estudiados presentan una alta *ratio* entre la longitud y anchura corporal, el *vitellarium* es dendrítico y comienza a nivel post-acetabular, el cirro es espinoso y el metratermo, inerme. Todos estos caracteres coinciden plenamente con los del género *Hadwenius* (Adams y Rausch, 1989).

Este género incluye las especies siguientes: *H. elongatus* (Ozaki, 1935) (= *Orthosplanchnus elongatus*), *H. subtilus* (Skrjabin, 1959) (= *Leucasiella (Odhneriella) subtila*), *H. seymouri* Price, 1932, *H. nipponicus* Yamaguti, 1951 y *H. minorovi* (Krotov et Deliamure, 1952) (Adams y Rausch, 1989).

Debemos considerar, asimismo, dos especies de posición sistemática incierta, que parecen morfológicamente relacionadas con los Orthosplanchninae. La primera de ellas es *Campula gondo* Yamaguti, 1942 parásita de *Globicephala macrorhynchus*, que, posteriormente, Yamaguti (1971) incluyó en el género *Odhneriella* (Yamaguti, 1958). En cualquier caso, *C. gondo* (= *O. gondo*) presenta caracteres que le alejan tanto de los Campulinae como de los Orthosplanchninae, tales como la presencia de una bolsa prefaríngea y mostrar un cuerpo casi cilíndrico por lo que su adscripción genérica resulta controvertida (Adams y Rausch, 1989).

Igualmente, otra especie de difícil clasificación es *Leucasiella arctica* Delyamure et Kleienberg, 1958. Dado que el género *Leucasiella* no es válido, y en tanto no se realice una revisión de los especímenes tipo, su ubicación genérica resulta incierta (Adams y Rausch, 1989).

Por otro lado, Yamaguti (1971) incluye erronéamente a *O. oserskoi* Delyamure, 1956 dentro del género *Odhneriella*. En realidad, tal denominación corresponde al nematodo *Otophocaenurus oserskoi* Skrjabin, 1942 (Delyamure, com. pers.;

Adams y Rausch, 1989) y por tanto debe considerarse un *nomen nudum* (Raga y Balbuena, 1988).

Considerando las especies del género *Hadwenius*, constatamos, en primer lugar, que los especímenes estudiados difieren de *H. elongatus* al presentar esta especie una mayor longitud y anchura corporal, menor tamaño de los huevos y un acetábulo notablemente más próximo a la ventosa oral (Ozaki, 1935). Igualmente, nuestro material se aparta de *H. subtilus* pues éste muestra una menor talla corporal y un menor tamaño tanto de la ventosa oral como del acetábulo (Skrjabin, 1959; Balbuena et al., 1989).

H. seymouri difiere claramente de los digénidos estudiados, ya que los individuos de esta especie poseen una talla corporal, un tamaño de ventosa oral y un acetábulo mucho mayor (Price, 1932); y también se apartan de *H. mironovi* por la talla y la posición de las gónadas. Estas se localizan en la porción anterior de la zona medial del cuerpo (Delyamure, 1964). Igualmente, los especímenes de *H. nipponicus* muestran una mayor talla corporal que los trematodos examinados, difiriendo asimismo de éstos en la forma de la faringe y de la bolsa del cirro y por la posesión de unos testículos marcadamente lobulados (Yamaguti, 1951; Ching y Robinson, 1959).

Por lo que respecta a las dos especies *incerta saedis*, *C. gondo* difiere del presente material por su mayor talla corporal y por el tamaño de los huevos, por presentar una distancia entre la ventosa oral y el acetábulo más corta en relación con la longitud del cuerpo y por mostrar una bolsa prefaríngea. Por último, *L. arctica* es también fácilmente distinguible de los vermes estudiados por los siguientes caracteres: el cuerpo es más corto y más ancho, el *vitellarium* comienza a nivel acetabular, la ventosa oral y el acetábulo son algo mayores y la distancia entre ambos es muy corta.

En vista de todas estas diferencias morfológicas, consideramos que los especímenes estudiados representaban una

nueva especie para la ciencia. Esta fue denominada inicialmente *Leucasiella delamurei* y su descripción original se basó en cuatro especímenes hallados en el intestino de dos calderones varados en las costas del Mediterráneo español (Raga y Balbuena, 1988). El cirro de estos ejemplares aparece sin espinas lo cual, siguiendo el criterio de Treshchev (1978), nos condujo a su clasificación en el género *Leucasiella*. Sin embargo, como hemos mencionado, tal género no es válido, pues la ausencia de espinas en el cirro observada ocasionalmente en estos especímenes parece ser debida a cambios degenerativos *postmortem* sufridos por los digénidos (Adams y Rausch, 1989).

La detección de nuevos especímenes en los calderones de las Feroe, hizo posible un estudio morfológico más detallado. Entonces, observamos que algunos de éstos aún conservaban las espinas del cirro o, al menos, los discos basales sobre los que se insertaban. Esto corrobora lo indicado por Adams y Rausch (1989) con respecto a *L. mironovi* y confirma la nulidad del género *Leucasiella*. Por ello, transferimos nuestros ejemplares al género *Hadwenius*, por lo que la designación aplicable a la especie es la de *H. delamurei* n. comb.

Los ejemplares de *H. delamurei* detectados en las Feroe muestran, en general, mayor talla corporal y un mayor tamaño de la mayoría de órganos y estructuras internas si bien existe un cierto solapamiento entre los rangos de variación de las medidas. Sin embargo, las *ratios* de dimensiones corporales de los digénidos de ambas localidades resultan bastante similares (Tabla 3.1.1a, b), lo cual parece indicar una cierta constancia en las proporciones corporales.

Consideramos que estas diferencias morfométricas son irrelevantes desde el punto de vista taxonómico, ya que no apreciamos diferencias morfológicas o anatómicas importantes entre los digénidos de ambas localidades. También se conocen observaciones similares en otros campúlidos. Un estudio comparativo de varios especímenes de *O. arcticus* recolectados en mamíferos marinos de distintos puntos de la costa pacífica

de Norteamérica mostró diferencias significativas en la talla corporal de los helmintos entre las distintas localidades. En este caso, sin embargo, la longitud corporal guardaba una relación inversa con respecto a la latitud (Adams y Rausch, 1989).

Distribución Geográfica

H. delamurei ha sido citada únicamente en el calderón común en el Mediterráneo occidental (Raga y Balbuena, 1988) e islas Feroe. A pesar de la escasez de citas, la gran distancia que separa ambas localidades hace pensar que la especie pueda tener en realidad una amplia distribución geográfica.

Ciclo biológico

El ciclo biológico de los campúlidos es totalmente desconocido, aunque se ha indicado la posibilidad de que varias especies de peces puedan servir de hospedadores intermediarios (Beverley-Burton, 1972). Dailey (1985) observó que los miracidios de la especie *Campula rochembruni* (Poirier, 1886) eran ciliados y no poseían manchas oculares.

TABLA 3.1.1a. Comparación morfométrica de especímenes de *Hadwenius delamurei* procedentes de dos localidades distintas: Mediterráneo occidental (cuatro individuos) e islas Feroe (diez individuos).
l.- longitud; a.- anchura.

Medidas ^a	Localidad	
	Mediterráneo occidental	islas Feroe
Longitud corporal	9,7-16.8 (12.1) mm	12,52-19,63 (16,36) mm
Anchura máxima	597-796 (677)	540-1079 (866)
Ventosa oral (l × a)	360-597 (463) × 298-473 (377)	453-721 (629) × 381-618 (559)
Acetábulo (l × a)	463-782 (589) × 442-648 (545)	597-927 (746) × 453-813 (670)
Distancia ventosa oral - acetábulo	1233-2390 (1704)	1748-3238 (2331)
Faringe (l)	152-230 (181)	309-412 (366)
Testículo anterior (l × a)	824-1174 (973) × 247-381 (334)	951-1465 (1246) × 360-668 (574)
Testículo posterior (l × a)	885-1133 (1001) × 329-381 (349)	1079-1645 (1309) × 334-668 (581)
Distancia intertesticular	370-1516 (985)	514-1671 (1041)
Bolsa del cirro (l)	2008-3443 (2588)	2827-4549 (3714)
Ovario (l × a)	291-360 (314) × 164-208 (191)	283-463 (401) × 283-411 (355)
Distancia ovario - Testículo anterior	463-1053 (764)	440-1671 (1041)
Distancia ovario - acetábulo	3598-6039 (5364)	4061-7582 (5707)
Huevos (l × a)	57,5-72,5 (66,8) × 32,5-50,0 (39,9)	70-75 (73) × 38-43 (40)

^aIntervalo de variación con la media entre paréntesis. Medidas expresadas en μm si no se indica lo contrario.

TABLA 3.1.1b. Comparación de las ratios corporales de especímenes de *Hadwenius delamurei* procedentes de dos localidades distintas: Mediterráneo occidental (cuatro individuos) e islas Feroe (diez individuos). l.- longitud; a.- anchura.

Ratios ^a	Localidad	
	Mediterráneo occidental	islas Feroe
Distancia ventosa oral - acetábulo	0,126-0,143 (0,135): 1	0,129-0,177 (0,142): 1
Distancia intertesticular	0,0379-0,0905 (0,0669): 1	0,033-0,085 (0,063): 1
Bolsa del cirro (l)	0,1702-0,2056 (0,1893): 1	0,197-0,250 (0,227): 1
Distancia ovario - testículo anterior	0,043-0,063 (0,056): 1	0,028-0,092 (0,062): 1
Distancia ovario - acetábulo	0,360-0,378 (0,369): 1	0,313-0,386 (0,347): 1

^aIntervalo de variación con la media entre paréntesis. Medidas expresadas en μm si no se indica lo contrario.

Hadwenius subtilus (Skrjabin, 1959)

CLASE: Digenea

SUPERFAMILIA: Echinostomatoidea Faust, 1929

FAMILIA: Campulidae Odhner, 1926

GENERO: *Hadwenius* Price, 1932

ESPECIE: *Hadwenius subtilus* (Skrjabin, 1959)

SINONIMOS: *Leucasiella subtila* Skrjabin, 1959, *Odhneriella subtila* (Skrjabin, 1959) Treshchev, 1978.

Material Examinado

Se estudiaron 20 especímenes procedentes de dos calderones capturados en las Feroe. El material se encuentra depositado en el British Museum (Natural History) (BM(NH) de Londres (Reg. No. 1988.4.19.1-2) y en el DBA, UV (n^{os} de Col. Gm FR 278.87.08.02 y Gm FR 140.87.10.08).

Descripción

Los ejemplares estudiados poseen un cuerpo alargado, esbelto y aplanado dorso-ventralmente. La longitud de los helmintos es de 14,03-38,34 (33,35) mm. La anchura máxima se alcanza a nivel de la ventosa oral: 1,234-1,953 (1,529) mm (Fig. 3.1.5a). El tegumento presenta espinas que se extienden a lo largo de todo el cuerpo. La longitud de dichas espinas es de 10-38 (23).

La ventosa oral es terminal y posee forma de copa o de campana. Su longitud es de 1439-2185 (1472) y su anchura, de 1208-1825 (1787). La abertura oral se encuentra dirigida dorsoventralmente. El acetábulo es subcircular y se encuentra en el cuarto anterior del cuerpo y su tamaño es menor que el de la ventosa oral. En concreto, la longitud de éste es de 734-1285 (979) por una anchura de 707-1079 (932).

La prefaringe está bien desarrollada y mide 51-1825 (511) de longitud. A continuación, encontramos una faringe globosa cuyas dimensiones son: 514-848 (720) de longitud por 488-900 (725) de anchura. El esófago es muy corto y, en ocasiones, prácticamente ausente. Su longitud es de 0-258 (105). El intestino tiene forma de H. Los ciegos posteriores terminan cerca del margen posterior del cuerpo. Las ramas anteriores del intestino miden 1054-1670 (1280) de longitud y poseen una anchura de 77-283 (109). Tanto los ciegos dirigidos posteriormente como las ramas anteriores del intestino carecen de divertículos laterales.

La vesícula excretora es tubular y se abre en un poro terminal. Esta vesícula está oculta frecuentemente por la gran

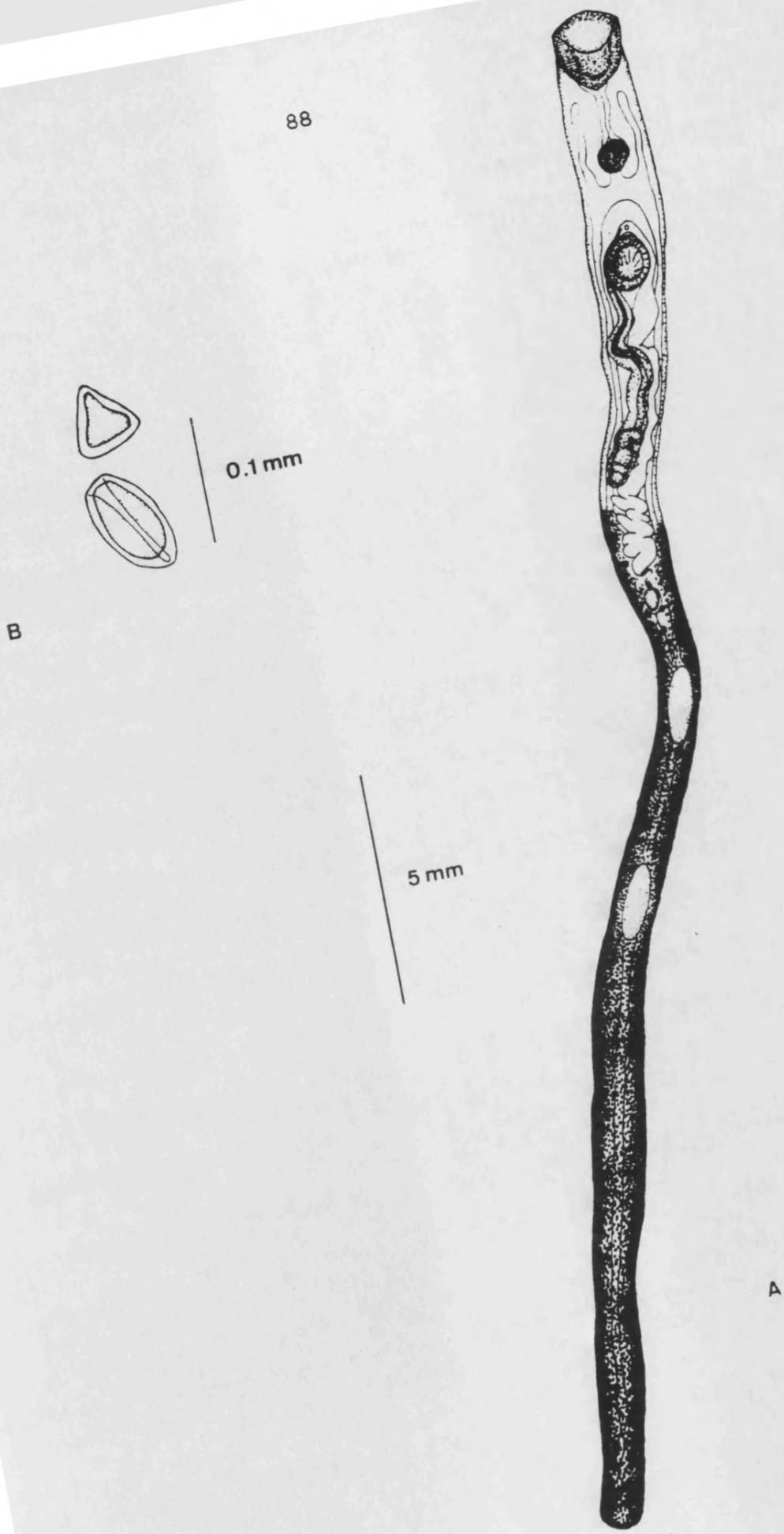


Fig. 3.1.5. *Hadwenius subtilus*. a) Especimen en vista ventral; b) huevo.

densidad de folículos que constituyen el *vitellarium*.

Los testículos son elipsoidales, algunas veces ovoides. Estos presentan los márgenes lisos, y se sitúan en tándem en el tercio medio del cuerpo. El testículo anterior mide 745-1773 (1255) de longitud y 441-848 (641) de anchura. El testículo posterior es algo más grande y mide 848-1953 (1321) de longitud por 437-925 (637) de anchura. Los testículos se encuentran separados por una distancia de 488-2081 (1321). La *ratio* de esta distancia con respecto a la longitud corporal es de 0,020-0,095 (0,056): 1. El testículo posterior se halla a 5937-13672 (9855) del extremo posterior del cuerpo. La *ratio* de esta medida respecto a la longitud total de los digénidos es de 0,326-0,523 (0,453): 1.

La bolsa del cirro mide 2442-6142 (4446) de longitud. La *ratio* de esta medida con respecto a la longitud del helminto es de 0,160-0,258 (0,195): 1. La bolsa del cirro se extiende posteriormente sobrepasando claramente el nivel del acetábulo y contiene una vesícula seminal convolucionada en su extremidad proximal. A continuación de la vesícula seminal hallamos una *pars prostatica* estrecha y un cirro armado de espinas que se insertan en unos discos basales. La longitud de tales espinas es de 63-88 (70) y el diámetro de los discos basales, de 17-26 (23) (Fig. 3.1.6). La bolsa del cirro desemboca en un poro genital medial que se localiza en una prominencia inmediatamente por delante del margen anterior del acetábulo. El poro genital se abre a 2364-5243 (3629) del margen anterior del cuerpo, lo que supone una *ratio* con respecto a la longitud corporal de 0,098-0,191 (0,160): 1 (Fig. 3.1.6).

El ovario es longitudinalmente oval o subglobular. Su situación es pretesticular y ligeramente a la derecha de la línea media del cuerpo. Los márgenes del ovario son lisos y sus dimensiones son: 257-514 (377) de longitud y 231-386 (297) de anchura. El ovario se sitúa a 231-1568 (648) del testículo anterior y a 3084-8250 (5370) del acetábulo. La *ratio* de la primera distancia con respecto a la longitud del cuerpo es de

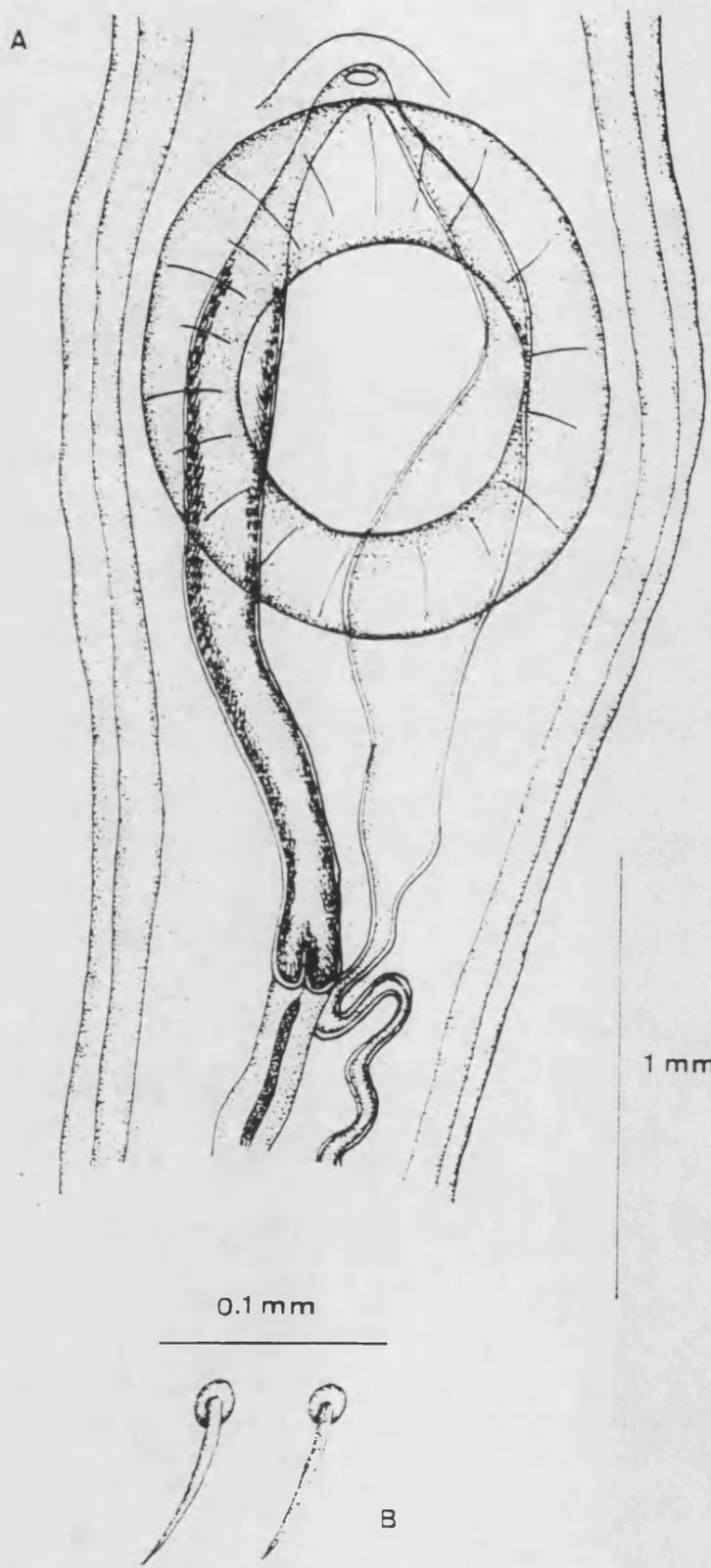


Fig. 3.1.6. *Hadwenius subtilis*. a) Región del acetábulo mostrando la espinación del cirro; b) espinas del cirro.

0,010-0,058 (0,028): 1 y la de la segunda, de 0,164-0,311 (0,217): 1.

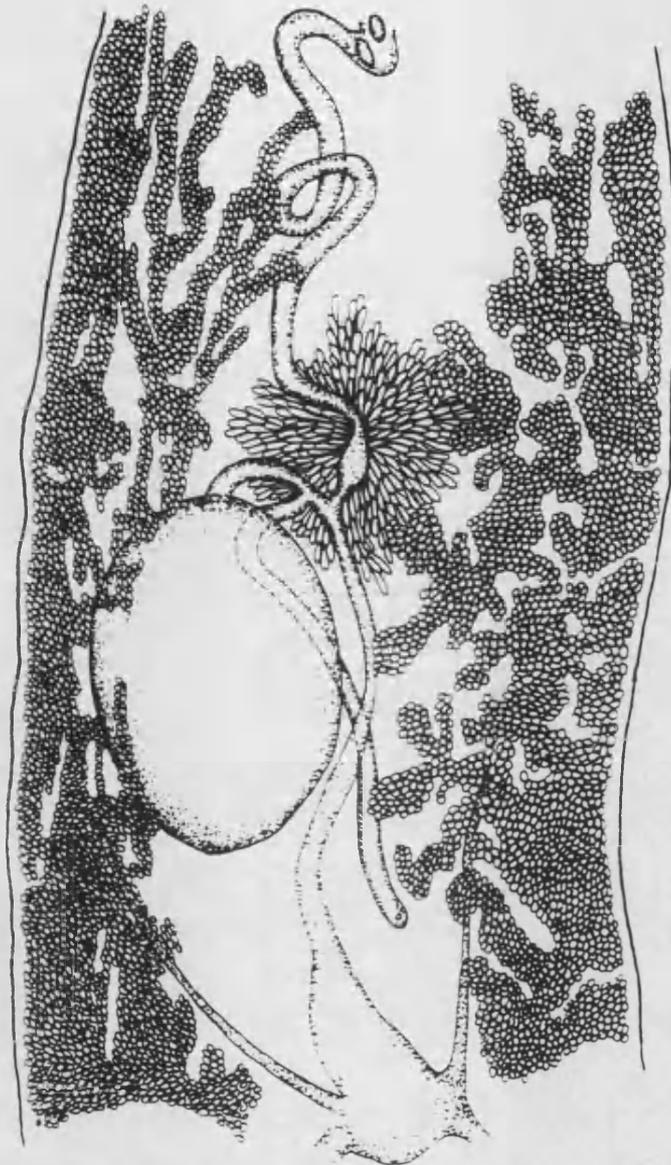
El ootipo y la glándula de Mehlis se localizan anterodorsalmente con respecto al ovario. El canal de Laurer se extiende posteriormente para abrirse mediodorsalmente. El receptáculo seminal está ausente. El reservorio vitelino es conspicuo, variable en su forma y se sitúa en la vecindad del ovario, sinistrodorsal o posterodorsalmente, en ocasiones dorsalmente, a éste. La longitud del receptáculo vitelino es de 72-412 (209) y su anchura de 72-330 (184) (Fig. 3.1.7).

El *vitellarium* está compuesto de folículos dispuestos en grupos de apariencia acinosa. Este está profusamente desarrollado. Comienza a nivel uterino y se distribuye en dos campos a lo largo de los ciegos intestinales posteriores. Encontramos dos viteloductos principales, paralelos entre sí, que se extienden posteriormente a lo largo de ambos campos vitelinos. También se observa un par de viteloductos, que se dirigen anteriormente, de menor desarrollo. Los viteloductos anteriores confluyen en los dos viteloductos principales antes de desembocar en el receptáculo vitelino.

El útero describe varias vueltas y se extiende entre los ciegos intestinales. El metratermo es aparente y sus paredes presentan espinas. El útero se encuentra abarrotado de huevos ovales, truncados a nivel del polo opercular y triangulares en sección transversal. La longitud de los huevos es de 75-98 (89) y su anchura de 44-55 (49) (Fig. 3.1.5b).

Discusión sitemática

La morfología de los digénidos estudiados corresponde a la de la familia Campulidae, ya que éstos presentan un intestino bien desarrollado con dos divertículos anteriores, acetábulo ventral, bolsa del cirro, testículos dispuestos en tándem, ovario pretesticular y vesícula excretora tubular con poro terminal (Yamaguti, 1971).



0.5 mm

Fig. 3.1.7. *Hadwenius subtilis*. Representación de la genitalia proximal femenina, vista ventral.

Según los criterios taxonómicos adoptados en el presente estudio (véase la discusión sistemática de *H. delamueri*) la familia Campulidae incluye cuatro subfamilias válidas: Lecithodesminae, Hunterotrematinae, Campulinae y Orthosplanchninae.

Los digénidos estudiados difieren claramente de la subfamilia Lecithodesminae, ya que sus miembros se caracterizan por poseer el acetábulo en posición retrasada. Igualmente, la morfología de los especímenes estudiados no se ajusta a la de la subfamilia Hunterotrematinae, pues carecen de divertículos laterales en el esófago y presentan el intestino con dos ramas dirigidas anteriormente. Debemos descartar, asimismo, la inclusión del material examinado en la subfamilia Campulinae ya que los digénidos de esta subfamilia poseen un intestino con divertículos laterales dirigidos hacia el exterior e interior del cuerpo (Yamaguti, 1971).

La subfamilia restante es Orthosplanchninae que se caracteriza por la carencia de divertículos laterales en el intestino, la situación del acetábulo en el tercio anterior del cuerpo, la posesión de un cirro armado y de un útero corto terminado en un metratermo bien desarrollado (Adams y Rausch, 1989). Los helmintos en cuestión presentan claramente tales caracteres.

Siguiendo el compromiso adoptado en este trabajo entre los criterios taxonómicos de Skrjabin (1976), Yamaguti (1971) y Adams y Rausch (1989), consideramos cuatro géneros dentro de la subfamilia Orthosplanchninae: *Synthesium*, *Oschmarinella*, *Hadwenius* y *Orthosplanchnus*.

Los digénidos estudiados difieren claramente de *Synthesium*, ya que la única especie de este género presenta los testículos marcadamente lobulados. Asimismo, se diferencian de *Oschmarinella*, ya que este género se caracteriza por la ausencia de prefaringe y la corta distancia que separa ambos testículos (Yamaguti, 1971).

Los miembros del género *Orthosplanchnus* muestran un profuso desarrollo del *vitellarium* que comienza habitualmente a nivel preacetabular, las paredes del metratermo presentan espinas y son predominantemente formas parásitas de los conductos biliares de mamíferos marinos. Por contra, el género *Hadwenius* incluye formas cuyo *vitellarium* posee una estructura acinosa y suele empezar a nivel claramente postacetabular, el metratermo es inerte, la *ratio* longitud-anchura corporal es alta y suelen encontrarse preferentemente en el intestino de sus hospedadores (Adams y Rausch, 1989). Los helmintos estudiados cumplen plenamente los caracteres propios de *Hadwenius* y consecuentemente en tal género debemos incluirlos.

Este género incluye las siguientes especies: *H. elongatus* (= *Orthosplanchnus elongatus*), *H. subtilus* (= *Leucasiella* (*Odhneriella*) *subtila*), *H. seymouri*, *H. nipponicus*, *H. minorovi* y *H. delamurei*. Consideraremos, además, dos especies *incertae saedis* que próximas morfológicamente a los *Orthosplanchninae*: *Campula gondo* (= *Odhneriella gondo*) y *Leucasiella arctica*.

Los especímenes estudiados se distinguen de *H. mironovi* por la presencia, en esta especie, de una constricción a nivel utero-testicular y porque los testículos se sitúan en el tercio anterior del cuerpo (Delyamure, 1964). *H. delamurei* difiere asimismo de nuestro material, ya que esta especie posee una talla corporal menor, las ventosas son menores y la ventosa oral es subterminal (Raga y Balbuena, 1988). *H. seymouri* puede distinguirse de nuestros digénidos por su mayor longitud corporal y la posesión de una bolsa del cirro más corta (Price, 1932). Asimismo, *H. nipponicus* discrepa claramente de los trematodos estudiados ya que esta especie posee testículos casi contiguos, la bolsa del cirro es más corta y los folículos vitelinos empiezan a nivel del testículo anterior (Yamaguti, 1951; Ching y Robinson, 1959).

También *H. elongatus* es distinta de nuestro material, pues muestra una longitud corporal menor y los testículos son

marcadamente lobulados (Ozaki, 1935). Igualmente, *C. gondo* difiere claramente de los especímenes estudiados por la presencia de una bolsa prefaringea, faringe piriforme y porque los folículos vitelinos comienzan en el tercio anterior del cuerpo (Yamaguti, 1942). Por último, *L. arctica* se aparta de los trematodos examinados por la posesión de unos testículos irregularmente denticulados (Delyamure, 1964).

En cambio, la morfología de los digénidos estudiados se ajusta perfectamente a la de *H. subtilus* (Skrjabin, 1959).

La descripción original de *H. subtilus* se basó en un sólo espécimen encontrado en el intestino de una orca (*Orcinus orca*) (Skrjabin, 1959). En ella, se indicó que la especie poseía un cirro inerte, lo que dió lugar a la denominación específica de *Leucasiella subtila*. Sin embargo, el examen posterior de nuevos especímenes por parte de Treshchev (1978) puso de relieve la espinación del cirro. Esta observación justificó la formación de una nueva combinación: *Odhneriella subtila*. Esta es la denominación bajo la cual se realizó la redesccripción de la especie por Balbuena et al. (1989). Sin embargo, Adams y Rausch (1989) invalidaron el género *Odhneriella* en su reciente revisión taxonómica, y consideran que la especie en cuestión debe de ser incluida en el género *Hadwenius*. Igualmente, la morfología de nuestros especímenes se ajusta a las del género *Hadwenius sensu* Adams y Rausch (1989) (especialmente por la ausencia de espinas en las paredes del metratermo). Por ello, adoptamos la denominación de *H. subtilus* para los especímenes estudiados.

Distribución Geográfica

H. subtilus fue citada por primera vez por Skrjabin (1959) en el intestino de una orca en las aguas soviéticas del Pacífico. Posteriormente, Treshchev (1978) registra a la especie el intestino de una beluga (*Delphinapterus leucas*) en el mar Blanco. Por tanto, el hallazgo de *H. subtilus* en el intestino de calderones comunes en las Feroe constituye una nueva cita de hospedador y localidad geográfica (Balbuena et

a1., 1989).

Los registros de esta especie se han producido en aguas relativamente frías (aguas pacíficas de la URSS, mar Blanco y Atlántico norte). Ello parece indicar una distribución restringida a aguas de baja temperatura, aunque, dada la escasez de citas hemos de considerar esta hipótesis con cierta cautela.

Ciclo biológico

Como ya hemos indicado para la especie anterior, el ciclo biológico de los campúlidos resulta, en la actualidad totalmente desconocido.

Orthosplanchnus albamarinus Treshchev, 1968

CLASE: Digenea

SUPERFAMILIA: Echinostomatoidea Faust, 1929

FAMILIA: Campulidae Odhner, 1926

GENERO: *Orthosplanchnus* Odhner, 1905

ESPECIE: *Orthosplanchnus albamarinus* Treshchev, 1968

Material Examinado

Diez ejemplares obtenidos de los conductos biliares de un calderón capturado en las islas Feroe. El material se encuentra depositado en el DBA, UV (n° de Col. Gm FR 156 880928).

Descripcion

Los especímenes presentan un cuerpo aplanado. La longitud total es de 8,196-10,423 (9,328) mm y la anchura máxima, de 1,645-2,241 (2,002) mm (Fig. 3.2.8a). El tegumento es espinoso en todo el cuerpo, si bien, ocasionalmente, las espinas sólo se observan en el tercio anterior. La ventosa oral es subterminal: 464-576 (524) de longitud y 536-684 (552) de anchura. La prefaringe es muy corta y desemboca en una faringe piriforme. El intestino presenta dos divertículos anteriores y carece de divertículos laterales. El acetábulo se sitúa en el tercio anterior del cuerpo y mide 536-684 (602) de longitud por 527-659 (587) de anchura. Los testículos son lobulados y se disponen en tándem en el tercio medio del cuerpo. El testículo anterior mide 884-1789 (1147) de longitud y 843-1337 (1082) de anchura. Las dimensiones del testículo posterior son: 1131-1666 (1421) de longitud y 863-1213 (1086) de anchura. La distancia entre el testículo anterior y el ovario es de 0-103 (51); la distancia entre los testículos, de 0-103 (51); y la distancia entre el testículo posterior y el extremo final del cuerpo, de 3,474-4,153 (3,756) mm. El ovario es entero y mide 246-412 (329) de longitud por 432-585 (508) de anchura. El *vitellarium* se encuentra muy desarrollado. Este se extiende profusamente en dos campos laterales que empiezan a nivel faríngeo. En ocasiones, el *vitellarium* puede alcanzar el borde posterior de la ventosa oral. Los huevos son triangulares en sección transversal; su longitud es de 62-90 (80) y su anchura, de 34-42 (38) (Fig. 3.1.8b).

Discusión Sistemática

El material examinado se ajusta perfectamente a los caracteres morfológicos propios de la familia Campulidae (Yamaguti, 1971). Según los criterios adoptados en el presente trabajo, esta familia se compone de cuatro subfamilias:

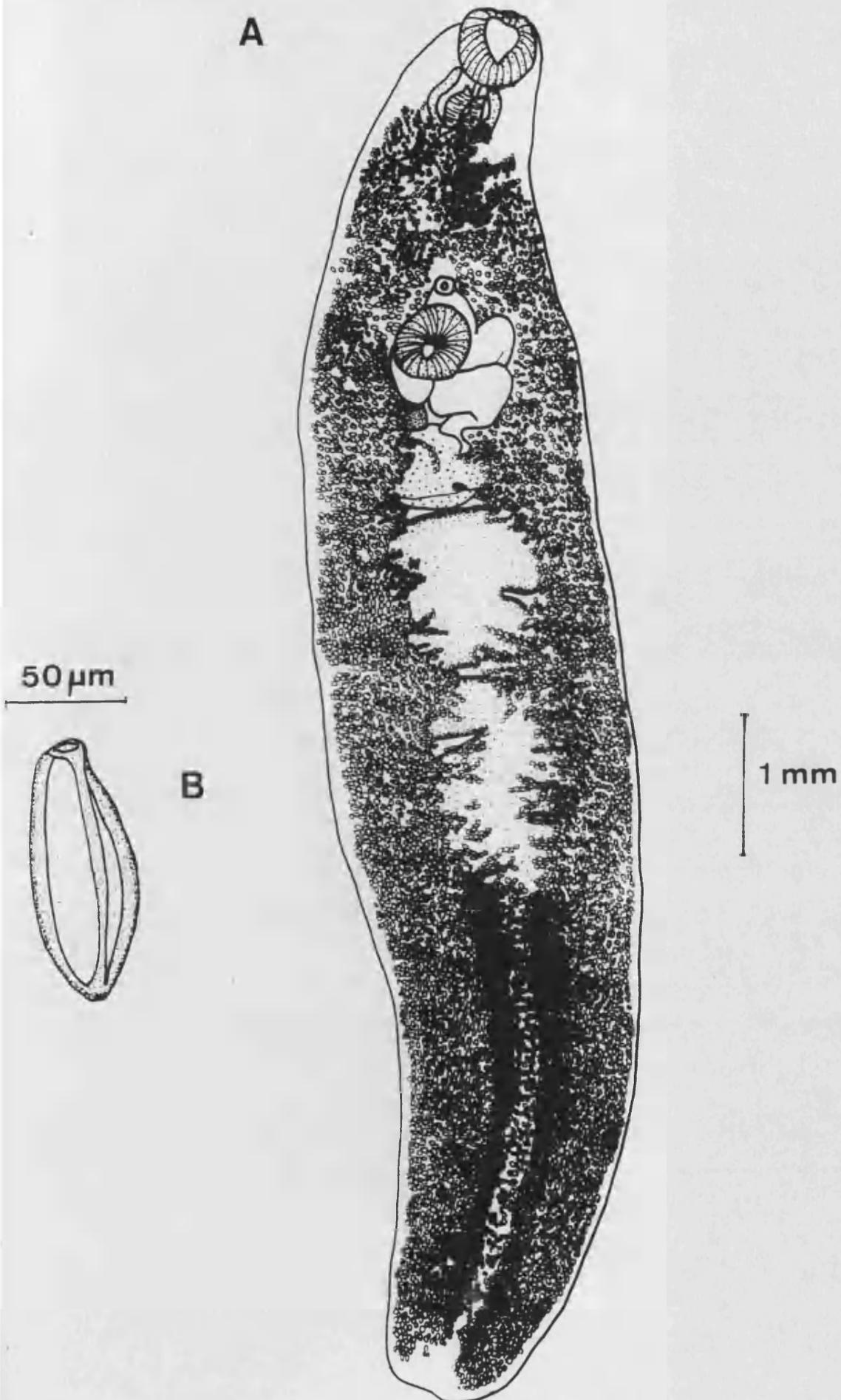


Fig. 3.1.8. *Orthosplanchnus albamarinus*. a) Especimen en vista ventral; b) huevo

Lecisthodesminae, Hunterotrematinae, Campulinae y Orthosplanchninae.

La posición adelantada del acetábulo en nuestros digénidos descarta su inclusión en la subfamilia Lecisthodesminae. Asimismo, los vermes estudiados difieren de los Hunterotrematinae pues aquellos carecen de divertículos laterales en el esófago y presentan un intestino con ciegos dirigidos anteriormente. Por otra parte, la subfamilia Campulinae se caracteriza porque sus miembros muestran divertículos internos y externos en los ciegos intestinales, por lo que pueden distinguirse de los helmintos estudiados (Yamaguti, 1971).

Por contra, nuestros digénidos presentan el acetábulo en el tercio anterior del cuerpo y un útero corto que desemboca en un metratermo bien desarrollado; caracteres que son comunes a los miembros de la subfamilia Orthosplanchninae (Adams y Rausch, 1989).

De acuerdo con Adams y Rausch (1989), admitimos cuatro géneros dentro de esta subfamilia: *Synthesium*, *Oschmarinella*, *Hadwenius* y *Orthosplanchnus*.

Nuestros digénidos difieren claramente de *Synthesium*, pues la única especie de este género presenta la ventosa oral en posición claramente terminal, los testículos muestran unas lobulaciones características y el *vitellarium* está menos desarrollado. Igualmente, se alejan de *Oschmarinella*, pues éste se caracteriza por la ausencia de prefaringe y la posesión de un gran cirro claviforme (Yamaguti, 1971, Adams y Rausch, 1989).

De los dos géneros restantes, *Hadwenius* se caracteriza por poseer una alta ratio longitud-anchura corporal y por comenzar el *vitellarium* a nivel postacetabular. Por el contrario, los miembros del género *Orthosplanchnus* muestran una menor ratio longitud-anchura corporal y un profuso desarrollo del

vitellarium que comienza habitualmente a nivel preacetabular (Adams y Rausch, 1989). Nuestro material presenta las características de este último.

El género *Orthosplanchnus*, según Adams y Rausch (1989), se compone actualmente de siete especies válidas: *O. arcticus* Odhner, 1905; *O. fraterculus* Odhner, 1905; *O. rossicus* (Skrjabin, 1915) (= *Odhneriella rossica*, = *Orthosplanchnus odoabaeni* Treshchev, Serdiukov et Yurakhno, 1969; = *O. gracilis* Yurakhno et Treshchev en Yurakhno, 1971 (*nomen nudum*)); *O. pygmaeus* Yurakhno, 1967; *O. albamarinus* Treshchev, 1968; y *O. antarcticus* Kurochkin et Nikol'skii, 1972 (= *O. weddelli* Beverley-Burton, 1972) y *O. oculatus* Yurakhno, 1969.

Los especímenes que nos ocupan difieren claramente de *O. pygmaeus*, de *O. oculatus* y de *O. arcticus*, ya que los especímenes de estas especies muestran una menor longitud corporal e igualmente el tamaño de ciertas estructuras como la ventosa oral, el acetábulo y las gónadas es menor (Price, 1932; Yurakhno, 1967; Beverley-Burton, 1972; Adams y Rausch, 1989). Nuestro helmintos también difieren de *O. rossicus* puesto que, en esta especie, el *vitellarium* comienza a nivel postacetabular y los testículos poseen bordes enteros, al contrario de lo observado en el material examinado (Delyamure, 1955; Adams y Rausch, 1989). Asimismo, observamos diferencias morfológicas entre los vermes estudiados y *O. fraterculus*. Esta especie es considerablemente menor y presenta un menor desarrollo del *vitellarium*, que comienza a nivel acetabular (Price, 1932; Beverley-Burton, 1972). *O. antarcticus* parece ser el único representante del género *Orthosplanchnus* en el hemisferio sur. Dicha especie presenta los testículos con bordes lisos, y la ventosa oral, la faringe y el acetábulo son menores que los de nuestros digénidos (Beverley-Burton, 1972; Adams y Rausch, 1989).

En cambio, la morfología y morfometría del material examinado coincide claramente con la de *O. albamarinus* (Treshchev, 1968).

Distribución Geográfica

Las especies del género *Orthosplanchnus* parecen propias de mamíferos marinos de aguas relativamente frías (Adams y Rausch, 1989). *O. albamarinus* fue registrado originalmente en el hígado de belugas (*Delphinapterus leucas*) del mar Blanco (Treshchev, 1968). Según nuestros datos, ésta es la segunda cita de este trematodo y su hallazgo en un calderón de las Feroe constituye un nuevo registro de hospedador y localidad geográfica para la especie.

Ciclo biológico

El ciclo biológico de *O. albamarinus*, al igual que el de el resto de los campúlidos, es totalmente desconocido.

Pholeter gastrophilus (Kossack, 1910)

CLASE: Digenea

SUPERFAMILIA: Hemiurioidea Faust, 1929

FAMILIA: Pholeteridae Dollfus, 1939

GENERO: *Pholeter* Odhner, 1914

ESPECIE: *Pholeter gastrophilus* (Kossack, 1910) Odhner, 1914

SINONIMO: *Distomum gastrophilus* Kossack, 1910

Material Examinado

Quince especímenes procedentes de tres calderones capturados en las Feroe. El material se encuentra depositado en el DBA, UV (n^o de Col. Gm FR 2 870702; Gm FR 122 871008; Gm FR 51 870829).

Descripción

Los digénidos muestran un cuerpo aplanado de contorno ovalado. La longitud corporal es de 2,60-3,57 (3,01) mm y la anchura máxima, de 1,54-2,60 (2,03) mm (Fig 3.1.9a). El tegumento es espinoso en toda su superficie. La ventosa oral es terminal y muy pequeña. Las dimensiones de ésta son: 126-182 (160) de longitud, por 158-241 (184) de anchura.

La prefaringe es muy corta y se continúa por una faringe oval de 119-169 (144) de longitud por 101-158 (120) de anchura. Tras la faringe, apreciamos un corto esófago cuya longitud es de 25-90 (59). Este se bifurca en dos ciegos intestinales, que discurren paralelos a la pared anterior del cuerpo, ocultos por los campos laterales del *vitellarium*.

El acetábulo es subcircular y se sitúa ventralmente en el primer tercio de la longitud corporal. Este mide 227-273 (253) de diámetro máximo y se encuentra a 402-742 (586) de la ventosa oral.

Los testículos alcanzan gran desarrollo, su contorno es irregular y se disponen, uno al lado de otro en el tercio posterior del cuerpo. El testículo derecho mide 443-711 (541) de longitud y 237-587 (367) de anchura. El testículo izquierdo alcanza una talla similar: 371-793 (560) × 278-659 (523). La vesícula excretora tiene forma de Y. la rama basal discurre entre ambos testículos.

El ovario es pretesticular, casi contiguo al testículo derecho. Su longitud es de 319-536 (404) y su anchura, de 278-659 (523). El útero es largo y sinuoso y desemboca en un poro genital preacetabular y submedial. Los huevos, de pequeño

1 mm

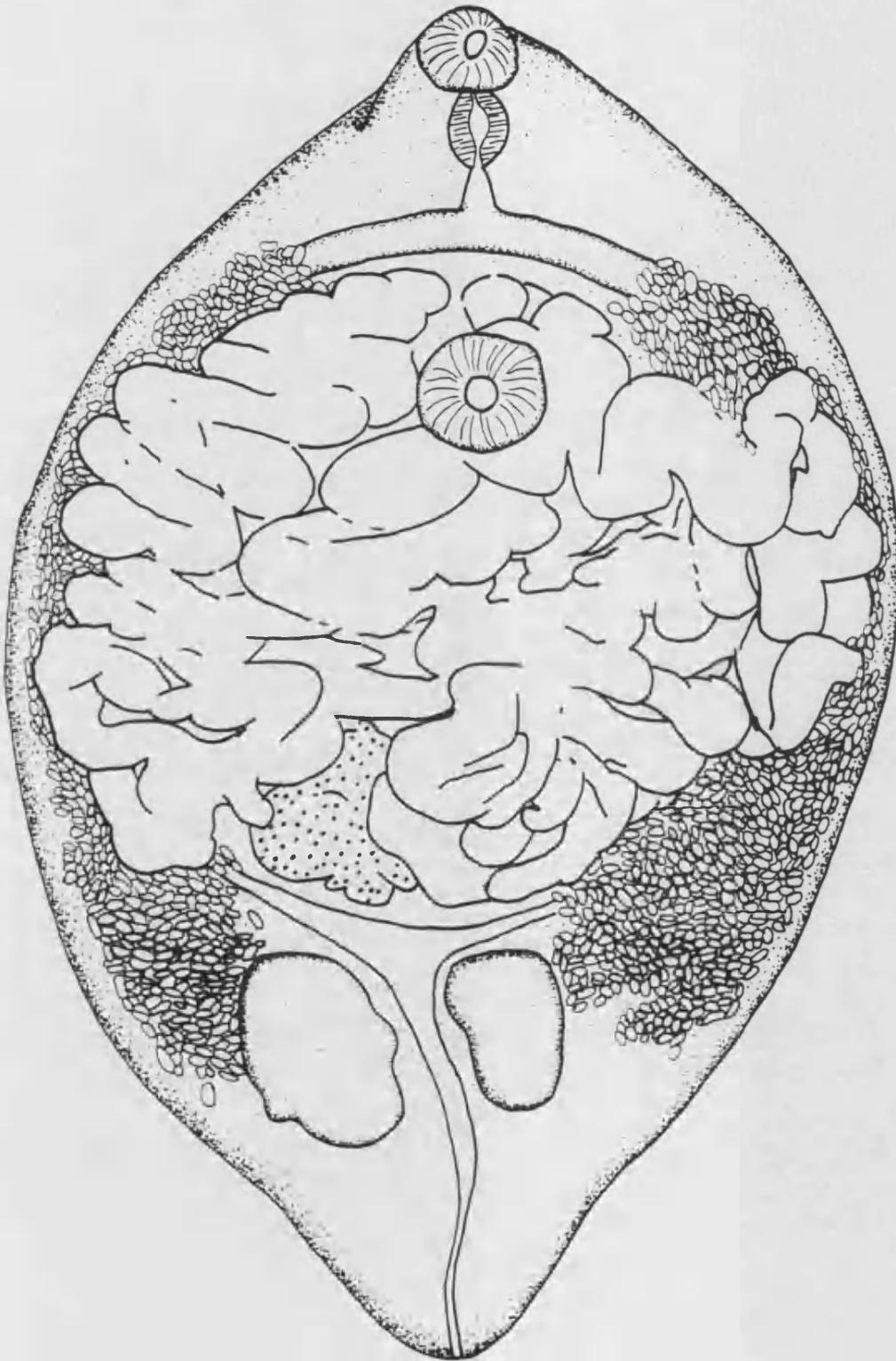


Fig. 3.1.9. *Pholeter gastrophilus*. Especimen en vista ventral

tamaño, abarrotan el útero. Estos son operculados y presentan un ápice característico en el polo opuesto al opérculo. La longitud de los huevos es 23-28 (25) y su anchura, de 13-15 (13) (Fig. 3.1.9b).

El *vitelarium* alcanza gran desarrollo y ocupa gran parte de la superficie ventral del cuerpo. Está formado por grandes folículos repartidos en dos campos laterales que comienzan a nivel postfaríngeo y se extienden hasta el borde posterior de los testículos.

Discusión Sistemática

Las características morfológicas y anatómicas del material estudiado coinciden claramente con las del género *Pholeter* y, más precisamente, con las de su única especie, *P. gastrophilus*.

Los rasgos morfológicos más sobresalientes de *P. gastrophilus* son: la posición preecuatorial del acetábulo, la forma oval de la faringe precedida por una corta prefaringe, la vesícula excretora en forma de Y y de posición intertesticular, el ovario pretesticular y submedial, la carencia de bolsa del cirro y la disposición de los folículos vitelinos en dos campos laterales (Delyamure, 1955; Yamaguti, 1971; Raga, 1985). Todos estos caracteres están presentes en el material examinado.

La posición sistemática del género *Pholeter* ha sido bastante debatida. Este fue incluido, en primera instancia, dentro de la familia Troglotrematidae (Odhner, 1914). Esta familia se constituyó como un "cajón de sastre" donde se incluyeron especies de morfologías diversas pero que tenían en común el encontrarse en quistes en sus hospedadores (Delyamure, 1955; Dollfus, 1973/74).

Yamaguti (1971) está en desacuerdo con este criterio. Este autor incluye al género referido en la familia Opistorchiidae Braun, 1901 y, dentro de ella, en la subfamilia Pholeterinae Yamaguti, 1958. Sin embargo, Dollfus (1939, 1957, 1973/74) considera que las particularidades morfológicas del

género *Pholeter* justifican la creación de una nueva familia, Pholeteridae Dollfus, 1939.

Distribución Geográfica

A juzgar por las citas registradas hasta el momento, *Pholeter gastrophilus* parece ser una especie propia de odontocetos, particularmente delfínidos, que se ha registrado en un número bastante elevado de especies.

Dollfus (1973/74) cita a esta especie en el estómago de *Phocoena phocoena* en el mar Báltico, en *Tursiops truncatus* (= *T. tursio*) en Marsella, en *Delphinus delphis* en las costas de Roscoff (Francia) y en *Stenella coeruleoalba* en aguas de Gibraltar. Otras citas en el Mediterráneo corresponden a *T. truncatus* y *S. coeruleoalba* varados en el litoral valenciano (Raga et al., 1985).

La especie ha sido también registrada en delfínidos de aguas atlánticas de Norteamérica: *Grampus griseus* y *Stenella plagiodon* en aguas de Florida y Georgia, *Lagenorhynchus acutus* en las costas de Maine y *Steno bredanensis* en Florida (Zam et al., 1971; Forrester y Robertson, 1975).

Mención aparte, por inhabitual, merece la cita de *P. gastrophilus* en un delfín amazónico, *Inia geoffrensis* (De Blainville, 1817), muerto en cautividad en Florida (Zam et al., 1970). Posiblemente la infección fuese contraída durante el período durante el que se mantuvo en cautividad (Raga, 1985).

A juzgar por estos datos, *P. gastrophilus* parece poseer una distribución Noratlántica y Mediterránea. En nuestro caso, registramos la especie tanto en los calderones atlánticos como en los mediterráneos, lo cual corrobora esta distribución.

Ciclo biológico

El ciclo vital de *P. gastrophilus*, al igual que el de la práctica totalidad de los digénidos parásitos de mamíferos marinos, resulta totalmente desconocido.

3.1.4. Cestoda

Monorygma grimaldii (Moniez, 1889) (larvae)

CLASE: Cestoda

ORDEN: Tetraphyllidea (Schmarada, 1871)

FAMILIA: Phyllobothriidae Braun, 1900

GENERO: *Monorygma* Diesing, 1863

ESPECIE: *Monorygma grimaldii* (Moniez, 1889)

SINONIMOS: *Dubium delphini* Rudolphi, 1810; *Cysticercus delphini* Rudolphi, 1819; *Cephalocotyleus delphini delphis* Diesing, 1850; *Phyllobothrium* sp. sensu van Beneden, 1870; *Stenotaenia delphini* Gervais, 1870; *Taenia grimaldii* Moniez, 1889; *Cysticercus taeniae grimaldii* Moniez, 1889; *Cysticercus grimaldii* Braun, 1898; *Taenia chamisonii* Linton, 1905; *Monorygma chamisonii* (Linton, 1905) Meggit, 1924; *Monorygma delphini* (Gervais, 1870) Meggit, 1924; cisticerco del grupo "grimaldii" sensu Baer, 1932; *Phyllobothrium chamissonii* (Linton, 1905).

Material Examinado

Cinco especímenes procedentes de un calderón del Mediterráneo. El material estudiado se encuentra en el DBA, UV (n° de Col. Gm-8 821002).

Descripción

El material examinado corresponde a unos quistes, de 18,5-26,0 mm de longitud y 13,2-20,5 mm de anchura. El interior de éstos está ocupado por un líquido en el cual flota un largo filamento enrollado. La longitud de éste es de 185-280 mm y su anchura, de 350-820.

En la porción apical del filamento, se encuentra un escólex invaginado cuya longitud es de 250-442 mm y su anchura, de 530-670. El escólex posee cuatro botridios de bordes lisos de una longitud de 500-550 y una anchura de 310-330. En cada botridio, se aprecia anteriormente una ventosa accesoria de 12-15 de diámetro. La extremidad distal del escólex es prominente y se denomina *myzorhynchus*; su diámetro es de 208-223. Esta estructura posee una ventosa apical de 96-110 de diámetro (Fig. 3.1.10).

Discusión Sistemática

Los vermes estudiados corresponden a estadios plerocercoides del orden Tetracystida de la familia Phyllobothriidae Braun, 1900.

La taxonomía de los plerocercoides que aparecen en los cetáceos resulta bastante controvertida. Esto se debe, en primer lugar, a que las primeras descripciones de estas formas larvarias son inadecuadas e incompletas; e, igualmente, al hecho de que se desconoce del estadio adulto al que darán lugar.

Baer (1932), en una primera revisión taxonómica de estos plerocercoides, establece dos grupos en base a criterios morfológicos. Así, las formas del tipo *grimaldii* se caracterizan por la posición del escólex al final de una invaginación larga y delgada y por la posesión de unos

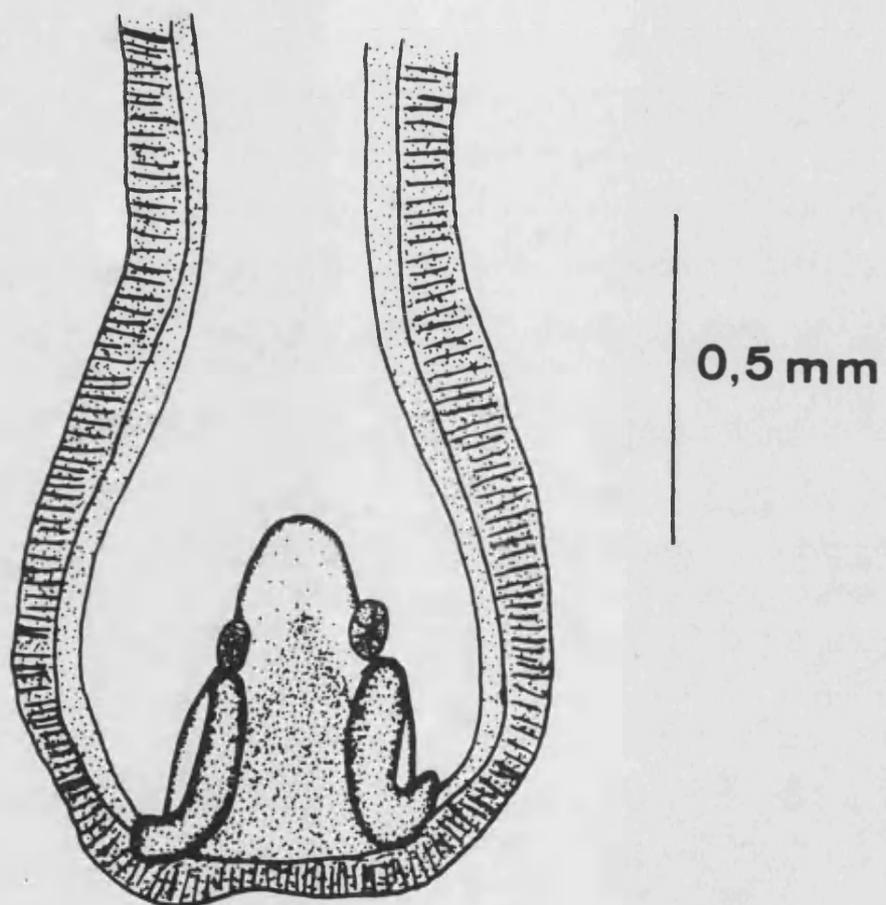


Fig. 3.1.10. *Monorygma grimaldii*, escólex.

botridios no festoneados. En cambio, las larvas del grupo *delphini* muestran un escólex que se sitúa al final de una invaginación corta y gruesa y los bordes de los cuatro botridios son festoneados.

Posteriormente, Guiart (1935) eleva a la categoría de especie los dos grupos de Baer (1932): *Monorygma grimaldii* (Moniez, 1889) corresponde a los plerocercoides del grupo *grimaldii*, mientras que *Phyllobothrium delphini* (Bosc, 1802) incluye las formas del grupo *delphini*. Guiart (1935) indica, además, que la localización de estas dos especies en los cetáceos es distinta: mientras *M. grimaldii* se encuentra habitualmente en la cavidad abdominal, *P. delphini* tiende a localizarse en la capa de grasa.

Los criterios de Guiart (1935) son seguidos, en revisiones posteriores, por Delyamure (1955) y por Dollfus (1964). Sin embargo, Williams (1968) no considera válido el género *Monorygma*, y denomina a las larvas del grupo *grimaldii* de Baer (1932) como *P. chamissoni* (Linton, 1905). Sin embargo, este parecer no ha sido aceptado con posterioridad (véase por ej. Testa y Dailey, 1977; Raga, 1985).

En el material estudiado, el escólex se encuentra al final de un largo filamento enrollado y presenta unos botridios ovalados no festoneados y una ventosa apical. En función de estos caracteres, así como de su localización en los mesenterios abdominales, éste corresponde claramente a *M. grimaldii*.

Distribución Geográfica

M. grimaldii es habitual en los cetáceos aunque también se ha señalado en varias especies de pinnípedos (Raga, en prensa b). Por lo que respecta a su aparición en los cetáceos, Baylis (1932) la cita en los siguientes hospedadores: *Lagenorhynchus acutus*, *Delphinus delphis* y *Kogia breviceps*. Delyamure (1955) cita además *G. melas* y *Tursiops truncatus* como hospedadores. Según este autor, la distribución de *M. grimaldii* se extiende

por el océano Atlántico y mar Mediterráneo. Dollfus (1964) registra un nuevo hospedador: *Orcinus orca* en el Atlántico francés.

M. grimaldii se distribuye también en el océano Pacífico, pues ha sido citada en distintos odontocetos: *Stenella graffmani* (Lönberg, 1934), *S. longirostris* (Gray, 1828), *S. coeruleoalba* (Meyen, 1833) y *Grampus griseus* (Cuvier, 1817) (Dailey y Perrin, 1973; Dailey y Stroud, 1978). Además, Skrjabin (1970a) registra la especie en el océano Antártico en *Physeter macrocephalus* y en *Balaenoptera physalus*.

M. grimaldii se ha citado, asimismo, en el área indo-pacífica: en *Kogia simus* Owen, 1866, en el sur de la India (Gibson y Harris, 1979); y en *Peponocephala electra* (Gray, 1846) y *Lagenodelphis hosei* (Fraser, 1956), en Australia (Cannon, 1977; McColl y Obendorf, 1982).

Por otro lado, estudios más recientes ponen de manifiesto la presencia de plerocercoides de *M. grimaldii* en dos de las regiones geográficas consideradas en este trabajo. Raga (1985) y Balbuena (1986) citan al parásito en delfínidos del Mediterráneo occidental (*D. delphis*, *S. coeruleoalba*, *T. truncatus*, *G. melas* y *G. griseus*), mientras que Raga et al. (1987) lo señalan en distintos odontocetos varados en las costas atlánticas de Francia (*G. melas*, *G. griseus*, *L. acutus* y *D. delphis*).

En suma, los plerocercoides de *M. grimaldii*, no presentan ninguna especificidad y muestran una distribución geográfica muy amplia.

Ciclo biológico

M. grimaldii aparece en estado plerocercoides en distintas especies de cetáceos. Sin embargo, por el momento se desconocen otros estadios y demás detalles del ciclo vital de la especie. Tanto Baer (1932), como Dollfus (1964) sugieren que los hospedadores definitivos de *M. grimaldii* son distintas especies

de seláceos, pues los cestodos adultos del orden Tetracystida son parásitos de elasmobranchios exclusivamente (Yamaguti, 1959).

Se ha comprobado que ciertos cetáceos pueden sufrir los ataques de tiburones. Asimismo, se ha observado que los seláceos son capaces de alimentarse de los cadáveres de odontocetos (Wood *et al.*, 1970; Ridgway y Dailey, 1972; Walker, 1990). Los quistes en los que se encuentra *M. grimaldii* se localizan preferentemente en la región abdominal. Este lugar parece ser el más adecuado para facilitar la infección de los seláceos, ya que, al parecer, esta zona es más vulnerable al ataque de estos depredadores (Walker, 1990).

Phyllobothrium delphini (Bosc, 1802) (larvae)

CLASE: Cestoda

ORDEN: Tetraphyllidea (Schmarada, 1871)

FAMILIA: Phyllobothriidae Braun, 1900

GENERO: *Phyllobothrium* van Beneden, 1849

ESPECIE: *Phyllobothrium delphini* (Bosc, 1802) (larvae)

SINONIMOS: *Hydatis delphini* Bosc, 1802; *Cysticercus delphini* Laennec, 1804; *Cysticercus* sp. sensu Bennet, 1837; *C. balaena-mysticeti* Diesing, 1863; *Phyllobothrium* sp. sensu van Beneden, 1868; *P. inchoatum* Leidy, 1891; *Scolex delphini* Stossich, 1897; plerocercoides del grupo *delphini* sensu Baer, 1932; *Phyllobothrium* sp. sensu Cornot, 1822; *idem* sensu Rennie et Reid, 1932.

Material Estudiado

Cinco ejemplares encontrados en dos calderones varados en el Mediterráneo y cinco especímenes de un calderón capturado en las Feroe. El material está depositado en el DBA, UV (n^o de Col. Gm-7 820931; Gm-8 821002; Gm FR 860730).

Descripción

El material examinado corresponde a unos quistes blanquecinos de una longitud de 4,93-11,16 (7,75) mm, por una anchura de 3,99-6,11 (5,31).

En el interior del quiste, encontramos un filamento invaginado corto y grueso. La longitud de éste es de 2,7-4,1 mm. Al final del filamento, se encuentra el escólex, cuya longitud es de 2,4-2,7 mm, y su anchura, de 1,8-2,1 mm. El escólex está provisto de cuatro botridios claramente festoneados en cuyo extremo distal se encuentran sendas ventosas accesorias. Estas son aproximadamente circulares y poseen un diámetro de 102-180 (138) (Fig. 3.1.11).

En la porción apical del escólex destaca una prominencia, denominada *myzorhynchus*, de 771 de diámetro. Esta estructura presenta una pequeña ventosa en su extremo distal cuya longitud es de 118-164 y su anchura, de 103-123.

Discusión Sistemática

Los plerocercoides estudiados se corresponden morfológicamente con la familia Phyllobothriidae. Sólo dos especies de esta familia se encuentran en los mamíferos marinos: *Monorygma grimaldii* y *Phyllobothrium delphini* (Delyamure, 1955). Según los criterios taxonómico expuestos para la especie anterior, el material estudiado deben incluirse en *P. delphini*, dado que el escólex se encuentra al final de un cuello corto y los botridios son festoneados (Baer, 1932; Guiart, 1935; Delyamure, 1955).

Distribución Geográfica

Al igual que en el caso de *M. grimaldii*, la distribución

A



1 mm

B



Fig. 3.1.11. *Phyllobothrium delphini*, escólex. a) vista apical; b) vista lateral.

geográfica de *P. delphini* es muy amplia. Los plerocercoides se pueden encontrar en gran número de cetáceos e incluso en algunos pinnípedos. Por lo que respecta a los primeros, Delyamure (1955) cita los siguientes hospedadores: *Mesoplodon bidens* (Sowerby, 1804); *Physeter macrocephalus*; *Kogia breviceps*, *Grampus griseus*, *Delphinus delphis*, *Tursiops truncatus*, *G. melas* y *Balaena mysticetus* L., 1758. Además, este autor indica las siguientes localidades: océanos Atlántico, Pacífico y Antártico; mar Mediterráneo y Australia.

Tras el trabajo de Delyamure (1955), se producen innumerables citas. Margolis y Pike (1955) registran a *P. delphini* en *Balaenoptera physalus* en el Pacífico canadiense. Otros hospedadores son: *Berardius bairdi* Stejneger, 1833 y *Lagenorhynchus obliquidens* Gill, 1865; *Orcinus orca*; *Stenella coeruleoalba*, *Mesoplodon densirostris* (de Blainville, 1817) y *Kogia simus* (Zam et al., 1971; Margolis y Dailey, 1972; Dailey y Brownell, 1972; Gibson y Harris, 1979).

P. delphini aparece también en delfines del Pacífico como *S. attenuata* (= *S. graffmani*) y *S. longirostris* (Dailey y Perrin, 1973; Cowan y Walker, 1979).

Ciclo Biológico

Lo expuesto en el caso de *M. grimaldii*, es igualmente aplicable a *P. delphini*. En este caso, los quistes suelen darse en la grasa de la región perigenital. Al igual que *M. grimaldii*, se supone que esta localización, a nivel abdominal, favorece la infección por parte de los hospedadores definitivos (peces seláceos) (Walker, 1990).

Trigonocotyle globicephalae Baer, 1954

CLASE: Cestoda

ORDEN: Tetrabothridea Baer, 1954

FAMILIA: Tetrabothriidae Braun, 1900

GENERO: *Trigonocotyle* Baer, 1932

ESPECIE: *Trigonocotyle globicephalae* Baer, 1954

SINONIMOS: *Prosthecocotyle monticelli* Linton, 1923 *nec* Furhmann, 1899; *Trigonocotyle monticelli* (Linton, 1923) Baer, 1932; *Trigonocotyle lintoni sensu* Guiart, 1935; Yamaguti, 1959; Cowan, 1967; Raga, 1985; etc.

Material Examinado

Diez ejemplares procedentes de cinco calderones capturados en las islas Feroe. El material se encuentra depositado en el DBA, UV (n^{os} de Col. Gm FR 121 870819; Gm FR 278 870802; Gm FR 145 871008; Gm FR 133 870724; Gm FR 140 871008).

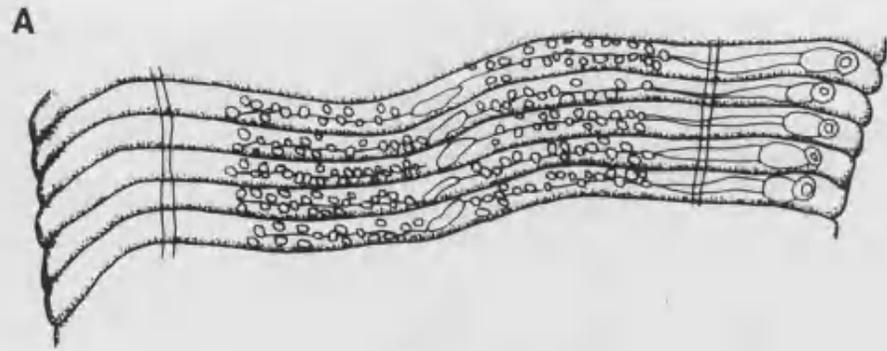
Descripción

La longitud del estróbilo es de 10,572-20,850 (15,241) mm. La segmentación es craspedota. Los proglótides son claramente más anchos que largos. Los proglótides maduros poseen una longitud de 47-68 (54), por una anchura de 977-1722. Esto supone una *ratio* longitud/anchura del proglótide de 0,039-0,048: 1. Los proglótides grávidos muestran una longitud de 386-463 (412) por una anchura de 1645-1953. La *ratio* longitud/anchura de éstos es de 0,235-0,237: 1 (Fig. 3.1.12a, b).

El escólex posee cuatro botridios grandes orientados anteriormente y carece de órgano apical. Los botridios muestran un contorno subtriangular. Estos delimitan una concavidad de bordes carnosos con los vértices engrosados (Fig. 3.1.12c).

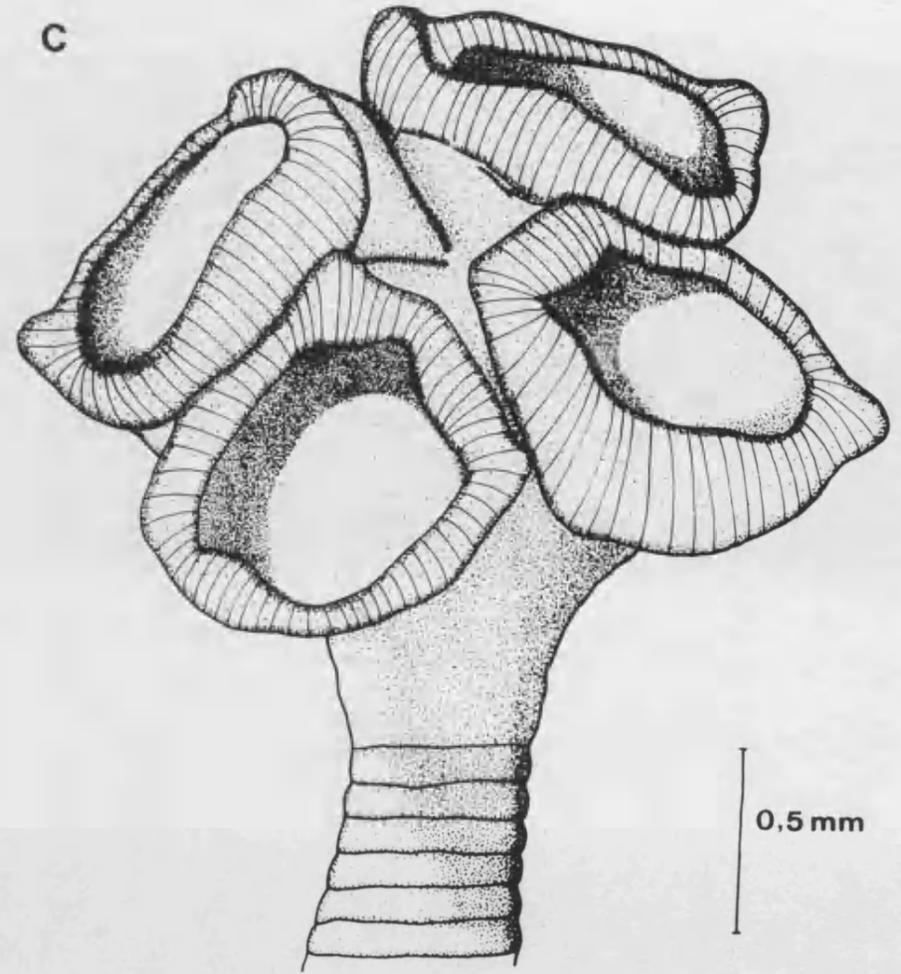
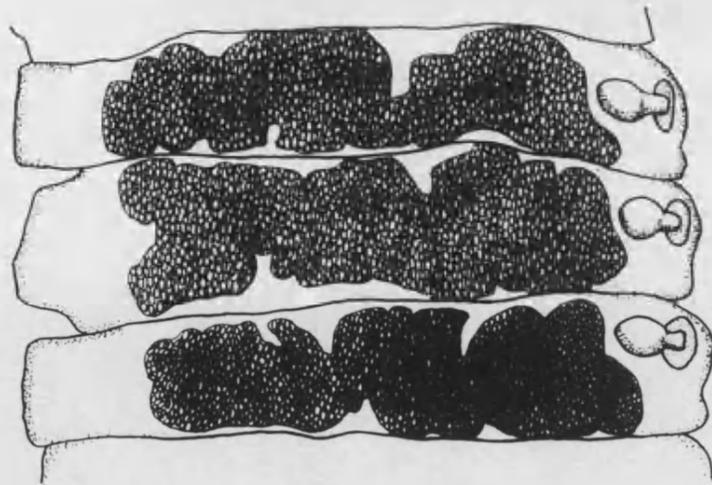
Los proglótides maduros muestran un número de testículos que oscila entre los 30 y 42 (media: 37). Estos son subcirculares; su longitud es de 18-25 (21), y su anchura, de 18-28 (23). El conducto deferente es largo y describe varias circonvoluciones antes de desembocar en la bolsa del cirro. Esta mide 86-144 (116) de longitud, por 43-65 (59) de anchura, y desemboca en un atrio genital de paredes musculosas. Las dimensiones de éste son: 45-55 (50) de longitud por 30-58 (43) de anchura. El atrio genital comunica con el exterior por el poro genital. Este se abre unilateralmente a nivel medio del proglótide.

El ovario es bilobulado y presenta una anchura transversal de 61-104 (82); la anchura en sentido longitudinal es de 25-40 (33). El útero se dispone en dos ramas. La vagina desemboca en el atrio genital. Los proglótides grávidos se hallan



0.5 mm

B



0,5 mm

Fig. 3.1.12. *Trigonocotyle globicephalae*. a) Proglótides maduros; b) proglótides grávidos; c) escólex.

abarrotaos de huevos cuyo diámetro es de 13-23 (17).

Discusión Sistemática

Las características morfológicas de los cestodos estudiados nos permiten su inclusión en la familia Tetrabothriidae Braun, 1900. Esta familia está compuesta principalmente por especies parásitas de mamíferos marinos y aves piscívoras. Tanto Delyamure (1955) como Yamaguti (1959) incluyen la familia Tetrabothriidae en el orden de los Cyclophyllidea Braun, 1900. Sin embargo, Baer (1954) discrepa de esta opinión y crea un nuevo orden para albergar a tal familia, Tetrabothridea Baer, 1954. Este criterio es compartido posteriormente por Wardle *et al.* (1974). Hoberg (1989) considera que los tetrabótridos son un grupo hermano ("*sister group*") de los Tetraphyllidea, lo cual viene a justificar la validez del orden erigido por Baer (1954).

Entre los distintos géneros de la familia Tetrabothriidae, referimos nuestro material a *Trigonocotyle* Baer, 1932, ya que éste muestra cuatro botridios triangulares de bordes gruesos y carnosos en posición apical (Baer, 1954; Yamaguti, 1959). Dentro de este género, los cestodos estudiados deben abscribirse a la especie tipo del mismo, *T. globicephalae* Baer, 1954, por ajustarse plenamente a las descripciones de Baer (1954), Markowski (1955) y Raga (1985).

T. globicephalae es una especie que ha sufrido numerosos cambios de nomenclatura. Esta fue descrita por primera vez por Linton (1923, en Baer, 1954), quién le aplicó la denominación de *Postherocotyle monticellii*. Años más tarde, Guiart (1935), durante el estudio de unos especímenes, que supuestamente corresponden a la especie de Linton, hace notar acertadamente que el nombre específico de *P. monticelli* estaba ocupado previamente por una especie parásita de un fulmar descrita por Fuhrmann (1899, en Baer, 1954). Por ello, Guiart (1935) propone una nueva denominación: *Trigonocotyle lintoni*.

Baer (1954), tras el examen del material de Guiart (1935),

indica que éste corresponde en realidad a *Tetrabothrius forsteri* (Kreffft, 1871). Por tanto, *T. lintoni* es, en realidad, un sinónimo de *T. forsteri*. La especie de Linton queda, entonces, sin nombre aplicable, por lo que Baer (1954) propone la nueva denominación de *Trigonocotyle globicephalae*.

Distribución Geográfica

La distribución geográfica de *T. globicephalae* es muy extensa. Delyamure (1955) cita a la especie en *G. melas* en el Atlántico (costas de EE UU) y en el mar Mediterráneo. Asimismo, este cestodo ha aparecido en los calderones de Terranova (Cowan, 1967). Gibson y Harris (1979) aportan una nueva cita zoogeográfica: Ciudad del Cabo (Sudáfrica) en el mismo hospedador. Al parecer, el único registro de *T. globicephalae* en un hospedador distinto de *G. melas* se debe a Yamaguti (1942). Este autor cita al cestodo en *Globicephala macrorhynchus* en las aguas de Japón.

Ciclo Biológico

El ciclo biológico de los cestodos Tetrabothridea resulta actualmente totalmente desconocido. Sin embargo, Hoberg (1987a, b) indica que los ciclos vitales de *Tetrabothrius* spp. podrían ser similares a los de ciertos Tetraphyllidea. En estos, podrían intervenir crustáceos bénticos o zooplanctónicos como primeros hospedadores intermediarios y peces como hospedadores paraténicos o segundos intermediarios (Baer, 1954; Hoberg, 1987a, b).

Diphyllbothrium sp. A

CLASE: Cestoda

ORDEN: Pseudophyllidea van Beneden, 1850

FAMILIA: Diphyllbothriidae Lühe, 1910

GENERO: *Diphyllbothrium* Cobbold, 1858

ESPECIE: *Diphyllbothrium* sp.

Material Examinado

El material fue recolectado del intestino de cinco calderones capturados en las Feroe. Este se encuentra depositado en el BM(NH) (n° de Reg. 1989.7.24.1) y en el DBA, UV (n° de Col. Gm FR 07 870722; Gm FR 75 870918; Gm FR 61 870918; Gm FR 330 880217; Gm FR 420 880420).

Descripción

Los cestodos estudiados, de color amarillento, presentan varios surcos longitudinales en sus caras ventral y dorsal. La longitud del estróbilo es de 1650-3150 mm. La anchura máxima del mismo (7,990-9,518 mm) se alcanza a nivel medio, ya que éste se estrecha progresivamente hacia el extremo anterior. Los últimos proglótides son algo más estrechos; su anchura es de 5,758-6,228 mm.

Los primeros proglótides son claramente más anchos que largos, pero la *ratio* longitud/anchura de los proglótides se incrementa progresivamente en dirección caudal y los últimos proglótides presentan mayor longitud que anchura. Esta *ratio* es, en los proglótides plenamente maduros del primer tercio del estróbilo, de 1: 4,00-4,26; a nivel medio estrobilar, es de 1: 1,29-1,81, y en los últimos proglótides, de 1: 0,70-0,78. Los márgenes de los proglótides son lisos. El estróbilo presenta un espesor a nivel uterino de 0,540-0,822. Este decrece lateralmente.

El escólex mide 556-721 (645) de longitud, por 412-693 (557) de anchura. Este presenta dos botrios profundos que se extienden dorsal y ventralmente a lo largo de toda la longitud del escólex. El cuello, o zona insegmentada tras el escólex, es patente. Su longitud es de 2,185-6,322 (4,541) mm y su anchura máxima, de 155-288 (230) (Fig. 3.1.13a).

El poro genital se sitúa medialmente y se abre sobre la superficie ventral, a 448-2236 del margen anterior del proglótide. Esta distancia representa una *ratio* con respecto a la longitud total del proglótide de 0.24-0.40: 1. El poro

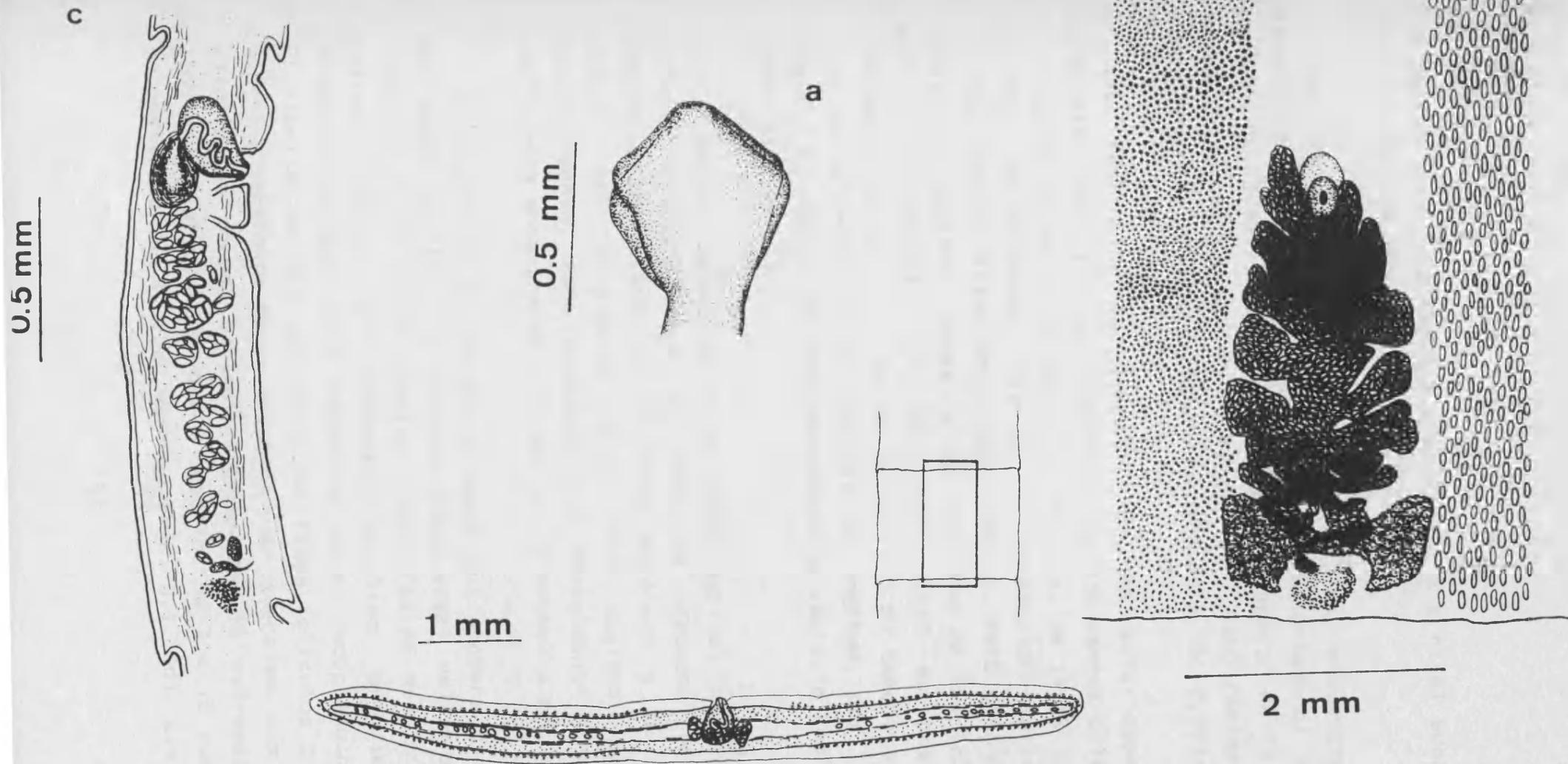


Fig. 3.1.13. *Diphylobothrium* sp. A. a) Escólex, vista lateral; b) Sección transversal del proglótide a nivel del poro uterino; c) sección sagital del proglótide; d) proglótide, vista ventral.

uterino se abre ventralmente y se localiza a nivel submedial a 200-433 (260) del poro genital.

Las capas de fibras musculares se encuentran bien desarrolladas. La capa de musculatura longitudinal posee un espesor de 62-134 (91), mientras que el espesor de la capa de musculatura transversal es de 19-62 (36). Esto representa una *ratio* entre la primera y segunda medida de 2,161-3,263: 1.

Los testículos se disponen en una sola capa en el parénquima cortical y se distribuyen en los campos bilaterales. Su longitud es de 31-76 (55) y su anchura, de 14-62 (35) (Fig. 3.1.13b). La bolsa del cirro es oval en sección sagital con su eje más largo dirigido dorso-ventralmente. Este órgano se abre en el poro genital y muestra una longitud de 259-422 por una anchura de 134-247. La vesícula seminal es posterior y ligeramente dorsal a la bolsa del cirro. Su tamaño es similar al de la bolsa del cirro: 233-361 de longitud, por 103-315 de anchura. El espesor de las paredes de la vesícula seminal es de 32-59 (Fig. 3.1.13c).

La vagina desemboca en el poro genital común. Esta se extiende posteriormente en forma de conducto de 7-11 de anchura. Este tiene un recorrido paralelo a la superficie ventral del proglótide entre las vueltas del útero. Posteriormente, este conducto pasa dorsalmente al istmo del ovario para ensancharse y formar un receptáculo seminal.

El ovario es bilobulado y posee una anchura similar a la del campo uterino. La anchura transversal del ovario es de 1054-1182 (1090). Los lóbulos transversales del ovario miden 411-540 (480). El conducto vitelino principal corre dorso-ventralmente para desembocar en el receptáculo vitelino. El *vitellarium* está compuesto por finos folículos distribuidos dorsal y ventralmente en ambos campos laterales. Los campos del *vitellarium* pueden solapar ligeramente la extremidad de los lóbulos del ovario. El útero describe de 7 a 10 vueltas antes de desembocar en el poro uterino (Fig. 3.1.13d). Los huevos son

ovales, de 52-68 (62) de longitud y 40-50 (46) de anchura. La cubierta de estos huevos muestra poros numerosos y profundos (Fig. 3.1.14c).

Discusión Sistemática

Nos encontramos ante unos cestodos Pseudophyllidea de la familia Diphyllbothriidae. El escólex con botrios sencillos, no plegados y sin modificaciones junto con la presencia de un solo juego de *genitalia* por proglótide nos conduce a su inclusión en el género *Diphyllbothrium* Cobbold, 1858 (Yamaguti, 1959; Delyamure *et al.*, 1985; Schmidt, 1986).

La taxonomía de la familia Diphyllbothriidae y, particularmente, la del género *Diphyllbothrium* resulta, en el presente momento, sumamente problemática y controvertida. Hoy día el referido género incluye unas 80 especies parásitas de una amplia variedad de hospedadores, principalmente aves piscívoras y mamíferos marinos, aunque algunas especies pueden darse también en carnívoros terrestres y en el hombre (Delyamure *et al.*, 1985; Andersen, 1987).

Parte de la controversia en torno a la taxonomía de la familia Diphyllbothriidae radica en la incertidumbre de los límites genéricos. En lo que se refiere a *Diphyllbothrium*, varios autores han intentado dividir este extenso género en otros de menor tamaño, pero la mayoría de ellos fracasaron al no ser aceptados por la mayoría de los especialistas (ej.: Stunkard, 1949; Wardle *et al.*, 1974). Únicamente, la erección de los géneros *Spirometra* Müller, 1837 y de *Glandicephalus* Furhmann, 1920 a partir de especies de *Diphyllbothrium* parecen constituir la excepción a la regla (Andersen, 1987). No obstante, el género *Glandicephalus* no es aceptado por la escuela soviética de helmintología (Delyamure *et al.*, 1985).

Según los criterios establecidos por Hilliard (1972), la cubierta de los huevos del material estudiado es próxima a la de las especies marinas de *Diphyllbothrium* ya que ésta presenta poros profundos y numerosos.

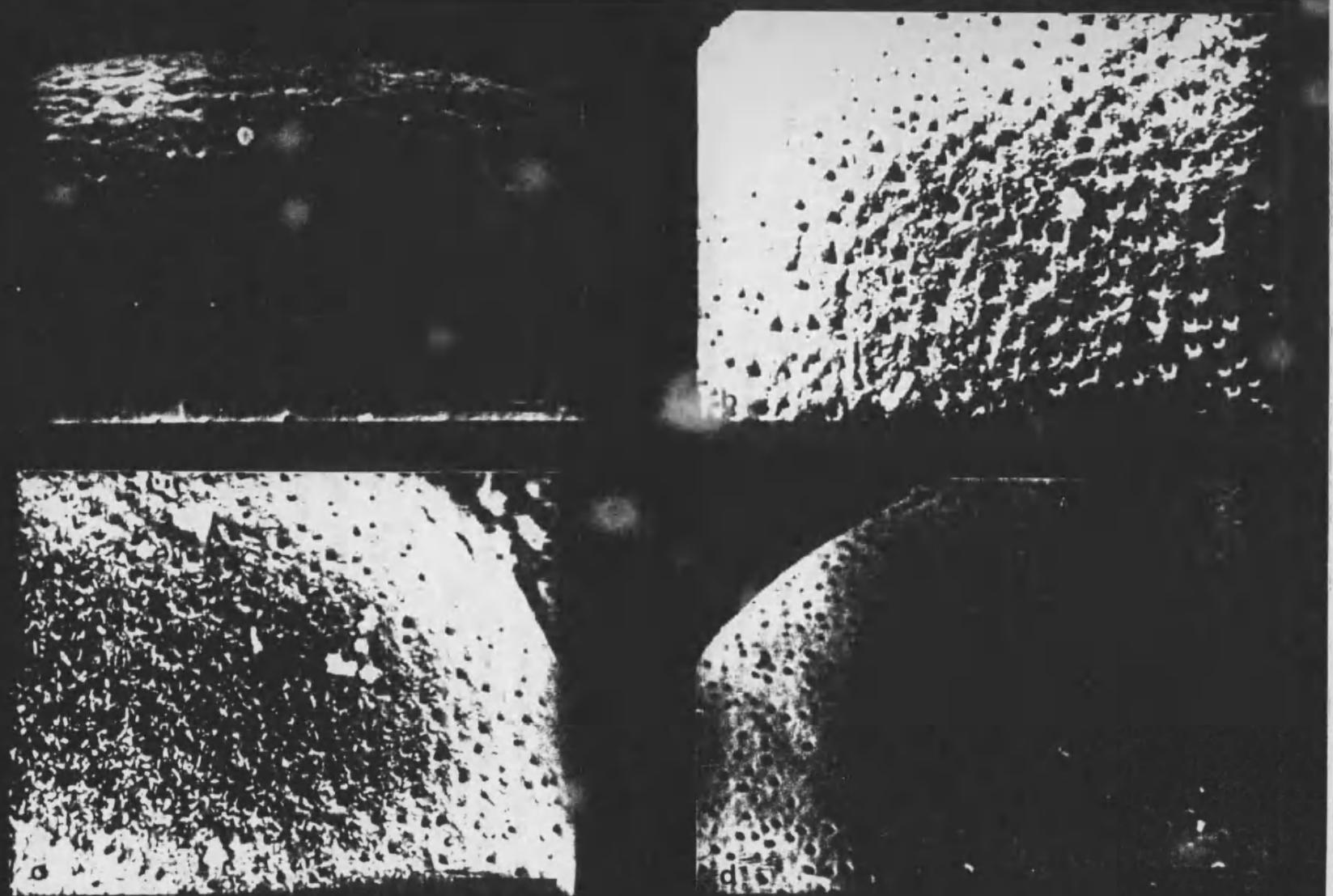


Fig. 3.1.14. Superficie del huevo de especies de dífilobótridos del calderón común en las islas Feroe; los aumentos se dan entre paréntesis. a) *Dipyllobothrium polyrugosum* (x 10000); b) *Diphylobothrium* sp. A (x 7000); c) *Diphylobothrium* sp. B (x 7000); d) *Diphylobothriidae* sp. (x 4500)

Dado el gran número de especies que integran el género *Diphyllobothrium*, sólomente consideraremos en este estudio, aquellas que han sido citadas en mamíferos marinos del hemisferio boreal. Hasta el presente momento, estas especies son (véanse las sinonimias en la Tabla 3.1.2): *D. alascense* Rausch et Williamson, 1958; *D. cameroni* Rausch, 1969; *D. cordatum* (Leuckart, 1863); *D. elegans* (Krabbe, 1865); *D. hians* (Diesing, 1850); *D. lanceolatum* (Krabbe, 1865); *D. latum* (L., 1758); *D. minutus* (Rausch, 1969); *D. pacificus* (Nybelin, 1931); *D. phocarum* Delyamure, Kurochkin et Skrjabin, 1964; *D. pterocephalum* Delyamure et Skrjabin, 1966 y *D. rauschi* (Rausch, 1969), todas ellas registradas en pinnípedos (Delyamure et al., 1985); mientras que *D. furhmanni*; *D. gondo* Yamaguti, 1942; *D. lanceolatum*, *D. latum*, *D. macroovatum* Yurakhno, 1973; *D. polyrugosum* Delyamure et Skrjabin, 1966; *D. stemmacephalum* Cobbold, 1858 y *D. yonagoense* Yamane, Kamo, Yazaki, Fukumoto et Maejima, 1981 (citado como *D. stemmacephalum* por Yamaguti (1935)) se han citado en varias especies de cetáceos (Kamo et al., 1982a; Delyamure et al., 1985).

También se han citado los plerocercoides de dos especies del género, *D. dendriticum* (Nitzsch, 1824) y *D. vogeli* Kuhlöw, 1953, en el estómago de focas aneladas, *Phoca hispida* Schreber, 1775, en varios lagos oligohalinos o dulceacuícolas de Finlandia. Ambas especies son propias de agua dulce y, al parecer, éstas son incapaces de desarrollarse en adultos en las focas (Valtonen y Helle, 1986). Por ello, no las consideraremos en esta discusión.

Asimismo, hemos de referirnos a *D. roemeri* (Zschokke, 1903), que ha sido registrada en distintas especies de pinnípedos, y cuya validez resulta hoy día controvertida. Algunos autores la han considerado sinónima de *D. cordatum* (Markowski, 1952; Schmidt, 1986), mientras que otros aceptan la validez de la misma (Delyamure, 1955; Rausch, 1969; Delyamure et al., 1985). En vista de estas discrepancias, decidimos considerar a *D. roemeri* como una *specie inquerendae* en tanto no

Tabla 3.1.2. Lista de las especies del género *Diphyllobothrium* y de sus sinonimias citadas en mamíferos marinos del hemisferio norte.

especie	sinónimos	referencia
<i>D. alascense</i> Rausch, 1958		
<i>D. cameroni</i> Rausch, 1969		
<i>D. cordatum</i> (Leuckart, 1863)	= <i>D. schistochilos</i> (Lühe, 1899) = <i>D. coniceps</i> (von Linstow, 1905) = <i>D. macrophallus</i> (von Linstow, 1905)	Markowski (1952) " "
<i>D. elegans</i> (Krabbe, 1865)		
<i>D. fuhrmanni</i> Hsü, 1935	= <i>D. stemmacephalum</i> Cobbold, 1858 <i>sensu</i> Hatsushika e Iwata (1965)	Kamo et al. (1982a)
<i>D. gondo</i> Yamaguti, 1942	= <i>D. subtile</i> Yamaguti, 1942	Kamo et al. (1982a)
<i>D. hians</i> (Diesing, 1850)	= <i>D. polycalceolum</i> (Ariola) = <i>D. variabile</i> (Krabbe, 1865) <i>sensu</i> Guiart (1935)	Markowski (1952) " "
<i>D. lanceolatum</i> (Krabbe, 1865)	= "especie no 1" de Stunkard (1948)	Markowski (1952)
<i>D. latum</i> (Linnaeus, 1758)		
<i>D. macroovatum</i> Yurakhno, 1973		
<i>D. minutus</i> (Rausch, 1969)	= <i>D. elegans sensu</i> Rausch (1969)	Andersen (1987)
<i>D. pacificum</i> (Nybelin, 1931)	= <i>D. glaciale</i> (Cholodkovsky, 1915) <i>sensu</i> Markowski (1952) = <i>D. krotovi</i> Delyamure, 1955 = "especie no 2" de Stunkard (1948)	Margolis (1956) Delyamure et al. (1985) Markowski (1952)
<i>D. phocarum</i> Delyamure, Kurochkin et Skrjabin, 1964		
<i>D. polyrugosum</i> Delyamure et Skrjabin, 1966	=? <i>Diphyllobothrium</i> sp. de Hatsushika et al. (1987)	presente trabajo
<i>D. pterocephalum</i> Delyamure et Skrjabin, 1966		
<i>D. rauschi</i> (Rausch, 1969)	= <i>D. hians sensu</i> Rausch (1969)	Andersen (1987)
<i>D. roemeri</i> (Zschokke, 1903) (<i>species inquerendae</i>)		
<i>D. stemmacephalum</i> Cobbold, 1858	= <i>D. ponticum</i> Delyamure, 1971	Delyamure et al. (1985)
<i>D. yonagoense</i> Yamane, Kamo, Yazaki, Fukumoto, et Maejima, 1981(*)	= <i>D. stemmacephalum sensu</i> Yamaguti (1935) = "tipo Koga-Okamura" de Kamo et al. (1977)	Kamo et al. (1982a) Kamo et al. (1982b)

* Andersen (1987) consideró que *D. yonagoense* era una sinónimo de *D. stemmacephalum*. Sin embargo, tras el examen de material de *D. yonagoense*, creemos que esta especie podría ser válida.

Tabla 3.1.3. Medidas de *Diphyllobothrium polyrugosum* Delyamure et Skrjabin de los calderones capturados en las islas Feroe, comparadas con las obtenidas en la descripción original de Delyamure y Skrjabin (1966a) y con las de *Diphyllobothrium* sp. de Hatsushika et al. (1987). Las medidas se dan en mm, a no ser que se indique lo contrario. a.- anchura; esp.-espesor; l.- longitud; long.- longitudinal; máx.- máximo(a); musc.-muscultura; sem.- seminal; trans.- transversal; ut.- uterinas; vesic.-vesícula.

	<i>D. polyrugosum</i> (Delyamure y Skrjabin, 1966a)	<i>Diphyllobothrium</i> sp. (Hatsushika et al., 1987)	<i>D. polyrugosum</i> (presente estudio)
l. estróbilo	4560-5600	1200	2650-2883
a. máx.	25-30	17	21,15-23,50
l × a escólex	0,45-0,65 × 0,55-0,60	0,47 × 0,50	0,344 × 0,296
esp. capa musc. long.	0,075-0,370	0,14-0,35	0,309-0,422
esp. capa musc. trans.	0,02-0,09	0,04-0,170	0,124-0,165
bolsa del cirro l × a	0,750-1,170 × 0,190-0,270	0,64-0,86 × 0,17-0,31	0,512-0,668 × 0,299-0,330
vesíc. sem. l × a	0,380-0,520 × 0,220-0,330	0,42-0,56 × 0,17-0,36	0,227-0,391 × 0,227-0,465
n ^o vueltas ut.	5-6	4-6	6-8
l × a huevos (µm)	70-76 × 45-49	62,7-71,0 × 46,8-51,9	52-70 × 40-50

se aporten pruebas concluyentes en cuanto a su identidad y, por este motivo, tampoco la consideraremos en este trabajo.

Nuestro material se distingue con facilidad de *D. cameroni*, *D. elegans*, *D. hians*, *D. lanceolatum*, *D. minutus*, *D. phocarum* y *D. rauschi*, que son especies propias de fócidos del hemisferio norte, debido a las diferencias extremas de longitud corporal, pues estas especies muestran estróbilos que apenas alcanzan unos pocos centímetros de longitud (Markowski, 1952; Delyamure et al., 1964; Rausch, 1969). Además, *D. cameroni* posee un atrio genital sumamente característico en forma de embudo que se extiende claramente más allá de las capas de musculatura; *D. phocarum* muestra una disposición de los testículos en dos o tres capas; los campos testiculares bilaterales de *D. elegans* y *D. minutus* confluyen anteriormente; y el escólex de *D. hians*, *D. lanceolatum* y *D. rauschi* carece de cuello (Markowski, 1952; Delyamure et al., 1964; Rausch, 1969).

A pesar de ciertas discrepancias en la literatura (Delyamure, 1955; Delyamure et al., 1985), se admite generalmente que una de las características propias de *D. cordatum* es la disposición de los testículos en dos o tres estratos (Markowski, 1952; Rausch, 1969; Andersen, 1987). Además, el escólex de esta especie carece de cuello (Markowski, 1952; Delyamure, 1955). Tales caracteres la distinguen claramente de los vermes estudiados.

D. alascense se diferencia del presente material por su escólex mucho más grande y por la disposición de los testículos en dos o tres capas (Rausch y Williamson, 1958). *D. latum* muestra un escólex característico: alargado y espatulado (Stunkard, 1949; Rausch y Hilliard, 1970). Igualmente, la cubierta de sus huevos corresponde claramente con la de las especies de agua dulce (Hilliard, 1972).

D. pacificum, una especie bien caracterizada, se distingue claramente de otras del género por la existencia de un conducto que conecta la bolsa del cirro y la vagina con el poro genital

(Nybelin, 1931; Maejima et al., 1981; Makiya et al., 1987). Asimismo, la distribución geográfica de esta especie parece estar circunscrita a los océanos Pacífico y Antártico (Delyamure et al., 1985). *D. pterocephalum* carece de cuello apreciable, por lo que también difiere del material estudiado (Delyamure y Skrjabin, 1966a).

Por lo que se refiere a aquellas especies de *Diphyllobothrium* que se han citado en los cetáceos, los helmintos que nos ocupan se diferencian claramente de *D. polyrugosum* y *D. macroovatum*, ya que ambas especies carecen de cuello. Además, el estróbilo de *D. polyrugosum* es considerablemente más ancho, la bolsa del cirro es mayor y el útero presenta un menor número de vueltas (Delyamure y Skrjabin, 1966b). *D. macroovatum*, por su parte, es la única especie del género que ha sido citada en misticetos y se aparta claramente de nuestros vermes a causa del mayor tamaño de los huevos y del escólex (Yurakhno, 1973).

Los especímenes en cuestión parecen morfológicamente próximos a *D. gondo*, *D. yonagoense*, *D. stemmacephalum* y *D. fuhrmanni*. Todas estas especies poseen un cuello largo y patente. Sin embargo, los cestodos estudiados difieren de *D. gondo* ya que esta especie muestra un estróbilo mucho más ancho y grueso (Yamaguti, 1942). La comparación directa con el material tipo de esta especie nos mostró, además, una razón longitud-anchura de los proglótides substancialmente distinta. El escólex de *D. yonagoense* es considerablemente más grande que el del material estudiado y esta especie muestra una clara tendencia a formar proglótides diplogonádicos (Kamo et al., 1981).

Los especímenes estudiados difieren igualmente de *D. fuhrmanni* debido a la extremidad puntiaguda que es característica del escólex de esta especie y por la presencia de más vueltas en el útero (Hsü, 1935; Kamo et al., 1982a). Por último, indicaremos que *D. stemmacephalum* muestra una morfometría similar a los especímenes en cuestión pero difiere

de éstos en el número de vueltas del útero y en la morfología del escólex (Delyamure, 1968; Andersen, 1987).

Sin embargo, dada la taxonomía tan controvertida del género *Diphyllobothrium* y la mala caracterización de sus especies, es arriesgado afirmar que los vermes estudiados representan a una nueva especie. Por ello, decidimos denominarlos *Diphyllobothrium* sp., en vista de que su morfología no acaba de ajustarse a ninguna de las especies descritas. No obstante, nuestros cestodos parecen corresponder al grupo morfológico nº 1 de Andersen (1987).

Distribución Geográfica

La distribución geográfica de los cestodos *Diphyllobothriidae* parece restringida a localidades relativamente frías. Wardle *et al.* (1974) indican que estas especies se encuentran preferentemente en el área comprendida entre los 50° y los 60° N, incluyendo, asimismo, la parte septentrional de Alaska, Canadá, Labrador, Groenlandia, Islandia, Gran Bretaña, los países circumbálticos y el norte de Rusia y Japón. En el hemisferio sur, los difilobótridos se encuentran principalmente entre el Trópico de Capricornio y las costas antárticas (Wardle *et al.*, 1974).

Ciclo Biológico

El ciclo biológico de los difilobótridos de origen marino ha sido mucho menos estudiado que el de sus homólogos dulceacuícolas. De hecho, mientras hoy día conocemos con cierto detalle los ciclos vitales de especies de agua dulce tales como *D. latum*, *D. ditremum* (Creplin, 1825) y *D. dendriticum* (Halvorsen, 1970; Delyamure *et al.*, 1985; Andersen *et al.*, 1987), el conocimiento del ciclo vital de sus homólogos marinos resulta bastante pobre.

Los estudios realizados hasta el presente indican que el ciclo biológico de éstos podría ser similar al de las especies continentales. No obstante, se han demostrado que los huevos de ciertas especies marinas del género *Diphyllobothrium* sólo

pueden eclosionar en agua de mar. Igualmente, se ha conseguido infectar experimentalmente a copépodos marinos con *coracidia* de *D. macroovatum* (Hatsushika et al., 1981a, b). Existen, además, varias citas de plerocercoides de *Diphyllbothrium* spp. en peces carnívoros marinos (Ginetsinskaya, 1958; Baer, 1969; Andersen, 1977; Escalante y Miranda, 1986), lo cual sugiere la participación en el ciclo vital de un tercer hospedador intermediario o, más probablemente, de un hospedador paraténico como es la norma entre los difilobótridos de aguas continentales.

Si bien los estudios realizados hasta el momento están lejos de elucidar por completo el ciclo vital de los difilobótridos marinos, nos parece muy probable el que los cetáceos odontocetos sean infectados por estos cestodos a través de la ingesta de peces teleósteos. Según Wardle et al. (1974), las condiciones idóneas para el desarrollo de estos ciclos parecen darse en mares semicerrados, golfos holigohalinos, deltas y estuarios.

Diphyllbothrium sp. B

Material Examined

Two specimens were procured from an individual captured in the
Tropics, E. Mexico, in the mountains of Chiapas (Reg. No.
1945-1-2417) and a BBA, by Dr. J. B. Smith (1958).

Description

CLASE: Cestoda

ORDEN: Pseudophyllidea van Beneden, 1850

FAMILIA: Diphyllbothriidae Lühe, 1910

GENERO: *Diphyllbothrium* Cobbold, 1858

ESPECIE: *Diphyllbothrium* sp.

Material Examinado

Dos ejemplares procedentes de un calderón capturado en las Feroe. El material se encuentra depositado en BM(NH) (Reg. No. 1989.7.24.2) y en el DBA, UV (n° de Col. Gm FR 61 870918).

Descripción

Los vermes estudiados presentan un estróbilo grueso y muscularizado que se estrecha de modo paulatino en sentido anterior. Las caras dorsal y ventral del estróbilo muestran varios surcos en sentido longitudinal. El estróbilo mide aproximadamente entre 1 y 1,5 m de longitud, su anchura máxima es de 5,875-7,050 mm y su espesor a nivel uterino es de 814-989. La superficie ventral de los proglótides grávidos es claramente convexa a nivel uterino (Fig. 3.1.15a).

Los proglótides anteriores son mucho más anchos que largos. No obstante la *ratio* longitud/anchura de éstos se incrementa en sentido posterior. A nivel medio del cuerpo, ésta es de 1 :1,79-2,13, y llega a 1 :1,27-1,35 en los últimos proglótides del estróbilo.

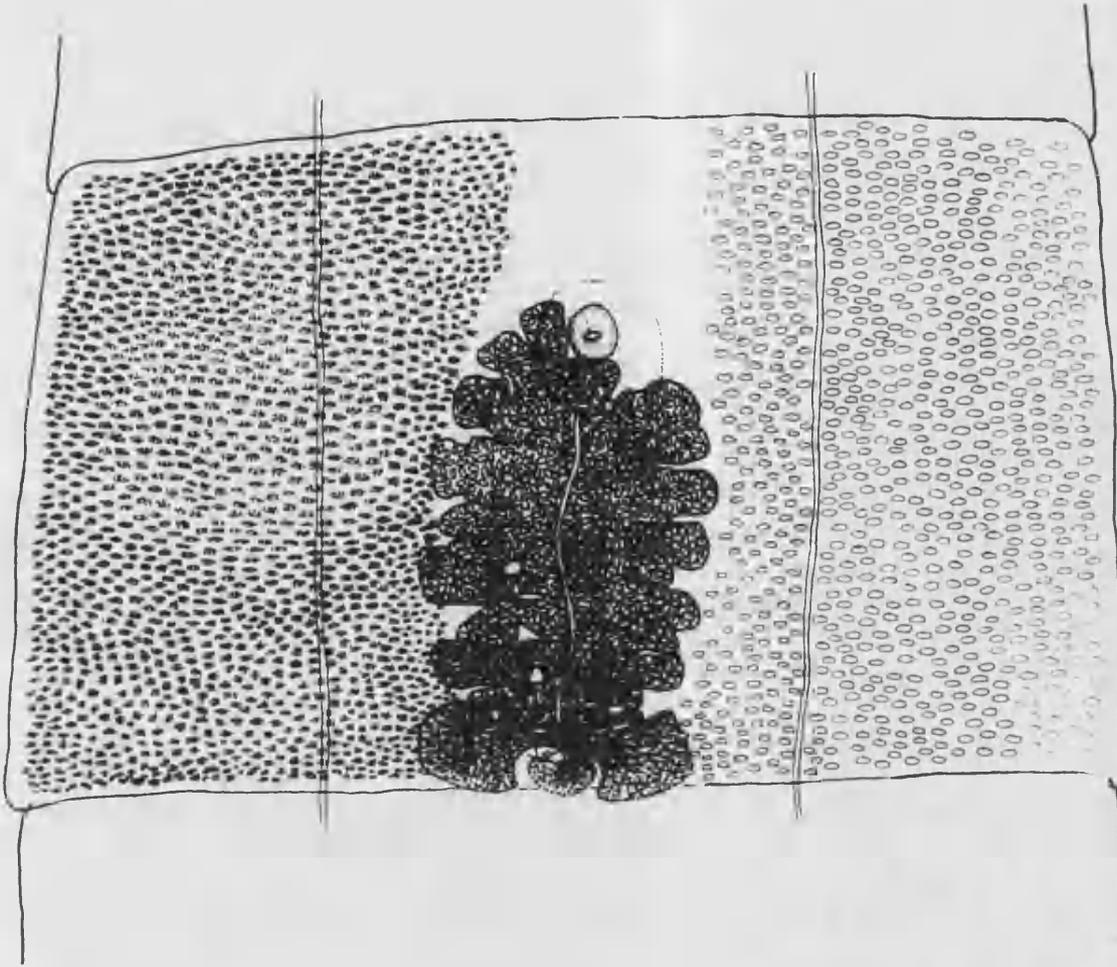
El escólex tiene forma de pala en visión lateral. Su longitud es de 454-463 y su anchura de 514-584. Los botrios son profundos y se extienden a lo largo de todo el escólex. No existe un cuello apreciable (Fig. 3.1.16).

El atrio genital se encuentra cubierto por papilas que forman un disco conspicuo alrededor del poro genital. El diámetro máximo de este disco es de 668-1370 (802). El poro genital es ventral y se abre medialmente a aproximadamente un tercio de la longitud total del proglótide (*ratio* con respecto a ésta de 0,28-0,36 (0,33): 1). El poro uterino desemboca ventralmente a 225-350 (310) del poro genital.

El tegumento es relativamente grueso. La capa de musculatura longitudinal interna posee un grosor de 100-141. La capa de musculatura transversal se encuentra menos desarrollada, siendo su espesor de 44-52. La *ratio* entre el

2 mm

d



b



2 mm

c



0.2 mm

2 mm

a

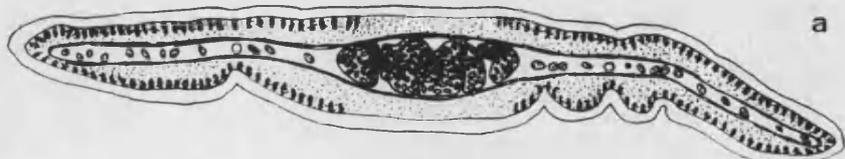


Fig. 3.1.15. *Diphyllobothrium* sp. B. a) Sección transversal del proglótide a nivel uterino; b) sección sagital del proglótide; c) detalle de los conductos genitales femeninos.

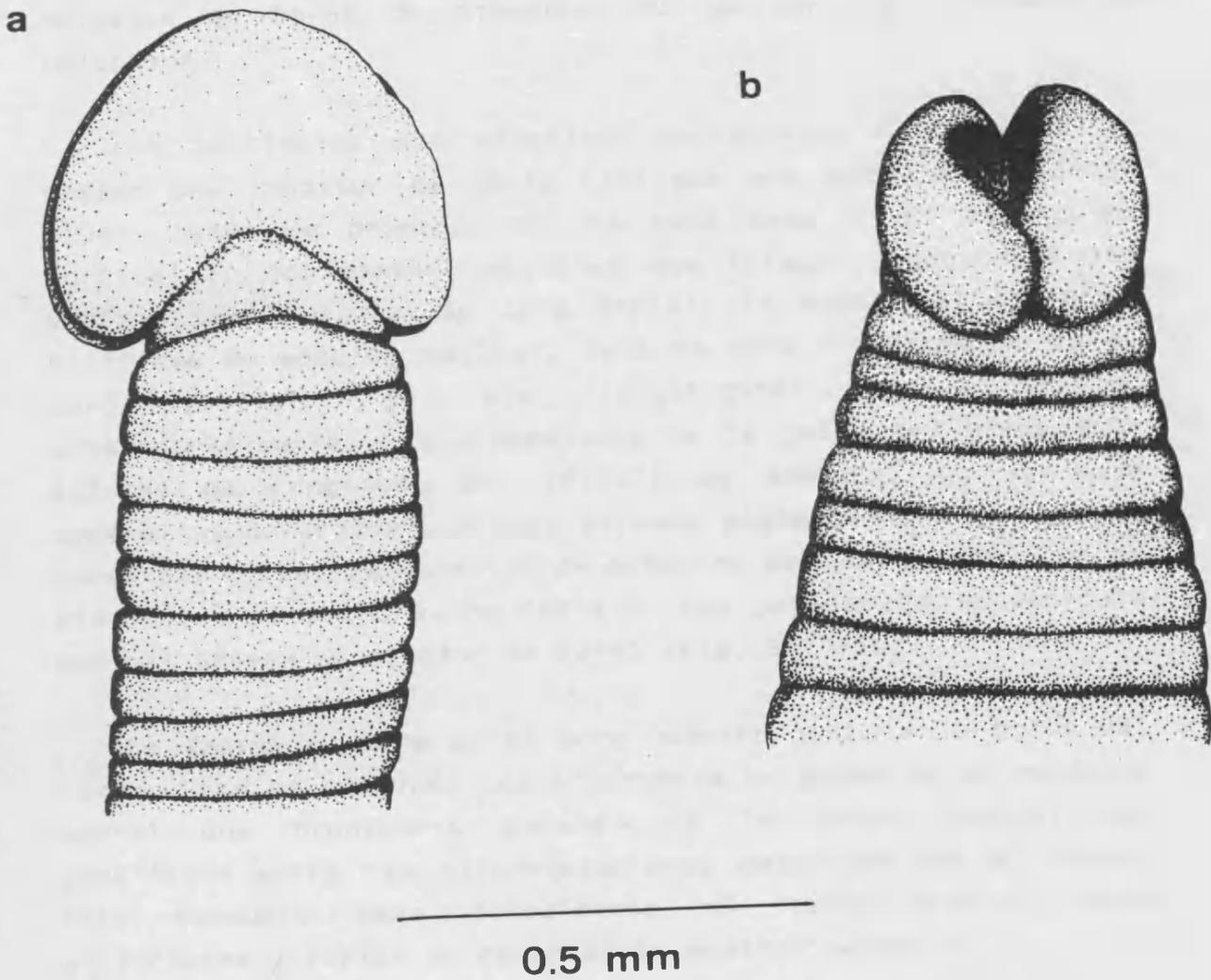


Fig. 3.1.16. *Diphyllobothrium* sp. B, escólex. a) Vista lateral; b) vista dorsoventral.

primer espesor y el segundo es de 2,27-2,71: 1. El sistema excretor incluye dos conductos longitudinales de paredes delgadas de 56-59 de diámetro. No se aprecian corpúsculos calcáreos.

Los testículos son elípticos en sección longitudinal y poseen una longitud de 19-48 (37) por una anchura de 93-137 (104). Estos se disponen en una sóla capa en el parénquima cortical en dos campos laterales que solapan ligeramente las vueltas del útero en su cara dorsal. La bolsa del cirro es piriforme en sección sagital. Esta se abre directamente en el poro genital; su eje longitudinal está dirigido anterodorsalmente. Las dimensiones de la bolsa del cirro son: 412-494 de longitud, por 227-278 de anchura. La vesícula seminal es esferoidal, y está situada posteroventralmente a la bolsa del cirro. La longitud de ésta, en sección sagital, es de 218-340, y su anchura, de 258-412. Las paredes de la vesícula seminal poseen un espesor de 22-85 (Fig. 3.1.15b).

La vagina se abre en el poro uterino junto a la bolsa del cirro. Esta se continúa posteriormente en forma de un conducto medial que transcurre paralelo a la pared ventral del proglótide entre las circonvoluciones descritas por el útero. Este conducto pasa dorsalmente al istmo ovárico para ensancharse y formar un receptáculo seminal submedial.

El ovario es bilobulado y mide 1151-1583 (1372) de anchura transversal. La anchura de los lóbulos ováricos es de 247-452 (352), mientras que la del istmo es de 58-91 (78). Los ova son subsféricos, de 4,0-6,0 (4,3) de diámetro máximo. El oviducto emerge de una prolongación en forma de embudo del istmo ovárico. Aquel recibe un corto espermiducto del receptáculo seminal antes de desembocar en el ootipo. La glándula de Mehlis rodea parcialmente al ootipo. Esta mide 420-478 (446) de anchura en vista ventral. El receptáculo vitelino, de forma variable, posee una longitud de 24-44 (37) y una anchura de 44-110 (78). Este está conectado al ootipo por un conducto muy corto (Fig. 3.1.15c).

El *vitellarium* está formado por densos folículos distribuidos dorsal y ventralmente en dos campos laterales que solapan ligeramente la extremidad de los lóbulos del ovario y de las circonvoluciones descritas por el útero. El conducto vitelino principal se inicia ventralmente en la proximidad del margen ventral del proglótide y se extiende en sentido dorsal hasta alcanzar al receptáculo vitelino.

El útero empieza en el ootipo. Las primeras vueltas del útero son dorsales al receptáculo vitelino. El útero grávido se extiende anteriormente formando de 9 a 12 vueltas (Fig. 3.1.15d). Los huevos son ovales y se encuentran plenamente desarrollados desde la primera vuelta uterina. Sus dimensiones son 52-63 (57) de longitud por 38-43 (40) de anchura. La cubierta de los huevos esta perforada por poros profundos pero no abundantes (Fig. 3.1.14d).

Discusión Sistemática

Los cestodos Pseudophyllidea del género *Diphyllobothrium* se caracterizan por la presencia de un escólex con botrios sencillos no plegados ni modificados y por la posesión de una sólo juego de *genitalia* por proglótide (Yamaguti, 1959; Delyamure *et al.*, 1985; Schmidt, 1986). Nuestros especímenes muestran estas particularidades y por ello a tal género los abscrimos.

Según los criterios de Hilliard (1972), el tipo de cubierta de los huevos de nuestros especímenes muestra caracteres intermedios entre aquellos de las especies marinas y aquellos de las dulceacuícolas del género *Diphyllobothrium*.

Sin embargo, otras especies de difilobótridos marinos muestran cubiertas de los huevos similares a las de nuestro material. Por ejemplo: *Plicobothrium globicephalae* Rausch y Margolis, 1969 (Fig. 6 de Yazaki *et al.*, 1979), *D. polyrugosum* (Fig. 3.1.14a), *Diphyllobothrium* sp. de Hatsushika *et al.* (1987) (Fig. 18 de estos autores) y *Diphyllobothriidae* sp.

(Fig. 3.1.14d). Además, dados los hábitos pelágicos del hospedador estudiado, la infección por parte de especies dulceacuícolas del género *Diphyllobothrium* nos parece improbable. Por ello, únicamente tendremos en cuenta las especies del género citadas en mamíferos marinos en el hemisferio norte en la presente discusión (véase la Tabla 3.1.2).

La especie en cuestión difiere claramente en tamaño corporal de *D. cameroni*, *D. elegans*, *D. hians*, *D. lanceolatum*, *D. minutus*, *D. phocarum* y *D. rauschi* que son especies propias de fócidos boreales (Markowski, 1952; Delyamure et al., 1964; Rausch, 1969). Además, *D. cameroni* es fácilmente identificable por su atrio genital en forma de embudo característico; *D. phocarum* presenta los testículos distribuidos en 2 ó 3 capas; *D. elegans* y *D. minutus* muestran un escólex con cuello aparente y, por último, el útero de *D. hians*, *D. lanceolatum* y *D. rauschi* describe menos circonvoluciones que en los especímenes estudiados (Markowski, 1952; Delyamure et al., 1964; Rausch, 1969).

D. cordatum es también una especie típica de fócidos. Esta muestra normalmente una menor longitud corporal y la disposición de los testículos en 2-3 capas distingue a este cestodo de los helmintos que nos ocupan (Markowski, 1952; Rausch, 1969; Andersen, 1987). *D. alascense* y *D. latum* son especies propias de hospedadores continentales si bien existen algunas citas en mamíferos marinos (Rausch y Hilliard, 1970; Delyamure et al., 1985). A parte de las características de la cubierta de los huevos, ambas especies difieren de nuestro material en la morfología del escólex y por poseer un cuello desarrollado (Stunkard, 1949; Rausch y Williamson, 1958; Rausch y Hilliard, 1970; Hilliard, 1972).

D. pacificum es una especie bien caracterizada, fácilmente distinguible de los cestodos estudiados por poseer un escólex mucho más grande con cuello marcado y, sobre todo, por la presencia de un conducto que conecta la bolsa del cirro y la

vagina con el poro genital (Nybelin, 1931; Maejima *et al.*, 1981; Makiya *et al.*, 1987). *D. pterocephalum* muestra una longitud corporal considerablemente menor que la de nuestro material, la segmentación es marcadamente serrada y el útero muestra menos vueltas de útero (Delyamure y Skrjabin, 1966a).

Las especies que nos restan parecen ser propias de cetáceos. *D. fuhrmanni*, *D. gondo*, *D. stemmacephalum* y *D. yonagoense* se alejan de nuestros vermes por poseer un escólex con un cuello largo y conspicuo. *D. fuhrmanni*, además, muestra más vueltas de útero y la capa longitudinal de fibras musculares es de 5 a 6 veces más gruesa que la de fibras transversales (Hsü, 1935; Yazaki *et al.*, 1982; Kamo *et al.*, 1982b). El proglótide de *D. gondo* es más grueso que el de los vermes en cuestión (Yamaguti, 1942; Kamo *et al.*, 1982b). *D. stemmacephalum* muestra un estróbilo mucho menos muscularizado (Delyamure, 1968; presente trabajo) y, por último, *D. yonagoense* posee un escólex mucho mayor (Kamo *et al.*, 1981; presente trabajo).

D. macroovatum, el único representante del género parásito de misticetos, se distingue fácilmente por el tamaño relativamente grande de sus huevos. Igualmente, difieren del material estudiado por la posesión de un escólex mucho más grande (Yurakhno, 1973; Kamo *et al.*, 1980).

Nuestros especímenes son morfológicamente próximos a *D. polyrugosum* por la forma del escólex, por la posición relativa de la bolsa del cirro respecto a la vesícula seminal y por la distribución de las papilas sobre el atrio genital. Sin embargo, éstos difieren de la referida especie en la anchura máxima del estróbilo, *ratio* longitud/anchura y en el espesor de los proglótides, en la posición relativa del poro genital y en el número de vueltas uterinas (Delyamure y Skrjabin, 1966b).

Dada la escasez de nuestro material y lo problemático de la taxonomía del género *Diphyllobothrium* designaremos provisionalmente a los cestodos estudiados como

Diphyllobothrium sp.

Lo expuesto para la especie anterior con respecto a la distribución geográfica y ciclo vital es igualmente aplicable a *Diphyllobothrium* sp. B.

Diphyllobothrium polyrugosum Delyamure et Skrjabin, 1966

CLASE: Cestoda

ORDEN: Pseudophyllidea van Beneden, 1850

FAMILIA: Diphyllbothriidae Lühe, 1910

GENERO: *Diphyllbothrium* Cobbold, 1858

ESPECIE: *Diphyllbothrium polyrugosum* Delyamure et Skrjabin,
1966.

Material Examinado

Cuatro individuos que se hallaron en el intestino de dos calderones capturados en las Feroe. El material estudiado se encuentra depositado en el DBA, UV (n^{os} de Col. Gm FR 9 880313; Gm FR 66 870722).

Descripción

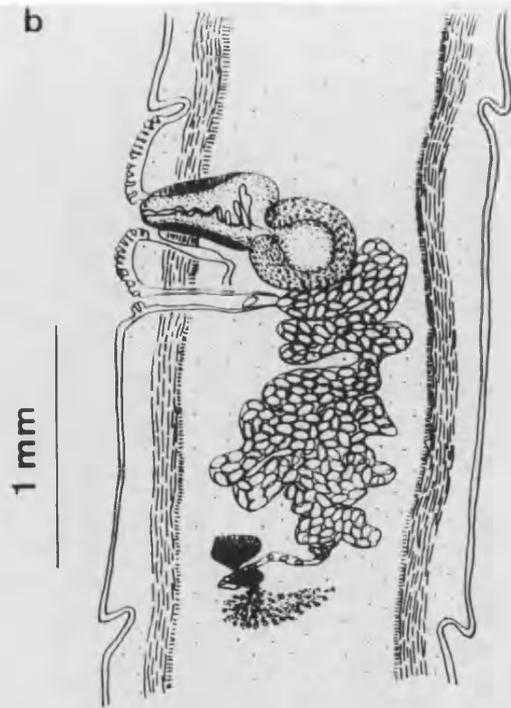
El verme estudiado presenta un estróbilo largo, ancho, grueso y muscularizado, que se atenúa anteriormente y se ensancha hacia su extremidad posterior. La superficie ventral y dorsal del estróbilo muestra unos patentes surcos en sentido longitudinal. La longitud del estróbilo es de unos 2,5 m y su anchura de 21,15-23,50 mm. El grosor del estróbilo a nivel uterino se incrementa en sentido posterior y decrece lateralmente. Este es de 977-1748 (1478). Todos los proglótides son mucho más anchos que largos. La *ratio* longitud/anchura de los proglótides en los segmentos grávidos es de 1 :10,00-7,69.

El escólex es grueso y mide 344 × 296 en vista lateral. Los botrios son profundos y se extienden a lo largo de todo el escólex. No se aprecia un cuello diferenciado. Los primeros proglótides se ensanchan abruptamente inmediatamente por detrás del escólex (Fig. 3.1.17a).

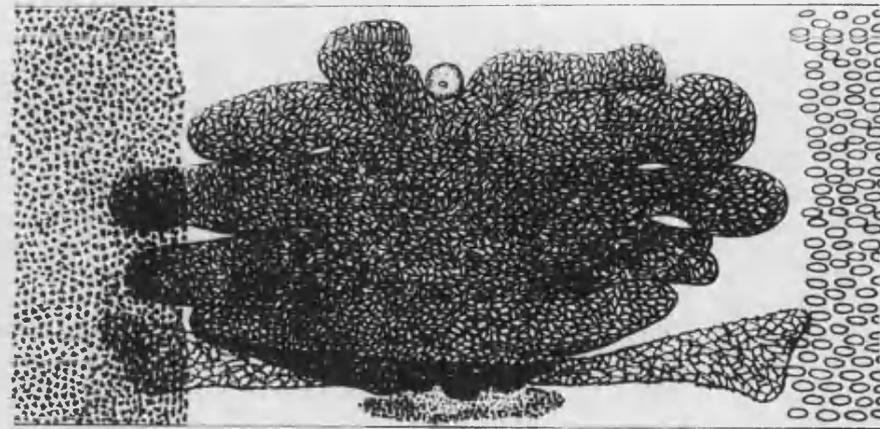
El poro genital es ventral y medial y se abre a 308-591 (471) del margen anterior del proglótide. Esto supone una *ratio* con respecto a la longitud del proglótide de 0,15-0,20: 1. El atrio genital se encuentra rodeado por un conspicuo disco de papilas. El poro uterino desemboca en la proximidad del margen posterior de este disco, a 360-386 del poro genital.

Las capas musculares se hallan bien desarrolladas. La capa longitudinal tiene un grosor de 309-422, mientras que el estrato muscular de fibras transversales mide 124-165 de espesor. La *ratio* entre la primera y la segunda de estas medidas es de 2,49-2,56: 1.

Los testículos son elípticos en visión ventral. Su eje más



a



c

Fig. 3.1.17. *Diphyllobothrium polyrugosum*. a) Escólex, vista lateral y dorsoventral; b) sección sagital del proglótide; c) proglótide, vista ventral.

largo está dirigido paralelamente a los márgenes del estróbilo. Los testículos se disponen en una sólo capa en el parénquima cortical y se encuentran distribuidos en campos bilaterales. La longitud de los testículos es de 41-70 (57) y su anchura de 82-152 (123). La bolsa del cirro posee el eje longitudinal dirigido dorso-ventralmente. Su forma es variable en visión sagital. En los proglótides anteriores, que se hallaban más contraídos, la bolsa del cirro es mucho más larga que ancha; sus dimensiones son 659-668 de longitud, por 185-237 de anchura. Sin embargo, esta estructura es netamente piriforme en los proglótides posteriores. La longitud de la bolsa del cirro es, en estos segmentos, de 515-618, por una anchura de 299-330. Las paredes de la bolsa del cirro son, en cualquier caso, musculares. La vesícula seminal, de sección subcircular en el plano sagital, se sitúa postero-dorsalmente a la bolsa del cirro. La longitud de esta vesícula es de 227-391 y su anchura, de 227-465. Las paredes de la vesícula seminal muestran un grosor de 37-78 (Fig. 3.1.17b).

La vagina se abre en el poro genital común y se extiende posteriormente en forma de conducto paralelo a la pared ventral del proglótide. Este conducto pasa entre las vueltas del útero para continuar dorsalmente al istmo del ovario y finalizar por ensancharse y dar lugar al receptáculo seminal. El ovario es bilobulado, con una anchura transversal de 3855-4729 (4379). Los lóbulos del ovario poseen una anchura de 334-565 (350).

El receptáculo vitelino recibe un conducto vitelino principal el cual tiene un recorrido ventro-dorsal. El *vitellarium* está formado por densos folículos que se distribuyen en capas dorsales y ventrales en los campos laterales. Los campos vitelinos solapan la extremidad de las vueltas del útero y parte de los lóbulos ováricos.

El útero describe unas 6 a 8 circonvoluciones antes de abrirse en el poro uterino. La mayoría de estas vueltas del útero se disponen paralelas unas a otras, perpendicularmente al eje longitudinal del estróbilo (Fig. 3.1.17c). Los huevos, que

abarrotan el útero, son ovales y miden 52-70 (63) por 40-50 (45). La cubierta de los huevos está perforada por profundos poros de pequeño calibre que se distribuyen irregularmente (Fig. 3.1.14a).

Discusión Sistemática

Nos encontramos ante unos cestodos Pseudophyllidea, de la familia Diphyllbothriidae. Las características del escólex con botrios sencillos, no plegados ni modificados y la posesión de un solo juego de *genitalia* por proglótide corresponden plenamente a los rasgos morfológicos típicos del género *Diphyllbothrium* (Yamaguti, 1959; Delyamure *et al.*, 1985; Schmidt, 1986).

A pesar de los muchos problemas que presenta la taxonomía de este género (véanse las especies anteriores), los ejemplares examinados parecen mostrar una morfometría similar a la indicada en la descripción original de la especie *D. polyrugosum* (Delyamure y Skrjabin, 1966b) (Tabla 3.1.3). Igualmente, la morfología del escólex, la *ratio* entre la longitud y anchura de los proglótides y la presencia de un disco de papilas conspicuo alrededor del poro genital son algunas de las características que coinciden con las de la especie citada. Además, la comparación directa con especímenes de *D. polyrugosum* depositados en el BM (NH) mostró que éstos representan la misma especie que nuestros cestodos.

Hemos de señalar, sin embargo, que en la visión sagital del proglótide representado en la Fig. 3 de Delyamure y Skrjabin (1966b), el estrato dorsal de musculatura longitudinal parece anormalmente grueso. Asimismo, la disposición de la vesícula seminal con respecto a la bolsa del cirro parece distorsionada. Creemos que estas anomalías podrían ser consecuencia de una inadecuada fijación y procesado de los vermes. La imposibilidad obtener los tipos originales de la especie nos impide, sin embargo, corroborar estos supuestos.

El material estudiado parece ser próximo a *Diphyllbothrium*

sp. descrito por Hatsushika et al. (1987), en virtud de su morfometría, muy similar a la de nuestros especímenes (Tabla 3.1.3).

Distribución Geográfica

Hasta el presente, el único hospedador conocido de *D. polyrugosum* era *Orcinus orca*, en el océano Antártico, y aguas británicas (Delyamure y Skrjabin, 1966b; Gibson y Harris, 1979). Posiblemente, esta especie, bajo la denominación de *Diphyllobothrium* sp., también haya sido registrada en el mismo hospedador en Japón (Hatsushika et al., 1987).

La aparición de *D. polyrugosum* en el calderón común constituye, pues, una nueva cita de hospedador. A pesar de lo escaso de la información disponible, esta especie parece poseer una distribución cosmopolita, y junto con *D. pacificum*, es la única especie del género *Diphyllobothrium* citada en mamíferos marinos de ambos hemisferios (Delyamure et al., 1985).

Ciclo Biológico

Lo expuesto para *Diphyllobothrium* sp. A es igualmente aplicable al presente caso. El ciclo biológico de *D. polyrugosum* es totalmente desconocido. Según los criterios de Hilliard (1972), el tipo de cubierta de huevo observado en nuestros especímenes presenta características intermedias entre aquel propio de especies marinas y el de especies dulceacuícolas del género *Diphyllobothrium*. Sin embargo, a tenor de los hábitos pelágicos de las dos especies de hospedador conocidas de este cestodo (orca y calderón común) consideramos que el ciclo biológico de este helminto probablemente se desarrolle por completo en aguas marinas.

Diphyllobothrium stemmacephalum Cobbold, 1858

MATERIAL EXAMINADO

Un único ejemplar detectado en un calderón en las Islas Galápagos. Este se encuentra depositado en el DSA, UY 10⁰⁰ de 207, en FA 253 47493.

DESCRIPCIÓN

CLASE: Cestoda

ORDEN: Pseudophyllidea van Beneden, 1850

FAMILIA: Diphyllbothriidae Lühe, 1910

GENERO: *Diphyllbothrium* Cobbold, 1858

ESPECIE: *Diphyllbothrium stemmacephalum* Cobbold, 1858.

SINONIMOS: *Dibothrium stemmacephalum* (Cobbold, 1858) Diesing, 1863; *Bothriocephalus stemmacephalum* (Cobbold, 1858) Braun, 1883; *Diphyllbothrium ponticum* Delyamure, 1971.

Material Examinado

Un único ejemplar detectado en un calderón en las islas Feroe. Este se encuentra depositado en el DBA, UV (n° de Col. Gm FR 283 870802).

Descripción

El estróbilo es delgado y se estrecha paulatinamente en sentido anterior. Sobre la superficie de éste, se pueden apreciar claramente varios surcos longitudinales. La longitud del estróbilo es de 1830 mm y su anchura, a nivel medio corporal, de 8,930 mm. El grosor del estróbilo a nivel uterino es de 668-797; éste decrece lateralmente.

Los proglótides anteriores son más anchos que largos. Sin embargo, la *ratio* longitud/anchura de los proglótides grávidos se incrementa en sentido posterior: desde 1 :2,08-1,72, a nivel medio del cuerpo, hasta 1: 0,74-0,64, en los últimos segmentos.

El escólex es cordiforme en vista lateral y mide 640 de longitud por 608 de anchura. El cuello es largo, más estrecho anteriormente; su longitud es de 3120 y presenta una anchura máxima de 133. Los dos botrios son profundos y se extienden a lo largo de todo el escólex por sus caras dorsal y ventral (Fig. 3.1.18a).

La capa de musculatura longitudinal muestra un espesor de 79-90. La capa de musculatura transversal se encuentra menos desarrollada; su espesor es de 36-40. Esto supone una *ratio* entre el espesor de la capa de musculatura longitudinal con respecto a la de musculatura transversal de 2,20-2,25: 1.

El atrio genital se localiza medial y ventralmente en cada proglótide y, sobre él, se disponen una serie de papilas muy aparentes. El poro genital se abre ventralmente a 1157-2107 (1699) del margen anterior del proglótide. La *ratio* de esta distancia con respecto a la longitud del proglótide es de 0,25-0,32 (0,30): 1. El poro uterino es ventral y submedial y se sitúa a 386-750 del poro genital.

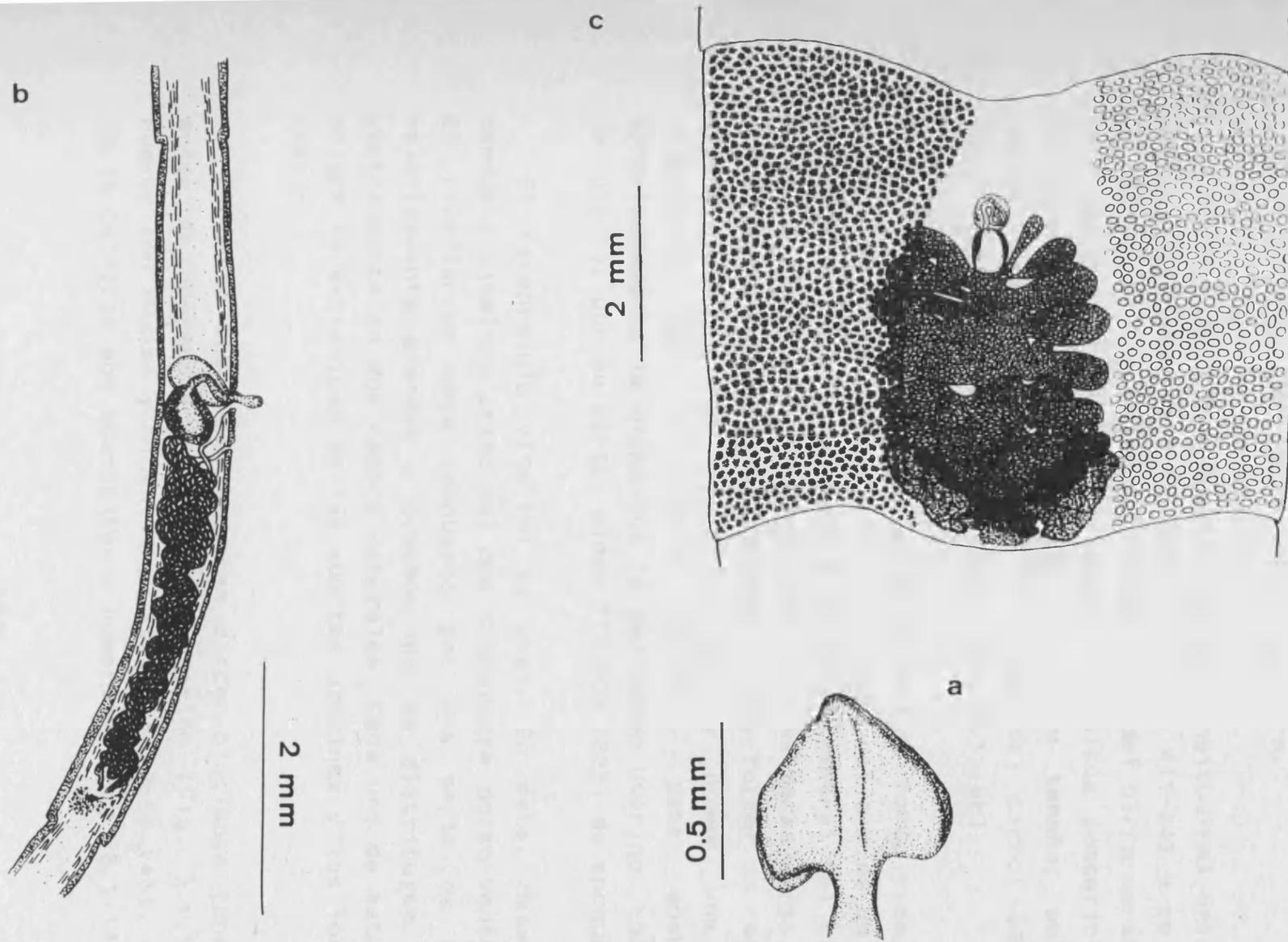


Fig. 3.1.18. *Diphyllobothrium stemmacephalum*. a) Escólex, vista lateral; b) sección sagital del proglótide; c) proglótide, vista ventral.

Los testículos presentan un contorno redondeado en visión ventral. Estos se hayan dispuestos en una sola capa en el parénquima cortical y se distribuyen en dos campos laterales. Las dimensiones de los testículos se sitúan en torno a 41-96 (71) de longitud por 59-85 (70) de anchura.

La bolsa del cirro muestra su eje longitudinal orientado en sentido dorso-ventral. Su longitud es de 411-443 y su anchura, de 256-308 en sección sagital. La bolsa del cirro se abre en el poro genital. La vesícula seminal se sitúa posterior y algo dorsalmente a la bolsa del cirro. Su tamaño, en sección sagital, es parecido al de la bolsa del cirro: 334-412 de longitud, por 257-371 de anchura (Fig. 3.1.18b).

La vagina desemboca en el poro genital común y se extiende posteriormente en forma de conducto cuyo calibre es de 18. Este conducto transcurre paralelo a la pared ventral del proglótide entre las circonvoluciones del útero; pasa dorsalmente al istmo ovárico para inmediatamente ensancharse y formar un receptáculo seminal. El ovario es bilobulado y posee una anchura transversal de 2,107-3007 (2,358). Esta anchura es aproximadamente la misma que la del campo uterino. Los lóbulos del ovario, por su parte, miden 771-900 (822) de anchura.

El receptáculo vitelino es oval. En éste, desemboca el conducto vitelino principal que transcurre dorso-ventralmente. El *vitellarium* está compuesto por una serie de folículos relativamente grandes y gruesos que se distribuyen dorsal y ventralmente en dos campos laterales. Cada uno de estos campos solapa la extremidad de las vueltas uterinas y los lóbulos del ovario.

El útero describe numerosas circonvoluciones (unas 10-17) antes de desembocar en el poro uterino (Fig. 3.1.18c). Los huevos son ovales y miden 58-65 (63) por 40-50 (46). Los poros de la cubierta son abundantes y numerosos (Fig. 3.1.14b).

Discusión Sistemática

Las características del escólex y la posesión de un único juego de *genitalia* por proglótide nos conducen a la inclusión del espécimen estudiado en el género *Diphyllobothrium* (Yamaguti, 1959; Delyamure et al., 1985; Schmidt, 1986).

Entre las muchas especies de este género, el material examinado parece corresponder a la especie *D. stemmacephalum* pues su morfoanatomía responde a la de las descripciones más modernas de la especie (Tabla 3.1.4) (Delyamure, 1968; Andersen, 1987).

D. stemmacephalum es la especie tipo del género *Diphyllobothrium* que fue establecido por Cobbold en 1858. Sin embargo, tras algo más de un siglo desde la publicación de la descripción original de la especie, ésta se consideraba aún mal caracterizada (Delyamure, 1968; Kamo et al., 1981). La descripción más reciente de *D. stemmacephalum* se debe a Andersen (1987) quien, utilizando técnicas de microscopía electrónica (SEM) aporta nuevos detalles taxonómicos.

Con la presente redesccripción, pretendemos contribuir a una mejor caracterización de la especie, al tiempo que aportar nuevos datos sobre la variabilidad intraespecífica de la especie.

Se ha considerado que *D. yonagoense* es sinónimo de *D. stemmacephalum* (Andersen, 1987). Sin embargo, tras la comparación directa con el material tipo, coincidimos plenamente con el criterio mantenido por Yamane et al. (1981) en mantener que *D. yonagoense* es una especie válida.

Distribución Geográfica

El hospedador más habitual de *D. stemmacephalum* es la marsopa común, *Phocoena phocoena* (L., 1758), en el Atlántico norte, mar del Norte y mar Negro (Delyamure, 1955). No obstante, también se ha citado en el delfín mular, *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821) en localidades tan dispares como son

Tabla 3.1.4. Medidas de *Diphyllobothrium stemmacephalum* Cobbold, recuperado en un calderón común capturado en las islas Feroe, comparadas con las de algunas descripciones recientes de la especie: Stunkard (1949), Wardle y McLeod (1952), Delyamure (1968) y Andersen (1987). Las medidas se ofrecen en mm, a no ser que se indique lo contrario. a.- anchura; esp.- espesor; estrób.- estróbilo; l.- longitud; long.- longitudinal; máx.- máximo(a), musc.- musculatura; sem.- seminal; trans.- transversal; ut.- uterinas; vesic.- vesícula.

	Stunkard (1949)	Wardle y McLeod (1952)	Delyamure (1968)	Andersen (1987)	presente estudio
l. estrób.	2770-3000	-----	2070	1000-3000	1830
a. máx.	-----	11-12	6-7	13-15	8,343
esp. máx.	0,2-0,3*	-----	-----	-----	0,668-0,797
l x a escólex	0,3 x 0,44	0,160 x 0,240	0,43 x 0,65	l. < 0,5	0,640 x 0,608
esp. capa musc. long.	-----	2,5 veces la de la transversal	64-77 μ m	-----	79-90 μ m
esp. capa musc. trans.	-----	-----	21-25 μ m	-----	36-40 μ m
bolsa del cirro l x a	0,3-0,2	0,32-0,37 x 0,16-0,27	0,3-0,5 x 0,3-0,5	-----	0,411-0,443 x 0,256-0,308
vesic. sem. l x a	0,3-0,2	-----	0,238 x 0,238	-----	0,334-0,412 x 0,257-0,371
a. ovario	2,500	-----	0,800-1,000	-----	2,107-3,007
no vueltas ut.	-----	12-18	14-19	10-15	10-17
l x a huevo (μ m)	65-70 x 45-50	55 x 40	60-64 x 43-50	-----	58-65 x 40-50

* no a nivel uterino

las aguas del mar Negro (Delyamure, 1971; Delyamure et al., 1985) y el golfo de Méjico (costas de Mississippi) (Ward y Collins, 1959).

Asimismo, *D. stemmacephalum* se ha citado en distintos cetáceos de Japón (Yamaguti, 1935; Hatsushika e Iwata, 1965). Sin embargo, según Kamo et al. (1982b), los cestodos determinados por Yamaguti (1935) y por Hatsushika e Iwata (1965) corresponden realmente a *D. yonagoense* y a *D. fhurmanni* respectivamente. En consecuencia, *D. stemmacephalum* no parece darse en las aguas japonesas.

A pesar de la escasez de información disponible, parece ser que *D. stemmacephalum* muestra una distribución geográfica menos extensa de la que en principio se suponía, restringida al Atlántico Norte y aguas europeas. La aparición de este cestodo en un calderón común capturado en las Feroe entra dentro de esta supuesta distribución, al tiempo que supone una nueva cita de hospedador.

Ciclo Biológico

Tanto lo que conocemos sobre la zoogeografía de *D. stemmacephalum* como el tipo de cubierta de huevo con poros profundos y abundantes (véase Hilliard, 1972) inducen a pensar que el ciclo vital de esta especie se desarrolla enteramente en el medio marino.

Diphyllbothriidae sp.

Material Examinado

Un único espécimen procedente de un calderón detectado en las islas Feroe. Este se encuentra depositado en el DBA, UV (n^o de Col. Gm FR 08 880313).

Descripción

El material estudiado muestra un estróbilo ancho y muscularizado. La longitud total del mismo no pudo ser determinada aunque a juzgar por los fragmentos obtenidos ésta bien podría alcanzar varios metros, su anchura máxima es de 10,028-11,750 mm. El espesor del estróbilo a nivel uterino es de 540-107. Todos los proglótides son mucho más anchos que largos pues la *ratio* longitud/anchura del estróbilo es de 1:19-14. La capa longitudinal de fibras musculares muestra un espesor de 206-237 a nivel uterino. La capa de musculatura transversal se encuentra mucho menos desarrollada.

El atrio genital muestra unas papilas rudimentarias. Los testículos se distribuyen en una sola capa en el parénquima cortical. El ovario es bilobulado. El *vitellarium* está compuesto por finos folículos que se reparten dorsal y ventralmente en campos bilaterales. El útero, medial, describe 2 ó 3 circonvoluciones antes de desembocar en el poro uterino. Los huevos son ovales, de tamaño relativamente pequeño. Sus dimensiones son 41-46 (51) de longitud por 33-37 (35) de anchura. Los poros presentes sobre su cáscara son profundos y dispersos (Fig. 3.1.14d).

Discusión Sistemática

Al no haber recuperado el escólex y debido a las malas condiciones del material recuperado, no podemos determinarlo más allá del nivel de familia. Sin embargo, la *ratio* longitud/anchura de los proglótides, número de vueltas uterinas y tamaño de los huevos que son muy similares a las de *Plicobothrium globicephalae* (Rausch y Margolis, 1969; Yazaki et al., 1979) (Tabla 3.1.5).

Tabla 3.1.5. Medidas de Diphyllbothriidae sp. del calderón común en aguas de las islas Feroe en comparación con los datos de *Plicobothrium globicephalae* de Rausch y Margolis (1969) y Yazaki *et al.* (1979). Las medidas se ofrecen en mm, a menos que se indique lo contrario. a.- anchura; esp.- espesor; l.- longitud; long.- longitudinal; máx.- máximo(a); musc.- musculatura; ut.- uterinas.

	<i>Plicobothrium globicephalae</i>		
	Rausch y Margolis (1969)	Yazaki et al. (1987)	material estudiado
a. del proglótide	11-17	13	10,028-11,750
esp. máx.	1,2	-----	0,540-1,079
l/a del proglótide	1:61-1:23	1:43-1:16	1:19-1:14
esp. capa long.	0,15-0,20	0,18-0,21	0,206-0,237
n ^o vueltas ut.	2-3	2-3	2-3
l × a huevos (μm)	52-59 × 37-41	54 × 40	41-56 × 33-37

Distribución Geográfica

P. globicephalae parece ser un difilobótrido típico de calderones del género *Globicephala*. Rausch y Margolis (1969) publicaron una detallada descripción a partir de material recolectado en calderones comunes en Terranova. Posteriormente, Yazaki *et al.*, (1979) registran esta especie en el intestino de un calderón tropical, *G. machrorhynchus* (Gray, 1846), muerto en el acuario de Toba (Japón).

De confirmarse que el cestodo estudiado corresponde a *P. globicephalae*, su aparición en calderones comunes de las Feroe se encontraría dentro de lo normal en lo que se refiere a la repartición geográfica y tipo de hospedador de la especie en cuestión.

3.1.5. Acanthocephala

Bolbosoma capitatum (von Linstow, 1880)

CLASE: Palaeacanthocephala Meyer, 1931

ORDEN: Polymorphida Petrochenko, 1956

FAMILIA: Polymorphidae Meyer, 1931

GENERO: *Bolbosoma* Porta, 1908

ESPECIE: *Bolbosoma capitatum* (von Linstow, 1880)

SINONIMOS: *Echinorhynchus capitatum* von Linstow, 1880

Material Examinado

Se estudiaron cinco machos y cinco hembras adultos procedentes de siete calderones capturados en las Feroe. El material se encuentra depositado en el DBA, UV (n^{os} de Col. Gm FR 57 870722; Gm FR 76 870722; Gm FR 277 020887; Gm FR 140 871008; Gm FR 152 871008; Gm FR 153 871020; Gm FR 160 871020).

Descripción

Los acantocéfalos estudiados muestran una talla grande. Los machos son menores que las hembras. Estos miden 44-49 (46) mm de longitud, por una anchura de 1,491-2,416 (2,035) mm. mientras que aquéllas poseen una longitud corporal de 70-99 (87), por una anchura de 2,133-2,853 (Fig. 3.1.19a). La proboscis es casi cilíndrica, redondeada en su extremo. Esta presenta 18 filas longitudinales de espinas y unas 12 transversales. Las espinas miden 72-113 (89) de longitud. En los machos, las dimensiones de la proboscis son: 643-874 (728) × 565-668 (617); y en las hembras, son: 565-797 (668) × 591-668 (634). En el tronco, destaca un abombamiento muy marcado. Este mide 822-1079 (956) × 1825-2724 (2174) en los machos; y 977-1157 (1073) × 2313-2904 (2673) en las hembras. La parte anterior y media de este abombamiento se encuentra cubierta por numerosas espinas dirigidas hacia atrás. Tras éste, el cuerpo se estrecha para volverse a ensanchar posteriormente (Fig. 3.1.19b). Los lemniscos se encuentran en la región del bulbo y son relativamente cortos: 2467-4112 (3572).

Los machos poseen dos testículos redondeados situados en tándem. El testículo anterior mide 1002-2210 (1614) × 643-1028 (879); y el posterior, 1105-2339 (1825) × 848-977 (900). Asimismo, se observan seis glándulas cimentantes alargadas, de 19-28 (24) mm de longitud. Las hembras poseen una vagina de 668-848 (925) de longitud. La longitud de los huevos es de 175-227 (203).

Discusión Sistemática

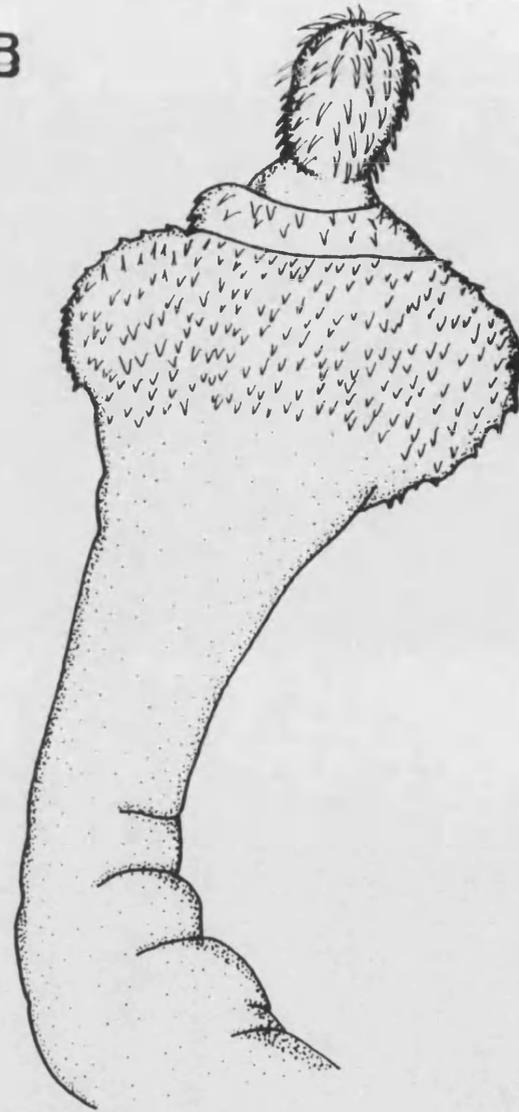
Siguiendo los criterios de Amin (1987a), los helmintos estudiados corresponden a la clase Palaeacanthocephala, orden

A



1cm

B



1mm

Fig. 3.1.19. *Bolbosoma capitatum*. a) Hembra *in toto*;
b) detalle de la región cefálica.

Polymorphida, familia Polymorphidae. Entre los géneros de esta familia, dos de ellos, *Corynosoma* Lühe 1904 y *Bolbosoma*, están formados predominantemente por especies parásitas de mamíferos marinos (Delyamure, 1955). Nuestro material pertenece a éste último por poseer un cuerpo cilíndrico, con un abultamiento anterior cubierto de espinas, carecer de espinas en la región posterior del cuerpo y presentar las glándulas del cemento alargadas (Petrochenko, 1958). Amin (1985) incluye 14 especies en este género, pero tan sólo ocho, *B. brevicole* (Malm, 1867), *B. vasculosum* (Rudolphi, 1819), *B. nipponicum* Yamaguti, 1939, *B. turbinella* (Diesing, 1851), *B. capitatum*, *B. balaenae* (Gmelin, 1790), *B. hamiltoni* Baylis, 1929 y *B. tuberculata* Skrjabin, 1970, se han registrado en distintos cetáceos (Delyamure, 1955; Yamaguti, 1963; Skrjabin, 1970b).

Nuestros helmintos difieren de *B. brevicolle*, de *B. vasculosum*, de *B. turbinella* y de *B. tuberculata* por poseer estas especies una longitud corporal considerablemente menor. Los especímenes estudiados se alejan, asimismo, de *B. nipponicum*, pues esta especie muestra un menor número de filas transversales de espinas en la probóscide. Por otra parte, éstos difieren también de *B. balaenae*, ya que esta especie es considerablemente mayor, tanto en la longitud corporal, como en la anchura del abombamiento. En cambio, la morfología del material estudiado se ajusta perfectamente a la de *B. capitatum*, tanto en la disposición de las espinas sobre la probóscide, como en los caracteres métricos (Delyamure, 1955; Petrochenko, 1958; Skrjabin, 1970b).

Distribución Geográfica

Delyamure (1955) y Petrochenko (1958) citan a *B. capitatum* en el océano Atlántico y mar Mediterráneo, en los siguientes hospedadores: *Physeter macrocephalus*, *Steno bredanensis*, *Pseudorca crassidens* y *G. melas*. Yamaguti (1963) añade además Cabo Verde (Atlántico) y Australia del Sur a la lista de localidades. En nuestro estudio, *B. capitatum* ha aparecido en las tres áreas estudiadas. Parece, pues, que la especie posee una distribución geográfica muy amplia y que es propia de

cetáceos odontocetos.

Ciclo Biológico

Los ciclos vitales de las especies del género *Bolbosoma* son totalmente desconocidos. No obstante, en virtud de la proximidad filogenética entre los géneros *Corynosoma* y *Bolbosoma*, éstos no deben de ser muy distintos del de *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802). Según Delyamure (1955), el ciclo de esta especie transcurre como sigue: el adulto se encuentra normalmente en el intestino de pinnípedos, aunque también puede darse en el de cetáceos y aves. Los huevos son expulsados al mar en las heces y, para su ulterior desarrollo, deberán de ser ingeridos por un anfípodo o un isópodo. Las larvas, tras la eclosión, perforan el intestino del crustáceo y penetran en su cavidad corporal. Si estos primeros hospedadores intermediarios son ingeridos por peces, entonces, la larva atraviesa las paredes intestinales de éstos y se enquistan en la cavidad corporal. Las focas, u otros hospedadores definitivos, contraen la infección al alimentarse de los peces infectados. Al parecer, el parásito es capaz de madurar en los pinnípedos en no más de tres semanas (Delyamure, 1955).

Dada la alta prevalencia de *B. capitatum* registrada en el presente estudio (apartado 3.2.1), pensamos que las larvas podrían encontrarse, asimismo, en distintas especies de cefalópodos, pues *G. melas* es una especie preferentemente teutófaga (Desportes y Mouritsen, en prensa).

3.1.6. Nematoda

Anisakis simplex (Rudolphi, 1809, det. Krabbe, 1878)

CLASE: Nematoda

ORDEN: Ascaridida Skrjabin et Shultz, 1940

SUPERFAMILIA: Ascaridoidea Railliet et Henry, 1915

FAMILIA: Anisakidae (Railliet et Henry, 1912)

GENERO: *Anisakis* Dujardin, 1845

ESPECIE: *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809, det. Krabbe, 1878)

SINONIMOS: *Anisakis alata* Hsü, 1933; *A. catodonis* Baylis, 1929; *A. ivanizkii* Mozgovoi, 1949; *A. kogiae* Johnston et Mawson, 1959; *A. kuekenthalii* (Cob, 1888); *A. patagonica* (von Linstow, 1880); *A. pegreffii* Campana-Rouget et Biocca, 1955; *A. rosmari* (Baylis, 1916); *A. similis* (Baird, 1853); *A. tridentata* Kreis, 1939.

Material Estudiado

Cinco machos y cinco hembras de dos calderones capturados en las islas Feroe. El material se encuentra depositado en el DBA, UV (n° de Col. Gm FR 12 870819; Gm FR 8 860730).

Descripción

Los nematodos estudiados muestran un color que oscila entre el blanco amarillento y el marrón más o menos intenso. Su aspecto exterior es típicamente ascariforme y muestran una gran talla y grosor. Los machos poseen una longitud de 54-69 (63) mm y una anchura máxima de 1,18-1,29 (1,25) mm. Las hembras son mayores, su longitud es de 59-75 (68) mm, por una anchura máxima de 1,18-1,65 (1,38) mm.

La boca se encuentra rodeada por un labio dorsal, más desarrollado, y dos labios ventrolaterales. Los bordes anteriores de cada labio presentan una fina denticulación. El labio dorsal muestra dos pares de papilas dobles en su base. Los labios ventrolaterales presentan un único par de papilas basales. El poro excretor desemboca entre los labios ventrolaterales (Fig. 3.1.20a).

La cavidad bucal se continúa por un esófago dividido en dos porciones claramente diferenciadas: esófago muscular y ventrículo (de naturaleza glandular). El esófago muscular mide, en los machos, 3,46-5,22 (4,11) mm de longitud, por 103-365 (238) de anchura. Las hembras poseen un esófago muscular algo mayor: 4,74-5,87 (5,22) mm de longitud, por 203-365(304) de anchura. El ventrículo es alargado y, ocasionalmente, sigmoide. Su longitud, en los machos, es de 0,82-1,82 (1,22) mm, por 103-324 (183) de anchura. En las hembras, esta estructura mide 1,38-2,92 (2,15) mm de longitud, por 243-446 (345) de anchura (Fig. 3.1.20b).

La extremidad caudal de los machos carece de bolsa caudal. Tan sólo son apreciables unas expansiones cuticulares o alas caudales. En esta región, se encuentra un número variable de papilas cloacales y precloacales. El número papilas

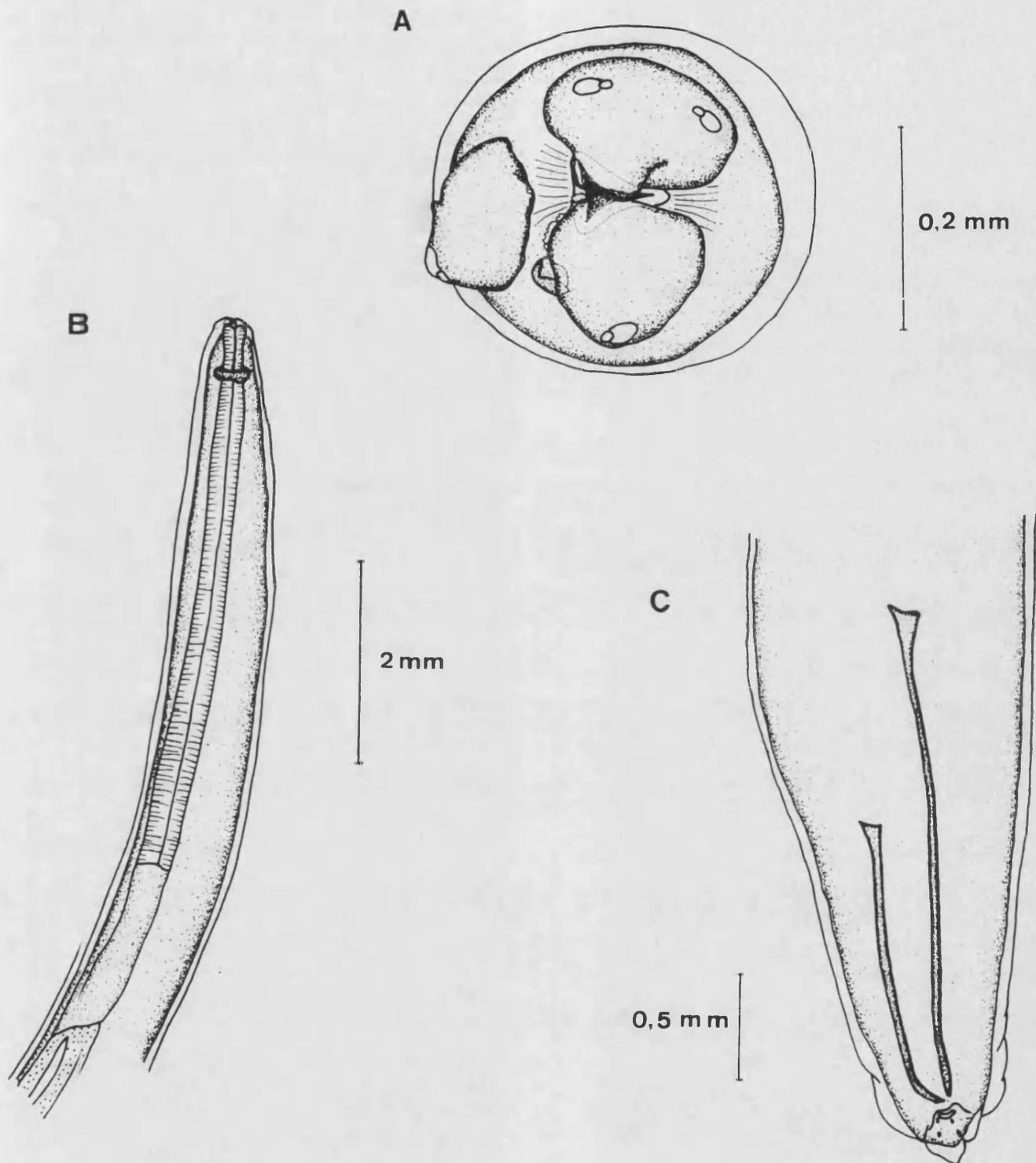


Fig. 3.1.20. *Anisakis simplex*. a) Vista apical; b) extremidad cefálica; c) extremidad caudal del macho.

postcloacales es, sin embargo, constante (8) y se distribuyen en cuatro pares. Se observa un par de espículas copulatrices de tamaño desigual. La espícula izquierda muestra una mayor longitud que la derecha: 2,47-2,88 (2,69) mm, frente a 1,48-1,69 (1,56) mm. La *ratio* de longitudes espiculares (izquierda/derecha) es, por lo tanto, de 1,60-1,89 (1,72): 1 (Fig. 3.1.20c).

Discusión Sistemática

Los nematodos estudiados corresponden al orden Ascaridida de la familia Anisakidae (Railliet et Henry, 1917), pues éstos muestran un ventrículo esofágico desarrollado y el poro excretor se sitúa en la base de los labios ventrolaterales (Hartwich, 1974). Según los criterios de Hartwich (1974), la morfología de los vermes estudiados corresponde claramente a la del género *Anisakis* Dujardin, 1845, a causa de la carencia de espinas cuticulares y ciegos intestinales y por la presencia de un ventrículo desarrollado. Asimismo, el tipo de hospedador (un cetáceo odontoceto) es propia de este género.

Hasta tiempos relativamente recientes, la taxonomía del género *Anisakis* se encontraba en un estado de gran confusión debido al gran número de especies que se establecieron basándose en ligeras diferencias morfológicas. Sin embargo, tras la revisión realizada por Davey (1971) y los trabajos de Petter (1972) y Kurochkin (1975), el número de especies aceptadas actualmente es de cinco: *A. simplex*; *A. typica* (Diesing, 1860); *A. physeteris* Baylis, 1923; *A. insignis* (Diesing, 1851) y *A. schupakovi* Mozgovoï, 1951.

No obstante, la reciente aplicación de técnicas de electroforesis parece indicar que *A. simplex* es, en realidad, un complejo de dos especies gemelas ("*sibling species*") indistinguibles morfológicamente (Nasceti et al, 1981, 1986). Sin embargo, en tanto no se aporten más datos, nos contentaremos con seguir los criterios taxonómicos clásicos.

Así, los nematodos examinados difieren claramente de *A.*

insignis, pues esta especie se caracteriza por la presencia de espículas de igual tamaño. Por otra parte, nuestro material se aleja tanto de *A. physeteris* como de *A. schupakovi*, ya que estas especies muestran un ventrículo sensiblemente más corto y unas espículas de menor talla. Por otro lado, la razón espicular (izquierda/derecha) de *A. typica* es próxima a 3: 1; muy distinta, por tanto, a la observada en nuestro material. Por contra, los nematodos estudiados corresponden morfológicamente a *A. simplex* en cuanto a la longitud y características del ventrículo esofágico y a la razón espicular (1,72: 1) (Davey, 1971; Petter, 1972; Kurochkin, 1975).

Distribución Geográfica

A. simplex es una especie muy inespecífica, que aparece normalmente en el estómago de cetáceos, principalmente odontocetos, aunque también se ha registrado en pinnípedos. Balbuena (1986), basándose en los datos aportados por Kagei (1969), Davey (1971) y otros autores, cita hasta 36 especies de cetáceos hospedadores (29 de odontocetos, incluyendo a *G. melas*, y siete de mysticetos) y 12 especies de pinnípedos. *A. simplex* también puede encontrarse en el estómago de aves piscívoras y mamíferos terrestres, incluyendo al hombre, si bien, en estos casos, el parásito es incapaz de alcanzar el estadio adulto (Smith y Wootten, 1978). Las localidades en las que se registra este helminto corresponden al océano Antártico, mar del Norte, mar Báltico, Atlántico norte y sur, Patagonia, Sudáfrica y Pacífico norte y sur, y generalmente en todas las aguas templadas o frías por encima de los 40° N y por debajo de los 36° S de latitud (Davey, 1971).

La aparición del parásito en el calderón común en aguas atlántica francesas y en las de las Feroe entra, pues, dentro de la distribución usual de *A. simplex* y se ajusta al amplísimo espectro de hospedadores de la especie.

Ciclo Biológico

El ciclo vital de *A. simplex*, al contrario, que el de la mayoría de especies parásitas de mamíferos marinos, es conocido

con cierto detalle. Esto se debe básicamente a dos motivos: su capacidad para infectar al hombre y las importantes pérdidas económicas que ocasiona la presencia de larvas en peces de interés comercial.

La ingestión por el hombre de pescado crudo o poco cocido infestado por los estadios larvarios de anisákidos ocasiona el cuadro clínico conocido como anisakiasis en el estómago o en el duodeno. Estas infecciones muestran una mayor prevalencia en países donde el hábito de consumir pescado crudo o ahumado está muy arraigado (van Thiel et al., 1960; Asami et al., 1965; Kagei et al., 1978; Smith y Wootten, 1978; Oshima, 1987). Asimismo, la aparición de estas larvas en los filetes de teleósteos les hace poco atractivos para el consumo humano, lo cual conlleva pérdidas económicas de importancia (Bowen, 1990).

Los nematodos adultos de *A. simplex* se encuentran habitualmente en el estómago de cetáceos odontocetos en donde las hembras liberan los huevos que serán expulsados con las heces. El tiempo que transcurre tras la eclosión de éstos parece tener relación con la temperatura de las aguas. En cualquier caso, la primera muda ocurre en el interior del huevo dando lugar en el momento de la eclosión a una L_2 de vida libre (Carvajal, 1984).

La L_2 es ingerida por crustáceos planctónicos, principalmente eufasiáceos de los géneros *Thysanoessa*, *Meganyctiphanes* y *Euphasia*, decápodos de los géneros *Pandalus* e *Hyas*, o anfípodos del género *Caprella*. Al parecer, es en éstos hospedadores intermediarios donde la L_2 muda a L_3 (Smith, 1983; 1984). Estos crustáceos pueden ser presa de teleósteos o cefalópodos que, a su vez, pueden ser predados por otros peces o cefalópos de mayor talla. De este modo, las L_3 entran en la cadena trófica cuyo último eslabón son los mamíferos marinos. Las L_3 son pues los estadios infestantes que llegan a sus hospedadores definitivos por vía alimenticia. Una vez en el estómago de sus hospedadores definitivos, las L_3 realizan dos mudas más para dar lugar, sucesivamente, a la L_4 y los estadios

adultos (Smith y Wooten, 1978).

Crassicauda carbonelli Raga et Balbuena, 1990

CLASE: Nematoda

ORDEN: Spirurida Chiwood, 1933

SUPERFAMILIA: Habronematoidea Chabaud, 1975

FAMILIA: Tetrameridae Travassos, 1914

GENERO: *Crassicauda* Leiper et Atkinson, 1914

ESPECIE: *Crassicauda carbonei* Raga et Balbuena, 1990

SINONIMOS: *Crassicauda* sp. sensu Dollfus (1968a)

Material Examinado

Se estudiaron 40 porciones caudales correspondientes a 20 machos y 20 hembras y dos extremos cefálicos hallados en el pene de un calderón varado en Cullera (Valencia) el 17 de marzo de 1987. No pudieron colectarse vermes enteros ya que éstos se encontraron con la extremidad cefálica embebida en el cuerpo cavernoso. Este material se encuentra depositado en el DBA, UV (n° de Col. Gm-11 17.03.87) y MNHN (n° de Col. N-422). Asimismo se estudiaron seis fragmentos de *Crassicauda* sp. descritos por Dollfus (1968a) depositados en las colecciones del MNHN.

Descripción

Los nematodos estudiados poseen un cuerpo alargado y espiralado con una cutícula opaca y no estriada. La región cefálica es alargada, estrecha y muy enroscada y no presenta collar cuticular. La abertura oral está rodeada por dos pseudolabios, dos anfidios, cuatro papilas cefálicas submediales externas y dos papilas laterales interiores menos desarrolladas (Fig. 3.1.21c). La faringe es quitinoide, 125-130 × 23-30 (Fig. 3.1.21a). La porción muscular del esófago mide 1442-1339 × 100-110 y se abre en un esófago glandular de mayor anchura. El anillo nervioso se sitúa a 288-295 del extremo anterior del cuerpo. La distancia entre el poro excretor y la extremidad cefálica es de 446-457 (Fig. 3.1.21b).

Machos: los extremos caudales miden al menos 20 cm de longitud y presentan una anchura mínima de 257-694 (481) y una anchura máxima, a nivel más caudal, de 437-745 (627). La extremidad caudal se encuentra muy enrollada en los vermes adultos. La cloaca se sitúa a 412-680 (578) del extremo caudal. Las papilas caudales se hallan dispuestas en dos filas laterales, 10 sobre la derecha y 11 sobre la izquierda, aunque constatamos cierta variabilidad. Las espículas son pequeñas y subiguales, 45-57 × 15-25 (52 × 21) (Figs. 3.1.21d, f, g).

Hembras: los extremos caudales miden, al menos, 18,5 cm de largo. La anchura mínima es de 308-771 (592) y la máxima que se alcanza a nivel más caudal es de 745-1362 (991). Los

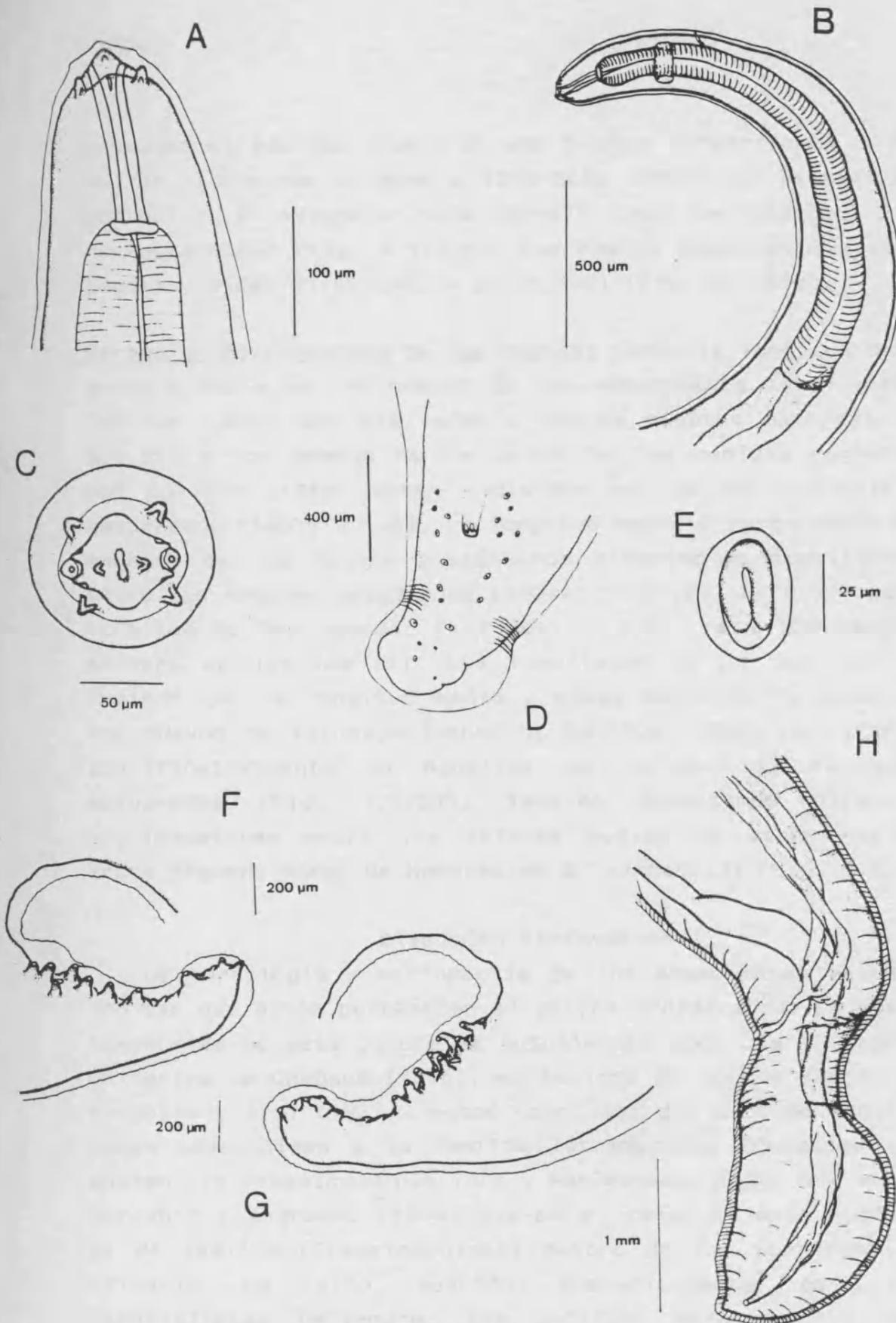


Fig. 3.1.21. *Crassicauda carbonelli*. a) Extremidad cefálica en vista lateral, detalle de la faringe; b) *idem*, detalle del esófago muscular; c) extremidad cefálica en vista apical; d) extremidad caudal del macho, vista ventral; e) huevo; f) extremidad caudal del macho, vista lateral derecha; g) *idem*, vista lateral izquierda; h) extremidad caudal de la hembra, vista lateral.

especímenes adultos muestran una típica constricción a nivel vulvar. La vulva se abre a 1208-2698 (1587) de la extremidad posterior. El oviyector mide 257-371 (360) de longitud. El ano es subterminal (Fig. 3.1.21h). Los huevos muestran una cáscara gruesa y miden 31-56 (45) × 23-37 (31) (Fig. 3.1.21e).

Variación morfométrica de los huevos: tanto la longitud como la anchura media de los huevos de los especímenes estudiados por Dollfus (1968) son similares a los de nuestro material (Fig. 3.1.22) y los rangos de variación de las medidas registradas por Dollfus (1968) están incluidos en los de los helmintos estudiados (Tabla 3.1.6). La longitud media y rango medio de la anchura de los huevos presentaron diferencias significativas entre las hembras estudiadas (ANOVA: $F = 21,87$, $P < 0,01$; para la longitud de los huevos; $F = 5,80$; $P < 0,01$, para los rangos de anchura de los huevos). Los resultados de un test de Tukey indican que la longitud media y rango medio de la anchura de los huevos de los especímenes de Dollfus (1968) no difirieron significativamente de aquellos de 13 de las 14 hembras estudiadas (Fig. 3.1.23). También detectamos diferencias significativas entre los valores medios de ambas variables entre algunos pares de hembras de *C. carbonei* (Fig. 3.1.23).

Discusión Sistemática

La morfología y morfometría de los especímenes estudiados indican que éstos pertenecen al género *Crassicauda*. La posición taxonómica de este género es actualmente poco clara. Según los criterios de Chabaud (1975), mantenidos por otros autores como Margolis y Arai (1989), estos nematodos del suborden Spirurata deben adscribirse a la familia Tetrameridae Travassos, 1914, subfamilia Crassicaudinae York y Maplestone, 1926. Sin embargo, Skrjabin y Andreewa (1934) elevan el rango de esta subfamilia al de familia (Crassicaudidae) dentro de los Spirurata. Este criterio ha sido seguido posteriormente por varios especialistas (Delyamure, 1955; Dollfus, 1968a; Dailey, 1985).

Skrjabin (1969) registra 12 especies de *Crassicauda* en su revisión del género, pero este número se vió reducido al

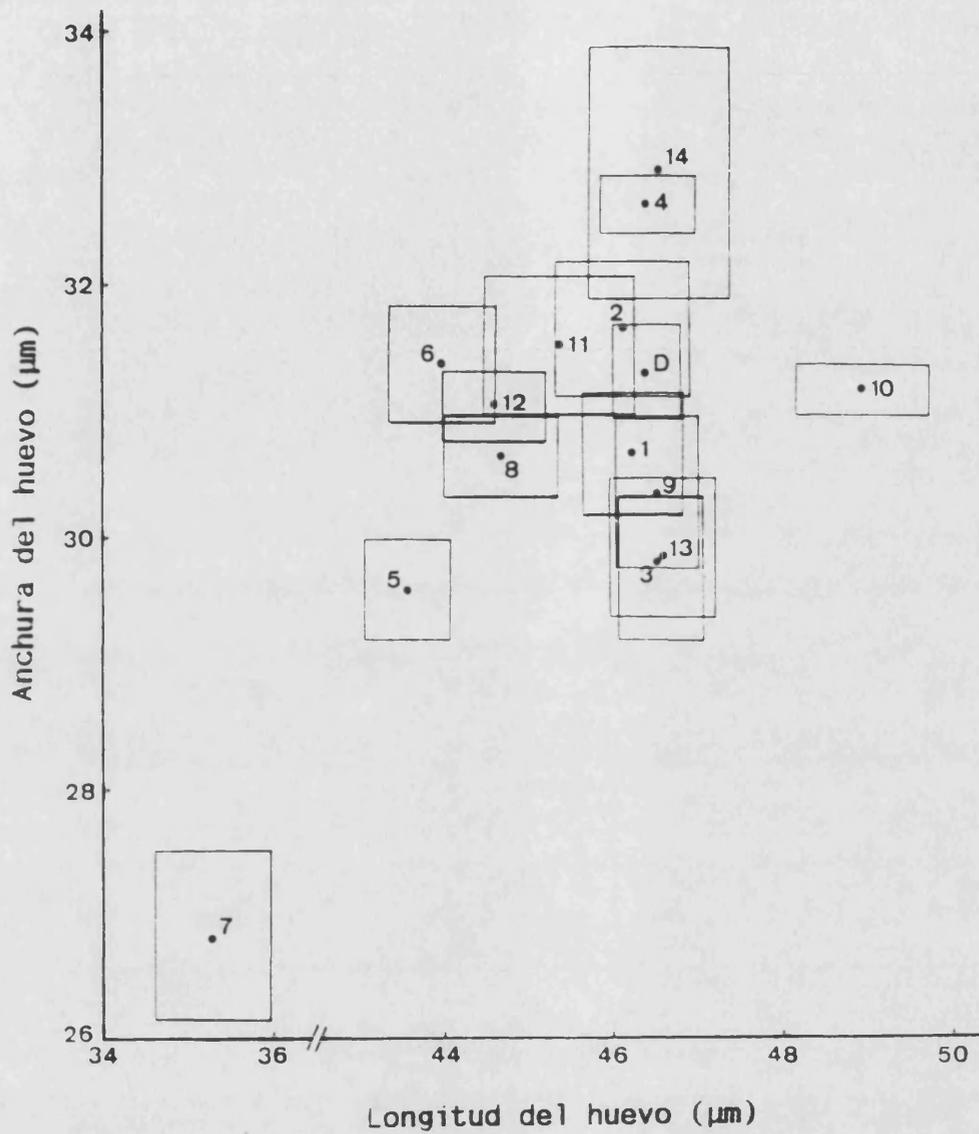


Fig. 3.1.22. Representación gráfica de la anchura de los huevos frente a la longitud de los mismos (media \pm error típico) de 14 hembras de *Crassicauda carbonelli* (1 a 14) y de una hembra de *Crassicauda* sp. de Dollfus (1968a) (D).

Tabla 3.1.6. Comparación de algunos caracteres morfológicos y morfométricos de las hembras y extremidades cefálicas de *Crassicauda carbonelli* con los de las hembras de *Crassicauda* sp. descritas por Dollfus (1968). Las medidas se dan en μm , a no ser que se indique lo contrario, con la media entre paréntesis.

	<i>Crassicauda</i> sp. (de Dollfus, 1968)	<i>C. carbonelli</i> (presente estudio)
Longitud de los fragmentos caudales (cm)	6	18,5
Faringe: longitud	130	125-130
anchura	20-30,6	23-30
Collar cuticular	ausente	ausente
Anchura del esófago muscular	80-130	100-110
Distancia de la vulva al extremo caudal	1300-1700	1208-2698 (1587)
Huevos: longitud	45,22-47,36	31-56 (45)
anchura	28,12-29,31	23-37 (31)

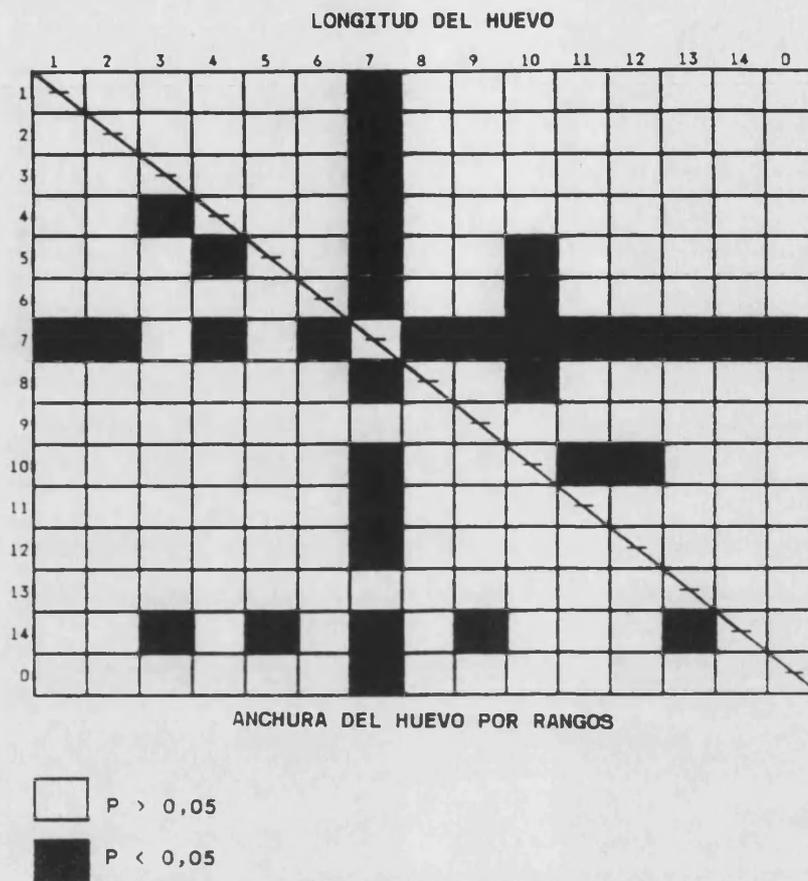


Fig. 3.1.23. Resultados de la comparación por pares (test de Tukey) de la longitud media (parte superior derecha) y del rango medio de la anchura (parte inferior izquierda) de los huevos de 14 hembras (1 a 14) de *Crassicauda carbonelli* y de los de una hembra de *Crassicauda* sp. de Dollfus (1968a).

demostrarse que *C. pacifica* Margolis y Pike, 1955 es en realidad un sinónimo de *C. boopis* Baylis, 1920 (Lambertsen, 1985). Otro problema de índole taxonómico concierne a *C. fueelleborni*, descrita originalmente bajo el nombre de *Onchocerca fueelleborni*, cuya posición dentro del género *Crassicauda* resulta incierta (Baylis, 1932; Skrjabin, 1969).

La taxonomía de este género resulta bastante controvertida. Esto se debe principalmente a la pobreza de algunas de las descripciones de especies del género como consecuencia de la dificultad en la obtención de especímenes enteros. Estos nematodos se encuentran usualmente incrustados en los tejidos del hospedador y poseen un cuerpo extremadamente largo y delicado (Baylis, 1922; Geraci et al., 1978a; Geraci y St. Aubin, 1986). Por ello, muchas descripciones se basan únicamente en extremos cefálicos o caudales lo que hace que la validez de algunas de éstas sea cuestionable. A nuestro entender, es necesaria una profunda revisión del género.

Los machos de cinco de las especies de *Crassicauda* consideradas por Skrjabin (1969), *C. boopis* en el aparato urogenital de rorcuales (*Balaenopteridae*) y *Megaptera novaeangliae* (Margolis y Pike, 1955; Skrjabin, 1973; Lambertsen, 1985), *C. tortilis* Skrjabin, 1959, parásito de *Balaenoptera musculus* en la misma localización que en la especie anterior (Skrjabin, 1959), *C. benneti* Spaul, 1926 en el riñón de *Hyperoodon* sp. (*H. planifrons* Flower, 1882 según Gibson y Harris (1979)) (Spaul, 1926), *C. grampicola* Johnston y Mawson, 1941 en los senos craneales de *Grampus griseus* y *Delphinus delphis* (Johnston y Mawson, 1941; Raga, 1987; Gibson, com. pers.), también registrado en las glándulas mamarias de *Lagenorhynchus acutus* (Geraci et al., 1978a), y *C. fueelleborni* en los musculos del área vaginal de *Neophocaena phocaenoides* (Cuvier, 1829) carecen de espículas, por lo que difieren de los nematodos estudiados.

Por el contrario, los machos de otras cinco especies, *C. giliakiana* Skrjabin y Andreewa, 1934, especie parásita de

Delphinapterus leucas, *Hyperoodon ampullatus* y *Berardius bairdi*, *C. anthonyi* Chabaud, 1962 (= *C. giliakiana sensu* López-Neyra (1958)), citada en odontocetos de la familia Ziphiidae, *C. delamureana* Skrjabin, 1966, parásito de *Balaenoptera borealis* Lesson, 1828, *C. costata* Skrjabin, 1969, nematodo citado en *Eubalaena australis* (Desmoulins, 1822), *C. crassicauda* (Creplin, 1829) que parasita a varias especies de rorcuales y a *Balaena mysticetus*, encontrándose en este caso así como en las especies anteriores en el aparato urogenital de sus hospedadores, y *C. duguyi* Dollfus, 1966, especie hallada en los musculatura subcutánea de *Kogia breviceps*, muestran espículas más o menos desarrolladas (Skrjabin y Andreewa, 1914; Chabaud, 1962; Dollfus, 1965, 1966; Skrjabin, 1966, 1969, 1973).

Los especímenes estudiados difieren de *C. duguyi* y *C. crassicauda* puesto que los machos de estas especies poseen espículas desiguales y mucho mayores (600/2000 μm , en el caso de *C. duguyi*, y 720-800/270-320 μm , en el de *C. crassicauda*) (Dollfus, 1966; Skrjabin, 1973). Nuestro material se aparta también de *C. costata* debido a la ausencia de las costillas cuticulares que dieron nombre a esta especie (Skrjabin, 1969). Los helmintos estudiados son asimismo distintos de *C. delamureana* puesto que esta especie muestra una longitud corporal sustancialmente mayor: 650-700 mm, las hembras y 284-310, los machos. *C. delamureana* muestra, además, una porción cefálica digitiforme característica y las espículas de los machos son extremadamente pequeñas, aproximadamente unos 20 μm de longitud (Skrjabin, 1966). *C. anthonyi* difiere de nuestro material al poseer un collarete cuticular alrededor de la extremidad cefálica y un disco ventral prominente en la zona cloacal. La longitud espicular en los machos de esta especie (135 μm) es también mucho mayor que la de los nematodos que nos ocupan (López-Neyra, 1958; Chabaud, 1962). Por último, *C. giliakiana* discrepa de los especímenes estudiados por poseer una longitud corporal considerablemente mayor (335 μm en los machos y 610 μm en las hembras) y un tamaño espicular en los machos que es también mayor (124-135 μm de longitud) (Skrjabin

y Andreewa, 1914).

C. magna Johnston y Mawson, 1939, especie detectada en la región del cuello de *Kogia breviceps*, fue descrito en base a extremos cefálicos únicamente. Sin embargo esta especie se distigue claramente de los nematodos estudiados por substanciales diferencias en longitud corporal (3,7 m) (Johnston y Mawson, 1939). Por tanto, consideramos que los especímenes encontrados en el pene del calderón común deben asignarse a una nueva especie, *Crassicauda carbonelli*, como indicamos en un trabajo anterior (Raga y Balbuena, 1990).

Dollfus (1968a) describió algunos extremos caudales de hembras de una especie del género *Crassicauda* que fueron encontrados en el pene de una calderón común capturado en el área del estrecho de Gibraltar. La ausencia de especímenes macho impidió la determinación de los vermes a nivel específico, por lo que éstos fueron designados *Crassicauda* sp. La morfología y morfometría de este material se ajusta claramente a las de nuestros helmintos (Tabla 3.1.6). Asimismo, la especie de hospedador, la localización de la infección y la localidad geográfica de *Crassicauda* sp. son muy similares, si no idénticos, a los de los nematodos estudiados.

El estudio morfométrico de las dimensiones de los huevos apoya la abscipción de *Crassicauda* sp. *sensu* Dollfus (1968a) a *C. carbonelli* pues los rangos de variación y medias de la longitud y anchura de los huevos de los especímenes de Dollfus (1968a) no difieren substancialmente de aquellos de la mayor parte de nuestro material (Figs. 3.1.22, 3.1.23). Sin embargo, a pesar de que el tamaño de los huevos ha venido siendo utilizado en la taxonomía de las especies de *Crassicauda* (Delyamure, 1955; Skrjabin, 1969; Lambertsen, 1985). Dollfus (1968a) puso de manifiesto que (i) estos caracteres pueden variar grandemente incluso en el mismo verme y (ii) los rangos de variación de la longitud y anchura de los huevos de distintas especies se solapan ampliamente. Este autor concluyó que las dimensiones de los huevos no deberían utilizarse en la

discriminación entre especies del género. En el presente estudio, constatamos como la longitud y anchura de los huevos puede variar significativamente entre hembras de la misma especie (Fig. 3.1.23), lo cual parece confirmar las tesis de Dollfus (1965, 1968a).

Distribución Geográfica

C. carbonelli puede considerarse en principio una especie del calderón común en aguas mediterráneas dado el precedente registrado por Dollfus (1968a). Sin embargo, no podemos descartar una distribución más amplia por lo que deberemos aguardar los resultados de estudios futuros.

Ciclo Biológico

El ciclo vital de las especies del género *Crassicauda* es totalmente desconocido. De hecho, en la bibliografía consultada, no encontramos sino especulaciones sobre el tema. Geraci *et al.* (1978a) señalan que la pertenencia del género *Crassicauda* al orden de los Spirurida podría determinar la intervención de artrópodos en el ciclo vital. Estos no podrían ser más que crustáceos planctónicos a tenor del desarrollo de *Crassicauda* spp. en el medio marino. Posteriormente los crustáceos infestados serían ingeridos por cefalópodos o peces integrados en la cadena alimenticia del hospedador definitivo que, en nuestro caso, sería el calderón común.

El hecho de que las especies del género *Crassicauda* sean eminentemente parásitos tisulares sugiere que exista una migración somática de estadios larvarios desde el tracto digestivo hasta el lugar de parasitación definitivo. En este sentido, Lambertsen (1986), basándose en estudios histopatológicos, postula para *C. boopis* en *Balaenoptera physalus*, una migración de las larvas a través de las paredes de las arterias mesentéricas continuando hasta alcanzar la aorta. Una vez allí, estos estadios larvarios pasarían al lumen arterial prosiguiendo su viaje por el torrente sanguíneo o bien continuarían por vía hística.

Stenurus globicephalae Baylis et Daubney, 1925

CLASE: Nematoda

ORDEN: Strongylida Diesing, 1851

SUPERFAMILIA: Metastrongyloidea (Leiper, 1908)

FAMILIA: Pseudaliidae Railliet et Henry, 1909

GENERO: *Stenurus* Dujardin, 1845

ESPECIE: *Stenurus globicephalae* Baylis et Daubney, 1925

Material Examinado

El material estudiado procede de los senos aéreos y de la cavidad timpánica de un calderón capturado en las Feroe. En este último caso, las hembras mostraron una menor talla corporal. Estas hembras carecían de huevos larvados en su útero por lo que suponemos que se trata de estadios inmaduros o de preadultos. Las medidas fueron obtenidas de 10 machos, 10 hembras y 12 hembras inmaduras. En este último caso, las mediciones se dan entre paréntesis. El material se encuentra depositado en el DBA, UV (n° de Col. Gm FR 12 870819).

Descripción

Nos encontramos ante unos nematodos de color blanquecino que presentan un dimorfismo sexual aparente. La longitud total de los machos es de 12,0-23,3 (17,1) mm, y poseen una anchura máxima de 144-268 (214). Las hembras adultas son más grandes, su longitud total es de 39,0-4,80 (4,43) mm (13,1-16,7 (15,0) mm), por una anchura máxima de 580-640 (600) (124-237 (199)).

El estoma se encuentra rodeado por dos círculos de papilas. El círculo externo está formado por dos papilas laterales y dos pares de papilas submediales dobles. El círculo interno, por su parte, consta de seis papilas rodeadas por sendas inflaciones cuticulares. La cavidad bucal, en forma de embudo, está bien desarrollada. En ésta, desemboca el esófago cuyas dimensiones varían según los sexos. En los machos, éste mide 464-525 (488) de longitud, por 54-72 (64) de anchura, mientras que, en el caso de las hembras, las dimensiones son: 552-700 (631) (464-525 (488)) de longitud, por 82-148 (107) (54-72 (64)) de anchura. El esófago muestra un típico ensanchamiento en su extremidad anterior (Fig. 3.1.24a).

La bolsa copulatriz del macho no forma lóbulos claramente definidos. Los radios ventrales son cortos y finos. Su longitud es de 20-28 (24). Sobre la extremidad de éstos, se encuentra una papila. Los radios laterales, de apariencia más robusta, poseen una papila pedunculada medial y tres papilas sésiles distales. La longitud de éstos radios es de 45-73 (58). El

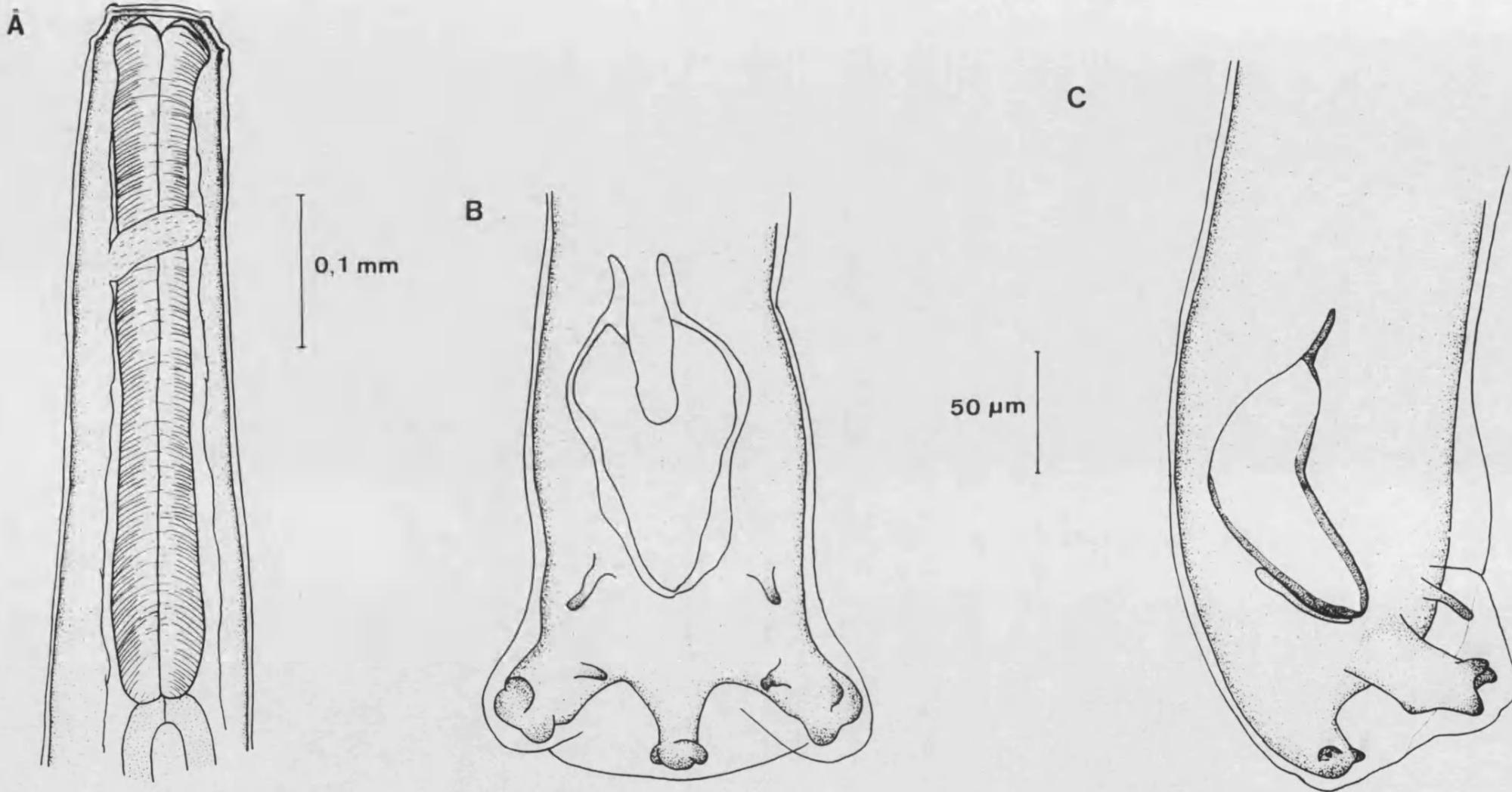


Fig. 3.1.24. *Stenurus globicephalae*. a) Extremidad cefálica de un macho; b) extremo caudal del macho, vista lateral; c) *idem*, vista ventral.

radio dorsal es corto con dos papilas ventrolaterales en el extremo. Su longitud es de 25-63 (41). Las espículas miden 83-153 (137) de longitud, por 13-43 (35) de anchura. Las dimensiones del gubernáculo son: 43-63 (51) de longitud, por 5-10 (7) de anchura (Fig. 3.1.24b, c).

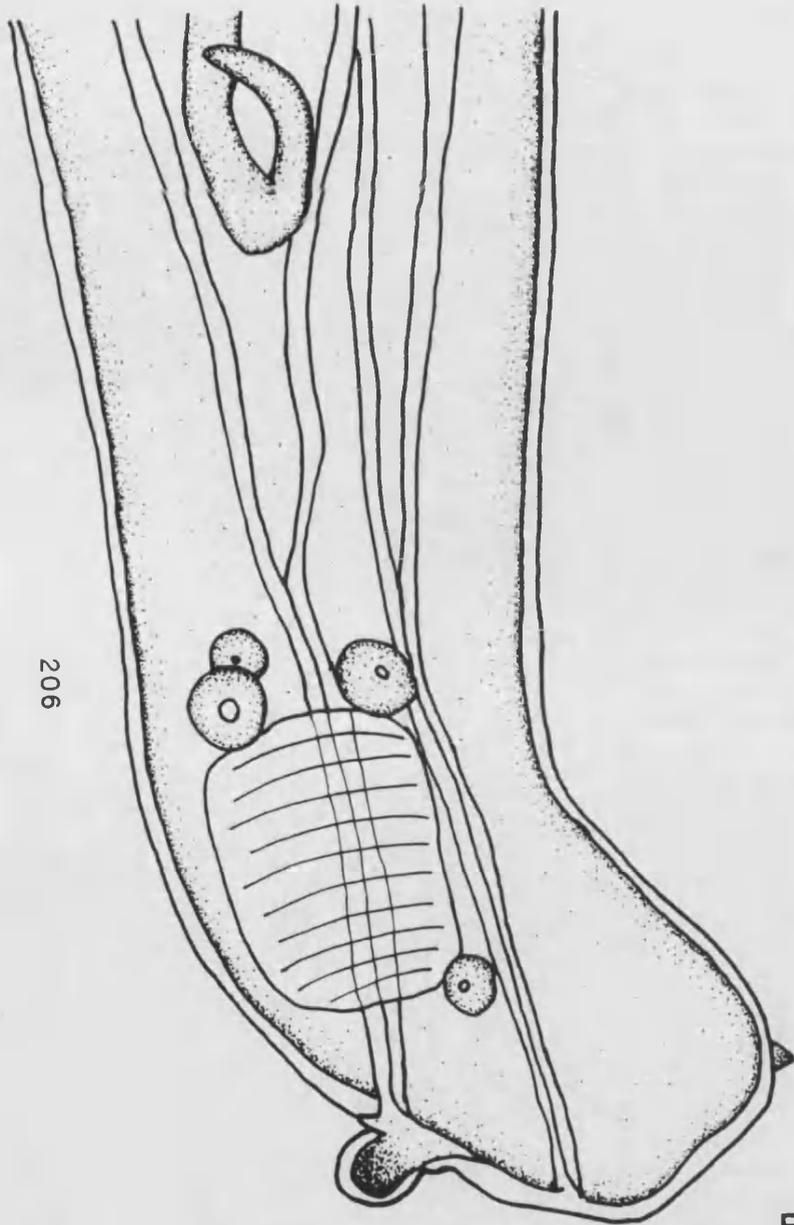
Las hembras, dihistéridas, prodelfas y ovovivíparas, muestran un extremo caudal truncado con una pequeña cola subterminal. El labio anterior de la vulva posee un apéndice cuticular ovoide característico. La vulva se encuentra a 44-92 (64) (20-35 (27)) del ano. La vagina mide 104-118 (109) (45-70 (56)) de longitud y se encuentra rodeada por un esfínter vaginal alargado de 77-95 (89) (25-40 (29)) de longitud, por 47-90 (64) de anchura (25-43 (35)) (Fig. 3.1.25a, b). Las larvas embrionadas en el útero de las hembras adultas muestran una longitud de 192-266 (221), por 12-15 (14) de anchura.

Discusión Sistemática

Nos hallamos ante unos nematodos metastrongílidos de la familia Pseudaliidae Railliet et Henry, 1909 y, más concretamente, de la subfamilia Stenurinae Skrjabin, 1942, pues los machos poseen un radio dorsal bien desarrollado.

Según los criterios taxonómicos más modernos (véase Arnold y Gaskin, 1975; Anderson, 1978), esta subfamilia incluye cuatro géneros: *Torynurus* Baylis et Daubney, 1925 (= *Ikuranema* Yamaguti, 1951), *Pharurus* Leuckart, 1848 (= *Othophocoenurus* Skrjabin, 1942), = *Pseudostenurus* Yamaguti, 1951), *Stenurus* Dujardin, 1845 y *Stenuroides* Gerichter, 1951.

Nuestro material se aleja claramente de *Torynurus* pues las especies de este género poseen dos pares de músculos prebursales característicos. Igualmente, éste discrepa de *Pharurus*, ya que los machos de este género muestran unas espículas largas y muy finas. Por otra parte, *Stenuroides* difiere del material estudiado, pues las especies del género poseen una cavidad bucal poco desarrollada, la bolsa caudal es muy reducida y el radio dorsal es trifido. Además, éstas



0,1 mm

50 μ m

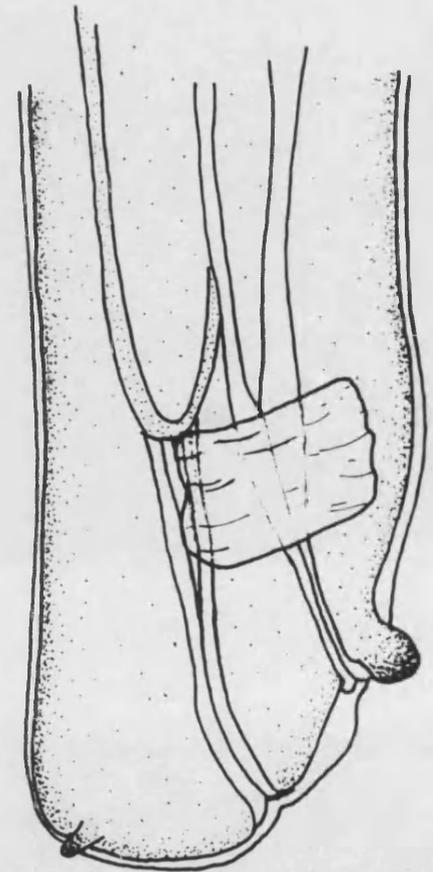


Fig. 3.1.25. *Stenurus globicephalae*. a) Extremidad caudal de una hembra adulta, vista lateral; b) extremidad caudal de una hembra preadulta, vista lateral.

parasitan exclusivamente al meloncillo (*Herpestes ichneumon*) (Anderson, 1982).

En cambio, *Stenurus* presenta una cavidad bucal desarrollada, una bolsa caudal con radio dorsal aparente con dos papilas terminales, los radios ventrales fusionados formando un par de apéndices digitiformes y los radios laterales están unidos en forma de dos expansiones laterales en forma de tronco y son trifidos en su extremo. Todas estas características morfológicas son coincidentes con las de los nematodos estudiados (Anderson, 1978).

El género *Stenurus* está formado actualmente por cuatro especies: *S. arctomarinus* Delyamure et Kleinenberg, 1958, *S. ovatus* (Linstow, 1910), *S. minor* (Kuhn, 1829) y *S. globicephalae* Baylis et Daubney, 1925. Tanto *S. arctomarinus*, como *S. ovatus* difieren claramente de nuestro material ya que la primera especie posee una mayor talla corporal, mientras que la longitud de las espículas de la segunda es claramente mayor (Arnold y Gaskin, 1975).

S. minor se caracteriza porque las hembras muestran un esfínter vaginal globoso y la vulva posee sendos apéndices cuticulares digitiformes sobre los labios anterior y posterior. En el caso de los machos de esta especie, éstos presentan en cada radio lateral una papila ventral rudimentaria. Por contra, *S. globicephalae* muestra, en las hembras, un esfínter vaginal alargado y un apéndice vulvar ovoide situado sobre el labio anterior. Asimismo, los radios laterales de los machos poseen una papila medial claramente pedunculada (Arnold y Gaskin, 1975). La morfología del material estudiado se ajusta perfectamente a la de esta segunda especie.

Distribución Geográfica

S. globicephale es una especie cosmopolita que se da preferentemente en odontocetos de mediano tamaño.

Esta especie ha sido registrada, en el calderón común, en

Terranova, Mediterráneo occidental y Gran Bretaña (Cowan, 1967; Dollfus, 1968a; Arnold y Gaskin, 1975; Gibson y Harris, 1979; Raga, 1985). También se ha citado en el delfín de Risso, *Grampus griseus*, en Terranova y Mediterráneo occidental, y en el calderón tropical, *Globicephala macrorhynchus*, en aguas del Caribe (Arnold y Gaskin, 1975; Raga, 1985; Balbuena, 1986). Otro hospedador habitual de este helminto parece ser el delfín de flancos blancos, *Lagenorhynchus acutus*, en aguas de Dinamarca, Gran Bretaña y costa atlántica norteamericana (Wesenberg-Lund, 1947; Arnold y Gaskin, 1975; Gibson y Harris, 1979). Otros registros más esporádicos incluyen a *Peponocephala electra* en aguas de Australia y a *Feresa attenuata* en Florida (Cannon, 1977; Forrester et al, 1980).

En cuanto a la localización de *S. globicephalae* en el hospedador, la más habitual parece ser los senos craneales, la tráquea, los pulmones, el espiráculo y la región orbitaria (Wesenberg-Lund, 1947; Cowan, 1967; Gibson y Harris, 1979; Raga, 1985).

El hallazgo de *S. globicephalae* en los senos aéreos, *bulla timpanica* y tráquea en los calderones del mediterráneo e islas Feroe entra, pues, dentro lo normal en cuanto a hospedador, localización en el mismo y localidad geográfica.

Ciclo Biológico

El ciclo vital de *S. globicephalae*, así como el de todos los miembros de la familia Pseudaliidae, resulta hoy día totalmente desconocido. No obstante, la mayoría de los miembros de la superfamilia Metastrogiloidea poseen ciclos heteroxenos.

A pesar de que el bajo número de hospedadores examinados impidió un análisis estadístico, la prevalencia de *S. globicephalae* se incrementó aparentemente con la edad de los hospedadores. Esta especie apareció en el 46,67 % de los calderones 0-3 años, mientras que se halló en todos los individuos > 3 años. Únicamente los animales más jóvenes no estuvieron parasitados (los hospedadores ≤ 2 años no estaban

infectados). Geraci et al. (1978b) registraron, asimismo, resultados muy similares con respecto a las infecciones de *S. gilobicephalae* en una manada de delfines de flancos blancos (*Laagenorhynchus acutus*). Según estos autores, este nematodo no apareció en los lactantes, pero se encontró en los individuos destetados. Estas observaciones parecen indicar un ciclo heteroxeno para esta especie.

Sin embargo, Wesenberg-Lund (1947), y posteriormente Woodard et al (1969), sugirieron un ciclo monoxeno para los nematodos pseudálidos. Estos autores postulan una vía de infestación directa, intrauterina o a través de la leche materna. Además, ciertas observaciones realizadas recientemente parecen indicar un posible transmisión tranplacentaria de estos nematodos. Dailey et al. (1990) registraron nematodos del género *Halocercus* en los pulmones de un feto de delfín mular, *Tursiops truncatus*. Esta posibilidad no excluye, sin embargo, un ciclo heteroxeno. Según Dailey (1985), los pseudálidos pueden haber mantenido una cierta flexibilidad en su transmisión adaptándose, en cada momento, a las condiciones del hospedador y del medio.

3.2. Estudio Ecológico

3.2.1. Parasitofauna en las Feroe - Comparación con Otras Areas

En total hemos detectado 19 especies de forontes o parásitos en los calderones capturados en las Feroe. De éstas, 16 corresponden a helmintos y 3 a crustáceos. Tres especies, *Orthosplanchnus albamarinus*, *Diphyllbothrium* sp. A y *Conchoderma auritum*, no fueron detectadas en el muestreo sistemático de los 170 calderones, por los que suponemos que no son habituales en esta región. Los datos de prevalencia, intensidad de infección y abundancia de las especies detectadas se ofrecen en la Tabla 3.2.1.

Debido a las diferencias en la realización de las necropsias y al reducido número de animales examinados en el Atlántico francés, sólo se llevó a cabo una comparación cuantitativa (presencia o ausencia de las especies) con las demás localidades. Asimismo, dado el reducido tamaño muestral en el Mediterráneo español, las prevalencias de las especies deben de considerarse únicamente a título comparativo. Además, debido a la escasez de trabajos parasitológicos sobre los cetáceos, los datos disponibles sobre la zoogeografía y el espectro parasitario de los parásitos son bastante incompletos. Teniendo en cuenta estos aspectos, la comparación entre las parasitofaunas de los calderones en las tres regiones deberá de realizarse con cierta cautela.

En lo que respecta a los crustáceos ectoparásitos o forontes, observamos que dos especies, *Isocyamus delphini* y *Xenobalanus globicipitis*, se registraron en las tres localidades. La primera parece ser propia del calderón común, pues este es el hospedador tipo (Balbuena y Raga, 1991). Además, ambas especies parecen tener una amplia distribución geográfica (Raga, 1985; Balbuena y Raga, 1991). En general, la prevalencia de los ectoparásitos o forontes es más alta en los calderones del Mediterráneo que en los de las Feroe. Especialmente, *Pennella* sp. no se encontró más que en los calderones mediterráneos y *X. globicipitis* se encuentra escasamente representado en las Feroe. Posiblemente estas especies encuentren las condiciones más favorables para desarrollar su ciclo vital en aguas relativamente cálidas (Clarke, 1966; Arvy, 1982). A este respecto, Raga (1985) señala unas prevalencias de *X. globicipitis* más altas en delfines listados (*Stenella coeruleoalba*) varados en el Mediterráneo, que en rorcuales comunes (*Balaenoptera physalus*)

Tabla 3.2.1. Resumen de los parámetros de infección de las especies parásitas o forontes halladas en los calderones comunes capturados en las islas Peroe. n: número de animales parasitados. N: número de individuos parásitos o forontes recuperados. Exam.: número de calderones examinados.

Especies	Localización	Prevalencia		Intensidad de infección		Abundancia	
		n/Exam.	(%)	Rango	$\bar{x} \pm ET$	$\bar{y} \pm ET$	N
DIGESTIVA							
<i>Eadwenius delawarei</i>	intestino	21/170	12,4	1-3179	159,4 \pm 151,1	23,5 \pm 18,5	3989
<i>H. subtilis</i>	intestino	37/170	21,8	1-4310	119,6 \pm 116,4	31,6 \pm 25,4	5377
<i>Orthosplanchnus albanarius*</i>	hígado	---	---	---	---	---	---
<i>Pholeter gastrophilus</i>	estómago	263/659	39,9	---	---	---	---
CESTODA							
<i>Diphylobothrium polyrugosum</i>	intestino	1/170	0,6	---	---	---	1
<i>D. stemmacephalum</i>	intestino	1/170	0,6	---	---	---	1
<i>Diphylobothrium</i> sp. A	intestino	8/170	4,7	1-33	7,9 \pm 3,8	0,4 \pm 0,2	59
<i>Diphylobothrium</i> sp. B*	intestino	---	---	---	---	---	2
<i>Diphilobothriidae</i> sp.	intestino	1/170	0,6	---	---	---	1
<i>Trigonocotyle globicephalae</i>	intestino	18/170	10,6	1-9	2,1 \pm 0,2	0,3 \pm 0,1	45
<i>Phyllobothrium delphini</i>	grasa	7/114	6,1	---	---	---	---
<i>Monorygia grimaldii</i>	mesenterios	4/114	3,5	---	---	---	---
ACANTHOCEPHALA							
<i>Bolbosoma capitatum</i>	intestino	79/170	46,5	1-53	6,3 \pm 1,0	3,0 \pm 0,5	504
HEMATODA							
<i>Anisakis simplex</i>	estómago	612/761	80,4	---	---	---	---
<i>Stenurus globicephalae</i>	senos aéreos	23/31	74,2	---	---	---	---
"	pulmones	11/53	20,8	---	---	---	---
<i>Crassicauda</i> sp.	glándulas mamarias	17/92	18,5	---	---	---	---
CIRRIPIEDIA							
<i>Conchoderma auritus*</i>	dientes	---	---	---	---	---	4
<i>Xenobalanus globicipitis</i>	piel (aletas)	2/152	1,3	2-3	---	---	5
MALACOSTRACA							
<i>Isocyanus delphini</i>	piel	45/152	29,6	---	---	---	---

* Especies infrecuentes; no fueron detectadas en el muestreo sistemático de 170 calderones.

capturados en el Atlántico. Sin embargo, *Conchoderma auritum* apareció tan sólo en los calderones de las Feroe a pesar de tratarse de una especie cosmopolita (Raga, 1985). Esto se debe, probablemente, tanto a la rareza de esta especie en los odontocetos (Clarke, 1966), como al bajo número de animales examinados tanto en el Atlántico francés, como en el Mediterráneo español (Tabla 3.2.2).

Por lo que respecta a los helmintofauna del calderón en las Feroe, se registraron cuatro especies de Trematoda Digenea, ocho de Cestoda, cuatro de Nematoda y una de Acanthocephala. La mayoría de éstas (11) se encontraron en el aparato digestivo (la totalidad de los digénidos, cinco especies de cestodo, una de nematodo y la única especie de acantocéfalo). El resto se distribuyó como sigue: dos especies de cestodo en fase larvaria (plerocercoides), *Phyllobothrium delphini* y *Monorygma grimaldii*, se hallaron en la capa de grasa y mesenterios respectivamente; una especie de nematodo, *Stenurus globicephalae*, se encontró en el aparato respiratorio y senos aéreos, y otra, *Crassicauda* sp., en las glándulas mamarias y musculatura ventral (Tabla 3.2.1).

Cinco especies de helmintos, *S. globicephale*, *Pholeter gastrophilus*, *B. capitatum*, *M. grimaldii* y *P. delphini*, se encontraron en los calderones de las tres áreas estudiadas. Todas estas especies poseen distribuciones geográficas muy amplias (Delyamure, 1955; Raga, 1985). Dos de ellas, *S. globicephalae* y *B. capitatum* parecen ser propias del calderón común, si bien ambas se han registrado en otros odontocetos (Delyamure, 1955; Arnold y Gaskin, 1975; Balbuena, 1986). Las restantes, por contra, muestran una gran inespecificidad entre los odontocetos (Raga, 1985, en prensa b). *M. grimaldii* y *P. delphini* aparecen más frecuente y abundantemente en las aguas templadas o tropicales (Delyamure, 1955; Walker, 1990), lo cual explicaría las altas prevalencias en el Mediterráneo (Tabla 3.2.2). Otras especies, *Hadwenius delamurei* y *Trigonocotyle globicephalae*, aparecieron tanto en las islas Feroe, como en el Mediterráneo occidental, pero no en el Atlántico francés. *T. globicephalae* es una especie con una amplia distribución geográfica (Delyamure, 1955; Yamaguti, 1959; Raga, 1985). La aparición de *H. delamurei* en localidades tan dispares

Tabla 3.2.2. Comparación de las prevalencias (%) o presencia/ausencia (+/-) de las especies parásitas o forontes de *Globicephala melas* en tres localidades europeas: Ils. F. = islas Feroe; Atl. Fr. = atlántico francés; Med. esp. = Mediterráneo español. El número entre paréntesis indica el número de hospedadores muestreados en cada localidad.

Especies	Ils. F. (170)	Atl. Fr. (6)	Med. esp. (5)
DIGENEA			
<i>Hadwenius delamurei</i>	12,4	-	-
<i>Hadwenius subtilus</i>	21,8	-	-
<i>Orthosplanthus albamarinus</i>	+	-	-
<i>Pholeter gastrophilus</i>	39,9	+	10
CESTODA			
<i>Diphyllobothriidae</i> sp.	0,6	-	-
<i>Diphyllobothrium stemmacephalum</i>	0,6	-	-
<i>Diphyllobothrium polyrugosum</i>	0,6	-	-
<i>Diphyllobothrium</i> sp. A	4,7	-	-
<i>Diphyllobothrium</i> sp. B	+	-	-
<i>Trigonocotyle globicephalae</i>	10,6	-	40
<i>Phyllobothrium delphini</i>	6,1	+	100
<i>Monorygma grimaldii</i>	3,5	+	80
NEMATODA			
<i>Anisakis simplex</i>	80,4	+	-
<i>Stenurus globicephalae</i>	74,2	+	20
<i>Crassicauda carbonelli</i>	-	-	10
<i>Crassicauda</i> sp.	18,5	-	-
ACANTHOCEPHALA			
<i>Bolbosoma capitatum</i>	46,5	+	10
COPEPODA			
<i>Pennella</i> sp.	-	-	40
CIRRIPIEDIA			
<i>Conchoderma auritum</i>	+	-	-
<i>Xenobalanus globicipitis</i>	1,3	+	60
MALACOSTRACA			
<i>Isocyamus delphini</i>	30,3	+	60

NOTA: Debido al bajo número de hospedadores y a las condiciones de muestreo, la comparación con el atlántico francés se realizó únicamente en términos de presencia o ausencia de cada especie.

como las Feroe y el Mediterráneo español también hace pensar, a pesar de la escasez de citas (Raga y Balbuena, 1988), en una distribución geográfica extensa. La ausencia de ambas especies en el atlántico francés se debe, probablemente, al bajo número de calderones examinados en esta región.

Otras especies, por contra, parecen restringidas a aguas frías. Este es el caso de *Hadwenius subtilus*, *Orthosplanchus albamarinus* y los cestodos difilobótridos (Balbuena *et al.*, 1989; Treshchev, 1968; Wardle *et al.*, 1974). Estos helmintos se encontraron exclusivamente en los calderones de las Feroe. Igualmente, *Anisakis simplex* se encontró únicamente en el Atlántico francés e islas Feroe (Tabla 3.2.2). Su ausencia en el Mediterráneo occidental está en consonancia con la distribución propuesta por Davey (1971) para esta especie: por encima de los 40° N en el hemisferio boreal.

Asimismo, observamos que existen diferencias tanto cualitativas como cuantitativas entre las helmintofauna de los calderones de las Feroe y la de los capturados en Terranova en la década de los 60 (véase Cowan, 1967; Rausch y Margolis, 1969).

Por lo que se refiere a las diferencias cuantitativas, el número de especies es mayor en las Feroe. Es reseñable la aparente ausencia de los trematodos *H. subtilus* y *H. delamurei* en el intestino, y de *P. gastrophilus* en el estómago, en los animales en Terranova. En este último caso, la detección de esta especie resulta bastante sencilla debido a los quistes característicos que provoca sobre las paredes del estómago. Al parecer, tales patologías no se observaron en los calderones de Canadá (Cowan, 1966). De las siete especies registradas en Terranova, cinco se encontraron asimismo en los calderones de las Feroe (Cowan, 1967; Rausch y Margolis, 1969). *Orthosplachnus arcticus*, un digénido hepático, no fue detectado en las Feroe (Cowan, 1967). En su lugar, hallamos el congénere *O. albamarinus*. Dado que este último fue descrito con posterioridad al trabajo de Cowan (1967) por Treshchev (1968), nos preguntamos si los digénidos de la localidad canadiense no corresponden en realidad a *O. albamarinus*. La respuesta sólo la obtendremos examinando el material de Cowan (1967), cosa que no

descartamos hacer en un próximo futuro. Asimismo, Rausch y Margolis (1969) registraron la especie *Plicobothrium globicephalae* en los calderones de Terranova. No obstante, pensamos que *Diphyllobothriidae* sp. de nuestro estudio puede corresponder a la citada especie, si bien no tenemos certeza absoluta de esto, dado el mal estado de nuestro material.

Asimismo, advertimos diferencias cuantitativas entre las dos localidades. *B. capitatum* presentó una prevalencia mucho mayor en las Feroe (46,7 %, 79 de 170 animales, en las Feroe, frente al 5,5 %, 3 de 55 calderones, en Terranova) (Cowan, 1967). Sin embargo, las diferencias más notables afectaron a *P. delphini* y *M. grimaldii* (Cowan (1967) agrupó ambas especies bajo la denominación de *Phyllobothrium* sp). Todos los calderones examinados en la localidad canadiense mostraron, al menos, una de las dos especies, mientras que éstas sólo aparecieron en unos pocos de los hospedadores de las Feroe (3,5 % para *M. grimaldii* y 6,1 % para *P. delphini*). No obstante, otras especies como *A. simplex* y *T. globicephalae* (designada *T. lintoni* por Cowan (1967)) mostraron prevalencias similares en ambas localidades.

Las diferencias en la composición de la fauna parasitaria del calderón común entre estas localidades pueden achacarse a una gran número de factores. A continuación, consideraremos los siguientes: (i) metodología; (ii) condiciones medioambientales; (iii) conjunto de hospedadores intermediarios (y/o paraténicos).

(i) Metodología

Las condiciones de muestreo variaron substancialmente según las localidades consideradas. El examen de los calderones varados en las costas francesas se llevó a cabo por personal no especializado en parasitología y de manera no exhaustiva. Igualmente, el tamaño muestral en esta localidad fue muy bajo. El bajo número de especies registradas en los calderones del Atlántico francés viene, sin duda, determinado por la conjunción de estos factores.

Algo similar podemos indicar para el caso de los calderones de Terranova estudiados por Cowan (1967). Aparentemente, este autor

realizó su muestreo en condiciones bastante adversas que, al parecer, le impidieron el examen completo de los intestinos. Esto puede determinar, en mayor o menor medida, el menor número de especies y menor prevalencia de algunas especies en esta localidad. En este caso, no obstante, el número de animales muestreados es relativamente elevado (55).

Por último, si bien el muestreo de los calderones del Mediterráneo occidental fue bastante similar al de los capturados en las islas Feroe, el número de animales examinados en la primera localidad fue muy bajo. Esto determinará, igualmente, la detección de un número de especies parásitas relativamente bajo.

(ii) Condiciones medioambientales

No obstante, muchas de las diferencias observadas podrían deberse, al menos en parte, a las diferencias en los factores medioambientales en las localidades consideradas. En concreto, los parámetros físico-químicos de las aguas, particularmente la temperatura, así como la productividad local del ecosistema, determinan en gran medida la distribución de las especies parásitas en el medio marino (Rohde, 1982; Holmes, 1990a). Rohde (1982) señala que la temperatura de las aguas es el factor más importante para explicar no sólo la distribución de los organismos parásitos, sino de los organismos marinos en general. En nuestro estudio, este factor parece explicar algunos de nuestros resultados. Ciertas especies aparecieron más comúnmente en las aguas relativamente cálidas del Mediterráneo (especialmente ciertos crustáceos y los plerocercoides *M. grimaldii* y *P. delphini*), mientras que otras parecen propias de aguas más frías (ejs.: los cestodos difilobótridos y *H. subtilus*).

(iii) Conjunto de hospedadores intermediarios

Este aspecto está, sin duda, estrechamente relacionado con el anterior. No obstante, éste puede tener gran relevancia y, por ello, lo consideramos separadamente.

El primer hospedador intermediario es de gran importancia en el caso de los digénidos dada la gran especificidad del miracidio. Así, se ha demostrado, en el caso de ciertos teleósteos, que la

fauna local de moluscos resulta crucial en la formación de la fauna de digénidos del hospedador definitivo (Køie, 1983).

Igualmente la disponibilidad de los hospedadores, tanto intermediarios, como paraténicos, determinará la presencia y abundancia de determinados parásitos. Señalaremos que existen notables diferencias en el régimen alimenticio de los calderones de las distintas localidades consideradas, particularmente en lo que respecta a las islas Feroe y a Terranova. Se ha propuesto que los calderones de estas dos regiones forman poblaciones parapátricas (Andersen, 1988), con dietas localmente especializadas (Sergeant, 1962; Mercer, 1975; Hoydal, 1985; Desportes y Mouritsen, en prensa). Por otra parte, también parecen existir ciertas diferencias en los regímenes alimenticios entre los calderones de las Feroe y los del Atlántico francés. En este último caso, se aprecia una mayor representación de los teleósteos en la dieta (Desportes, 1985). Sin embargo, poco podemos decir con respecto a los calderones del Mediterráneo debido a la escasez de datos disponibles (Desportes, 1985).

Hemos de considerar, asimismo, que las diferencias tanto en las condiciones medioambientales, como en el conjunto de los hospedadores intermediarios, se superponen con posibles fluctuaciones estacionales, y a más largo plazo, de estos factores. Así, por ejemplo, se han observado variaciones temporales de las abundancias de larvas de nematodos anisákidos en el Atlántico canadiense (McClelland et al., 1983, 1985, 1987). A este respecto, Pence (1990) indica, para el caso de los mamíferos, que las prevalencias y abundancias de los parásitos pueden crecer o disminuir a lo largo del tiempo, pero, normalmente, la presencia de las especies se mantiene. Es importante tener todo esto en cuenta, ya que el muestreo no se realizó simultáneamente en cada una de las localidades, ni tuvo la misma duración en todas ellas. Hemos de señalar, en este sentido, que existe una diferencia de unos 20 años entre nuestro estudio y el realizado en Terranova.

3.2.2. *Isocyamus delphini*: Relaciones Parásito-Hospedador

Resultados

El ciámido *Isocyamus delphini* apareció en 45 de los 152

calderones examinados (29,61 %). La prevalencia de esta especie difirió significativamente entre los cuatro grupos de calderones estudiados ($\chi^2 = 29,31$; 3 gdl; $P < 0,01$). En cambio, no observamos tales diferencias al excluir al Grupo M2 en los cálculos ($\chi^2 = 1,56$; 2 gdl; $P > 0,05$). De hecho, éste mostraba una prevalencia mucho mayor que los restantes grupos de calderones (Tabla 3.2.3). Igualmente, apreciamos un notable incremento de la prevalencia de *I. delphini* en los calderones macho de longitud corporal mayor de 450 cm o una edad de más de 15 años. Por contra, no se observó esta tendencia en las hembras (Fig. 3.2.1).

Normalmente, las intensidades de infección fueron bajas, pero presentaron un rango de variación amplio: de uno a varios miles de individuos por hospedador. Se registraron tres casos de infecciones severas (al menos varios cientos de ciámidos) que siempre se dieron en machos maduros (Grupo M2). Las abundancias de *I. delphini* variaron significativamente entre los cuatro grupos de hospedadores ($H = 17,03$; 3 gdl; $P < 0,001$). Sin embargo, no observamos diferencias significativas cuando eliminamos el Grupo M2 en la comparación ($H = 0,87$; 2 gdl; $P > 0,70$).

I. delphini mostró distribuciones sobredispersadas en los cuatro grupos que se ajustaban a binomiales negativas en todos ellos excepto en el M2 (Fig. 3.2.2).

En cuanto a la localización de *I. delphini* en cada calderón, estos ciámidos aparecieron en 9 ocasiones en la Zona 1 (parte posterior y aleta caudal); en 25, en la Zona 2 (hendidura genital); en 4, en la Zona 3 (flancos); en 9 en la Zona 4 (dorso y aleta dorsal) y en ninguna ocasión en la Zona 5 (cabeza) (Fig. 2.2.1; Tabla 3.2.4). Las infecciones severas (17+) se produjeron siempre en las Zonas 3 y 4, y estuvieron asociadas a heridas sin cicatrizar. La comparación de la presencia o ausencia de ciámidos en las Zonas 1 a 4, evidenció claramente una mayor prevalencia en la Zona 2 ($\chi^2 = 33,10$; 3 gdl; $P < 0,01$).

Discusión

I. delphini mostró una distribución sobredispersada sobre los calderones, es decir, la mayoría de los animales estaban

Tabla 3.2.3. Prevalencias de *I. delphini* en los cuatro grupos de calderones considerados.

	Grupo	N ^o de calderones infectados	N ^o de calderones no infectados	Prevalencia (%)
Machos	M1	8	26	23,5
	M2	17	5	77,3
Hembras	H1	4	26	13,8
	H2	16	50	24,2

NOTA: Los calderones se distribuyeron del modo siguiente: Grupo M1.- machos inmaduros; Grupo M2.- machos maduros; Grupo H1.- hembras inmaduras; Grupo H2.- hembras maduras. $\chi^2 = 29,311$; 3gd1; $P < 0,001$.

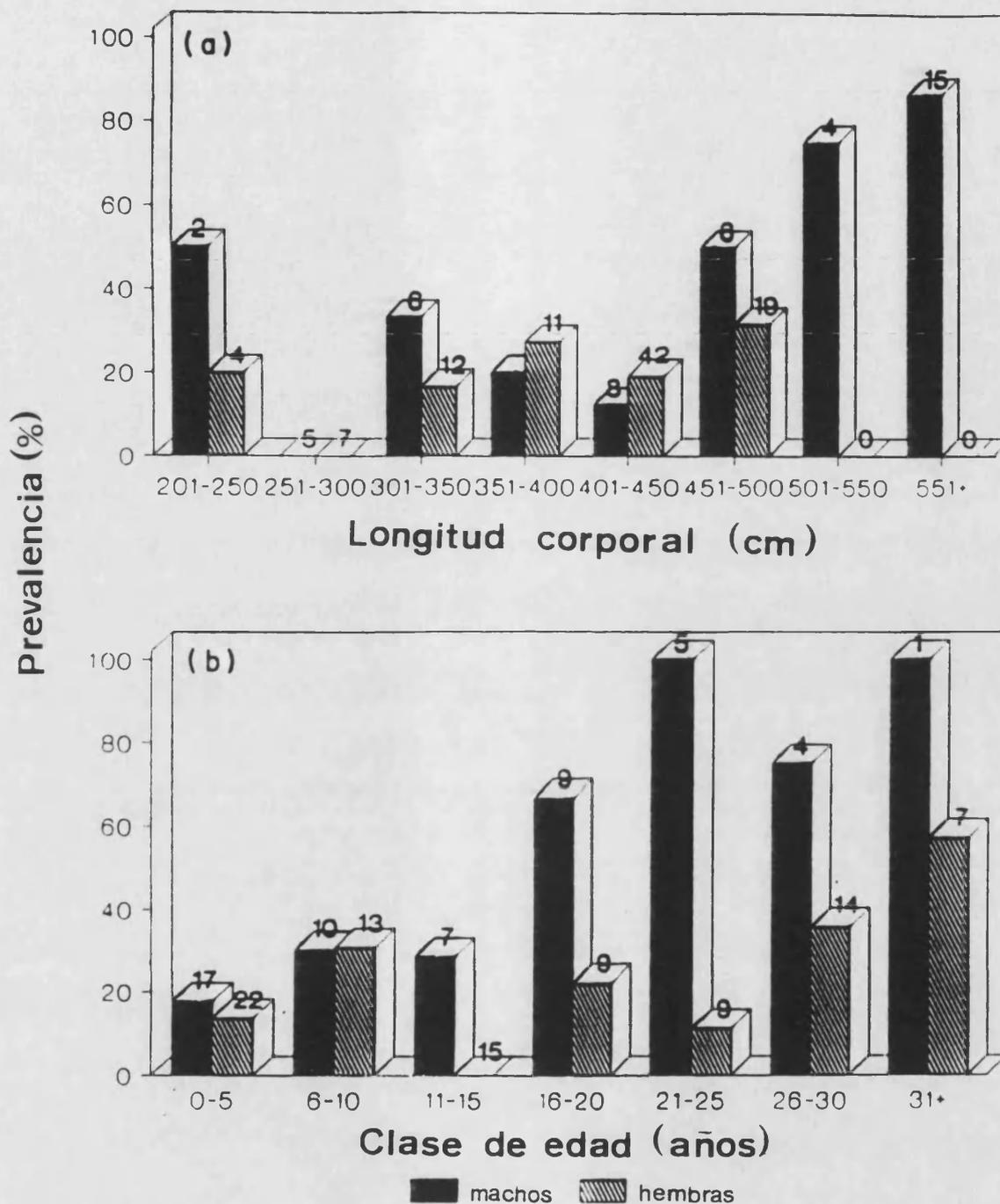


Fig. 3.2.1. Prevalencia de *Isocyamus delphini* según (a) la longitud corporal y (b) la clase de edad de los calderones capturados en las Feroe. Los valores sobre las barras indican el número de individuos examinados en cada clase.

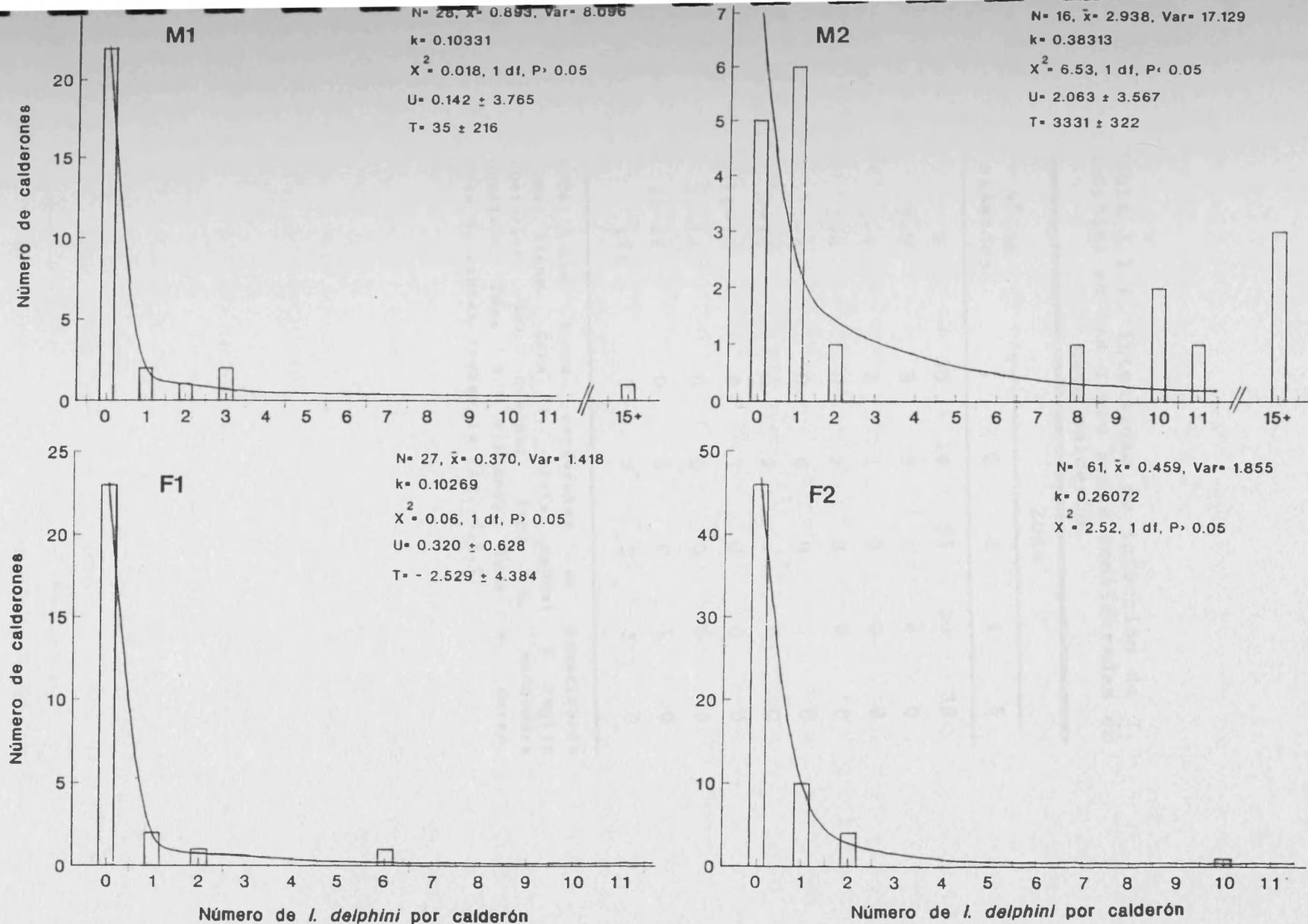


Fig. 3.2.2. Distribuciones de *Isocyamus delphini* (barras) y distribuciones binomiales negativas esperadas (curvas) en los cuatro grupos de hospedadores: M1 = machos inmaduros o púberes; M2 = machos maduros; F1 = hembras inmaduras; F2 = hembras maduras.

Tabla 3.2.4. Intensidad de infección de *I. delphini* en las cinco zonas consideradas en cada calderón.

Nº de ciámidos	Zona				
	1	2	3	4	5
0	30	14	35	30	39
1-2	8	19	1	4	0
3-4	1	1	0	0	0
5-6	0	1	0	0	0
7-8	0	0	0	1	0
9-10	0	2	1	0	0
11-12	0	1	0	0	0
13-14	0	0	0	0	0
15-16	0	1	0	1	0
17+	0	0	2	3	0

NOTA: Las zonas corporales se localizaron como sigue: Zona 1, aleta caudal y región posterior del cuerpo; Zona 2, hendidura genital; Zona 3, flancos; Zona 4, dorso; Zona 5, cabeza (véase la Fig. 2.2.1)

parasitados por unos pocos individuos mientras que unos pocos albergaban a muchos parásitos. Esto no resulta sorprendente, pues los artrópodos parásitos suelen mostrar este tipo de distribuciones y sólo raramente se distribuyen al azar (Kim, 1985). Este es el caso de muchos crustáceos ectoparásitos (Fryer, 1965; Poulin y Fitzgerald, 1987) y está de acuerdo con observaciones realizadas anteriormente que sugerían una población de *I. delphini* en el calderón común muy dispersa (Leung, 1970).

G. melas es una especie gregaria para la que se ha propuesto un modelo social poligínico (Martin *et al.*, 1987). En muchas ocasiones, se ha indicado que las cicatrices en forma de rastrillo que se observan sobre los machos de odontocetos adultos podrían ser resultado de luchas por la dominancia o el acceso a las hembras maduras de la manada (Sergeant, 1962; Martin *et al.*, 1987). Algunos estudios sugieren que estas cicatrices se dan, en los calderones, con mayor frecuencia en los machos que en las hembras y en los individuos adultos antes que en los jóvenes. Algo similar se ha observado también en otros cetáceos, como en la ballena yubarta, *Megaptera novaeangliae*, (Chu y Nieuwkerk, 1988). Pensamos que las luchas sexuales podrían propiciar una mayor incidencia de las heridas y cicatrices en los machos sexualmente maduros, lo cual ofrecería más lugares para la fijación de *I. delphini*. Esto justificaría la mayor prevalencia e intensidad de infección del ciámido en estos hospedadores. Además, las heridas más graves, producto de estas luchas, parecen ser los lugares idóneos para la alimentación y reproducción de los ciámidos. De hecho, las infecciones severas aparecieron siempre en heridas sin cicatrizar sobre los machos adultos.

Según los datos de los que disponemos, los machos de calderón común alcanzan la madurez sexual cuando su longitud corporal es de aproximadamente 460 cm, que corresponde a una edad de unos 12 años (Kasuya *et al.*, 1988). El rápido incremento en la prevalencia de *I. delphini* que observamos en los machos de más de 450 cm o más de 15 años de edad (Fig. 3.2.1) parece indicar que la prevalencia de este ciámido se incrementa en los machos con el alcance de la madurez sexual.

Como podemos deducir de la Fig. 3.2.2, *I. delphini* se halla normalmente en solitario o en pequeños grupos sobre cada calderón, lo cual podría representar un obstáculo para la reproducción y colonización de nuevos hospedadores. Este problema podría paliarse por la existencia de infecciones severas sobre grandes heridas en los machos adultos, donde los parásitos podría aparearse más fácilmente y medrar. Posteriormente, las infecciones podrían extenderse mediante las luchas sexuales, el apareamiento u otras interacciones sociales de los calderones. Además, estudios genéticos demuestran que estos machos exhiben una cierta movilidad entre las manadas (Amos *et al.*, en prensa; Andersen, en prensa) por lo que podrían contribuir en la transmisión de las infecciones entre ellas. Según esto, parece que la viabilidad de la población de *I. delphini* depende de la presencia de los calderones macho adultos.

La localización de *I. delphini* sobre los calderones de las Feroe no parece diferir de la conocida anteriormente (Leung, 1970) aunque, en nuestro caso, no encontramos ningún ciámido en la comisura de la boca. Sin embargo, algunos autores indican que este lugar es habitual en el calderón común (Sergeant, 1962; Leung, 1970) y se conocen observaciones en este sentido en calderones capturados en las Feroe (Bloch, com. pers.). Nuestros resultados parecen indicar, no obstante, que este lugar de parasitación no es habitual en el caso de los calderones de las Feroe.

La hendidura genital fue, por contra, la localización preferida por el parásito, máxime si se tiene en cuenta su reducida área en relación con el resto de las zonas corporales consideradas (Fig. 2.2.1). Este lugar parece ser uno de los pocos sitios donde los ciámidos puede resguardarse de las corrientes generadas por los movimientos de natación de los calderones. Además, es una zona de contacto entre individuos, en especial durante el apareamiento, lo cual facilitaría el contagio. Esta preferencia a situarse en lugares específicos está de acuerdo con ciertas observaciones que indican una cierta especificidad en la localización de los ciámidos sobre sus hospedadores (Leung, 1970, 1976; Berzin y Blasova, 1982). Las infecciones severas que aparecieron en la espalda y flancos de algunos animales estuvieron asociadas a la presencia de heridas sin

cicatrizan. Parece que la extensión y gravedad de estas lesiones determina en gran medida el número de ciámidos en estas infecciones.

Tal y como han apuntado varios autores, las infecciones por parásitos monoxenos vienen determinadas por los hábitos sociales de los hospedadores (Moore et al., 1988). En este caso, las poblaciones de *I. delphini* sobre los calderones de las Feroe estarían determinadas por el comportamiento social de estos cetáceos. El tipo de distribución que puedan presentar las poblaciones de parásitos depende, al parecer, de dos clases de factores: los relacionados con el crecimiento poblacional del parásito (natalidad, mortalidad, tasa de dispersión) y las condiciones medioambientales, tales como el clima, la morfología del hábitat y la susceptibilidad y comportamiento del hospedador (Anderson y Gordon, 1982). En el caso de *I. delphini* en los calderones de las Feroe, estos últimos, especialmente la morfología del hábitat (lugares resguardados de las corrientes), susceptibilidad del hospedador (presencia de heridas o cicatrices sobre la piel) y su comportamiento (interacciones sociales) podrían jugar un papel más importante que los parámetros demográficos del parásito.

3.2.3. Helmintos estomacales

La prevalencia de las especies parásitas del estómago, *A. simplex* y *P. gastrophilus*, mostró una asociación positiva con la edad de los hospedadores. En ambos casos, la inclusión del término edad x prevalencia mejoró significativamente el ajuste de los datos sobre el modelo inicial de independencia ($L^2= 6,39$; 5 gdl; $P > 0,20$, para *A. simplex* y $L^2= 6,38$; 5 gdl; $P > 0,20$, para *P. gastrophilus*). Sin embargo, la prevalencia de estas especies fue independiente del sexo de los calderones, aunque, en el caso de *A. simplex*, la contribución parcial del término interactivo sexo x prevalencia fue casi significativa ($L^2= 3,31$; 1 gdl; $0,10 > P > 0,05$). Cuando omitimos los individuos de la clase de edad 0-3 años, las prevalencias de *A. simplex* y *P. gastrophilus* resultaron independientes tanto de la edad como del sexo de los calderones ($L^2= 4,09$; 4 gdl; $P > 0,30$, para la primera especie, y $L^2= 2,03$; 4 gdl; $P > 0,70$, para la segunda). Esto parece indicar una

estabilización en las prevalencias de estos helmintos después de los primeros años de vida de los hospedadores (Fig. 3.2.3).

Las infecciones por *A. simplex* empiezan, al parecer, a una edad temprana. Las primeras infecciones se producen durante el primer año de vida, al comienzo de las actividades de predación. Posteriormente, observamos un brusco aumento de la prevalencia de este nematodo, pues las restantes clases de edad muestran una prevalencia mayor del 90 % (Fig. 3.2.3a). *P. gastrophilus* mostró también una tendencia similar ya que las primeras infecciones se registran en el primer año de edad y se registra un incremento notable en las siguientes clases de edad. En este caso, sin embargo, podemos apreciar una menor prevalencia del trematodo que en el caso de la especie anterior (Fig. 3.2.3b).

Posiblemente, uno de los factores que explican la elevada prevalencia de *Anisakis simplex* en los individuos de más de 3 años sea la escasa especificidad de la especie tanto por el hospedador definitivo como por los intermediarios. Asimismo parece existir una alta abundancia de estadios larvarios de esta especie en aguas de las Feroe, lo cual sería la causa de reinfecciones frecuentes. Así, se ha visto que la prevalencia de las larvas de *A. simplex* en teleósteos de interés comercial, como el bacalao, *Gadus morhua* L. 1758, y la merluza, *Merlangius merlangus* (L., 1758), en el Atlántico norte es muy alta (Wootten y Waddel, 1977). Más recientemente, se ha indicado que esta prevalencia es próxima al 100 % en bacalao capturado en los caladeros de las Feroe (Sørensen, 1988). También se han detectado los primeros estadios larvarios de *A. simplex* en eufausiáceos en la misma región, si bien, en este caso, las prevalencias son bajas como cabe esperar en el primer hospedador intermediario (Smith, 1971; 1983). Si bien no poseemos tantos datos sobre la presencia estas larvas en los cefalópodos del Atlántico norte, parece que su abundancia es menor que en las especies de teleósteos (Smith, 1984). Sin embargo, es de destacar que entre las especies de cefalópodos del mar del Norte y las aguas de Escocia, *Todarodes sagittatus*, el principal alimento del calderón en las islas Feroe, muestra las prevalencias más altas (Smith, 1984).

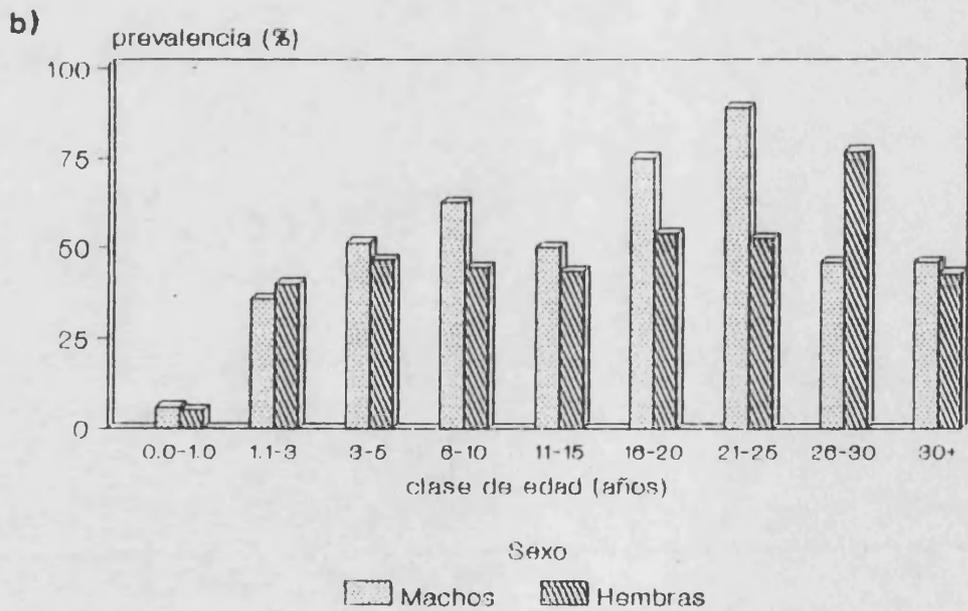
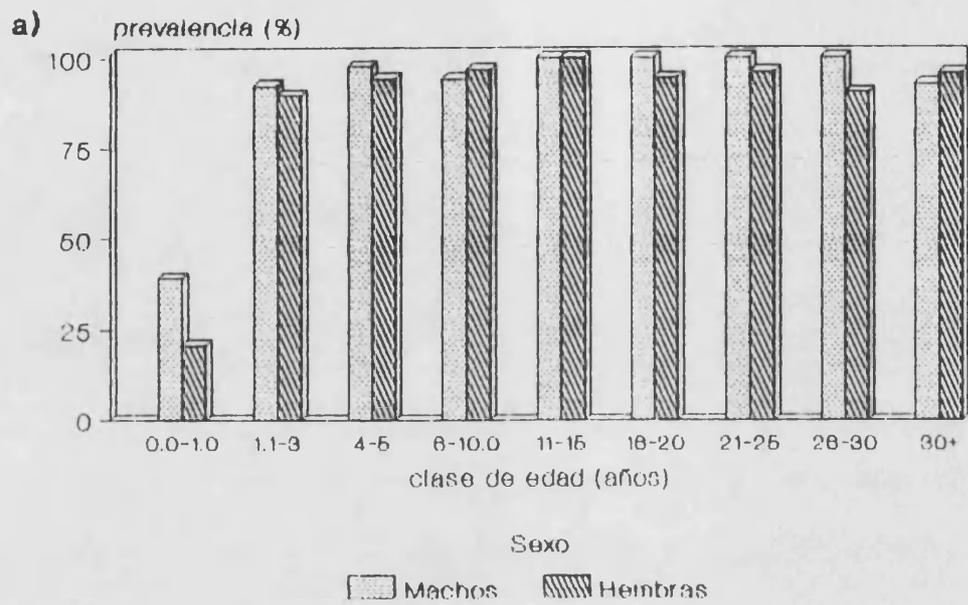


Fig. 3.2.3. Prevalencia de a) *Anisakis simplex* y b) *Pholeter gastrophilus* según el sexo y clase de edad de los calderones

Además, se ha demostrado mediante el desarrollo de modelos de encuentro parásito-hospedador que, en los casos en los que los estadios infectantes están continuamente disponibles, la prevalencia de los parásitos crece rápidamente hasta cerca del 100 % (Janovy y Kutish, 1988).

Por otra parte, los mamíferos marinos son esenciales para completar el ciclo de *A. simplex*, ya que estos nematodos sólo alcanzan la madurez y pueden aparearse en el estómago de estos hospedadores. Los huevos son producidos en este lugar y son expulsados al medio a través de las heces (Smith y Wootten, 1978). La alta prevalencia que hemos observado podría ser una de las causas de la aparente alta abundancia de estadios larvarios en aguas de las Feroe. Se ha visto que, en áreas con grandes concentraciones de mamíferos marinos, se han hallado altos porcentajes de peces infectados por *Anisakis* spp. (Dailey, 1985).

La mayoría de las intensidades de infección de *A. simplex* pueden considerarse como ligeras o moderadas. Las infecciones severas o masivas son más frecuentes entre los hospedadores de mayor edad, pero aún así parecen ser excepcionales (Fig. 3.2.4a). Las mayores intensidades de infección de *P. gastrophilus* parecieron darse entre los individuos de edades medianas (Fig. 3.2.4b). Observamos, además, un aparente descenso en el número de infecciones severas o masivas en el caso de ambas especies entre los calderones de mayor edad. Dado que estos helmintos son patogénicos, quizás este descenso pueda deberse a una mayor mortalidad entre los hospedadores con infecciones más graves.

3.2.4. Helmintos intestinales

Resultados

a) Descripción de la Helmintofauna

En total, hemos hallado 9977 helmintos, pertenecientes a ocho especies, en el intestino de los 170 calderones muestreados. Cinco de éstas correspondieron a cestodos: *Diphyllobothrium* sp., *D. stemmacephalum*, *D. polyrugosum*, *Diphyllobothriidae* sp. (Pseudophyllidea: Diphyllobothriidae) y *Trigonocotyle globicephalae* (Cyclophyllidea: Tetrabothriidae); dos, a trematodos: *Hadwenius subtilus* y *H. delamurei* (Digenea: Campulidae); y una, a un

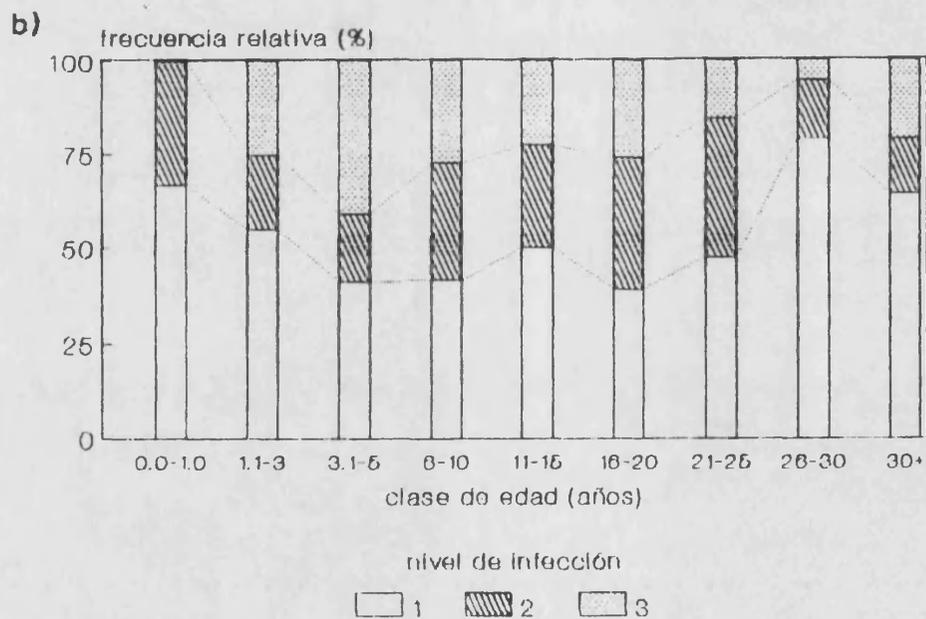
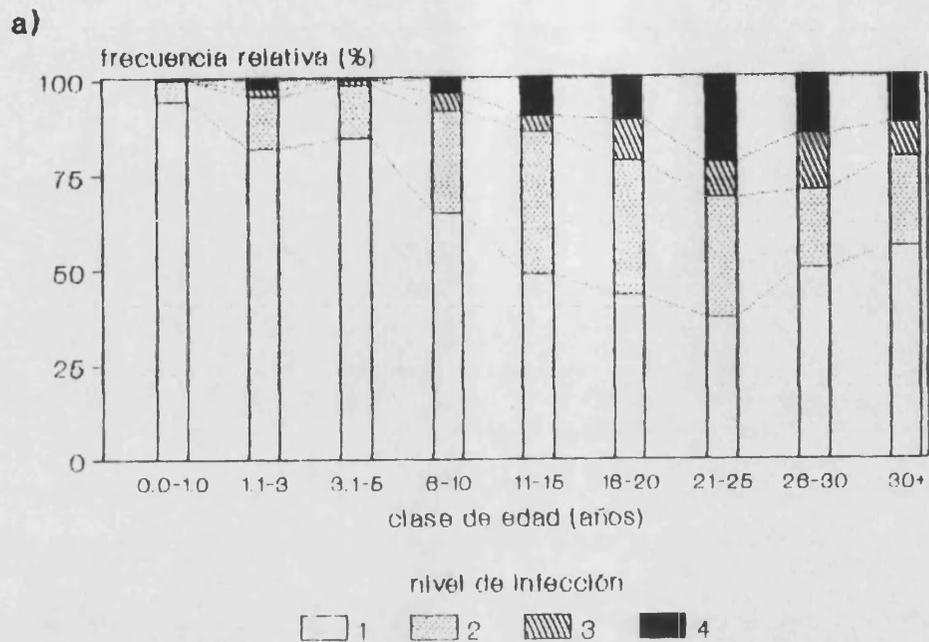


Fig. 3.2.4. Intensidad de infección relativa de a) *Anisakis simplex* y b) *Pholeter gastrophilus* según el sexo y la clase de edad de los calderones. Los niveles de infección se definen en la sección de material y métodos

acantocéfalo: *Bolbosoma capitatum* (Paleoacanthocephala: Polymorphidae). En la Tabla 3.2.5, ofrecemos las prevalencias, intensidades de infección y abundancias de estas especies. Sesenta y seis calderones no estuvieron parasitados (38,8 %), mientras que, en los 104 restantes, encontramos de 1 a 4 especies (media: 1,42); 61, 29, 9 y 5 animales albergaban respectivamente 1, 2, 3 y 4 especies de helmintos. La distribución del número de especies por hospedador no difirió significativamente de una distribución de Poisson ($\chi^2 = 0,26$; 2 gdl; $0,90 > P > 0,80$).

Detectamos cuatro especies componentes (prevalencia ≥ 10 %), *H. subtilus*, *H. delamurei*, *B. capitatum* y *T. globicephalae*, que representaron el 99,4 % de todos los helmintos detectados. Por grupos taxonómicos, la helmintofauna estuvo dominada por los digénidos: dos especies congénéricas, *H. subtilus* y *H. delamurei*, representaron el 93,9 % del total de helmintos. La única especie de acantocéfalo, *B. capitatum*, mostró la mayor prevalencia (46,5 %), pero tan sólo representó un 5,1 % de los vermes. A pesar de constituir la mayor parte de las especies helmínticas intestinales (cinco de ocho especies), los cestodos representaron únicamente un 1,1 % del número total de individuos y sólo una de ellas, *T. globicephalae*, pertenece al grupo de especies componentes (Tabla 3.2.5).

b) Dispersión de las Especies de Helmintos

En conjunto, las especies componentes intestinales mostraron distribuciones sobredispersadas, pues en todos los casos la varianza de la distribución de frecuencias fue significativamente mayor que la media muestral (Tabla 3.2.6). Este tipo de distribución es habitual en muchas especies de helmintos (Crofton, 1971), y, como hemos indicado anteriormente para *I. delphini*, implica que la mayoría de los hospedadores están parasitados por pocos o ningún individuo, mientras que unos pocos están parasitados por muchos individuos. En el caso de los trematodos digénidos, esto es especialmente aparente, ya que un único calderón albergaba el 80,0 % y el 79,7 % de todos los individuos de *H. subtilus* y *H. delamurei* respectivamente.

Se podría argüir, sin embargo, que el carácter de estas

Tabla 3.2.5. Resumen de los parámetros de infección de las especies de helmintos intestinales recogidas en 170 calderones comunes capturados en las islas Feroe. n: número de animales parasitados. N: número de individuos helmintos recuperados. *: especies helmínticas componentes (prevalencia $\geq 10,0\%$).

Especies helmínticas	Prevalencia		Intensidad de infección		Abundancia		
	n	(%)	Rango	$\bar{x} \pm ET$	$\bar{x} \pm ET$	N	(%)
DICENEA							
<i>Hadwenius delamurei</i> *	21	12,4	1-3179	159,4 \pm 151,1	23,5 \pm 18,5	3989	40,0
<i>H. subtilus</i> *	37	21,8	1-4310	119,6 \pm 116,4	31,6 \pm 25,4	5377	53,9
CESTODA							
<i>Diphyllobothrium polyrugosum</i>	1	0,6	---	---	---	1	0,0
<i>D. stemmacephalum</i>	1	0,6	---	---	---	1	0,0
<i>Diphyllobothrium</i> sp. A	8	4,7	1-33	7,9 \pm 3,8	0,4 \pm 0,2	59	0,6
Diphillobothriidae sp.	1	0,6	---	---	---	1	0,0
<i>Trigonocotyle globicephalae</i> *	18	10,6	1-9	2,1 \pm 0,2	0,3 \pm 0,1	45	0,5
ACANTHOCEPHALA							
<i>Bolbosoma capitatum</i> *	79	46,5	1-53	6,3 \pm 1,0	3,0 \pm 0,5	504	5,1

distribuciones podría verse afectado, en mayor o menor medida, por la no aleatoriedad del muestreo. Sin embargo, si consideramos las distribuciones de las especies componentes en las submuestras determinadas por el sexo y clase de edad de los hospedadores, observamos que éstas seguían siendo contagiosas, excepto para el caso de *H. subtilus* en los calderones hembras < 10 años, donde no se encontró ningún individuo parasitado. En los casos restantes, sin embargo, el grado de sobredispersión resulta altamente significativo (Tabla 3.2.6).

c) Asociación Interespecífica

No detectamos afinidad positiva entre ninguno de los pares de especies, por lo que no pudimos identificar ningún grupo recurrente (Fager, 1957). Asimismo, los índices de similitud de Ochiai y Jaccard fueron, en todos los casos, menores de 0,5. Estos datos indican una baja frecuencia de apariciones conjuntas con respecto al número total (Tabla 3.2.7).

Además, en ninguno de los casos, las abundancias de las especies mostraron correlaciones significativas (coeficiente de correlación de Spearman) (Tabla 3.2.7). El coeficiente de concordancia de Kendall evidenció que los helmintos de las especies componentes se encontraban repartidos irregularmente entre los calderones ($W = 0,4$; $\chi^2 = 214,9$; 135 gdl; $P < 0,01$). Si embargo, esto no ocurre cuando eliminamos a los animales < 10 años en los cálculos ($W = 0,3$; $\chi^2 = 65,1$; 53 gdl; $0,20 > P > 0,10$), lo cual indica que es en los individuos ≥ 10 años en donde se encuentran la mayor parte de los helmintos.

d) Diversidad de la Comunidad Helmíntica

Los resultados referentes a los parámetros de diversidad respecto a la clase de edad y sexo de los hospedadores se ofrecen en la Tabla 3.2.8. Estas tres variables están correlacionadas positivamente con la edad, talla y longitud intestinal de los calderones (Tabla 3.2.9).

Los ANOVAs realizados para la comparación de los rangos promedio de estas variables indican diferencias significativas entre las clases de edad, pero no entre el sexo de los

Tabla 3.2.6. Dispersión de las especies componentes del intestino, expresada como *ratio* entre la varianza y la media de la distribución de frecuencias (s^2/\bar{x}), en grupos definidos por el sexo y la clase de edad de los calderones. La significación de la agregación viene determinada por un test χ^2 (Elliot, 1977).

Especies	s^2/\bar{x}				Total
	Machos		Hembras		
	< 10 años	≥ 10 años	< 10 años	≥ 10 años	
HS ^a	67,0 ** ^b	3952,3 **	---- ? ^c	100,9 **	5348,4 **
HD	56,2 **	2329,6 **	3,0 **	45,5 **	2549,9 **
BC	6,7 **	9,1 **	8,8 **	19,1 **	14,8 **
TG	2,5 **	4,7 **	1,4 **	5,3 **	4,5 **
N ^d	32	50	24	30	136

^a Las abreviaturas corresponden a las iniciales de los nombre genérico y específico de la especie (véase la Tabla 3.2.5).

^b Significación del test; ** denota $P < 0,01$.

^c No determinado dado que la especie no se dió en ese grupo.

^d Tamaño muestral.

Tabla 3.2.7. Valor del índice de afinidad de Fager (α), de los índices de similitud de Ochiai (OI) y Jaccard (JI), y del coeficiente de correlación de Spearman (r_s) para los pares de especies componentes de helmintos intestinales del calderón común.

Par de especies	α^a	OI	JI	r_s
<i>H. subtilus</i> × <i>H. delanurei</i>	0,35	0,46	0,29	- 0,22 ns
<i>H. subtilus</i> × <i>B. capitatum</i>	0,33	0,43	0,24	- 0,13 ns
<i>H. subtilus</i> × <i>T. globicephalae</i>	0,23	0,28	0,15	0,24 ns
<i>H. delamurei</i> × <i>B. capitatum</i>	0,29	0,38	0,18	0,08 ns
<i>H. delamurei</i> × <i>T. globicephalae</i>	0,15	0,30	0,17	0,45 ns
<i>B. capitatum</i> × <i>T. globicephalae</i>	0,37	0,41	0,18	0,04 ns

^a $\alpha \geq 0,50$ indica afinidad
 ns = No significativo ($P > 0,05$)

hospedadores. Ambos factores no resultaron interactivos en ningún caso (Tabla 3.2.10). Los individuos ≥ 10 años mostraron un mayor número de parásitos (individuos), mayor número de especies y, consecuentemente, una diversidad más alta (Tabla 3.2.8). Sin embargo, aunque observamos que los machos muestran una cierta tendencia a mostrar una helmintofauna más rica y diversa que las hembras, tales diferencias no parecen ser significativas (Tablas 3.2.8; 3.2.10).

Si bien, hemos detectado un total de ocho especies en el intestino de los calderones, el número medio por individuo no fue nunca mayor de 1,8 y el número máximo por animal fue de 4 (Tabla 3.2.8). Esto indica que algunos miembros de la comunidad helmíntica componente, particularmente los cestodos difilobótridos, aparecen únicamente de modo irregular y ocasional (Fig. 3.2.5).

Hanski (1982) propuso que las comunidades se componen de una serie de especies del "núcleo" que son las más comunes y abundantes, y que determinan la estructura de la comunidad, y de otras que aparecen raramente denominadas "satélites". De acuerdo con este modelo, la representación de la frecuencia de aparición de las especies frente al número de unidades muestrales debe ser bimodal.

Sin embargo, en nuestro caso, la distribución de las prevalencias de los helmintos frente al número de hospedadores es claramente unimodal (Fig. 3.2.5). La ausencia de especies con una prevalencia entre el 80 y 100 % indica la no existencia de especies del núcleo. Únicamente encontramos una especie con una prevalencia superior al 40 % (*B. capitatum*), que puede considerarse como una especie secundaria, mientras que el resto, por mostrar prevalencias inferiores al 30 %, deben incluirse en la categoría de especies satélites (Bush y Holmes, 1986; Stock y Holmes, 1987; Kennedy y Bakke, 1989).

En general, el número medio de especies y número medio de helmintos por hospedador, así como el índice de diversidad promedio de los calderones, incluso de aquellos ≥ 10 años, son bastante más bajos que los que conocemos de estudios previos en otras especies

Tabla 3.2.8. Parámetros de diversidad (media \pm desviación típica) de las comunidades helmínticas intestinales de los calderones capturados en las islas Feroe según el sexo y la clase de edad de los hospedadores.

	Machos		Hembras		Total
	< 10 años	\geq 10 años	< 10 años	\geq 10 años	
H	0,063 \pm 0,090	0,115 \pm 0,114	0,028 \pm 0,072	0,108 \pm 0,130	0,079 \pm 0,109
Nesp.	0,8 \pm 0,8	1,8 \pm 1,0	0,6 \pm 0,8	1,7 \pm 1,1	1,1 \pm 1,0
Nind.	7,8 \pm 18,2	352,2 \pm 1523,3	2,4 \pm 4,8	174,6 \pm 1016,8	71,6 \pm 640,3

Abreviaturas: H = índice de Brillouin; Nesp. = número de especies helmínticas; Nind. = número de individuos parásitos.

Tabla 3.2.9. Matriz de correlación de los parámetros de diversidad de las comunidades helmínticas intestinales del calderón común en las islas Feroe y de los parámetros de talla de los hospedadores. Nind. = número de individuos parásitos; Nesp. = número de especies de helmintos; H = índice de diversidad de Brillouin; Lcor. = longitud corporal del hospedador; Lint. = longitud intestinal del hospedador.

	Nind.	Nesp.	H	Lcor.	Edad	Lint.
Nind.	-----	0,49 * ^a (104)	0,43 * (104)	0,51 * (100)	0,53 * (94)	0,54 * (102)
Nesp.		-----	0,97 * (104)	0,43 * (100)	0,48 * (94)	0,29 * (102)
H			-----	0,40 * (100)	0,42 * (94)	0,27 * (102)
Lcor.				-----	0,85 * (93)	0,85 * (98)
Edad					-----	0,72 * (92)

^a Índice de correlación de Spearman. El asterisco indica $P < 0,01$ y el número entre paréntesis, el número de pares utilizados en los cálculos. (Se excluyeron los pares que incluían Nind. = 0 ó Nesp. = 0.)

Tabla 3.2.10. Valores de F generados por un ANOVA factorial para determinar el efecto del sexo y de la clase de edad de los hospedadores en los rangos medios de los parámetros de diversidad de las comunidades helmínticas intestinales de *Globicephala melas* en las islas Feroe.

	Sexo	Clase de edad	Clase de edad × sexo
H	1,26	11,46 *	0,66
Nesp.	1,65	48,03 *	0,06
Nind.	2,43	71,09 *	0,10

* $P < 0,05$; H = índice de diversidad de Brillouin; Nesp. = número de especies helmínticas; Nind. = número de individuos parásitos.

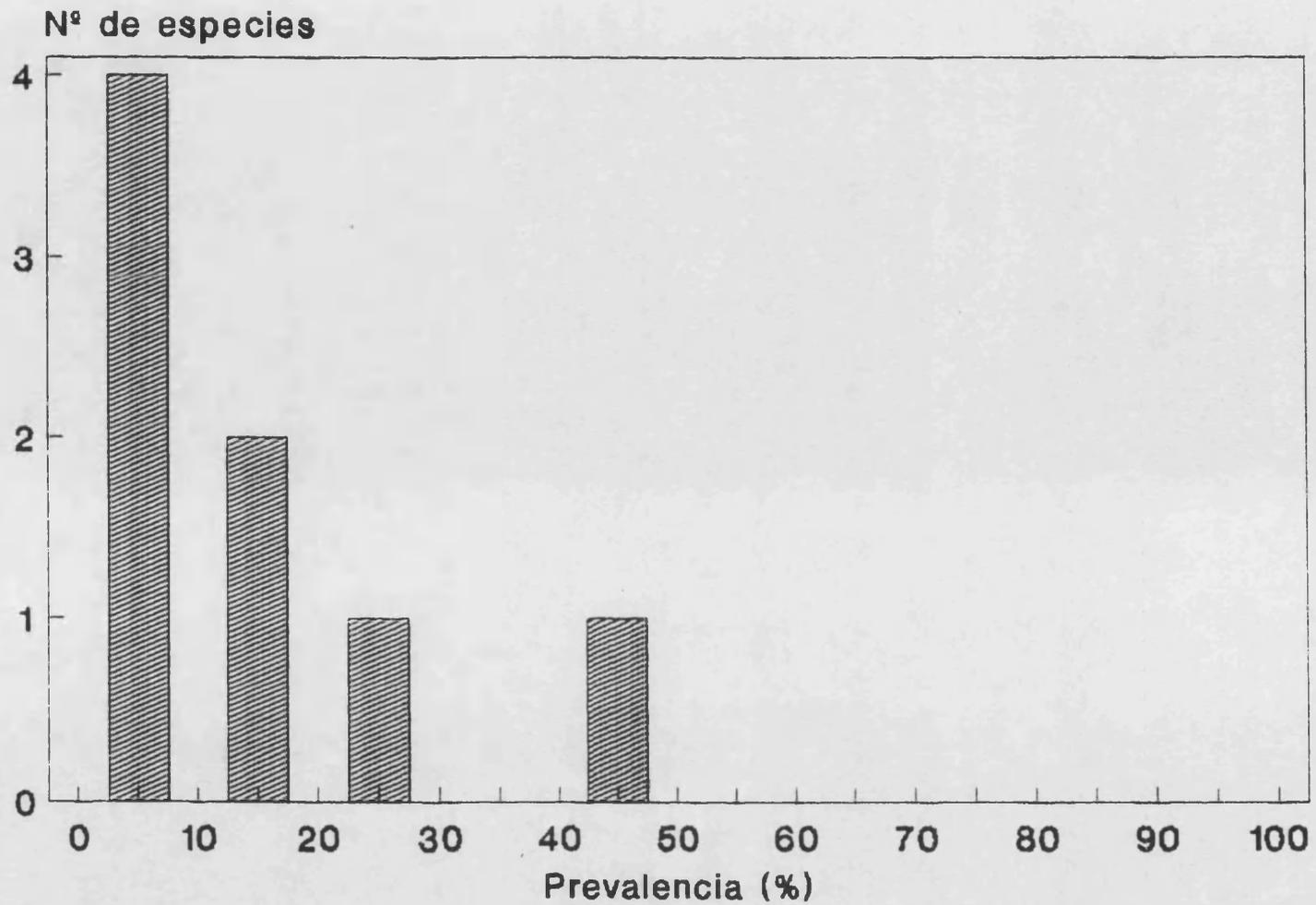


Fig. 3.2.5. Distribución de frecuencias de las especies helmínticas intestinales en los calderones comunes capturados en las islas Feroe.

de mamíferos, y aves. En cambio, se aproximan a los de teleósteos y anfibios (Kennedy et al., 1986; Goater et al., 1987; Pence, 1990).

e) Efecto de la Edad y Sexo del Hospedador sobre la Abundancia de Helmintos

Los rangos promedio de las abundancias de las cuatro especies componentes mostraron diferencias significativas, tanto individual (ANOVAs) como colectivamente (MANOVA), entre las dos clases de edad de los hospedadores (Tabla 3.2.11). Los individuos ≥ 10 años de edad presentaron, en todos los casos, las abundancias más altas (Tabla 3.2.12).

Asimismo, el rango promedio de la abundancia de estas cuatro especies difirió colectivamente (MANOVA) entre los dos sexos de calderones (Tabla 3.2.11). Los resultados de los análisis univariantes (ANOVAs) indicaron que estas diferencias podrían deberse principalmente a las diferencias en la abundancia de *H. subtilus*. No obstante, los machos, en general, tendieron a mostrar valores de abundancia de las especies componentes más altos (Tabla 3.2.12). *H. subtilus* estuvo ausente en las hembras < 10 años, y la edad promedio de los machos infectados por este parásito (16,7 años) es significativamente menor que la de las hembras (26,1 años) (ANOVA; $F = 12,66$; $P < 0,01$). La edad y sexo de los calderones no fueron interactivos en ningún caso (Tabla 3.2.11).

f) Efecto de la Manada sobre la Abundancia de Helmintos

Un análisis discriminante por pasos entre las ocho manadas seleccionadas mostró que la edad y el sexo de los calderones no son buenas variables discriminantes. La exclusión de ambas mejora ligeramente el porcentaje de casos bien clasificados (37,4 % frente al 35,5 % cuando se incluyen todas las variables). En cualquier caso, este porcentaje fue relativamente bajo debido probablemente a la gran variabilidad existente dentro de cada manada, al incluir individuos de distintos sexos y diferentes edades, y a la similitud en las abundancias medias de las especies entre las manadas (Tabla 3.2.13). Sólo las dos primeras funciones discriminantes contribuyeron significativamente a diferenciar entre los grupos. Ambas explicaron el 95,2 % de la variación total (76,6 % y 18,6 %

Tabla. 3.2.11. Valores de F generados por un MANOVA y un ANOVA factorial para determinar el efecto del sexo y de la clase de edad de los hospedadores en los rangos medios de abundancia de las cuatro especies helmínticas componentes del intestino de *Globicephala melas* en las islas Feroe.

Especies	Sexo	Clase de edad	Clase de edad × sexo
<i>H. subtilus</i>	12,43 *	52,24 *	0,16
<i>H. delamurei</i>	0,71	15,45 *	0,19
<i>B. capitatum</i>	0,40	18,71 *	0,92
<i>T. globicephalae</i>	0,05	6,67 *	0,98
MANOVA (conjunto de todas las especies)	3,07	20,44 *	0,31

* P < 0,05

Tabla 3.2.12. Abundancia (media \pm desviación típica) de las especies helmínticas componentes intestinales de los calderones capturados en las islas Feroe, según el sexo y la clase de edad de los hospedadores.

	Machos		Hembras		Total
	< 10 años	\geq 10 años	< 10 años	\geq 10 años	
<i>H. subtilus</i>	2,6 \pm 13,2	194,6 \pm 877,0	0,0 \pm 0,0	16,1 \pm 40,3	38,2 \pm 368,4
<i>H. delamurei</i>	3,1 \pm 13,2	152,8 \pm 647,0	0,1 \pm 0,4	7,2 \pm 18,1	29,1 \pm 272,4
<i>B. capitatum</i>	1,5 \pm 3,2	4,1 \pm 6,0	2,1 \pm 4,2	7,4 \pm 11,9	3,4 \pm 7,1
<i>T. globicephalae</i>	0,1 \pm 0,5	0,1 \pm 0,3	0,6 \pm 1,7	0,6 \pm 1,8	0,3 \pm 1,2

para la primera y segunda función respectivamente).

Un MANOVA evidenció diferencias significativas entre los ocho grupos en los rangos medios de abundancia de las especies componentes. Aparentemente, estas diferencias son debidas principalmente a *B. capitatum*, dados los resultados de los tests univariantes (ANOVAs) (Tabla 3.2.13).

Los centroides de las Manadas 1 2 y 3 parecen estar más próximos entre sí que los del resto de los grupos (Fig. 3.2.6). Estas tres manadas fueron capturadas con pocos días de diferencia (Tabla 2.n.n) y se caracterizaron por presentar unas abundancias relativamente altas de *B. capitatum* (Tabla 3.2.13). La Manada 7 también parece encontrarse algo alejada de las demás (Fig. 3.2.6) y mostró la abundancia de *B. capitatum* más baja.

g) Localización en el Intestino

Los rangos lineales máximos (nicho fundamental) de las especies abarcaron gran parte del intestino. Tres de las cuatro especies se encontraron en más del 85 % de éste, mientras que la restante, *H. delamurei*, se halló en aproximadamente el 45 %. Los rangos lineales medios (nicho reconocido), sin embargo, fueron más reducidos (siempre inferiores al 25 %). Asimismo, las amplitudes del nicho promedio de las especies fueron bajas, lo cual parece indicar cierta especialización por la localización (Tabla 3.2.14).

El rango lineal ocupado por tres de las cuatro especies componentes, *H. subtilus*, *H. delamurei* y *B. capitatum*, estuvo correlacionado positivamente con el tamaño infrapoblacional de cada una de ellas. En el caso de *T. globicephalae*, esto no pudo determinarse debido al bajo número de apariciones de la especie (Tabla 3.2.15). Por contra, la posición del individuo medio sólo se vio afectada por el tamaño infrapoblacional en el caso de *H. subtilus* (Tabla 3.2.15).

En general, las especies componentes parecen ocupar una posición predecible en el intestino (Fig. 3.2.7). Colectivamente, es decir, superponiendo todos los intestinos, éstas se hallaron en prácticamente toda la longitud intestinal, pero observamos asimismo

Tabla. 3.2.13. Abundancias (media \pm desviación típica) de las especies helmínticas componentes del intestino de los calderones comunes capturados en las islas Feroe. Los rangos medios de las abundancias se compararon por medio de un ANOVA, para cada especie, y de un MANOVA, para el conjunto de las cuatro especies.

N ^o de manada ^a	HS ^b	HD	BC	TG	MANOVA
1	0,3 \pm 0,6	23,2 \pm 63,7	7,2 \pm 7,3	0,3 \pm 1,1	----
2	1,2 \pm 3,1	8,3 \pm 21,2	12,9 \pm 15,8	0,8 \pm 1,5	----
3	0,7 \pm 1,4	9,2 \pm 30,9	11,0 \pm 9,1	0,1 \pm 0,3	----
4	0,4 \pm 1,1	0,0 \pm 0,0	3,9 \pm 6,1	0,3 \pm 0,7	----
6	5,7 \pm 15,1	6,5 \pm 19,1	0,8 \pm 1,1	0,1 \pm 0,3	----
7	257,2 \pm 1012,1	176,7 \pm 749,3	0,4 \pm 1,0	0,7 \pm 2,0	----
8	22,9 \pm 51,8	0,0 \pm 0,0	2,5 \pm 2,3	0,9 \pm 2,2	----
13	7,8 \pm 14,4	6,8 \pm 22,7	0,8 \pm 1,0	0,0 \pm 0,0	----
F	0,98	1,32	18,82 *	1,54	4,90 *

* $P < 0,05$

^a Numeración de las manadas de acuerdo con la Tabla 2.1.1.

^b Las abreviaturas corresponden al nombre genérico y específico (véase la Tabla 3.2.5).

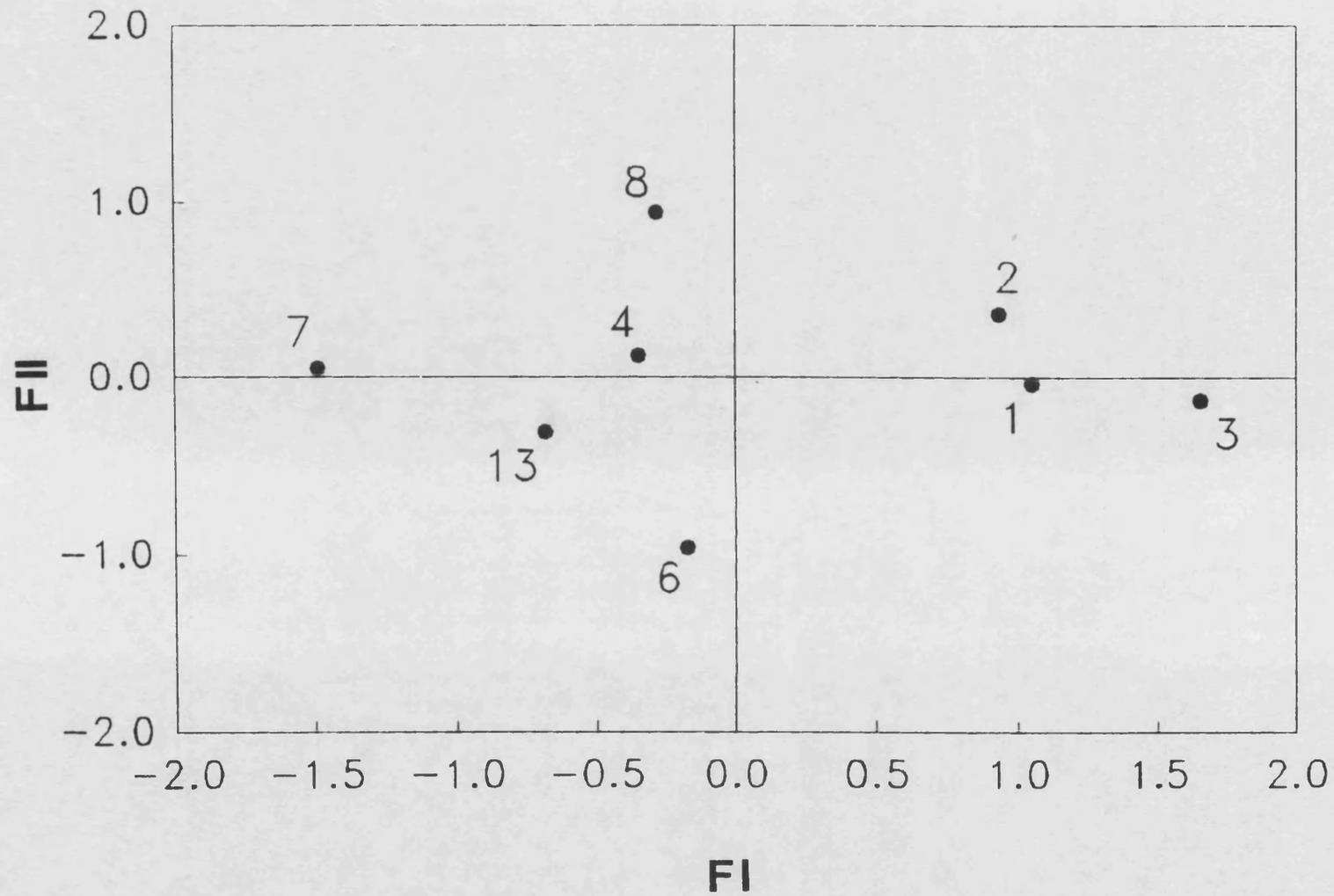


Fig. 3.2.6. Resultados del análisis discriminante entre ocho manadas de calderones. Cada manada está representada por su controlde. La numeración corresponde a la de la Tabla 2.1.1.

Tabla 3.2.14. Parámetros de localización y aprovechamiento de recursos (medias \pm desviaciones típicas), a lo largo del intestino, de las especies helmínticas componentes de los calderones comunes capturados en las islas Feroe.

Especie	N	Localización media (%)			Rango lineal medio (%)	Rango máximo (%)	Amplitud de nicho*
		Verme anterior	Verme mediano	Verme posterior			
<i>H. delamurei</i>	15	4 \pm 12	8 \pm 11	16 \pm 12	12 \pm 11	0,0-45,5	0,057 \pm 0,067
<i>H. subtilus</i>	32	2 \pm 3	7 \pm 7	22 \pm 22	20 \pm 23	0,0-98,4	0,035 \pm 0,045
<i>B. capitatum</i>	77	31 \pm 16	37 \pm 15	54 \pm 21	24 \pm 21	2,6-80,6	0,127 \pm 0,123
<i>T. globicephalae</i>	10	16 \pm 25	17 \pm 26	18 \pm 26	3 \pm 5	1,6-88,8	0,015 \pm 0,078

* Amplitud de nicho estandarizada de Levins.

N = número de infracomunidades utilizadas en los cálculos.

una gran proporción sin ocupar (nichos vacíos) (Fig. 3.2.8). En la mayoría de los casos, los helmintos se encontraron en la mitad anterior del intestino (Figs. 3.2.7; 3.2.8). De hecho, la distribución de estas especies, determinada por la posición del verme mediano, resultó ser más agregada de lo esperado cuando se comparó con un modelo del bastón roto de distribución al azar (Bush y Holmes, 1983) (16 casos por encima y 5 por debajo de los valores esperados, $Z = 3,77$, $P < 0,01$). En todos los casos, los segmentos más largos correspondieron a la distancia entre la especie situada más posteriormente y el final del intestino.

La mayoría de los helmintos tendieron a situarse en las primeras porciones del intestino, donde cabe suponer un nivel elevado de nutrientes. Las posiciones intermedias estuvieron ocupadas principalmente por *B. capitatum*. La localización de esta especie podría justificarse en base a que los acantocéfalos han de absorber el alimento a través del tegumento, por lo que sólo pueden asimilar moléculas sencillas resultantes de la digestión en el intestino. Así, se ha demostrado que estos helmintos tienen una dependencia absoluta de los mono y disacáridos como fuente de energía (Crompton y Nickol, 1985). Por contra, las últimas porciones de intestino, donde posiblemente el nivel de nutrientes sea más bajo, se encontraron escasamente ocupadas (Figs. 3.2.7; 3.2.8). En éstas solieron aparecer los cestodos difilobótridos (no considerados en los análisis estadísticos dada su baja prevalencia).

La mayoría de las veces, el solapamiento de nicho entre pares de especies fue muy reducido. Únicamente en los casos de *H. delamurei* con *T. globicephalae* y, especialmente, *H. delamurei* con *H. subtilus*, éste fue considerable (Tabla 3.2.16). Cuando el número de apariciones conjuntas fue lo suficientemente grande para el análisis estadístico, observamos que en ningún caso existió correlación entre el solapamiento y el tamaño infrapoblacional conjunto (Tabla 3.2.16). Para aquellas especies que presentan un solapamiento alto (*H. subtilus* con *H. delamurei*), esto puede interpretarse como una prueba de interacción interespecífica, pues, a pesar de que los rangos lineales aumentan con el tamaño poblacional, las dos especies parecen ajustar su distribución de

Tabla 3.2.15. Influencia del tamaño infrapoblacional en el rango lineal de tres especies helmínticas componentes en el intestino de *Globicephala melas* en las islas Feroe.

Especies ¹	verme mediano	verme anterior	verme posterior
<i>Hadwenius subtilus</i>	→ ²	←	→
<i>H. delamurei</i>	0	←	→
<i>Bolbosoma capitatum</i>	0	←	→

Nota: El rango lineal de estas tres especies está correlacionado con el tamaño infrapoblacional (coeficiente de correlación de Spearman).

¹ No se consideró la especie *T. globicephalae* debido al bajo número de apariciones.

² ← = posición significativamente más anterior conforme aumenta el tamaño poblacional; → = posición significativamente más posterior conforme aumenta el tamaño poblacional; 0 = no existe correlación significativa.

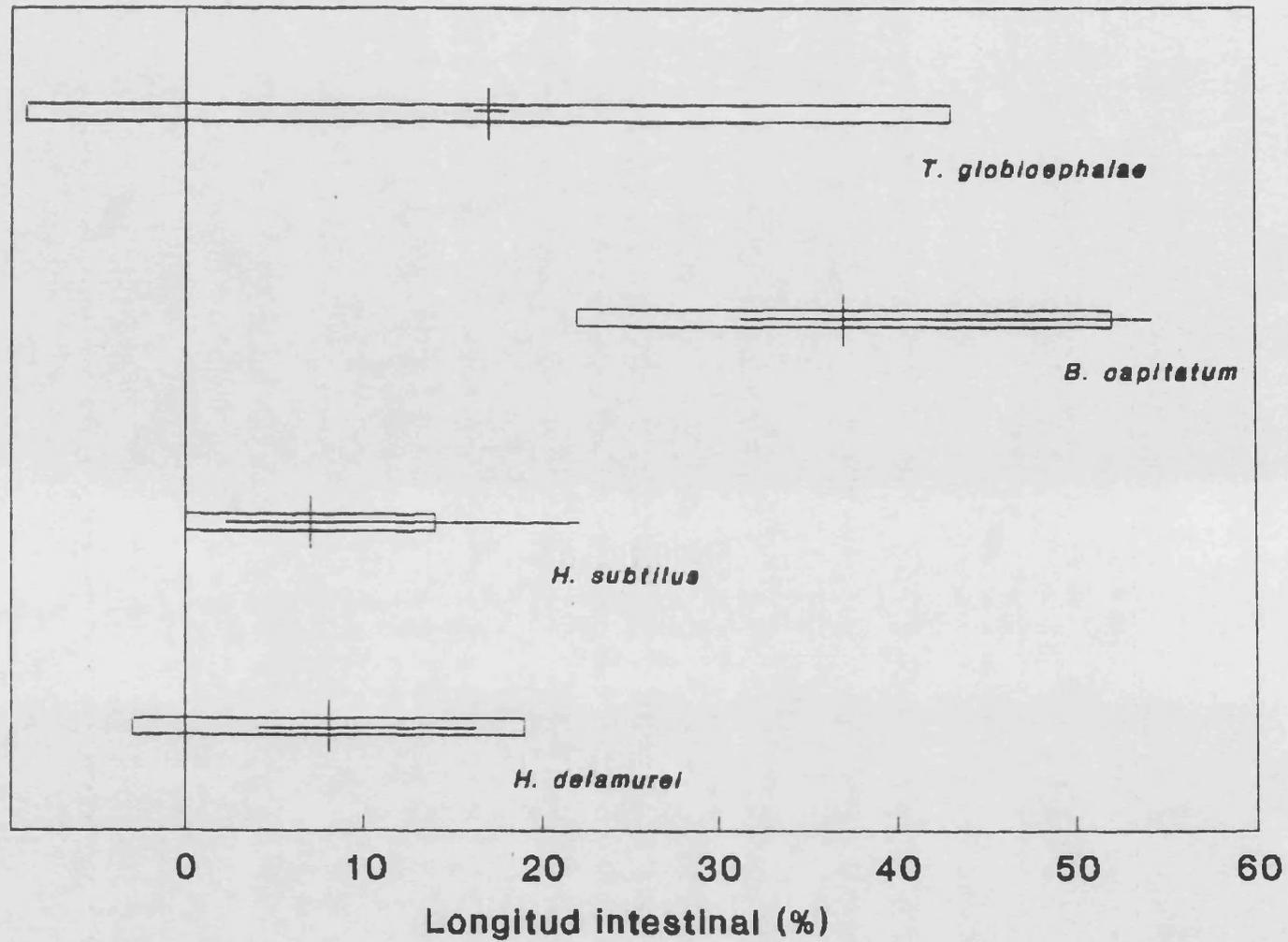


Fig. 3.2.7. Distribución intraintestinal de las especies helmínticas componentes del calderón común. Las líneas verticales indican la posición media del verme mediano en cada hospedador, la barra encierra 1 desviación típica alrededor de esa media y las líneas horizontales conectan las posiciones promedio de los vermes anteriores y posteriores.

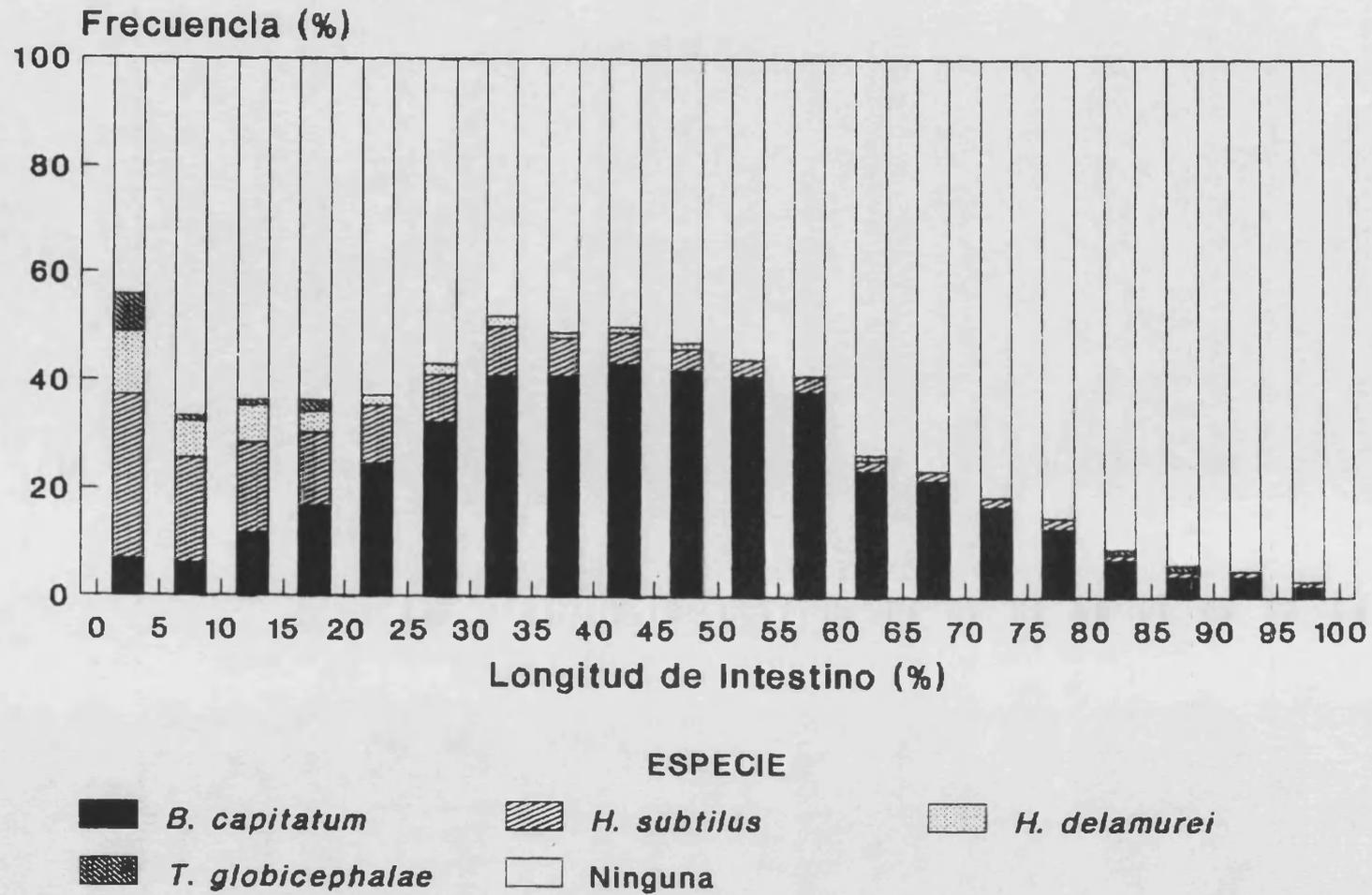


Fig. 3.2.8. Distribución de frecuencias de las especies componentes a lo largo del intestino

manera que el solapamiento no aumente significativamente.

Pudimos observar, además, otros indicios de la posible interacción entre estos dos congénères. Las posiciones promedio del verme mediano (posiciones óptimas) de ambas especies estaban muy próximas (Fig. 3.2.7). Sin embargo, las posiciones medias del verme anterior y del mediano de *H. subtilus* se desplazaron posteriormente cuando la especie aparecía con *H. delamurei* (Tabla 3.2.17). Por contra, la posición de *H. delamurei* no pareció verse afectada por la presencia de *H. subtilus*. En este último caso, sin embargo, el bajo número de apariciones en solitario de *H. delamurei* no permitió corroborar estadísticamente este extremo.

Otros datos, sin embargo, son contrarios a la posible interacción entre estas dos especies: el rango lineal medio de *H. subtilus* no se ve reducido significativamente en presencia de *H. delamurei*, y las posiciones promedio del verme mediano se encuentran más próximas entre sí cuando las densidades de ambas especies son altas (≥ 100 vermes) que cuando son bajas (< 100 vermes). Asimismo, el solapamiento es algo mayor en el primer caso (Fig. 3.2.9). Sin embargo, no pudimos corroborar estas observaciones estadísticamente dado el bajo número de casos.

Por otra parte, la posición del verme posterior promedio de *B. capitatum* se sitúa más retrasada cuando la especie aparecía con *T. globicephalae* (Tabla 3.2.17). En este caso, sin embargo, el tamaño infrapoblacional de la primera especie es significativamente mayor cuando aparece junto a la segunda. Dado que la posición del verme posterior de *B. capitatum* es dependiente del tamaño infrapoblacional (Tabla 3.2.15), pensamos que el desplazamiento del verme posterior promedio de *B. capitatum* puede deberse, en realidad, a este efecto y no a la presencia de *T. globicephalae*. Por otra parte, no hemos podido determinar el efecto de la primera especie sobre la segunda debido al bajo número de apariciones en solitario de *T. globicephalae*.

Discusión

a) Estructura de la Infracomunidad

Según Holmes y Price (1986) las comunidades parásitas pueden

Tabla 3.2.16. Solapamiento de nicho (media \pm desviación estándar) entre pares de especies helmínticas componentes, e influencia del tamaño infrapoblacional conjunto sobre éste, en el intestino de *Globicephala melas* en las islas Feroe.

Pares de especies ¹	Solapamiento de nicho ²	Correlación ³		
		r ^s	n	P
HS \times HD	0,54 \pm 0,33	0,300	11	> 0,05
HS \times BC	0,04 \pm 0,10	0,029	17	> 0,05
HS \times TG	0,04 \pm 0,07	---	3	---
HD \times BC	0,08 \pm 0,10	0,093	7	> 0,05
HD \times TG	0,34 \pm 0,57	---	3	---
BC \times TG	0,03 \pm 0,07	0,119	8	> 0,05

¹ Las abreviaturas corresponden a las iniciales de los nombres genérico y específico de las especies (véase la Tabla 3.2.5).

² Porcentaje de similitud (ec. 1 en Hulbert, 1978).

³ r^s = coeficiente de correlación de Spearman; n = número de pares utilizados para su cálculo; P = significación de la correlación (sólo se determinó cuando n fue lo suficientemente alto).

Tabla 3.2.17. Comparación, cuando una especie helmíntica componente aparece en solitario y cuando aparece con cada una de las demás, de la posición del verme mediano, del anterior y del posterior, y del tamaño infrapoblacional (N) en el intestino del calderón común en las Feroe (test de Mann-Whitney).

Especie ¹	Con/sin	Verme mediano	Verme anterior	Verme posterior	N
HS	HD	+ ²	+	0	0
	BC	0	0	0	0
	TG	0	0	0	0
HD	HS	0	0	0	0
	BC	0	0	0	0
	TG	0	0	0	0
BC	HS	0	0	0	0
	HD	0	0	0	+
	TG	0	0	+	+

¹ Las abreviaturas corresponden a las iniciales de los nombres genérico y específico de cada especie (véase la Tabla 3.2.5.). No se consideró a *T. globicephalae* dado el bajo número de apariciones conjuntas con las demás especies.

² + = rango promedio significativamente mayor en presencia de la especie dada; 0 = el rango promedio no varía significativamente.

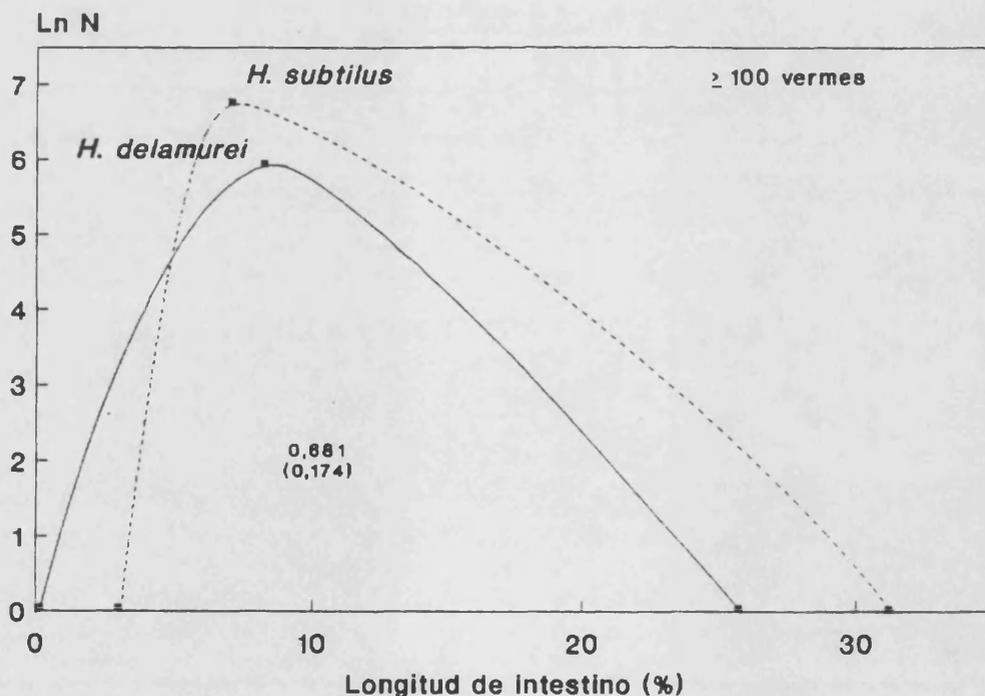
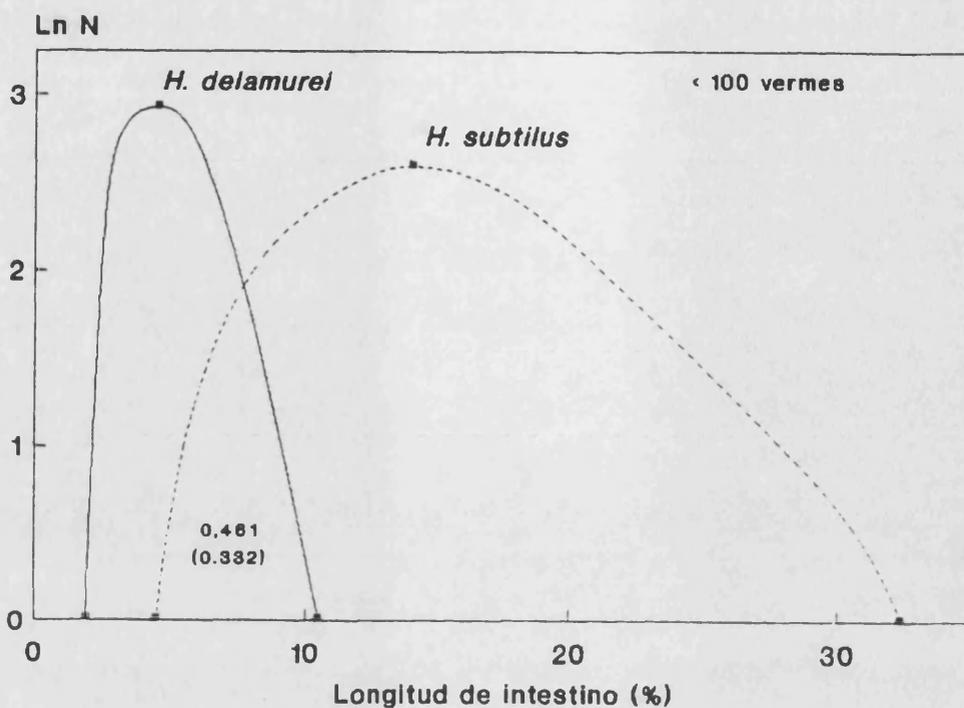


Fig. 3.2.9. Resumen del solapamiento entre los congéneres *Hadwenius delamurei* y *H. subtilis*. Cada distribución indica las posiciones medias del verme anterior, mediano y posterior, y el tamaño poblacional medio (N) de la combinación de las Infrapoblaciones: < 100 vermes (7 casos) y ≥ 100 vermes (4 casos). El solapamiento medio aparece en el área de solapamiento, con la desviación típica entre paréntesis).

ser de dos tipos: aislacionistas o interactivas. Las primeras se caracterizan por estar formadas por grupos de especialistas por el microhábitat, con poca o ninguna interacción interespecífica en comunidades no saturadas y que no han alcanzado el equilibrio. Las comunidades interactivas, por contra, estarán formadas por grupos de especies con poblaciones de alta densidad en comunidades en equilibrio en las cuales las interacciones son importantes. En realidad, estos dos tipos de modelos teóricos ocupan los extremos de un continuo, de modo que las comunidades naturales se encontrarán más cerca de uno u otro (Stock y Holmes, 1988).

Los datos de prevalencia, abundancia, y dispersión de las especies de helmintos, así como sus parámetros de diversidad, parecen indicar que los calderones capturados en la Feroe presentan comunidades intestinales depauperadas. El grado de diversidad de las infracomunidades parece determinar, en gran medida, el carácter interactivo o aislacionista de éstas. En condiciones de baja riqueza y abundancia de especies, las interacciones deben de ser raras o ausentes (comunidad aislacionista). Sin embargo, en condiciones de baja riqueza de especies y alta abundancia, existirá la posibilidad de relaciones intraespecíficas; y cuando ambos componentes de la diversidad sean altos, podremos esperar que las interacciones inter e intraespecíficas sean importantes (comunidad interactiva) (Kennedy *et al.*, 1986). Dada la baja diversidad de la comunidad helmíntica en el calderón, pensamos que es probable que las interacciones jueguen un papel poco importante en la determinación de las infracomunidades intestinales.

Kennedy *et al.* (1986), basándose en las diferencias de estructura entre las comunidades helmínticas de aves y de peces, identificaron una serie de criterios que permiten predecir el grado de diversidad de las infracomunidades. Posteriormente, estos criterios predictivos fueron desarrollados y aplicados a casos concretos por Goater *et al.* (1987) y Pence (1990). Estos hacen referencia a ciertas características del hospedador e incluyen: a) complejidad del tracto digestivo y requerimientos energéticos impuestos por la endotermia o ectotermia, b) vagilidad, c) complejidad de la dieta, d) alimentación selectiva o no selectiva, y e) exposición a parásitos de ciclo directo.

La mayor o menor complejidad del tracto digestivo afectará a la probabilidad de colonización por los helmintos, ya que, cuanto más simple sea aquél, existirán menos lugares susceptibles de ser ocupados (Kennedy *et al.*, 1986). Dentro de los mamíferos, el intestino de los odontocetos es relativamente simple: carece de ciego y no existe una distinción clara entre el intestino delgado y el grueso (Green, 1972). Sin embargo, la endotermia del calderón podría contrarrestar, en mayor o menor grado, el efecto derivado de esta relativa simplicidad. Por lo general, el mantenimiento de la endotermia requiere la ingestión de una mayor cantidad de alimento (Karasov y Diamond, 1985), lo cual debe incrementar la exposición a estadios infectantes. De acuerdo con Kennedy *et al.* (1986), este hecho justificaría, al menos en parte, la mayor abundancia y diversidad de helmintos que, en general, se observa en aves y mamíferos en comparación con los teleósteos.

Otro factor a tener en cuenta es la vagilidad del hospedador. Entendemos por ésta tanto los desplazamientos del hospedador a lo largo de grandes áreas y hábitats diferentes, como los movimientos más locales y en áreas restringidas, siempre que éstas últimas incluyan hábitats diversos. Ambas formas de vagilidad pueden estar estrechamente ligadas a la complejidad de la dieta del hospedador, puesto que a mayor vagilidad, el hospedador encontrará una mayor variedad de presas potenciales, y, por tanto, de hospedadores intermediarios (Kennedy *et al.*, 1986).

Si bien la información acerca de la distribución estacional y migraciones del calderón común en el Atlántico norte es escasa (Martin *et al.*, 1987), disponemos de algunos datos que indican que la especie sigue las rutas migratorias estacionales de ciertos cefalópodos que constituyen sus principales presas (Sergeant, 1962; Mercer, 1975; Hoydal, 1985). Esto sugiere que, si bien el calderón común es capaz de cubrir grandes distancias, esta vagilidad parece ser consecuencia de una búsqueda de fuentes muy concretas de alimento. De hecho, la dieta de este cetáceo es básicamente teutófaga y relativamente simple. Los datos de los que disponemos parecen indicar que distintas poblaciones del Atlántico norte se especializan en unas pocas presas: *Illex illecebrosus* en Terranova y *Todarodes sagittatus* en las islas Feroe (Sergeant, 1962; Mercer,

1975; Desportes, 1985; Desportes y Mouritsen, en prensa). Estas características de vagilidad determinada por la búsqueda de presas, así como una dieta especializada localmente, son propias también de grandes carnívoros, para los cuales Kennedy *et al.* (1986) sugieren comunidades depauperadas.

No obstante, la preferencia por el alimento del calderón en las islas Feroe parece variar grandemente según la época del año y las variaciones en la abundancia de presas. Normalmente, estos cetáceos se alimentan casi exclusivamente de *T. sagittatus*, a pesar de que otras presas se encuentren disponibles. Sin embargo, cuando este cefalópodo no es abundante, los calderones devienen oportunistas y suplementan su dieta con una gran variedad de presas, incluyendo teleósteos y algunos decápodos (Desportes y Mouritsen, en prensa).

Por otra parte, Kennedy *et al.* (1986) predicen que la alimentación selectiva de presas que sirven de hospedadores intermediarios a un gran número de parásitos conducirá a infracomunidades diversas. Esta posibilidad resulta difícil de corroborar, en nuestro caso, dado que no conocemos con detalle los ciclos vitales de los helmintos. Si bien parece que la alimentación de los hospedadores se centra fundamentalmente en *T. sagittatus*, no estamos en condiciones de determinar qué especies pueden utilizar este cefalópodo como hospedador intermediario. Al respecto, sólo podemos indicar que se han registrado larvas de *A. simplex* en esta especie (Smith, 1984).

La exposición de un hospedador a helmintos con ciclos vitales directos (monoxenos) capaces de entrar por penetración puede ser también un factor que incremente la diversidad de las infracomunidades (Kennedy *et al.*, 1986). En el caso del calderón en las islas Feroe, esta posibilidad no parece posible, ya que, dada su posición sistemática (Trematoda, Cestoda y Acanthocephala), hemos supuesto que los helmintos intestinales poseen ciclos indirectos.

En suma, las infracomunidades helmínticas del intestino de *G. melas* reúnen tres de los seis criterios que, según Kennedy *et al.*

(1986) predicen una fauna depauperada. Las consecuencias de poseer un intestino simple, una dieta relativamente especializada y la ausencia de parásitos monoxenos parecen determinar, al menos en parte, las infracomunidades helmínticas depauperadas. Estos factores parecen tener un mayor peso que la endotermia, la relativa vagilidad y la posible, aunque no bien determinada, alimentación selectiva del hospedador (Tabla 3.2.18). Contrariamente a lo postulado por Goater *et al.* (1987), la modalidad de termorregulación del hospedador no es, en nuestro caso, el factor más importante a la hora de determinar el grado de diversidad de las comunidades helmínticas.

Por otra parte, se ha indicado que un modelo de colonización al azar por los helmintos es propio de una comunidad aislacionista, ya que la colonización por cada especie es independiente de aquellas que se encuentren previamente asentadas (Goater *et al.*, 1987; Pence, 1990). Tal pareció ser el caso del calderón común, pues la distribución del número de especies por hospedador no difirió significativamente de una distribución de Poisson.

La falta de afinidad entre las especies y de correlación significativa entre las abundancias de éstas, así como de especies del núcleo, nos indica que las posibilidades de desarrollar lo que Bush (1980, en Goater *et al.* (1987)) denomina "componente determinista de la infracomunidad" serán bajas. Según Bush y Holmes (1986), es este componente determinista el que resultará de importancia en una comunidad interactiva. Igualmente, Stock y Holmes (1988) consideran como prerequisites para que se den este tipo de comunidades el que éstas sean ricas en especies y que una parte substancial de las especies aparezcan regular y conjuntamente. Sólo bajo estas condiciones de altas densidades poblacionales, se esperará que las presiones selectivas entre los parásitos se manifiesten (Holmes y Price, 1986).

Sin embargo, Lotz y Font (1985) determinaron que, a pesar de que las infracomunidades helmínticas de dos poblaciones de *Eptesicus fuscus* (Chiroptera) son diversas y muy comprimidas, las interacciones contemporáneas tenían poca importancia en la estructuración de estas infracomunidades. Estos autores concluyeron

Tabla 3.2.18. Criterios de Kennedy *et al.* (1986) para predecir el grado de diversidad de una comunidad helmíntica, aplicados a la comunidad helmíntica intestinal del calderón común en las islas Feroe (véanse más detalles en la sección 3.2.4 del texto).

Criterios	Comunidad depauperada		Comunidad diversa
Tracto digestivo y Termorregulación	Simple	←	Complejo
Vagilidad	Baja	→?	Alta
Dieta	Simple	←	Compleja
Alimentación selectiva	No	→?	Sí
Ciclos vitales de los helmintos	Indirectos	←	Directos
Tendencia general	Depauperada	←	Diversa

que las interacciones jugarán un papel importante en la determinación de las comunidades helmínticas sólo cuando las especies estén cerca de su capacidad de carga y los recursos sean limitantes. Por contra, Goater y Bush (1988) demostraron que las infracomunidades en *Numenius americanus* (Charadriiformes) muestran interacciones a pesar de ser bastante simples en cuanto a la riqueza de especies y abundancia de las mismas. Según estos autores, una alta diversidad no tiene por qué ser un requisito que determine el carácter interactivo de las infracomunidades; más bien es la presencia de congéneres simpátricos lo que podría ser crucial. La importancia de este aspecto se vería incrementada, además, si los congéneres son especialistas respecto al hospedador (estenoxenos) y utilizan los mismos hospedadores intermediarios (Goater y Bush, 1988).

Por todo ello, es necesario estudiar también la localización y utilización del nicho de cada especie en el intestino, para determinar con mayor exactitud las relaciones interespecíficas en las infracomunidades. En nuestro caso, los parámetros referentes al nicho se determinaron a partir de la posición de los helmintos a lo largo del intestino. Sin embargo, aunque este eje lineal sea probablemente de gran relevancia, los ejes radial y circunferencial, no considerados en el presente estudio, también pueden tener importancia (Bush y Holmes, 1986; Stock y Holmes, 1988). Esto ha sido puesto de manifiesto en varios estudios. Por ejemplo, Lybery *et al.* (1989) demostraron la importancia del eje circunferencial en la distribución de *Echinococcus granulosus* Batsch, 1786 en la superficie intestinal del perro (*Canis familiaris* L.).

No obstante, los parásitos intestinales puede distribuirse en tres "gremios" o grupos de especies que utilizan el mismo tipo de recursos y de la misma forma (los "guilds" de Root (1967)). Según el tipo de alimentación, estos gremios pueden asociarse a distintos niveles en el eje radial del intestino. Así, podemos distinguir: los "trematodos/nematodos" que poseen aparatos digestivos, succionan activamente y se alimentan de la mucosa o del contenido intestinal; y los "absorbedores pequeños" y "absorbedores grandes" (cestodos y acantocéfalos) que absorben los nutrientes a través de

su superficie corporal. Los absorbedores pequeños se encuentran, por lo general, asociados a la zona paramucosa del intestino, mientras que los absorbedores grandes suelen mantener la mayor parte de su biomasa en el lumen (Bush y Holmes, 1986; Stock y Holmes, 1988). En nuestro caso, *H. subtilus* y *H. delamurei* pertenecerán al primer grupo, *B. capitatum* y *T. globicephalae*, al segundo, y los cestodos Diphyllbothriidae, al tercero.

Según Holmes y Price (1986), las comunidades interactivas pueden separarse de las aislacionistas estableciendo (i) si los nichos vacíos son habituales en esas comunidades, (ii) si los parásitos se distribuyen independientemente en el espacio/recurso (longitud intestinal en el presente estudio) y (iii) si las distribuciones reconocidas de los parásitos son independientes de la presencia de otros miembros del mismo gremio. A continuación, analizaremos estos aspectos:

i) Presencia de nichos vacíos

Según distintos autores (Rohde, 1977, 1989, 1991; Price, 1986), la presencia de nichos vacíos es propia de las comunidades aislacionistas. No obstante, esto no excluye por completo la posibilidad de interacciones intraespecíficas. Holmes (1986) indica que éstas pueden darse incluso en sistemas de baja diversidad. De acuerdo con este autor, si dos especies tienen posiciones óptimas similares a lo largo del intestino, éstas pueden competir por tales posiciones sin importar la disponibilidad de otras posiciones no ocupadas. Por tanto, la existencia de nichos vacíos no parece negar ni disminuir la importancia de las interacciones en las áreas ocupadas (Bush y Holmes, 1986; Stock y Holmes, 1988).

En nuestro estudio, observamos una gran cantidad de nichos vacíos (Fig. 3.2.8), especialmente en la última porción del intestino. Por gremios, los trematodos/nematodos tienden a utilizar las primeras porciones, mientras que los pequeños absorbedores se encuentran principalmente en regiones algo más retrasadas. Los grandes absorbedores aparecen raramente en nuestro sistema y se suelen hallar en la mitad y últimas porciones del intestino. El bajo número de apariciones de estos últimos determina el que, en

muchos casos, sus nichos potenciales se encuentren vacíos.

ii) Distribución en el intestino

Los resultados obtenidos indican que las especies componentes presentan una distribución claramente agregada a lo largo del intestino. Igualmente, observamos que el nicho reconocido de las especies está positivamente correlacionado con el tamaño poblacional. Sin embargo, la posición del verme mediano, que podríamos considerar como una estimación del lugar óptimo de la especie, es independiente de este factor, excepto en el caso de *H. subtilus*. En este caso, esta posición parece estar influida también por la presencia o ausencia de *H. delamurei* (véase más abajo).

Estas características sugieren una comunidad donde la distribución de las especies helmínticas está mediada principalmente por los niveles de nutrientes en el intestino. Así, cada especie se sitúa en su lugar óptimo de aprovechamiento de recursos, independientemente de las demás. Las bajas amplitudes de nicho de las especies (Tabla 3.2.14) indicarían, asimismo, un alto grado de especialización.

Estas cualidades parecen ajustarse a la "hipótesis de la respuesta individualista", que predice una comunidad formada por especialistas que se han adaptado independientemente para ocupar nichos restringidos (Price, 1980). El resultado sería, por tanto, el de una comunidad básicamente aislacionista (Holmes y Price, 1986).

En cambio, Rohde (1977, 1989, 1991), basándose en estudios de Monogenea de peces, sostiene que la ocupación de un nicho restringido es esencial para mantener el contacto intraespecífico que posibilite el apareamiento. Esto es especialmente cierto en el caso de parásitos con poblaciones sobredispersadas y que muestran una alta especificidad por el hospedador. Esta hipótesis, no necesariamente excluyente con la anterior, se conoce como la "hipótesis de la concentración de la población" o "hipótesis de la eficiencia reproductiva" (Holmes y Price, 1986; Holmes, 1990b).

Según este modelo, cabe suponer que las especies

filogenéticamente próximas ocuparán, en principio, nichos muy separados entre sí con objeto de evitar hibridaciones (Holmes y Price, 1986). Sin embargo, en el caso de los congéneres no segregados, las diferencias en los órganos copulatorios podrían igualmente representar una barrera reproductora efectiva (Rohde y Hobbs, 1986; Rohde, 1991). Asimismo, otros factores de tipo químico o etológico podrían actuar en el mismo sentido. Esto posibilitaría que estas especies mostrasen una distribución próxima en el hospedador. Quizás este pueda ser el caso de *H. subtilus* y *H. delamurei*, si bien sería necesario un estudio más detallado, especialmente de la morfología de sus órganos copuladores, para corroborar esta suposición.

Lógicamente, y al igual que en el caso de la hipótesis de la respuesta individualista, la competencia interespecífica en las infracomunidades determinadas por la concentración de la población con fines reproductivos no jugarán un papel importante (Rohde y Hobbs, 1986; Rohde, 1991). En consecuencia, las infracomunidades resultantes serán aislacionistas.

Sin embargo, existe un dato en este estudio que no parece ajustarse al de una infracomunidad de este tipo: los nichos fundamentales de las especies componentes se extendieron a lo largo de gran parte del intestino y fueron substancialmente mayores que los nichos reconocidos. Esto sugiere que el grado de especialización de los helmintos a partes específicas del intestino no los limita a un lugar preciso, en contra de lo supuesto para una comunidad aislacionista. No obstante, la especialización y/o la eficiencia reproductora determinaría la situación óptima (verme mediano) de cada especie.

Sin embargo, los nichos fundamentales podrían ser menores de lo observado, pues constatamos que la mayoría de los nichos realizados tienden a estar sesgados hacia el extremo posterior del intestino (Fig. 3.2.7). Esto parece indicar que, ocasionalmente, los helmintos pueden ser arrastrados de su posición habitual debido a su senescencia o a otras causas. Con frecuencia, observamos que en las últimas porciones del intestino tiende a acumularse materia no digerida. Además, hemos estudiado material que fue congelado

algún tiempo después de la muerte del hospedador, por lo que no podemos descartar cierta movilidad *postmortem* de los helmintos. Dichas migraciones podrían estar determinadas por el descenso de la temperatura corporal del hospedador. Así, los parásitos tienden a desplazarse entonces hacia los lugares que tardan más en enfriarse.

iii) Respuesta a miembros del mismo gremio

Algunos análisis parecen indicar ciertas interacciones entre las especies congénéricas *H. subtilus* y *H. delamurei*. Aparentemente, ambas poseen localizaciones óptimas muy similares y, en principio, *H. delamurei* parece determinar el desplazamiento de *H. subtilus*. Esto podría indicar, dicho sea con grandes reservas, que la primera especie está mejor adaptada al calderón común que la segunda. Sin embargo, la evidencia en este sentido es equívoca y, en ciertos aspectos, contradictoria. Además, en muchas ocasiones, el bajo número de casos impidió un análisis riguroso de los datos.

Por todo ello, concluimos que las comunidades helmínticas intestinales del calderón común parecen ser básicamente aislacionistas debido a su baja diversidad, a la escasa abundancia de las especies y a su colonización al azar del hospedador, a la abundancia de nichos vacíos y a la distribución agregada de los helmintos en el intestino. Sin embargo, en virtud del carácter no restrictivo de estos conceptos, podemos entrever algunos rasgos propios de comunidades interactivas, en particular, en lo que respecta a la localización de las dos especies congénéricas. Sin embargo, no hemos sido capaces de demostrar fehacientemente la existencia de competencia interactiva entre ellas. Igualmente, no hemos probado que el efecto de los cambios de localización observados tengan ningún efecto sobre la dinámica poblacional de las especies. Además, debemos tener en cuenta que aunque los datos puedan aproximarse a alguno de los modelos teóricos propuestos, esto no prueba necesariamente que se deba a la existencia de mecanismos determinados. En algunos casos, se ha visto que la restricción del nicho de ciertos parásitos puede ser un subproducto de fuerzas no adaptativas, tales como respuestas inmunológicas locales del hospedador o inmunidad cruzada no específica entre los parásitos (Holmes, 1990b).

b) Estructura de la Comunidad Componente

En primer lugar, abordaremos la influencia de los factores estudiados (clase de edad y sexo del hospedador, así como la manada a la que pertenecen) sobre la estructura de la comunidad helmíntica componenete.

Nuestros resultados indican un claro efecto de la clase de edad en la abundancia de las especies componentes. En todos los casos los individuos ≥ 10 años de edad mostraron una mayor abundancia de helmintos que los calderones < 10 años. Este hecho tiene su reflejo, asimismo, en una mayor diversidad helmíntica en los primeros. Dado que hemos supuesto que, en virtud de su posición sistemática, los helmintos detectados poseen ciclos vitales heteroxenos, creemos que las diferencias indicadas pueden explicarse, en gran parte, (i) por un tiempo de exposición mayor a los estadios infectantes en los calderones ≥ 10 años y (ii) por una ingesta mayor de alimento en estos individuos, tanto en número de presas como en tamaño de éstas. Estos dos factores se verán reflejados, sin duda, en una mayor probabilidad de infección entre los individuos de mayor edad.

Como vimos, el efecto del sexo del hospedador sobre la comunidad helmíntica no fue tan evidente como en el caso anterior. Las diferencias en la abundancia de las especies, consideradas colectivamente, entre ambos sexos no se vieron reflejadas, sin embargo, en diferencias significativas en los parámetros de diversidad. Las diferencias debidas al sexo fueron especialmente manifiestas en el caso de *H. subtilus*. De hecho, nuestros resultados sugieren una mayor resistencia a este parásito entre las hembras. En apoyo de esta idea, podemos indicar que ciertos estudios parecen demostrar que las hormonas sexuales femeninas, especialmente los estrógenos, incrementan la resistencia a ciertas infecciones de helmintos en ratas de laboratorio, mientras que las masculinas parecen favorecerlas (Dobson, 1965, 1966; Reddington et al., 1981; Molan et al., 1984; Molan y James, 1984). También se conocen observaciones en este sentido en mamíferos salvajes. Folstad et al. (1989) observaron una mayor abundancia de larvas del díptero *Hypoderma tarandi* (L.) en renos adultos macho (*Rangifer tarantus* L.) que en las hembras. Al parecer, estas diferencias

vinieron determinadas por las altas concentraciones de corticoesteroides y testosterona en los machos que impidieron la obtención de una respuesta inmunológica efectiva.

Igualmente, habremos de tener en cuenta las posibles diferencias de comportamiento o de régimen alimenticio entre los calderones de ambos sexos, que puedan determinar las abundancias más altas en los machos. El calderón común muestra un dimorfismo sexual que se manifiesta en el tamaño corporal, de modo que los machos adultos son, por término medio, mayores que las hembras. Los machos llegan a alcanzar los 1700 Kg de peso, mientras que las hembras no sobrepasan los 1000 Kg. Estos cetáceos consumen diariamente el 5 % de su peso corporal en presas, lo cual supone unos 50 Kg en las hembras, frente a unos 100 Kg en los machos (Martin, 1990). La mayor ingesta diaria de alimento en los machos podría incrementar las posibilidades de infección.

Las diferencias observadas entre las ocho manadas estudiadas resultan más difíciles de interpretar. Esto se debe a que, en el presente estudio, resulta imposible de separar el efecto que pueda ejercer la pertenencia a una manada determinada *per se*, de aquel derivado de posibles variaciones estacionales, pues éstas fueron capturadas en distintas épocas del año (Tabla 2.1.1).

Distintos análisis genéticos y de sustancias contaminantes sugieren la existencia de varias poblaciones del calderón común en las islas Feroe (Andersen, 1988, en prensa; Aguilar *et al.*, en prensa). En principio, nuestros resultados parecen concordar con los de Aguilar *et al.* (en prensa) en su investigación sobre niveles de organoclorados. No obstante, estos autores no analizaron exactamente las mismas manadas que nosotros (sólo las Manadas 3, 4 y 7 coinciden en ambos estudios). Así, los animales de la Manada 3 y la 7 que encontramos en extremos opuestos del eje determinado por la primera función discriminante (Fig. 3.2.6), mostraron niveles de organoclorados distintos, y a los del resto de las manadas estudiadas por Aguilar *et al.* (en prensa). Por contra, la Manada 4, que mostró unos contenidos de organoclorados similares a los de otras manadas estudiadas por estos autores e intermedios a los de las manadas 3 y 7, se situó, en nuestro estudio, entre las Manadas

3 y 7 a lo largo del referido eje. Si bien nuestros datos, por sí solos, no pueden ni afirmar ni negar la existencia de varias poblaciones de calderones en las Islas Feroe, éstos son concordantes con los resultados obtenidos en trabajos anteriores que avalan esta hipótesis.

No obstante, dado que las manadas fueron capturadas en distintos periodos, debemos de considerar, asimismo, que las diferencias entre éstas puedan ser debidas a las posibles variaciones estacionales en la abundancia de helmintos. Esto podría darse especialmente en el caso de *B. capitatum*, pues los calderones de las Manadas 1, 2 y 3, capturadas en el verano de 1987 con pocos días de diferencia, mostraron una abundancia mucho mayor que la de los individuos capturados en otoño y primavera (Tabla 3.2.13).

Estas fluctuaciones estacionales parecen ser muy comunes en los acantocéfalos (Kennedy, 1985; Amin, 1987b; Lasee, 1989). En particular, se ha observado que la prevalencia e intensidad de infección de *Corynosoma semerme* (Forsell, 1904), una especie filogenética y ecológicamente próxima a *B. capitatum*, mostraron diferencias significativas entre focas aneladas (*Pusa hispida* (Schreber, 1775)) del mar Báltico obtenidas en primavera y otoño. Tales diferencias parecieron estar causadas por cambios en la alimentación ligados a las migraciones estacionales de las focas (Helle y Valtonen, 1981; Valtonen y Helle, 1988).

Aunque se desconoce por completo el desarrollo de las infecciones de *Bolbosoma* spp., parece ser que los acantocéfalos parásitos de hospedadores homeotermos poseen una vida corta (Helle y Valtonen, 1981; Valtonen y Helle, 1982). Por ello, los cambios en la alimentación, determinados por causas estacionales, geográficas, u otras no determinadas, podrían reflejarse en fluctuaciones a corto plazo en la prevalencia e intensidad de infección de estas especies.

Holmes y Price (1986) propusieron una serie de hipótesis, no necesariamente excluyentes entre sí, con objeto de modelizar la estructura y dinámica de las comunidades helmínticas componentes. Estas son: a) "hipótesis de la coespeciación", b) "hipótesis del

tamaño de las islas", c) "hipótesis de la distancia a las islas", d) "hipótesis temporal". A ellas, Goater *et al.* (1987) añadieron la "hipótesis de captura por el hospedador".

Dos de éstas, la del tamaño de las islas y la de la distancia a las islas, se basan en la teoría de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1967). No obstante, la aplicación de ésta a los sistemas hospedador-parásito presenta algunas dificultades tanto de tipo práctico como conceptual (véase la revisión crítica de Kuris *et al.*, 1980).

No obstante, los hospedadores pueden asimilarse a islas en tres niveles de organización: individuos, poblaciones y especies. En nuestro estudio, consideraremos a la población de calderones como un archiélago, de modo que cada individuo corresponde a una isla distinta. Según esto, podremos determinar si ligeras diferencias entre las islas (individuos) tienen algún efecto importante en el número de especies helmínticas, en su abundancia y, en suma, en la diversidad de las comunidades.

En nuestro estudio, elegimos tres variables referentes al tamaño de los hospedadores: longitud del intestino, talla del hospedador y edad del mismo. Estas variables estuvieron correlacionadas positivamente con los parámetros de diversidad (número de especies, número de individuos parásitos e índice de diversidad) (Tabla 3.2.9). Estos resultados parecen estar en consonancia con la hipótesis del tamaño de las islas, que postula que las islas más grandes albergarán un mayor número de especies. Este efecto podría explicarse por tres mecanismos (véase Holmes y Price, 1986): (i) una mayor área se corresponde con una mayor probabilidad de recibir especies colonizadoras y éstas sobrevivirán más tiempo porque las poblaciones más grandes tendrán una menor probabilidad de extinción debida a la competencia, enemigos u otros factores estocásticos; (ii) las áreas mayores tienen mayor probabilidad de recoger una mayor variedad de colonizadores, por lo que acumularán un mayor número de especies por unidad de tiempo; (iii) un área mayor determina, generalmente, una mayor diversidad de hábitats.

En el caso del calderón común, pensamos que es el primer mecanismo el que juega el papel más importante. La probabilidad de colonización (infección) parece venir determinada por la talla y edad de los hospedares. Los animales mayores ingieren mayor cantidad de alimento y presas más grandes. El segundo mecanismo es más difícil de evaluar. En principio, los datos de los que disponemos no parecen indicar ninguna relación de la variedad de presas con la talla de los calderones (Desportes y Mouritsen, en prensa). En cuanto al último de los factores considerados, no creemos que éste sea de gran importancia en nuestro sistema. Es cierto que cuanto mayores sean los intestinos, ofrecerán mayor espacio físico para los parásitos. Sin embargo, su estructura es relativamente simple y no parece variar sensiblemente con el tamaño. Por ello, pensamos que no existe ningún motivo para suponer que el tamaño del intestino suponga una mayor variedad de hábitats. La correlación de la longitud intestinal con los parámetros de diversidad podría no tener significado biológico, dado que existe, asimismo, una correlación altamente significativa entre esta variable y la talla y edad de los hospedadores (Tabla 3.2.9).

Otra de las cuestiones que abordaron MacArthur y Wilson (1967) en el desarrollo de su teoría fue la distancia de las islas de la fuente de colonización: cuanto más lejos de la fuente, encontraremos menos especies. En este caso, la "distancia" puede interpretarse como una medida de la dificultad en alcanzar al hospedador. En el caso de los parásitos la dificultad de encuentro con el hospedador es, a menudo, función de los hábitos alimenticios de éste. Las "distancias ecológicas" que encuentran los parásitos pueden variar marcadamente entre individuos hospedadores. En muchas ocasiones éstas vienen determinadas por diferencias etológicas entre éstos (Holmes y Price, 1986). Por ejemplo, Halvorsen (1986) demostró que el estatus social determina la prevalencia del nematodo *Elaphostrongylus rangiferi* Mitskevich en renos, *Rangifer tarandus* (L.). Además, el complejo sistema inmunitario de los mamíferos contribuirá posiblemente en las diferencias entre individuos (Pence, 1990).

En el presente estudio, la importancia de estos factores resultan difíciles de determinar. No obstante, las diferencias

observadas entre los sexos de calderones parecen concordar con el modelo propuesto.

Price (1980) propuso como corolario a la teoría de la biogeografía de islas, la hipótesis temporal, que se desarrolla en una escala de tiempo evolutiva. Según este autor, las comunidades parásitas (islas) pasan, a través del tiempo, por cuatro fases: fase no interactiva, fase interactiva, fase clasificatoria y fase evolutiva. La primera se produce en comunidades jóvenes e implica la colonización aislada por las especies. Estas no son influidas por la competencia, ya que las poblaciones son bajas y existen pocos competidores ya asentados. En estas circunstancias, el número de especies no ha llegado aún al equilibrio. En la fase interactiva, se alcanza el equilibrio ya que la competencia causa la extinción de algunas especies. La competencia por exclusión es importante y el número de especies disminuye. La fase clasificatoria conduce a un mayor equilibrio en el número de especies porque la elección de las especies a través de las interacciones tendrá como consecuencia un mayor empaquetamiento de aquellas más capaces de coexistir. La fase evolutiva culmina en un equilibrio en el número de especies aún mayor, ya que la coevolución de los competidores conduce a una refinada adaptación a otros factores medioambientales y, por tanto, a una ocupación de nichos más estrecha. Así, un mayor número de especies será capaz de coexistir en el recurso disponible. Sin embargo, Bush et al. (1990), en un estudio comparativo de las comunidades helmínticas de vertebrados, cuestionaron la validez de esta teoría. Los datos obtenidos por estos autores indican que las aves acuáticas poseen las comunidades más ricas. Sin embargo, de ser cierta la hipótesis temporal, deberían de ser los peces, que representan el tipo de vida más antiguo entre los vertebrados, los que poseyeran las comunidades helmínticas más ricas (Bush et al., 1990).

El fenómeno conocido como la "captura por el hospedador" (una adaptación de un parásito a una nueva especie de hospedador) es un requisito necesario para que se cumpla la hipótesis temporal. Price (1980) sugirió que muchas comunidades parásitas se encuentran en la fase no interactiva. En estas condiciones, aún no se ha alcanzado el equilibrio en el número de especies determinado por iguales

tasas de colonización (por captura por el hospedador) y de extinción. Los datos obtenidos en este estudio parecen indicar que la comunidad helmíntica estudiada podría encontrarse en esta fase. Además, si bien los datos sobre la filogenia de las especies parásitas del intestino de *G. melas* son muy limitadas, sus presumibles relaciones filogenéticas parecen indicar que gran parte de ellas han sido adquiridas mediante el fenómeno de la captura por el hospedador.

Los cestodos tetrabótridos representan un grupo formado por especies parásitas de aves marinas y mamíferos marinos en ecosistemas pelágicos (Baer, 1954; Hoberg, 1987a). Posiblemente, estos vermes derivaron de ancestros parásitos de peces que colonizaron a los hospedadores homeotermos durante el Terciario (Hoberg, 1987a). Además, en vista de las relaciones filogenéticas entre los géneros de familia, parece que las especies que parasitan a los cetáceos tienen su origen en las de aves marinas (Baer, 1954; Hoberg, 1987a, 1989). Asimismo, parece que los difilobótridos de mamíferos y las aves surgieron de formas parásitas de peces (Bush *et al*, 1990).

Los acantocéfalos de la familia Polimorphidae son parásitos de aves acuáticas, principalmente, si bien dos géneros, *Bolbosoma* y *Corynosoma* incluyen mayoritariamente especies parásitas de mamíferos marinos (Petrochenko, 1958; Amin, 1985). Esto hace pensar, asimismo, en un fenómeno de "captura" de los polimórfidos por parte de los cetáceos. De hecho, el origen de los acantocéfalos parece ser acuático, puesto que, según Baer (1971), el paso a hospedadores exclusivamente terrestres fue un fenómeno secundario y relativamente reciente.

El origen de los digénidos de la familia Campulidae resulta, sin embargo, mucho más controvertido (Abril *et al*., 1991). Estos se hallan únicamente en mamíferos marinos: cetáceos, pinnípedos y nutria marina (*Enhydra lutris* (L.)). No obstante, los campúlidos parásitos de los pinnípedos y de la nutria marina están representados por unas pocas especies (Delyamure, 1955; Adams y Rausch, 1989). Por ello, se ha considerado que los campúlidos son típicos de los cetáceos y que las especies presentes en los

pinnípedos fueron adquiridas (captura por el hospedador) a partir de algunas formas parásitas de los cetáceos (Delyamure, 1955). A nuestro juicio, el hecho de que ni los pinnípedos ni la nutria marina alberguen ningún género exclusivo de éstos parece confirmar la colonización relativamente reciente de estos hospedadores.

Tradicionalmente, se ha postulado que los campúlidos son afines a los Fasciolidae Railliet, 1985 (Beverley-Burton, 1972). Esta hipótesis que fue avalada inicialmente por estudios cladísticos (Brooks et al., 1985)), aunque Brooks et al. (1989), en una revisión cladística posterior, sugirieron que estos digénidos están relacionados con los Acanthocolpidae (Lühe, 1906). Esta posibilidad ya había sido señalada por Cable (1974). No obstante, Caballero (1952), en su monografía sobre los acantocólpidos, sostiene que las similitudes morfológicas entre los digénidos del género *Pleorchis* Railliet, 1896 y los campúlidos son puramente superficiales.

La aceptación de una u otra hipótesis nos conducirá a conclusiones diametralmente opuestas. Los acantocólpidos son parásitos de peces (Caballero, 1952), por lo que de ser cierta su afinidad con los campúlidos, podría concluirse que éstos tienen un origen reciente en los cetáceos. Por contra, los fasciólidos constituyen una familia de digénidos parásitos de gran cantidad de órdenes de mamíferos (Yamaguti, 1971). En caso de aceptar la relación entre los campúlidos y los fasciólidos, aquéllos derivarían de la helmintofauna de un mamífero ancestral y habrían surgido como resultado de una coevolución con el hospedador. La hipótesis de la coespeciación sostiene que la filogenia de los parásitos refleja la de sus hospedadores y, como consecuencia de ello, las comunidades parásitas pueden considerarse como unidades que coevolucionan con el hospedador (Brooks, 1980).

En el caso del calderón común parece que la captura por el hospedador es cualitativamente más importante a la hora de determinar la comunidad componente intestinal que la coespeciación. Sin embargo, de aceptarse la hipótesis que sugiere una coevolución entre los campúlidos y sus hospedadores, este fenómeno resultaría importante, desde un punto de vista cuantitativo, en la

determinación de esta comunidad intestinal: los campúlidos representaron más del 90 % de los helmintos detectados y la mitad de las especies componentes. Así, nos encontraríamos bien ante un sistema donde todas las especies han sido adquiridas mediante la captura por el hospedador, bien ante un modelo mixto donde tanto la captura por el hospedador como la coespeciación son importantes.

En lo que respecta a la captura por el hospedador, Goater *et al.* (1987) propusieron la hipótesis del mismo nombre con objeto de predecir el carácter interactivo o aislacionista de las infracomunidades. Según éstos autores, las comunidades helmínticas formadas por especies sin relación filogenética estarán organizadas de modo radicalmente distinto a aquellas que están compuestas por congéneres y especies filogenéticamente próximas. Las primeras tendrán un carácter aislacionista, mientras que las segundas serán básicamente interactivas. Si las comunidades parásitas se forman mediante capturas aisladas de especies sin parentesco, probablemente la competencia no será una fuerza determinante en la estructura de la comunidad. Por contra, obtendremos comunidades interactivas si se dan frecuentemente situaciones en las que varios parásitos utilizan el mismo hospedador intermediario. Esto dará lugar a infracomunidades dominadas por especies filogenéticamente similares, como los congéneres. Además, esta circunstancia permitirá la coespeciación a nivel de las infracomunidades, lo cual conducirá a una mayor abundancia y diversidad de helmintos.

En nuestro caso, encontramos (i) una gran proporción de congéneres entre las especies intestinales (difillobótridos y campúlidos) y (ii) las dos especies del género *Hadwenius* parecen dominar la comunidad. Sin embargo, las especies del género *Diphyllobothrium* no apreciaron nunca conjuntamente y las de *Hadwenius* mostraron una baja afinidad (*sensu* Fager (1957)) y ausencia de correlación positiva entre sus abundancias. Si bien desconocemos por completo los hospedadores intermediarios que utilizan estas especies, los datos obtenidos indican que éstas no parecen utilizar los mismos hospedadores intermediarios. Esto podría explicarse por una baja especificidad hospedador-parásito a este nivel. Por tanto, la comunidad helmíntica estudiada no parece ajustarse del todo al modelo propuesto por Goater *et al.* (1987).

Tras el estudio de una gran cantidad de datos de distintos hospedadores terrestres y acuáticos, Bush *et al.* (1990) demostraron que, por término medio, los vertebrados acuáticos albergan un mayor número de especies helmínticas componentes que los terrestres. Por ello, llegaron a la conclusión de que los factores ecológicos son más importantes que la filogenia del hospedador a la hora de determinar la comunidad helmíntica componente. Al parecer, la explicación de este hecho radica en que muchas especies de helmintos (la inmensa mayoría de los platelmintos, gran parte de los acantocéfalos y parte de los nematodos) están ligados a sistemas acuáticos, por lo que los hospedadores que viven en este medio encontrarán una mayor riqueza de especies (Bush *et al.*, 1990). Estos autores indican, asimismo, que la captura por el hospedador parece ser un fenómeno que determina, en gran medida, la riqueza de las comunidades.

En el caso de los calderones capturados en las Feroe, podríamos llegar a conclusiones similares a la de los autores arriba mencionados, por las siguientes razones: (i) a pesar de presentar una helmintofauna depauperada, el número de especies componentes está dentro del rango registrado para mamíferos acuáticos por Bush *et al.* (1990); (ii) gran parte de las especies parecen haber sido adquiridas recientemente (capturada por el hospedador): el calderón común, y los cetáceos en general, muestran una comunidad helmíntica cualitativamente similar a la de aves marinas (ejs.: cestodos difilobótridos y tetrabótridos, acantocéfalos polimórfidos, nematodos anisákidos) (Bush *et al.*, 1990).

A escala evolutiva, podemos apreciar, asimismo, la actuación de factores ecológicos en la conformación de la comunidades helmínticas de los cetáceos. Los ecosistemas pelágicos podrían haber supuesto una barrera para la distribución de los parásitos terrestres (Hoberg, 1987a). En este sentido, Delyamure (1955) señala que el modo de vida pelágico, la vagilidad y otras características de los cetáceos, que han ido apareciendo en el curso de la evolución, colocaron a las especies de helmintos de origen terrestre bajo condiciones que podrían haber determinado la extinción de una parte de éstas. Además, la independencia de los

cetáceos del medio terrestre desde principios del Terciario (Barnes *et al.*, 1985) conllevó el aislamiento de sus helmintofaunas y la imposibilidad de adquirir nuevas especies de los mamíferos terrestres.

No obstante, si bien los determinantes ecológicos parecen tener gran importancia, creemos apreciar la influencia de ciertos factores filogenéticos. La adaptación de los cetáceos al medio marino supuso la posibilidad de encuentro con nuevas especies parásitas, particularmente de peces. Sin embargo, muchas infecciones pudieron no ser posibles dada la distancia filogenética entre estos hospedadores, pues cuanto más grande sea esta ésta, resultará menos probable que el parásito de un hospedador posea antígenos compatibles con los del otro (Freeland, 1983).

La conjunción de estos factores ecológico-evolutivos con los filogenéticos parece determinar, en mayor o menor medida, la baja diversidad de la comunidad intestinal del calderón y, posiblemente, la de los odontocetos en general. Así, por ejemplo, Wazura *et al.* (1986) registraron únicamente dos especies componentes en belugas, *Delphinapterus leucas*, en Canadá. Igualmente, las marsopas, *Phocoena phocoena*, de aguas europeas muestran una comunidad helmíntica intestinal extremadamente depauperada (obs. pers.).

En general, estos mismos factores podrían ser importantes a la hora de determinar las comunidades helmínticas de hospedadores que han retornado secundariamente al ecosistema marino. En apoyo de esta idea, podemos indicar que las infracomunidades intestinales de los calderones muestran gran número de características comunes a varias especies de gaviotas (*Larus* spp.) y, en particular, a los de la gaviota cana, *Larus canus* L., en Noruega. Los rasgos que comparten las comunidades helmínticas en estos hospedadores son: alta riqueza de especies, bajas abundancias, pocas o ninguna especie del núcleo y un cierto número de especies que aparece raramente y en baja abundancia (Kennedy y Bakke, 1989). Estos datos contrastan con los obtenidos en aves que habitan en medios dulceacuícolas cuyas comunidades helmínticas destacan por su gran diversidad y alto número de especies del núcleo (Bush y Holmes, 1986; Stock y Holmes, 1987).

Esto parece indicar que existen diferencias fundamentales entre las comunidades de hospedadores que desarrollan su vida en un medio dulceacuícola y las de aquellos que han retornado secundariamente al medio marino. Dado que la bibliografía consultada no parece haberse considerado esta distinción (véase Bush *et al.* (1990), consideramos interesante que los estudios que se realicen en el futuro vayan encaminados a determinar si la distinción que proponemos entre los hospedadores dulceacuícolas y aquellos secundariamente marinos está realmente justificada.

3 .3. Patologías Parasitarias

Aún sin ser uno de los objetivos principales del presente estudio, hemos considerado conveniente aportar algunos datos sobre las lesiones parasitarias detectadas en los calderones.

Por lo general, los ectoparásitos no parecieron causar lesiones de gravedad. Las especies forontes, *Conchoderma auritum* y *Xenobalanus globicipitis*, parecen tener un efecto poco importante, suponiendo que tengan alguno, en los calderones. *Isocyamus delphini* produjo ocasionalmente procesos inflamatorios en las capas superficiales de la piel, especialmente si se encuentra en heridas abiertas. La sujeción de *Pennella* sp. a su hospedador puede causar respuestas inflamatorias locales que pueden alcanzar la capa muscular.

Entre los helmintos endoparásitos, únicamente *Anisakis simplex*, *Pholeter gastrophilus*, *Bolbosoma capitatum* y *Crassicauda* spp. estuvieron asociados a cambios patológicos. El efecto de las restantes especies en el hospedador se limitó aparentemente a la sustracción de nutrientes.

Por lo general, *A. simplex* apareció junto a úlceras en las paredes del estómago. Estas lesiones parecen estar producidas por la acción del nematodo sobre la mucosa gástrica (Young y Lowe, 1969; Smith y Wootten, 1978; Smith, 1989). Estas patologías parasitarias fueron las más habituales (prevalencia: 81,4 %). La prevalencia de las úlceras en el estómago mostró una dependencia significativa de la clase de edad pero no del sexo de los calderones. La inclusión del término interactivo prevalencia x edad hizo que los datos se ajustaran al modelo ($L^2 = 6,38$; 4 gdl; $P > 0,20$). Sin embargo, cuando eliminamos la clase de edad 0-3 años, la prevalencia de las úlceras gástricas fue independiente tanto de la clase de edad, como del sexo de los hospedadores ($L^2 = 2,98$; 4 gdl; $P > 0,50$). Este comportamiento es muy similar al observado para *A. simplex* (véase el apartado 3.2.3). Las úlceras aparecieron principalmente en el estómago principal (97,78 % de los casos). El estómago pilórico sigue en preferencia (49,52 %) y, a continuación, el estómago mecánico (25,21 %). Sin embargo, las úlceras producidas por *A. simplex* en marsopas comunes, *Phocoena phocoena*, en aguas de Escocia y Dinamarca, se sitúan preferentemente en el estómago

mecánico (Smith, 1989; obs. pers.). Smith (1989) señala que las características de la especie de hospedador y, principalmente la talla relativa de las distintas cámaras estomacales pueden tener alguna influencia en las relaciones parásito-hospedador. Quizás estos factores determinen, la menos en parte, las diferencias de localización observadas.

P. gastrophilus apareció en el interior de quistes en el estómago y, raramente, en la ampolla duodenal (prevalencia: 39,91 %). Las patologías causadas por este trematodo han sido descritas con detalle por Woodard *et al.* (1969). En el apartado 3.2.3 determinamos la influencia de la clase de edad y sexo del hospedador sobre los quistes causados por *P. gastrophilus*. La mayoría de los quistes se encontraron en el estómago pilórico (84,2 % de los casos). Las prevalencias en los estómagos principal y mecánico fueron 52,3 % y 2,3 % respectivamente. La relativa dureza de las paredes del estómago mecánico podría explicar la baja prevalencia en esta cámara estomacal.

La acción de *B. capitatum* en los calderones de las Feroe no pareció ser muy grave. Esta especie causó procesos inflamatorios como consecuencia de la penetración de la proboscis en la mucosa intestinal. La densidad más alta registrada fue de 10 individuos en una sección intestinal de 2 m de longitud. Sólomente observamos, en una ocasión, como los nódulos causados por *B. capitatum* provocaban la obstrucción del intestino en un calderón joven. Sin embargo, nunca apreciamos perforaciones de la pared intestinal como las descritas por Howard *et al.*, 1983). Por ello, suponemos que el efecto de esta especie en los calderones es, por lo general, benigno.

Los especímenes de *Crassicauda carbonelli*, que detectamos en el pene de un calderón del Mediterráneo, se encontraron con sus extremos cefálicos incrustados profundamente en el cuerpo cavernoso, mientras que las porciones caudales pendían libremente en la uretra. La presencia de estos vermes provocó la ruptura de capilares que condujeron a una necrosis, infiltración leucocitaria y proliferación hiperplásica de tejido conjuntivo (Raga y Balbuena, 1991). Estos cambios patológicos son similares a los producidos por

C. crassicauda en el pene de distintos rorcuales (Baylis, 1922; Dailey, 1985).

También, detectamos huevos y vermes adultos de *Crassicauda* sp. en las glándulas mamarias de los calderones de las Feroe (prevalencia: 18,5 %). Las secciones histológicas de tejido evidenciaron tres tipos de lesiones según su gravedad: (i) cuadros congestivos con ligeras hemorragias; (ii) cuadros agudos asociados a una abundante infiltración de linfocitos; y (iii) cuadros crónicos definidos por una fibrosis intensa y la sustitución del parénquima glandular por tejido no secretor. Este último tipo se dió con una prevalencia del 39,1 %. La prevalencia más alta de estas lesiones con respecto a la de *Crassicauda* sp. indican que, bien existe otro agente patógeno capaz de provocar estas lesiones, bien no hemos podido detectar los nematodos en todos los casos. Esta última posibilidad nos parece la más probable, pues los helmintos solieron aparecer en bajas intensidades. También encontramos huevos de *Crassicauda* sp. en muestras de leche acompañados de leucocitos neutrófilos y linfocitos, lo cual es indicativo de un proceso inflamatorio crónico.

Se conocen infecciones similares causadas por *Crassicauda* spp. en las glándulas mamarias y tejido adyacente en otros cetáceos (Dailey y Perrin, 1973; Dailey y Stroud, 1978; Geraci *et al.*, 1978a). En particular, Geraci *et al.* (1978a) estudiaron las patologías causadas por *C. grampicola* en las glándulas mamarias de delfines de flancos blancos, *Lagenorhynchus acutus*. Estos autores sugieren que estos vermes son capaces de disminuir la producción de leche, lo cual haría peligrar el éxito reproductor de las manadas. Sin embargo, aunque algunos calderones hembra, en nuestro estudio, mostraron patologías graves, deberemos esperar a futuros trabajos para determinar el impacto de estas parasitosis en la población de hospedadores.

4.- RESUMEN Y CONCLUSIONES

Se ha realizado un estudio sobre los parásitos y forontes del calderón común (*Globicephala melas*) en tres regiones europeas: islas Feroe, Atlántico francés y Mediterráneo español. En total, se estudiaron cinco individuos varados en las costas españolas del Mediterráneo entre junio de 1982 y julio de 1988; seis, en las costas atlánticas francesas entre noviembre de 1972 y junio de 1988; y 170 ejemplares capturados en las islas Feroe entre julio 1986 y junio de 1988. Además, examinamos o dispusimos de los datos correspondientes a los helmintos estomacales de 590 individuos capturados entre julio de 1986 y junio de 1988.

En total, hemos detectado 21 especies parásitas o forontes en el conjunto de los calderones estudiados. Cuatro de ellas corresponden a crustáceos, y se agrupan como sigue: dos especies de cirrípedos, una de copépodos y una de anfípodos. Las restantes corresponden a helmintos: 4 especies de trematodos digénidos, 8 de cestodos (dos de ellas en estado larvario), 4 de nematodos y una de acantocéfalos.

Como consecuencia del trabajo realizado, llegamos a las siguientes conclusiones:

1.- Del total de especies detectadas, dos, *Hadwenius delamurei* y *Crassicauda carbonelli*, son nuevas para la ciencia. *Hadwenius subtilus*, *Orthosplanchnus albamarinus*, *Diphyllobothrium polyrugosum* y *D. stemmacephalum*, se citan por primera vez en el calderón común.

2.- El tamaño de los huevos parece tener poco valor en la taxonomía del género *Crassicauda*, dado que observamos una alta variación de este carácter entre individuos de la especie especie *C. carbonelli*. Este hecho fue indicado previamente por Dollfus (1968a).

3.- La comparación de los resultados entre las tres áreas geográficas estudiadas indicó que, en general, los crustáceos ectoparásitos o forontes fueron más frecuentes en los calderones del Mediterráneo. En cambio, ciertas especies de helmintos, tales como *H. subtilus*, *O. albamarinus* y los cestodos difilobótridos,

aparecieron t n s lo en los calderones de las Feroe y parecen tener una distribuci n restringida a aguas relativamente fr as. Igualmente detectamos diferencias entre la helmintofauna de los calderones de las Feroe y la conocida previamente en los calderones de Terranova.

Estas diferencias pueden explicarse, en primer lugar, por las variaciones en las condiciones de muestreo entre las distintas regiones geogr ficas. No obstante, las distintas condiciones medioambientales, especialmente la temperatura de las aguas, y las diferencias en el conjunto de hospedadores intermediarios entre las  reas estudiadas tambi n parecen determinar en gran medida estas diferencias.

4.- Constatamos diferencias significativas en cuanto a la prevalencia, la abundancia y el modelo de distribuci n del ci mido *Isocyamus delphini* entre los machos adultos y el resto de los individuos en los calderones de las Feroe. Estas diferencias parecen estar relacionadas con factores de tipo etol gico: la mayor incidencia de heridas y cicatrices en los machos adultos como consecuencia de las luchas sexuales podr an favorecer las infecciones de estos par sitos.

5.- La edad de los calderones estudiados en las Feroe es un factor determinante de la prevalencia de las especies helm nticas estomacales *Anisakis simplex* y *Pholeter gastrophilus*. Ambas aparecen m s frecuentemente en los individuos de m s de tres a os que en los menores de esta edad. Estos resultados parecen indicar que las primeras infecciones se producen tan pronto como comienzan las actividades de depredaci n de los calderones.

6.- *A. simplex* fue la especie m s frecuente en los calderones capturados en las islas Feroe. Su prevalencia fue superior al 90 % en los individuos mayores de tres a os. Esto puede deberse a la baja especificidad del par sito, tanto por el hospedador definitivo como por los intermediarios. Estos resultados est n en consonancia con distintos estudios que indican una elevada abundancia de este helminto en distintos hospedadores del Atl ntico norte.

7.- Detectamos ocho especies helmínticas en el intestino de los calderones capturados en las Feroe, pero sólo cuatro de ellas, *H. subtilus*, *H. delamurei*, *Bolbosoma capitatum* y *Trigonocotyle globicephalae*, aparecieron con una prevalencia superior al 10 %. Estas últimas son las denominadas especies componentes.

Los datos de prevalencia, abundancia, y dispersión de las especies intestinales, así como sus parámetros de diversidad, indican que los calderones capturados en las Feroe presentan comunidades intestinales depauperadas, lo cual ofrecerá pocas posibilidades de interacciones interespecíficas. Esto parece venir determinado, entre otras causas, por la relativa sencillez estructural del intestino, así como por la dieta especializada del hospedador, y porque éste no está expuesto a parásitos monoxenos.

8.- Las infracomunidades helmínticas intestinales del calderón común son básicamente aislacionistas dado que mostraron las siguientes características: las especies componentes siguen un modelo de colonización al azar, no existe ni afinidad entre éstas ni correlación entre sus abundancias, y no se identificaron especies del núcleo. Asimismo, la abundancia de nichos vacíos, la distribución agregada de las especies componentes a lo largo del intestino y la baja amplitud de nicho de éstas son indicativos de este tipo de infracomunidades. Sin embargo, podemos entrever algunos rasgos propios de las comunidades interactivas, en particular en lo que respecta a la localización de los congéneres *H. subtilus* y *H. delamurei*.

9.- Las especies componentes aparecen más abundantemente en los individuos de edad igual o superior a los 10 años que en los menores de esa edad. Esto se ve reflejado, asimismo, en una comunidad intestinal más diversa en los primeros. Estos resultados podrían justificarse por la mayor ingesta de presas en los calderones de mayor edad, incrementándose de este modo las probabilidades de infección. La hipótesis del tamaño de las islas de MacArthur y Wilson (1967) parece aplicable a nuestras observaciones.

10.- También existen diferencias significativas de las abundancias de las especies componentes, especialmente en el caso de *H. subtilus*, entre los sexos de los calderones. No obstante, estas diferencias no se reflejaron en los parámetros de diversidad de las comunidades helmínticas intestinales. Los resultados obtenidos, así como, ciertos estudios realizados con anterioridad sugieren que, debido a ciertos factores fisiológicos, se da una mayor resistencia a ciertas infecciones de helmintos entre las hembras de los mamíferos. Según esto, la hipótesis de la distancia de las islas de MacArthur y Wilson (1967) sería aplicable a este caso. No obstante, otros factores, como el dimorfismo sexual en el tamaño de los calderones adultos, que determina el volumen de presas ingerido, pueden justificar también las diferencias observadas.

11.- Hemos detectado, asimismo, diferencias en las abundancias de las especies componentes entre ocho manadas de calderones capturadas en las Feroe. Los resultados de un análisis discriminante entre éstas parecen concordar con estudios anteriores que sugieren la existencia de distintas poblaciones de calderones comunes en las islas Feroe. No obstante, también consideramos que las diferencias observadas puede deberse también a cambios estacionales, geográficos, o producidos por causas no determinadas, en la alimentación de los calderones.

12.- Según la hipótesis temporal postulada por Price (1980), la comunidad intestinal de los calderones capturados en las Feroe parece encontrarse en una fase no interactiva donde el fenómeno de captura por el hospedador determina la estructura de las comunidades. No obstante, los trematodos campúlidos podrían haber tenido un origen ancestral y haber coevolucionado con el hospedador. En general, Los factores ecológico-evolutivos parecen tener un papel más importante que los filogenéticos a la hora de determinar la comunidad de helmintos intestinales del calderón común, y de los cetáceos en general.

13.- La prevalencia de las patologías parasitarias producidas por *A. simplex* y por *P. gastrophilus* están determinadas principalmente por la edad de los calderones, siendo mayores en

Los individuos mayores de 3 años de edad. Las úlceras porvocadas por *A. simplex* mostraron una clara preferencia a localizarse en el estómago principal. En cambio, los quistes producidos por *P. gastrophilus* tienden a situarse en el estómago pilórico. Estas preferencias parecen mediadas por la naturaleza de las paredes de cada cámara estomacal.

De las restantes especies, tan sólo *B. capitatum*, *C. carbonelli* y *Crassicauda* sp. aparecieron asociadas a patologías en el hospedador. Esta última pareció causar, con cierta frecuencia, cuadros patológicos crónicos en las glándulas mamarias. Si bien, necesitamos más datos, pensamos que este hecho podría tener alguna influencia en éxito reproductor de las manadas, dado que este tipo de patologías se han asociado a una disminución de la producción de leche.

BIBLIOGRAFIA

- Abril, E.; Balbuena, J.A. y Raga, J.A. (1991). A new species of the genus *Zalophotrema* (Digenea: Campulidae), *Zalophotrema atlanticum* n. sp., from the liver of the striped dolphin *Stenella coeruleoalba* (Meyen, 1833) (Cetacea: Delphinidae) in Atlantic waters. *Syst. Parasitol.*, 18: 133-138.
- Adams, A.M. (1988). *Taxonomy, Systematics, and Ecology of Helminth Parasites of the Ringed Seal, Phoca hispida Schreber, in Alaskan waters*. Tesis Doctoral, University of Washington, ix-203 pp.
- Adams, A.M. y Rausch, R.L. (1989). A revision of the genus *Orthosplanchnus* Odhner, 1905 with considerations of the genera *Odhneriella* Skriabin, 1915 and *Hadwenius* Price, 1932 (Digenea: Campulidae). *Can. J. Zool.*, 67: 1268-1278.
- Aguilar, A.; Jover, L. y Borrell, A. (en prensa). Heterogeneities in school composition of Faroese long-finned pilot whales as indicated by organochlorine profile analysis of females. *Rep. int. Whal. Commn (Special Issue)*, en prensa.
- Amin, O.M. (1985). Classification. En: *Biology of the Acanthocephala*, D.W.T. Crompton y B.B. Nickol (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 27-72 pp.
- Amin, O.M. (1987a). Key to the families and subfamilies of Acanthocephala, with the erection of a new class (Polyacanthocephala) and a new order (Polyacanthorhynchida). *J. Parasitol.*, 73 (6): 1216-1219.
- Amin, O.M. (1987b). Acanthocephala from lake fishes in Wisconsin: ecology and host relationships of *Pomporhynchus bulbocollis* (Pomphorhynchidae). *J. Parasitol.*, 73 (2): 278-289.
- Amos, B.; Barret, J.; Bancroft, D.; Majerus, T.; Bloch, D.; Desportes, G. y Dover, G.A. (en prensa). Breeding system and social structure in the Faroese pilot whale as revealed by DNA fingerprinting. *Rep. int. Whal. Commn (Special Issue)*, en prensa.
- Andersen, K. (1977). A marine *Diphyllobothrium* plerocercoid (Cestoda, Pseudophyllidea) from blue whiting (*Micromecistius poutassou*). *Z. Parasitenkd.*, 52: 289-296.
- Andersen, K. (1987). A redescription of *Diphyllobothrium stemmacephalum* Cobbold, 1858 with comments on other marine species of *Diphyllobothrium* Cobbold, 1858. *J. Nat. Hist.*, 21: 411-427.
- Andersen, K.; Ching, H.L. y Vik, R. (1987). A review of freshwater species of *Diphyllobothrium* with redescrptions and the distribution of *D. dendriticum* (Nitzsch, 1824) and *D. ditremun* (Creplin, 1825) from North America. *Can. J. Zool.*, 65: 2216-2228.
- Andersen, L.W. (1988). Electrophoretic differetiation among local populations of the long-finned pilot whale, *Globicephala melaena*, at the Faroe Islands. *Can. J. Zool.*, 66: 1884-92.
- Andersen, L.W. (en prensa). Further studies on the population structure of *Globicephala melas* off the Faroe Islands. *Rep. int. Whal. Commn (Special Issue)*, en prensa.
- Anderson, D.J. y Kikkawa, J. (1986). *Community Ecology: Pattern and Process*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Anderson, R.C. (1958). Méthode pour l'examen des Nématodes en vue apicale. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 33: 171-172.
- Anderson, R.C. (1978). Keys to genera of the Superfamily Metastrongyloidea. *C.I.H. Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates*. Anderson, R.C.; Chabaud, A.G. y Willmott, S. (eds.). Commonwealth Agriculture Bureaux, 40 pp.
- Anderson, R.C. (1982). Host-parasite relations and evolution of the Metrastrongyloidea (Nematoda). *Mem. Mus. Natl. Hist. Nat.. Ser. Zool.*, 123: 129-133.

- Anderson, R.C. (1984). The origins of zooparasitic nematodes. *Can. J. Zool.*, 62: 317-328.
- Anderson, R.M. y Gordon, D.M. (1982). Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced mortalities. *Parasitology*, 76: 232-234.
- Arnold, P.W. y Gaskin, D.E. (1975). Lungworms (Metastrongyloidea: Pseudaliidae) of harbour porpoise *Phocaena phocaena* (L., 1758). *Can. J. Zool.*, 53: 713-735.
- Arvy, L. (1982). Phoresis and parasitism in cetaceans, a review. *Inv. Cetacea*, 14: 233-335.
- Asami, K.; Watanuki, T.; Sakai, H.; Imano, H. y Okamoto, R. (1965). Two cases of stomach granuloma caused by *Anisakis*-like nematodes in Japan. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 14:119-123.
- Baer, J.G. (1932). Contribution à l'étude des Cestodes de Cétacés. *Rev. Suisse Zool.*, 39 (3): 195-228.
- Baer, J.G. (1954). Revision taxinomique et étude biologique des Cestodes de la famille des Tetrabothriidae, parasites d'Oiseaux de haute mer et de Mammifères marins. *Mém. Univ. Neuchâtel. Sér. In-quarto* no 1: 4-122.
- Baer, J.G. (1969). *Diphyllobothrium pacificum*, a tapeworm from sea lions endemic in man along the coastal area of Peru. *J. Fish. Res. Board Can.*, 26: 719-723.
- Baer, J.G. (1971). *El Parasitismo Animal*. Ediciones Guadarrama, Madrid, 256 pp.
- Bailey, R. (1987). The use of frozen carcasses in parasite surveys: critical comment. *J. Parasitol.*, 73: 1115.
- Balbuena, J.A. (1986). *Contribución al Estudio de la Parasitofauna de Phocoena phocoena y de Grampus griseus en Aguas Atlánticas y Mediterráneas de Francia*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Valencia, 92 pp.
- Balbuena, J.A. y Raga, J.A. (1991). Ecology and host relationships of the whale-lice *Isocyamus delphini* (Amphipoda: Cyamidae) parasitizing long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) off the Faroe Islands (N.E. Atlantic). *Can. J. Zool.*, 69 (1): 141-145.
- Balbuena, J.A.; Raga, J.A. y Abril, E. (1989). Redescription of *Odhneriella subtila* (Skrjabin, 1959) (Digenea: Campulidae) from the intestine of *Globicephala melaena* (Traill, 1809) (Cetacea: Delphinidae) off the Faroe Islands (North-east Atlantic). *Syst. Parasitol.*, 14: 31-6.
- Baldrige, A. (1977). The Barnacle *Lepas pacifica* and the Alga *Navicula grevillei* on northern Elephant Seals, *Mirounga angustirostris*. *J. Mammal.*, 58 (3): 428.
- Barnes, L.G.; Domning, D.P. y Ray, C.E. (1985). Status of studies on fossil marine mammals. *Mar. Mamm. Sci.*, 1 (1): 15-53.
- Baylis, H.A. (1922). Note on the habitat and structure of *Crassicauda* (Nematoda). *Parasitology*, 14: 9-12.
- Baylis, H.A. (1932). A list of worms parasitic in cetacean. *Dis. Rep.*, 4: 393-418.
- Berzin, A.A. y Vlasova, L.P. (1982). Fauna of the cetacea Cyamidae (Amphipoda) of the world ocean. *Invest. Cetacea*, 13: 149-164.
- Best, P.B. (1969). The sperm whale (*Physeter catodon*) off the West coast of South Africa. 3. Reproduction in the male. *Investl Rep. Div. Sea Fish. S. Afr.*, 72: 1-20.
- Best, P.B. (1971). Stalked barnacles *Conchoderma auritum* on an elephant seal: occurrence of elephant seal on South African coast. *Zool. Afr.*, 2: 181-185.
- Beverley-Burton, M. (1972). Trematodes from the Weddell Seal, *Leptonychotes weddelli* (Lesson, 1826) with a description of *Orthosplanchnus weddelli* n. sp. (Trematoda: Campulidae). *Zool. Anz.*, 189: 49-60.

- Beverley-Burton, M. (1978). Helminths of the alimentary tract from a stranded herd of the Atlantic white-sided dolphin, *Lagenorhynchus acutus*. *J. Fish. Res. Board Can.*, 35: 1356-1359.
- Björge, A. (1984). Parasitic nematodes in stomachs of grey seals, *Halichoerus grypus*, and common seals, *Phoca vitulina*, along the Norwegian coast. *I.C.E.S., C.M.*, 1984/N:3, 8 pp.
- Björge, A. (1985). The relationship between seal abundance and cod worm (*Phocanema decipiens*) infestation in cod in Norwegian coastal waters. *I.C.E.S., C.M.*, 1985/N:4, 7 pp.
- Bliss, C.I. y Fisher, R.A. (1953). Fitting the negative binomial distribution to biological data. *Biometrics*, 9: 176-200.
- Bloch, D. (1991). Examinations of the long-finned pilot whale (*Globicephala melas* Traill) in the Faroes, 1976-1986. *Fróðskaparrit*, 35: en prensa.
- Bloch, D.; Desportes, G. y Andersen, L.W. (1989a). Growth and sex distribution of pilot whale fetuses off the Faroe Islands. Documento SC/41/SM14 presentado al IWC Scientific Committee: 10 pp (no publicado).
- Bloch, D.; Desportes, G.; Hoydal, K. y Jean, P. (1990). Pilot whaling in the Faroe Islands, July 1986-July 1988. *North Atl. Stud.*, 2 (1-2): 36-44.
- Bloch, D.; Desportes, G.; Mouritsen, R.; Debes Dahl, M.; Frederiksen, S.; Skaaning, S. y Stefansson, E. (1989b). Studies on the long-finned pilot (*Globicephala melas* Traill) off the Faroe Islands in the period 1986 to 1988 - general paper. Documento SC/41/SM8 presentado al IWC Scientific Committee: 32 pp (no publicado).
- Bloch, D. y Lockyer, C. (1989). Age related parameters of the pilot whale off the Faroe Islands. Documento SC/41/SM15 presentado al IWC Scientific Committee: 20 pp (no publicado).
- Bonner, W.N. (1968). The fur seal of South Georgia. *Br. Antarct. Surv. Sci. Rep.*, 56: 1-81.
- Bowen, W.D. (1990). General introduction. En: Population Biology of Sealworm (*Pseudaterranova decipiens*) in relation to its intermediate and seal host. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 222, 306 pp.
- Bowman, T.E. (1955). A new genus and species of whale-louse (Amphipoda: Cyamidae) from the false killer whale. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.*, 5: 315-320.
- van Bree, P.J.H. (1971). The rabbit-eared barnacle *Conchoderma auritum*, on the teeth of the dolphin *Stenella frontalis*. *Z. Säugetierkd.*, 36 (5): 316-317.
- Brooks, D.R. (1980). Allopatric speciation and non-interactive parasite community structure. *Syst. Zool.*, 30: 192-203.
- Brooks, D.R.; Bandoni, S.M., MacDonald, C.A. y O'Grady, R.T. (1989). Aspects of the phylogeny of the Trematoda Rudolphi, 1808 (Platyhelminthes: Cercaria). *Can. J. Zool.*, 67, 2609-2624.
- Brooks, D.R.; O'Grady, R.T. y Glen, D.R. (1985). Phylogenetic analysis of the Digenea (Platyhelminthes: Cercaria) with comments on their adaptative radiation. *Can. J. Zool.*, 63: 411-443.
- Bush, A.O. y Holmes, J.C. (1983). Niche separation and the broken-stick model: use with multiple assemblages. *Am. Nat.*, 122: 849-855.
- Bush, A.O. y Holmes, J.C. (1986). Intestinal helminths of lesser scaup ducks: an interactive community. *Can. J. Zool.*, 64: 142-152.
- Bush, A.O.; Aho, J.M. y Kennedy, C.R. (1990). Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness. *Evol. Ecol.*, 4: 1-20.
- Caballero, E. (1952). Revisión de los géneros y especies de la familia Acantocolpidae (Lühe, 1909). *Rev. Med. Vet. Parasitol. (Maracay)*, 9 (1 y 2): 1-231.
- Cable, R.M. (1974). Phylogeny and taxonomy of trematodes with special reference to marine species. En: *Symbiosis in the Sea*. Vernberg, W.B. (ed.). University of South Carolina Press, Columbia, 173-194.

- Carvajal, J. (1984). Anisakiasis. *Parasitol. Clinica*, 23: 183-186.
- Clarke, M.R. (1966). The stalked barnacle *Conchoderma* parasitic on whales. *Nor. Hvalfangst Tiden.*, 8: 153-168.
- Cannon, L.R.G. (1977). Some aspects of the biology of *Peponocephala electra* (Cetacea: Delphinidae) II. Parasites. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 28: 183-186.
- Cole, L.C. (1957). The measurement of partial interspecific association. *Ecology*, 38: 226-233.
- Conover, W.J. (1980). *Practical Nonparametric Statistics*, 2nd edition. John Wiley & Sons, Inc., New York, xiv-493 pp.
- Conover, W.J. e Iman, R.L. (1981). Rank transformation as a bridge between parametric and nonparametric statistics. *Am. Stat.*, 35 (3): 124-129.
- Cooper, D.W. (1988). The preparation of serial sections of plathyhelminth parasites, with details of the materials and facilities required. *Syst. Parasitol.*, 12: 211-229.
- Corn, J.L.; Pence, D.B. y Warren, R.J. (1985). Factors affecting the helminth community structure of adult collared peccaries in southern Texas. *J. Wildl. Dis.*, 21 (3): 254-263.
- Cornwall, I.E. (1927). Some North Pacific whale barnacles. *Can. Biol. Fish., New Ser.*, 3 (35): 501-517.
- Cowan, D.F. (1966). The pathology of the pilot whale *Globicephala melaena*: a comparative survey. *Arch. Pathol.*, 82: 178-189.
- Cowan, D.F. (1967). Helminth parasites of the pilot whale *Globicephala melaena* (Traill, 1809). *J. Parasitol.*, 53: 166-167.
- Cowan, D.F. y Walker, W.A. (1979). Disease factors in *Stenella attenuata* and *Stenella longirostris* taken in the eastern Tropical Pacific yellowfin purse seine fishery. *NOAA NMFS Administrative Rep. LJ-79-32C*, 19 pp.
- Cremin, M.; Colin, D. y Moorhouse, D.E. (1986). *Parasite lives. Papers on Parasites, Their Hosts and Their Associations to Honour J.F.A. Sprent*. M. Cremin; D. Colin y D.E. Moorhouse (eds.), University of Queensland Press, St. Lucia, viii-229 pp.
- Crofton, H.D. (1971). A quantitative approach to parasitism. *Parasitology*, 62: 179-193.
- Crompton, D.W.T. y Nickol, B.B. (1985). *Biology of the Acanthocephala*. Cambridge University Press, 519 pp.
- Chabaud, A.G. (1962). Description de *Crassicauda anthonyi* n. sp. Nématode parasite rénal de *Mesoplodon mirus* True. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris 2e Série*, 34 (5): 397-403.
- Chabaud, A.G. (1975). Keys to genera of the Order Spirurida. Part 2. Spiruroidea, Habronematoidea and Acuarioidea. *CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates*, R.C. Anderson, A.G. Chabaud and S. Willmott (eds.). Commonwealth Agriculture Bureaux, 58 pp.
- Cheng, T.C. (1976). The natural history of Anisakiasis in animals. *J. Milk Food Technol.*, 39 (1): 32-46.
- Cheng, T.C. (1982). Anisakiasis. En: *CRC Handbook Series in Zoonoses. Parasitic Zoonoses*, Vol. II, J.H. Steele (ed.), CRC Press, Boca Raton, 37-54 pp.
- Cheng, T.C. (1986). *General Parasitology*. Academic Press College, Orlando, xix-827 pp.
- Ching, H.L. y Robinson, E.S. (1959). Two campulid trematodes from a new host, the harbor porpoise. *J. Parasitology*, 45: 181.
- Chu, K. y Nieukirk, S. (1988). Dorsal fin scars as indicators of age, sex, and social status in humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *Can. J. Zool.*, 66: 416-420.
- Dailey, M.D. (1985). Diseases of Mammalia: Cetacea. En: *Diseases of Marine Animals. Vol. IV, Part 2*. O. Kinne (ed.), Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg, 805-847.

- Dailey, M.D. y Brownell, R.L. (1972). A checklist of marine mammals parasites. En: *Mammals of the Sea. Biology and Medicine*. S.H. Ridgway (ed.). C.C. Thomas Publisher, Springfield, 528-589 pp.
- Dailey, M.D.; Odell, D.K. y Walsh, M.T. (1990). Transmission of lungworm (Nematoda: Pseudaliidae) in the cetacean *Tursiops truncatus*. VII Int. Congr. Parasitol., 20-24 August, 1990. Abstracts. *Bull. Soc. Fr. Parasitol.*, 8: 288.
- Dailey, M.D. y Perrin, W.F. (1973). Helminth parasites of porpoises of the genus *Stenella* in the eastern Tropical Pacific, with descriptions of two new species: *Mastigonema stenellae* gen. et sp. n. (Nematoda: Spiruroidea) and *Zalophotrema pacificum* sp. n. (Trematoda: Digenea). *Fish. Bull. US*, 71: 455-471.
- Dailey, M.D. y Stroud, R. (1978). Parasites and associated pathology observed in cetaceans stranded along the Oregon coast. *J. Wildl. Dis.*, 14: 503-511.
- Dailey, M.D.; Vogelbein, W. y Forrester, D.J. (1988). *Moniligerum blairi* n. g., n. sp. and *Nudacotyle undicola* n. sp. (Trematoda: Digenea) from the West Indian manatee, *Trichechus manatus*. *Syst. Parasitol.*, 11: 159-163.
- Davadie, C. (1963). *Etude des Balanes d'Europe et d'Afrique*. Editions du C.N.R.S., Paris, 146 pp.
- Davey, J.T. (1971). A revision of the genus *Anisakis* Dujardin, 1845 (Nematoda: Ascaridata). *J. Helminthol.*, 14 (1): 51-72.
- Delyamure, S.L. (1955). *Helminth Fauna of Marine Mammals (Ecology and Phylogeny)*. Akad. Nauk SSSR, Moskva, 517 pp. (Traducido al inglés por Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem, 1968, 522 pp.).
- Delyamure, S.L. (1964). Enemies and parasites. En: *Beluga (Delphinapterus leucas). Investigations of the Species*. S.E. Kleinenberg; A.V. Yablokov; B.M. Bel'kovich y M.N. Tarasevich (eds.). Akad. Nauk SSSR, Moskva (Traducido al inglés por Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem, 1969): 292-312 pp.
- Delyamure, S.L. (1968). The find of *Diphyllobothrium stemmacephalum* (Cobbold, 1858) in the waters of the Soviet Union. *Parazitologiya*, 4 317-322 (en ruso).
- Delyamure, S.L. (1971). *Diphyllobothrium ponticum* n. sp. a new diphyllobothriid from the bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus* Montagu). (En Ruso). En: *Sbornik Rabot po Gel'mintologii Posvyashchen Go-letiyu so dnya Rozhdeniya Akademika K.I. Skrjabina*. Izdatel'stvo Kolos, Moskva: 123-125 pp (en ruso).
- Delyamure, S.L.; Kurochkin, YU. V. y Skrjabin, A.S. (1964). The helminth fauna of the Caspian seal (*Phoca caspica* Gm.). *Sbornik Parazitologicheskikh Rabot, Trudy Astrakhanskogo Zapovednika*, 9: 105-118 (en ruso).
- Delyamure, S.L. y Skrjabin, A.S. (1966a) A new diphyllobothriid - *Diphyllobothrium pteroccephalum* sp. nov. - a parasite of *Cystophora cristata*. *Helminthologia*, 7: 65-70 (en ruso).
- Delyamure, S.L. y Skrjabin, A.S. (1966b). *Diphyllobothrium polyrugosum* n. sp. from *Orcinus orca* in the Southern Hemisphere. En: *Gel'mintofauna Zhivotnykh Yuzhnykh Morei*. S.L. Delyamure (ed.). *Republikanskii Mezhdovedstvennyi Sbornik. Seriya Problemy Parazitologii*. Naukova Dumka, Kiev: 3-9 pp. (en ruso).
- Delyamure, S.L.; Skrjabin, A.S. y Serdyukov, A.M. (1985). *Principles of Cestodology, Vol. 11. Diphyllobothriids Tapeworms of Man, Mammals and Birds*. V.E. Sudarikov (ed.). Nauka, Moskva, 200 pp (en ruso).
- Desportes, G. (1985). *La Nutrition des Odontocètes en Atlantique Nord-Est. Côtes Françaises et Iles Féroé*. Tesis Doctoral, Université de Poitiers, 190 pp.
- Desportes, G. (1990). Pilot whale research in the Faroe Islans. *North Atl. Stud.*, 2 (1-2): 47-54.

- Desportes, G. y Mouritsen, R. (en prensa). Diet of the pilot whale, *Globicephala melas*, around the Faroe Islands. *Rep. int. Whal. Commn* (special issue).
- Desportes, G., Saboreau, M. y Lacroix, A. Preliminary study on the male reproductive cycle of *Globicephala melas* off the Faroe Islands, using testes examination and testosterone assay. Documento SC/41/SM11 presentado al IWC Scientific Committee: 18 pp (no publicado).
- Devaraj, M. y Bennet, P.S. (1974). Occurrence of *Xenobalanus globicipitis* (Steenstrup) on the finless black porpoise, in Indian Seas. *Indian J. Fish.*, 21 (2): 579-581.
- Diamond, J. y Case, T.J. (1986). *Community Ecology*. J. Diamond y T.J. Case (eds.), Harper and Row Publishers, New York, xxii-665 pp.
- Di Natale, A. (1983). New information about the pilot whale, *Globicephala melana* Traill in the central Mediterranean Sea. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28 (5): 195-916.
- Dobson, C. (1965). The effects of host sex and age on the host-parasite relationship of the third stage larva of *Amplificaecum robertsi* Sprent and Mines, 1960, in the laboratory rat. *Parasitology*, 55: 303-11.
- Dobson, C. (1966). The age and sex of the host as factors affecting the host-parasite relationship of the third stage larva of *Amplificaecum robertsi* Sprent and Mines, 1960, in the laboratory mouse. *Parasitology*, 56: 399-406.
- Dollfus, R.Ph. (1939). Distome d'un abcès palpébro-orbitaire chez un panthère. Possibilité d'affinités lointaines entre ce Distome et les Paragonimidae. *Ann. Parasitol. Hum Comp.*, 17: 202-235.
- Dollfus, R.Ph. (1957). Les affinités du genre *Pholeter* T. Odhner, 1914 et l'enmendation de la famille Troglotrematidae T. Odhner, 1914 (Trematoda: Digenea). *Act. Parasitol. Pol.*, 5: 211-213.
- Dollfus, R.Ph. (1964). A propos de la récolte, a Banyuls d'un cystique de Cestode chez *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821). Les cystiques de cestodes chez les cétacés et pinnipèdes. *Vie Milieu*, 17: 177-204.
- Dollfus, R.Ph. (1965). Connait-on plusieurs espèces de *Crassicauda* (Nematoda, Spirurata) chez les cétacés Ziphiidae? *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris*, 37 (5): 865-878.
- Dollfus, R.Ph. (1966). Helminthofaune de *Kogia breviceps* (Blainville, 1838) cétacé odontocète. Récoltes du Dr. R. Duguy. *Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-Marit.*, 4: 3-6.
- Dollfus, R. Ph. (1968a). Nematodes des cétacés odontocetes (*Globicephalus* et *Tursiops*) récoltés au large de la côte nord du Maroc. *Bull. Inst. Pêches Marit. Maroc*, 16: 35-53.
- Dollfus, R. Ph. (1968b). *Xenobalanus globicipitis* Steenstrup (Cirripedia, Thoracica) récolté sur *Tursiops truncatus* (Montagu) à proximité de la côte nord du Maroc. *Bull. Inst. Pêches Marit. Maroc*, 16: 55-60.
- Dollfus, R.Ph. (1973/74). *Pholeter* (Trematoda: Digenea) from an intestinal cyst of *Stenella coeruleoalba* Meyen, 1833 (Odontoceti, Delphinidae). Comments on the family Pholeteridae Dollfus, 1939. List of helminths identified to date in *S. coeruleoalba*. *Invest. Cetacea*, 5: 331-337.
- Duguy, R.; Casinos, A.; Di Natale, A.; Filella, S.; Ktari-Chakroun, F.; LLoze; R. y Marchessaux, D. (1983). Repartition et fréquence des mammifères marins en méditerranée. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28 (5): 223-230.
- Elliot, J.M. (1977). Statistical analysis of samples of benthic invertebrates, 2nd. Ed. *Freshwater Biological Association, Scientific Publication No. 25*, 160 pp.
- Escalante, H. y Miranda, H. (1986). *Diphyllobothrium pacificum*: hallazgo de larvas plerocercoides en peces marinos del Perú y desarrollo de formas adultas del parásito en *Canis familiaris*. *Bol. Chil. Parasitol.*, 41: 7-13.

- Esch, G.W.; Shostak, A.W.; Marcogliese, D.J. y Goater, T.M. (1990). Patterns and processes in helminth parasite communities: an overview. En: *Parasite communities: Patterns and Processes*, G.W. Esch; A. Bush y J. Aho (eds.), Chapman & Hall, London, 1-19 pp.
- Evans, P.G.H. (1980). Cetaceans in British waters. *Mammal Rev.*, 10 (1): 1-52.
- Fager, E.W. (1957). Determination and analysis of recurrent groups. *Ecology*, 38: 586-595.
- Fager, E.W. y McGowan, J.A. (1963). Zooplankton species groups in the North Pacific. *Science*, 140: 453-460.
- Fernández, M. (1990). *Estudio de la Variabilidad Morfométrica de Synthesium tursionis (Marchi, 1873) (Trematoda: Campulidae) Parásito del Delfín Mular, Tursiops truncatus (Montagu, 1821)*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Valencia, 71 pp.
- Filella, S. y Casinos, A. (1984). *Los Cetáceos*. Penthalon Ediciones, Madrid, 151 pp.
- Folstad, I.; Nilssen, A.C.; Halvorsen, O. y Andersen, J. (1989). Why do male reindeer (*Rangifer t. tarandus*) have higher abundance of second and third instar larvae of *Hypoderma tarandi* than females?. *Oikos*, 55: 87-92.
- Forrester, D.J.; Odell, D.K.; Thompson, N.P. y White, J.R. (1980). Morphometrics, parasites and chlorinated hydrocarbon residues of pygmy killer whales from Florida. *J. Mamm.*, 61 (2): 356-360.
- Forrester, D.J. y Robertson, W.D. (1975). Helminths of rough toothed dolphins, *Steno bredanensis* Lesson, 1828, from Florida waters. *J. Parasitol.*, 61 (5): 922.
- Forrester, D.J.; Pence, D.B.; Bush, A.O.; Lee, D.M. y Holler, N.R. (1987). Ecological analysis of the helminths of round-tailed muskrats (*Neofiber alleni* True) in southern Florida. *Can. J. Zool.*, 65: 2976-2979.
- Freeland, W.J. (1983). Parasites and the coexistence of animal host species. *Am. Nat.*, 121: 223-236.
- Fryer, G. (1965). Habitat selection and gregarious behaviour in parasitic crustaceans. *Crustaceana*, 10: 199-209.
- Fukujama, D.J. y Slatkin, M. (1983). *Coevolution*. D.J. Fukujama y M. Slatkin (eds.), Sinauer Associates, Sanderland.
- Geraci, J.R. y St. Aubin, D.J. (1977). Mass stranding of the long-finned pilot whale, *Globicephala melaena*, on Sable Island, Nova Scotia. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34: 2196-2199.
- Geraci, J.R. y St. Aubin, D.J. (1986). Effects of parasites on marine mammals. En: *Parasitology Quo Vadit? Proc. Sixth Int. Congr. Parasitol.*, M.J. Howell Ed., Aust. Acad. Sci., Canberra: 407-414.
- Geraci, J.R.; Dailey, M.D. y St. Aubin, D. J. (1978a). Parasitic mastitis in the Atlantic white-sided dolphin, *Lagenorhynchus acutus*, as a probable factor in herd productivity. *J. Fish. Res. Board Can.*, 35: 1350-1355.
- Geraci, J.R.; Testaverde, S.A.; St. Aubin, D.J. y Loop, T.H. (1978b). A mass stranding of the Atlantic white-sided dolphin, *Lagenorhynchus acutus*: a study into pathobiology and life history. Paper MC-75/12 presented to the Marine Mammal Commission, December 1978 (no publicado). xii-141pp.
- Gibson, D.I. (1985). Collecting and preparation techniques for parasitic helminths. Department of Zoology, Information Sheet, British Museum (Natural History), 2 pp. (no publicado).
- Gibson, D.I. y Harris, E.A. (1979). The helminth parasites of cetaceans in the collections of the British Museum (Natural History). *Inv. Cetacea*, 10: 309-24.
- Ginetsinskaya, T.A. (1958). The life cycles of fish helminths and the biology of their larval stages. En: *Parasitology of Fishes*, V.A. Dogiel; G.K. Petrushevski y Yu. I. Polyanski (eds.), (Edición inglesa de TFH Publications Inc., Hong-Kong, 1970, 384 pp.).

- Goater, C.P. y Bush, A.O. (1988). Intestinal helminth communities in long-billed curlews: the importance of congeneric host-specialists. *Holarct. Ecol.* 11: 140-145.
- Goater, T.M.; Esch, G.W. y Bush, A.O. (1987). Helminth parasites of sympatric salamanders: ecological concepts at infracommunity, component and compound community levels. *Am. Midl. Nat.* 118 (2): 289-300.
- Green, R.F. (1972). Observations on the anatomy of some cetaceans and pinnipeds. En: *Mammals of the Sea. Biology and Medicine*, S.H. Ridgway (ed.), C.C. Thomas, Publisher, Springfield, 247-297 pp.
- Greenwood, A.G.; Taylor, D.C. y Gauckler, A. (1979). Odontocete parasites - some new records. *Aquat. Mammals*, 7: 23-25.
- Gruner, H.E. (1975). Amphipoda II, Caprellidae II, Fam. Cyamidae. En: *Crustaceorum Catalogus, Pars 5*. H.E. Gruner y L.B. Holtius (eds.). Dr. W. Junk Publishers, The Hague: 79-93.
- Gravel, A. (1920). Cirrhipèdes provenant des campagnes scientifiques de S.A.S. le Prince de Monaco. *Résultats des Campagnes Scientifiques du Prince de Monaco*, Monaco, 91, 105 pp.
- Guiart, M.J. (1935). Cestodes parasites provenant des campagnes scientifiques du Prince Albert 1er de Monaco. *Résultats des Campagnes Scientifiques du Prince de Monaco*, Monaco, 91: 105 pp.
- Halvorsen, O. (1970). Studies of the helminth fauna of Norway. XV: On the taxonomy and biology of plerocercoids of *Diphyllobothrium* Cobbold, 1858 (Cestoda, Pseudophyllidea) from north-western Europe. *Nytt Mag. Zool. (Oslo)*, 18: 113-174.
- Halvorsen, O. (1986). On the relationship between social status of host and risk of parasitic infection. *Oikos* 47: 71-74.
- Hanski, I. (1982). Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38: 210-221.
- Hartwitch, G. (1974). Keys to genera of the Ascaridoidea. *C.I.H. Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates*. R.C. Anderson, A.G. Chabaud y S. Willmott (eds.). Commonwealth Agriculture Bureaux, 15 pp.
- Hatsushika, R. e Iwata, M. (1965). Morphological observations of a tapeworm obtained from *Lagenorhynchus obliquidens*. *Jpn. J. Parasitol.*, 14: 365.
- Hatsushika, R.; Maejima, J. y Kamo, H. (1981a). Experimental studies on the development of *Diphyllobothrium macroovatum* Jurakhno, 1973 from the minke whale, *Balaenoptera acutorostrata*. I. Embryonation and hatching of the eggs. *Jpn. J. Parasitol.*, 30: 205-213.
- Hatsushika, R.; Maejima, J. y Kamo, H. (1981b). Experimental studies on the development of *Diphyllobothrium macroovatum* Jurachno, 1973 from the minke whale, *Balaenoptera acutorostrata*. II. Experimental infection of the coracidia of marine copepods. *Jpn. J. Parasitol.*, 30: 417-427.
- Hatsushika, R.; Shirouzu, H. y Okino, T. (1987). Morphological study of the diphyllobothriid cestode from killer whale, *Orcinus orca*. *Jpn. J. Parasitol.*, 36: 166-173.
- Hayes, W.B. (1978). Some sampling properties of the Fager index for recurrent species groups. *Ecology* 59 (1): 194-196.
- Helle, E. y Valtonen, E.T. (1981). Comparison between spring and autumn infection by *Corynosoma* (Acanthocephala) in the ringed seal *Pusa hispida* in the Bothnian Bay of the Baltic Sea. *Parasitology* 82: 287-296.
- Hilliard, D.K. (1972). Studies on the helminth fauna of Alaska. LI. Observations on eggshell formation in some diphyllobothriid cestodes. *Can. J. Zool.*, 50: 585-592.
- Hiro, F. (1938). *Cyamus elongatus* n. sp. a new whale-lice from Japan. *Annot. Zool. Jpn.*, 17 (1): 71-77.
- Hoberg, E.P. (1987a). Recognition of larvae of the Tetrabothriidae (Eucestoda): implications for the origin of tapeworms in marine homeotherms. *Can. J. Zool.* 65: 997-1000.

- oberg, E.P. (1987b). *Tetrabothrius shinni* sp. nov. (Eucestoda) from *Phalacrocorax atriceps bransfieldensis* (Pelecaniformes) in Antarctica with comments on morphological variation, host-parasite biogeography, and evolution. *Can. J. Zool.* 65: 2969-2975.
- Hoberg, E.P. (1989). Phylogenetic relationships among genera of the Tetrabothriidae (Eucestoda). *J. Parasitol.*, 75 (4): 617-626.
- Holmes, J.C. (1983). Evolutionary relationships between parasitic helminths and their hosts. En: *Coevolution*, D.J Futuyama y M. Slatkin (eds.), Sinauer Associates, Sunderland, 161-185 pp.
- Holmes, J.C. (1986). The structure of helminth communities. En: *Parasitology - Quo Vadit?. Proc. Sixth Int. Congr. Parasitol.*, M.J. Howell (ed.), Aust. Acad. Sci., Canberra, 203-208 pp.
- Holmes, J.C. (1990a). Helminth communities in marine fishes. En: *Parasite Communities: Patterns and Processes*, G. Esch, A. Bush y J. Aho (eds.). Chapman & Hall, London, 101-130 pp.
- Holmes, J.C. (1990b). Competition, contacts, and other factors restricting niches of parasitic helminths. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* 65: 69-72.
- Holmes, J.C. y Price, P.W. (1986). Communities of parasites. En: *Community Ecology: Pattern and Process*, D.J. Anderson y J. Kikkawa (eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 187-213 pp.
- Howard, E.B.; Britt, J.O. y Matsumoto, G. (1983). Parasitic diseases. En: *Pathobiology of Marine Mammal Diseases. Vol. 1*. E.B. Howard (ed.), CRC Press, Boca Raton, 119-232.
- Hoydal, K. (1985). Attempts to use the 274 years' Faroese time series of catches of pilot whales (*Globicephala melaena* Traill) to assess the state of the stock. *I.C.E.S. C.M.* 1985/N:18, 25 pp.
- Huang, W. (1988). Anisakidés et anisakidoses humaines. Deuxième partie: enquête sur les Anisakidés de poissons commerciaux du marché parisien. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 63 (3): 197-208.
- Huang, W. y Bussièras, J. (1988). Anisakidés et anisakidoses humaines. Première partie: données bibliographiques. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 63 (2): 119-132.
- Hurlbert, S.H. (1978). The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59 (1): 67-77.
- Hsü, H.F. (1935). Contribution à l'étude des Cestodes de Chine. *Rev. Suisse Zool.*, 42: 477-570.
- Janovy, J. y Kutish, G.W. (1988). A model of encounters between host and parasite populations. *J. Theor. Biol.* 134: 391-401.
- Joensen, J.P. (1976). Pilot whaling in the Faroe Islands. *Ethnol. Scan.*, 41 pp.
- Johnston, T.H. y Mawson, P. (1939). Internal parasites of the pigmy sperm whale. *Rec. S. Aust. Mus. (Adelaide)*, 6 (3): 263-274.
- Johnston, T.H. y Mawson, P. (1941). Nematodes from Australian marine mammals. *Rec. S. Aust. Mus. (Adelaide)*, 6 (4): 429-434.
- Jones, A. (1990). Techniques for hand-sectioning thick-bodied plathyhelminths. *Syst. Zool.*, 15: 211-218.
- Kagei, N. (1969). Life history of nematodes of genus *Anisakis*. *Fish. Res. Board Can., Transl. Ser.*, 1324, 25 pp.
- Kagei, N.; Samo, M.; Takahashi, Y.; Tamura, Y. y Sakamoto, M. (1978). A case of acute abdominal syndrome caused by *Anisakis* type-II larva. *J. Parasitol.*, 27 (5): 427-431.
- Kamo, H.; Maejima, J. y Hatsushika, R. (1980). First record of *Diphyllobothrium macroovatum* Jurachno, 1973 (Cestoda: Diphyllobothriidae) from minke whale, *Balaenoptera acutorostrata* Lacèpede, 1804 in Japan. *Jpn. J. Parasitol.*, 29: 499-505.

- Kamo, H.; Maejima, J.; Yazaki, S.; Fukumoto, S. y Yamane, Y. (1982a). Notes on the morphology and taxonomy of the genus *Diphyllobothrium* found from some marine mammals in Japanese environs. *J. Yonago Med. Ass.*, 33: 261-270.
- Kamo, H.; Maejima, J.; Yazaki, S.; Fukumoto, S. y Yamane, Y. (1982b). Taxonomical status of the so-called "Koga-Okamura type" of the genus *Diphyllobothrium*. *J. Yonago Med. Ass.*, 33: 550-554.
- Kamo, H.; Yamane, Y. y Kawashima, K. (1981). The first record of human infection with *Diphyllobothrium cameroni* Rausch, 1969. *J. Trop. Med. Hyg.*, 9: 199-205.
- Karasov, W.H. y Diamond, J.M. (1985). Digestive adaptations for fueling the cost of endothermy. *Science*, 228: 202-204.
- Kasuya, T. y Matsui, S. (1984). Age determination and growth of the short-finned pilot whale off the Pacific coast of Japan. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 35: 57-91.
- Kasuya, T.; Sergeant, D.F., y Tanaka, K. (1988). Re-examination of life history parameters of long-finned pilot whales in the Newfoundland waters. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 39: 103-109.
- Kennedy, C.R. (1985). Regulation and dynamics of acanthocephalan populations. En: *Biology of Acanthocephala*, C.W.T. Crompton y B.B. Nickol (eds.), Cambridge University Press, 385-416 pp.
- Kennedy, C.R. y Bakke, T.A. (1989). Diversity patterns in helminth communities in common gulls, *Larus canus*. *Parasitology*, 98: 439-445.
- Kennedy, C.R.; Bush, A.O. y Aho, J.M. (1986). Patterns in helminth communities: why are birds and fish different?. *Parasitology*, 93: 205-215.
- Kennedy, C.R. y Williams, H. (1989). Helminth parasite community diversity in a marine fish, *Raja batis* L. *J. Fish Biol.*, 34: 971-972.
- Kim, K.C. (1985). *Coevolution of Parasitic Arthropods and Mammals*. K.C. Kim (ed.), John Wiley & Sons Inc., New York, xi-800 pp.
- Krebs, C.J. (1989). *Ecological Methodology*. Harper and Row Publishers, New York, xii-654 pp.
- Kuris, A.M.; Blaustein, A.R. y Alió J.J. (1980). Hosts as islands. *Am. Nat.*, 116: 570-586.
- Kurochkin, Y.V. (1975). Parasites from the Caspian seal *Pusa caspica*. *Rapp. Cons. int. Explor. Mer.*, 169: 363-365.
- Kurochkin, Y.V. (1988). Once more on cyamid (Crustacea: Amphipoda: Cyamidae) fauna of Cetacea. *Int. Whaling Comm.*, Doc. SC/40/O21, 22 pp.
- Köie, M. (1983). Digenetic trematodes from *Limanda limanda* (L.) (Osteichthyes: Pleuronectidae) from Danish and adjacent waters, with special reference to their life histories. *Ophelia*, 22: 201-28.
- Lambertsen, R.H. (1985). Taxonomy and distribution of a *Crassicauda* species (Nematoda: Spirurida) infecting the kidney of the common fin whale (*Balaenoptera physalus* Linné, 1758). *J. Parasitol.*, 71 (4): 485-488.
- Lambertsen, R.H. (1986). Disease of the common fin whale (*Balaenoptera physalus*): Crassicaudosis of the urinary system. *J. Mammal.*, 67 (2): 353-366.
- Lasee, B.A. (1989). Seasonal population dynamics and maturation of *Neoechinorhynchus pungitius* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) infecting brook stickleback, *Culaea inconstans*, from Sioux Creek, Wisconsin, U.S.A. *Can. J. Zool.*, 67: 590-595.
- Lauckner, G. (1985). Diseases of Mammalia: Pinnipedia. En: *Diseases of Marine Animals*. O. Kinne (ed.), Hamburg, 683-793 pp.
- Leatherwood, S. y Reeves, R.R. (1983). *Handbook of Whales and Dolphins*. Sierra Club Books, San Francisco, 302 pp.

- Lester, R.J.G. (1986). Field and laboratory observations on the oyster parasite *Marteilia sydneyi*. En: *Parasite lives. Papers on Parasites, Their Hosts and Their Associations to Honour J.F.A. Sprent*. M. Cremin; D. Colin y D.E. Moorhouse (eds.), University of Queensland Press, St. Lucia, 33-40 pp.
- Leung, Y.M. (1967). An illustrated key to the species of whale-lice (Amphipoda, Cyamidae), ectoparasites of Cetacea, with a guide to the literature. *Crustaceana*, 12: 279-291.
- Leung, Y.M. (1970). First record of the whale-lice genus *Syncyamus* (Cyamidae: Amphipoda) from the western Mediterranean, with notes on the biology of odontocete cyamids. *Inv. Cetacea*, 2: 243-247.
- Leung, Y.M. (1976). Life cycle of *Cyamus scammoni* (Amphipoda: Cyamidae), ectoparasite of gray whale, with a remark on the associated species. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 28: 153-160.
- Lincoln, R.J. y Hurley, D.E. (1974). Catalogue of the whale-lice (Crustacea: Amphipoda: Cyamidae) in the collections of the British Museum (Natural History). *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool.*, 27 (2): 65-72.
- Lockyer, C.; Desportes, G. y Waters, T. (1987). Preliminary studies of pilot whales from Faroese waters since 1986: age determination. Documento SC/38/MI15 presentado al IWC Scientific Committee, 13 pp. (no publicado).
- López-Neyra, C.R. (1958). Sobre unos vermes parásitos obtenidos en el *Ziphius cavirostris* Cuvier (Cetaceo; Denticeto) varado en Almería, en especial de *Crassicauda giliakiana* (Spiruroidea; Tetrameridae). *Rev. Ibér. Parasitol.*, 18 (1): 13-18.
- Lotz, J.M. y Font, W.F. (1985). Structure of enteric helminth communities in two populations of *Eptesicus fuscus* (Chiroptera). *Can. J. Zool.*, 63: 2969-2978.
- Ludwig, J.A. y Reynolds, J.F. (1988). *Statistical Ecology, A Primer of Methods and Computing*. John Wiley & Sons, New York, xviii-337 pp.
- Lymbery, A.J.; Hobbs, R.P. y Thompson, R.C.A. (1989). The dispersion of *Echinococcus granulosus* in the intestine of dogs. *J. Parasitol.*, 75 (4): 562-570.
- MacArthur, R.H. (1957). On the relative abundance of bird species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 43: 293-295.
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, xi-203 pp.
- Maejima, J.; Yazaki, S.; Fukumoto, S.; Hiraga, M. y Kamo, H. (1981). Morphological observation of *Diphyllobothrium pacificum* (Nybelin, 1931) Margolis, 1956 from fur seals, *Callorhinus ursinus* in Japan. *Yonago Acta Med.*, 25: 69-79.
- Magurran, A.E. (1988). *Ecological Diversity and Its Measurement*. Crom Helm Ltd., London, x-179 pp.
- Makiya, K.; Tsukamoto, M.; Horio, M. y Goto, M., (1987). *Diphyllobothrium pacificum* a cestode of marine mammals expelled from a Japanese seaman. *Jpn. J. Parasitol.*, 36: 145-153.
- Manter, H.W. (1955). The zoogeography of trematodes of marine fishes. *Exp. Parasitol.*, 4 (1): 62-86.
- Marchi, P. (1873). Sopra una specie nuova di *Distomon* trovata nelle intestina del *Dephinus tursio*. *Atti Soc. Ital. Sci. Nat.*, 15(4): 304.
- Margolis, L., 1956. Parasitic helminths and arthropods from Pinnipedia of the Canadian Pacific coast. *J. Fish. Res. Board Can.*, 13: 489-505.
- Margolis, L. y Arai, H.P. (1989). Parasites of Marine Mammals. In: *Synopsis of the Parasites of Vertebrates of Canada*, M.J. Kennedy (Ed.), Alberta Agriculture, Animal Health Division, 26 pp.
- Margolis, L. y Dailey, M.D. (1972). Revised annotated list of parasites from sea mammals caught off the west coast of North America. *NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF 647*, 23 pp.

- Margolis, L.; Esch, G.W.; Holmes, J.C.; Kuris, A.M. y Schad, G.A. (1982). The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). *J. Parasitol.*, 68: 131-133.
- Margolis, L. y Evelyn, T.P.T. (1987). Aspects of disease and parasite problems in cultured salmonids in Canada, with emphasis on the Pacific region, and regulatory measures for their control. En: *Parasites and Diseases in Natural Waters and Aquaculture in Nordic Countries*, A. Stenmark y G. Malmberg (eds.), Zoo-Tax, Stockholm, 4-19 pp.
- Margolis, L. y Pike, G.C. (1955). Some helminth parasites of Canadian Pacific whales. *J. Fis. Res. Board Can.*, 12 (1): 97-120.
- Markowski, S. (1952). The cestodes of pinnipeds in the Arctic and other regions. *J. Helminthol.*, 26: 171-214.
- Markowski, S. (1955). Cestodes of whales and dolphins from the Discovery Collections. *Discovery Rep.*, 27: 379-395.
- Martin, A.R. (1990). *The Illustrated Encyclopaedia of Whales and Dolphins*. Salamander Ed., London, 192 pp.
- Martin, A.R.; Reynolds, P. y Richardson, M.G. (1987). Aspects of the biology of pilot whales (*Globicephala melaena*) in recent mass strandings on the British coast. *J. Zool. (Lond.)*, 211: 11-23.
- McClelland, G.; Misra, R.K. y Marcogliese, D.J. (1983). Variations in abundance of larval anisakines, sealworms (*Phocanema decipiens*) and related species in cod and flatfish from the southern Gulf of St. Lawrence (4T) and the Breton Shelf (4Vn). *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* No. 1201, ix-51pp.
- McClelland, G.; Misra, R.K. y Martell, D.J. (1985). Variations in abundance of larval anisakines, sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) and related species, in eastern Canadian cod and flatfish. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, No. 1392. xi-57 pp.
- McClelland, G.; Misra, R.K. y Martell, D.J. (1987). Temporal and geographical variations in abundance of larval sealworm, *Pseudoterranova (Phocanema) decipiens* in the fillets of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in eastern Canada: 1985-86 surveys. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* No. 1513, ix-15pp.
- McCull, K.A. y Obendorf, D.L. (1982). Helminth parasites and associated pathology in stranded Fraser's dolphins, *Lagenodelphis hosei* (Fraser, 1956). *Aquat. Mammals*, 9 (2): 30-34.
- McCulloch, C.E. (1985). Variance tests for species association. *Ecology*, 66 (5): 1676-1681.
- Mercer, M.C. (1975). Modified Leslie-DeLury population models of the long-finned pilot whale (*Globicephala melaena*) and annual production of the short-finned squid (*Illex illecebrosus*) based upon their interaction in Newfoundland. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32: 1145-1152.
- Molan, A.L.; Brain, P.F. y James, B.L. (1984). The retention and egg production in *Microphallus pygmaeus* (Levinsen, 1981) (Digenea: Microphallidae) in gonadectomized and hormone-treated male mice. *Z. Parasitenkd.*, 70: 627-636.
- Molan, A.L. y James, B.L. (1984). The effects of sex, age and diet of mice and gerbils on susceptibility to *Microphallus pygmaeus* (Digenea: Microphallidae). *Int. J. Parasitol.*, 14: 521-6.
- Moore, J.; Simberloff, D. y Freehking, M. (1988). Relationship between bobwhite quail social-group size and intestinal helminth parasitism. *Am. Nat.*, 131: 22-32.
- Moore, R.C. (1969). *Treatise on Invertebrate Paleontology. Arthropoda*. Vol. 1 (4), Lawrence, 398 pp.
- Morris, R.A. y Mowbray, L.S. (1966). An unusual barnacle attachment on the teeth of the hawaiian spinning dolphin. *Nor. Hvalfangst Tiden.*, 55 (1): 15-16.

- Murray, M.D. (1986). Arthropods - The pelage of mammals as an environment. En: *Parasitology Quo Vadit? Proc. Sixth Int. Congr. Parasitol.*, M.J. Howell. (ed.), Aust. Acad. Sci. Canberra: 191-195 pp.
- Nascetti, G.; Paggi, L.; Orecchia, P.; Mattiucci, S. y Bullini, L. (1981). Divergenza genetica in popolazioni del genere *Anisakis* del Mediterraneo. *Parassitologia (Rome)*, 23: 208-210.
- Nascetti, G.; Paggi, L.; Orecchia, P.; Smith, J.; Mattiucci, S. y Bullini, L. (1986). Electrophoretic studies on the *Anisakis simplex* (Ascarida: Anisakidae) from the Mediterranean and North-East Atlantic. *Int. J. Parasitol.*, 16 (6): 633-640.
- Norris, K.S. (1961). Standardized methods for measuring and recording data on the smaller cetaceans. *J. Mammal.*, 42: 471-476.
- Norusis, M.J. (1984). *Manual of the SPSS for the IBM PC/XT*. SPSS Inc. Ed., Chicago, 307 pp.
- Norusis, M.J. (1987). *SPSS/PC+ Advanced Statistics*. SPSS Inc., Chicago, 332 pp.
- Nybelin, O. (1931). Saügetier und Vogelcestoden von Juan Fernandez. *Nat. Hist. Juan Fernandez Easter Island*, 3: 493-524.
- Odell, D.K. (1987). The mystery of marine mammal strandings. *Cetus*, 7 (2): 2-6.
- Odense, P.H. (1979). *Phocanema decipiens*, the codworm problem and solutions. *I.C.E.S., C.M.*, 1979/N:40, 5 pp.
- O'Riordan, C.E. (1975). Long-finned pilot whales, *Globicephala melaena*, driven ashore in Ireland, 1800-1973. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 32 (7): 1101-1103.
- Oshima, T. (1987). Anisakiasis - is the sushi bar guilty?. *Parasitol. Today*, 3 (2): 44-48.
- Oshima, T. y Kliks, M. (1986). Effects of marine mammal parasites on human health. En: *Parasitology Quo Vadit?. Proc. Sixth Int. Congr. Parasitol.*, M.J. Howell (ed.), Aust. Acad. Sci., Canberra, 415-421 pp.
- Ozaki, Y. (1935). Trematode parasites of Indian porpoise *Neophocaena phocaenoides* Gray. *J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B. Div. 1, vol. 3, art. 11*: 1-24.
- Parrish, B.B. y Shearer, W.M. (1977). Effects of seals on fisheries. *I.C.E.S., C.M.*, 1977/N:14, 7 pp.
- Pastene, L.A., Numachi, K., Jofre, M., Acevedo, M. y Joyce, G. (1990). First record of the Blainville's beaked whale, *Mesoplodon densirostris* Blainville, 1817 (Cetacea, Ziphiidae) in the eastern South Pacific. *Mar. Mammal. Sci.*, 6 (1): 82-84.
- Pence, D.B. (1990). Helminth community of mammalian hosts: concepts at the infracommunity, component an compound community levels. En: *Parasite communities: Patterns and Processes*, G.W. Esch; A. Bush y J. Aho (eds.), Chapman & Hall, London, 233-260 pp.
- Pence, D.B.; Warren, R.J. y Ford, C.R. (1988). Visceral helminth communities of an insular population of feral swine. *J. Wildl. Dis.*, 24 (1): 105-112.
- Pence, D.B. y Windberg, L.A. (1984). Population dynamics across selected habitat variables of the helminth community in coyotes, *Canis latrans*, from South Texas. *J. Parasitol.*, 70 (5): 735-746.
- Pérez-Iñigo, C. (1976). *Parasitología*. H. Blume Ediciones, Madrid, 422 pp.
- Perrier, R. (1968). *Faune de la France*. Vol. II. Arachnides et Crustacés. Lib. Delagrave, Paris, 220 pp.
- Perrin, W.F. (1969). The barnacle, *Conchoderma auritum* on a porpoise (*Stenella graffamani*). *J. Mammal.*, 50 (1): 149-151.
- Petrochenko, V.I. (1958). *Acanthocephala of Domestic and Wild Animals*. Vol. 2. Izdatel'stvo Akad. Nauk SSSR, Moskva. (Traducido al inglés por Israel Program for Scientific Translation, 1971, 478 pp.).

- Petter, A.J. (1972). Redescription of *Anisakis insignis* Diesing (Ascaridoidea), parasite of the Amazon dolphin, *Inia geoffrensis*. *Inv. Cetacea*, 4: 93-99.
- Pielou, E.C. (1977). *Mathematical Ecology*. John Wiley & Sons, Inc., New York, x-385 pp.
- Pilleri, G. (1969). Zahnbefall durch *Conchoderma auritum* (Cirripedia) bei einem Pottwal aus den Natalgewässern. *Invest. Cetacea*, 1: 192.
- Pilleri, G. (1970). *Xenobalanus globicipitis* Steenstrup on *Delphinus delphis*, *Stenella styx* and *Tursiops truncatus*. *Invest. Cetacea*, 2: 247-249.
- Poirier, J. (1886). Trématodes nouveaux ou peu connus. *Bull. Soc. Philom. Paris*, ser. 7, 10: 20-40.
- Pope, E.C. (1956/57). The barnacle, *Xenobalanus globicipitis* Steenstrup, in Australian seas. *Proc. Rpy. Zool. Soc. NSW*: 159-161.
- Poulin, R., y Fitzgerald, G.J. (1987). The potential of parasitism in the structuring of a salt marsh stickleback community. *Can. J. Zool.*, 65: 2793-2798.
- Price, E.W. (1932). The trematode parasites of marine mammals. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 81: 1-68.
- Price, P.W. (1980). *Evolutionary biology of parasites*. Princeton University Press, New Jersey, 237 pp.
- Price, P.W. (1986). Evolution in parasite communities. En: *Parasitology Quo Vadit?*. *Proc. Sixth Int. Congr. Parasitol.*, M.J. Howell (ed.), Aust. Acad. Sci., Canberra, 209-214 pp.
- Raga, J.A. (1985). *Contribución al Estudio del Parasitismo y demás Asociaciones en los Cetáceos de la Península Ibérica*. Tesis Doctoral, Universidad de Valencia, 478 pp.
- Raga, J.A. (1987). Redescription de *Crassicauda grampicola* Johnston et Mawson, 1941 (Nematoda: Spirurida), parasite de *Grampus griseus* (Cuvier, 1812) (Cetacea: Delphinidae). *Vie Milieu*, 37 (3/4): 215-219.
- Raga, J.A. (en prensa a). Parasitismus bei den Pinnipedia. En: *Handbuch der Säugetiere Europas. Meeressäuger*. Vol. 6 (II), Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Raga, J.A. (en prensa b). Parasitismus bei den Cetacea. En: *Handbuch der Säugetiere Europas. Meeressäuger*. Vol. 6 (I) Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Raga, J.A. y Balbuena, J.A. (1988). *Leucasiella delamurei* sp. n. (Trematoda: Campulidae), a parasite of *Globicephala melaena* (Traill, 1809) (Cetacea: Delphinidae) in the Mediterranean sea. *Helminthologia*, 25: 95-102.
- Raga, J.A. y Balbuena, J.A. (1990). A new species of the genus *Crassicauda* Leiper et Atkinson, 1914 (Nematoda: Spiruroidea) from the penis of *Globicephala melas* (Traill, 1809) (Cetacea: Globicephalidae) in the western Mediterranean Sea. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 65 (5-6): 255-261.
- Raga, J.A. y Carbonell, E. (1985). New dates about parasites on *Stenella coeruleoalba* (Meyen, 1833) (Cetacea: Delphinidae) in the western Mediterranean Sea. *Invest. Cetacea*, 17: 207-213.
- Raga, J.A., Carbonell, E., Raduán, M.A. y Blanco, C. (1985). Sobre la presencia de *Pholeter gastrophilus* (Kossack, 1910) (Trematoda: Troglotrematidae), en quistes estomacales de *Tursiops truncatus* y *Stenella coeruleoalba* (Cetacea: Delphinidae) en las costas españolas del Mediterráneo. *Rev. Ibér. Parasitol.*, 45 (2): 123-128.
- Raga, J.A.; Petter, A.J. y Duguay, R. (1987). Catalogue des parasites de Cétacés des collections du Musée Océanographique de La Rochelle. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Zool.*, 9: 159-68.
- Raga, J.A.; Raduán, A. y Blanco, C. (1983). Sobre la presencia de *Isocyamus delphinii* en aguas del Mediterráneo español. *Actas I Congreso Ibérico de Entomología*, 2: 627-630.

- Raga, J.A.; Raduán, M.A.; Desportes, G.; Balbuena, J.A. y Abril, E. (1988). Sur la répartition de *Globicephala melaena* (Traill, 1809) en eaux méditerranéennes espagnoles. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 31 (2): 288.
- Rausch, R.L. (1969). Diphyllbothriid cestodes from the Hawaiian monk seal, *Monachus schauinslandi* Matschie, from Midway Atoll. *J. Fish. Res. Board Can.*, 26: 947-956.
- Rausch, R.L. y Hilliard, D.K. (1970). Studies on the helminth fauna of Alaska. XLIX. The occurrence of *Diphyllbothrium latum* (Linnaeus, 1758) (Cestoda: Diphyllbothriidae) in Alaska, with notes on other species. *Can. J. Zool.*, 48: 1201-1219.
- Rausch, R.L. y Margolis, L. (1969). *Plicobothrium globicephalae* gen. et sp. nov. (Cestoda: Diphyllbothriidae) from the pilot whale, *Globicephala melaena* Traill, in Newfoundland waters. *Can. J. Zool.*, 47: 745-750.
- Rausch, R.L. y Williamson, F.S.L. (1958). Studies on the helminth fauna of Alaska. XXXIII. The description of *Diphyllbothrium alascense* n. sp. (Cestoda). *Z. Tropenmed. Parasitol.*, 9 (1): 64-72.
- Reddington, J.J.; Stewart, G.L.; Kramar, G.W. y Kramar, M.A. (1981). The effects of host sex and hormones on *Trichinella spirallis* in the mouse. *J. Parasitol.*, 67: 548-55.
- Relini, G. (1980). *Guide per il Reconoscimento Delle Specie Animali delle Acque Lagunari e Costiere Italiane. Vol. 2 Cirripedi Toracici*. Ed. C.N.R., Roma, 117 pp.
- Ridgway, S.H. y Dailey, M.D. (1972). Cerebral and cerebellar involvement of trematode parasites in dolphins and their possible role in stranding. *J. Wildl. Dis.*, 8: 33-43.
- Rohde, K. (1977). A non-competitive mechanism responsible for restricting niches. *Zool. Anz.*, 199 (3/4): 164-172.
- Rohde, K. (1979). A critical evaluation of intrinsic and extrinsic factors responsible for niche restriction in parasites. *Am. Nat.*, 114: 648-671.
- Rohde, K. (1982). *Ecology of Marine Parasites*. University of Queensland Press, St. Lucia, xvi-245 pp.
- Rohde, K. (1989). Simple ecological systems, simple solutions to complex problems?. *Evol. Theory*, 8: 305-350.
- Rohde, K. (1991). Intra- and interspecific interactions in low density populations and resource-rich habitats. *Oikos*, 60: 91-104.
- Rohde, K. y Hobbs, R.P. (1986). Species segregation: competition or reinforcement of reproductive barriers. En: *Parasite Lives. Papers on Parasites, Their Hosts and Their Associations to Honour J.F.A. Sprent*. Cremin, M.; Dobson, C. y Moorhouse, D.E. (eds.). University of Queensland Press, St. Lucia, viii-229 pp.
- Root, R.B. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.*, 37: 317-350.
- Samaras, W.F. (1989). New host record for the barnacle *Cryptolepas rhachianecti* Dall, 1872 (Balanomorpha: Coronulidae). *Mar. Mammal. Sci.*, 5 (1): 84-87.
- Samaras, W.F. y Durham, F.E. (1985). Feeding relationship of two species of epizoitic amphipods and the gray whale, *Eschrichtius robustus*. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.*, 84: 113-126.
- Schluter, D. (1984). A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology*, 65 (3): 998-1005.
- Schmidt, G.D. (1986). *Handbook of Tapeworm Identification*. CRC Press, Boca Raton, 675 pp.
- Sergeant, D.E. (1962). The biology of the pilot whale or pothead whale *Globicephala melaena* (Traill) in Newfoundland waters. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, No. 132. vii-84pp.
- Siegel, S. (1970). *Estadística No Paramétrica Aplicada a las Ciencias de la Conducta*. Editorial Trillas, México D.F., 344 pp.

- Skrjabin, A.S. (1959). New helminth species from marine mammals in the Pacific Ocean and Far-east Sea. *Izv. Krimsk. Pedagogichesk. Inst. M.V. Frunze*, 34: 99-118 (en ruso).
- Skrjabin, A.S. (1966). A new *Crassicauda* (*Crassicauda delamureana* n. sp.) a parasite of the sei whales. *Craevaya Parazitologiya y Prirodnaya Ochagovast Transmissivnij Bolieznii. Seriya Problemy Parazitologii*, Kiev: 100-107 (en ruso).
- Skrjabin, A.S. (1969). A new nematode, *Crassicauda costata* sp. n., a parasite of the southern whale. *Parazitologiya (Leningr.)*, 3: 258-264 (en ruso).
- Skrjabin, A.S. (1970a). The first finding of larvae of the cestode *Monorygma delphini* (Tetraphyllidea, Phyllobothriidae) in Antarctic Whales. *Zool. Zh.*, 49 (11): 1721-1722 (en ruso).
- Skrjabin, A.S. (1970b). A new species, *Bolbosoma tuberculata* sp. n. (Polymorphyidae Meyer, 1931), a parasite of whales. *Parazitologiya (Leningr.)*, 4: 334-337 (en ruso).
- Skrjabin, A.S. (1973). New data in the study of the species *Crassicauda crassicauda* (Nematoda, Spirurida). *Biol. Nauki (Mosc.)*, 16 (8): 7-12 (en ruso).
- Skrjabin, A.S. (1976). Remarks on the systematics of Campulidae and Nasitrematidae. *Kratkie Tezisy Dokladov II Vsesoyuznogo Simpoziuma po Parazitam i Boleznyam Morskikh Zhivotnykh*. 56-58 (en ruso).
- Skrjabin, K.I. y Andreewa, N.K. (1934). Un nouveau Nématode: *Crassicauda giliakiana* n. sp. trouvé dans les reins de *Delphinapterus leucas*. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 12 (1): 15-28.
- Smith, J.W. (1971). *Thysanoessa inermis* and *T. longicaudata* (Euphausiidae) as first intermediate hosts of *Anisakis* sp. (Nematoda: Ascaridata) in the Northern North Sea, to the North of Scotland and at Faroe. *Nature (Lond.)*, 234: 478.
- Smith, J.W. (1983). Larval *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809, det. Krabbe, 1878) and larval *Hysterothylacium* sp. (Nematoda: Ascaridoidea) in euphausiids (Crustacea: Malacostraca) in the North-East Atlantic and northern North Sea. *J. Helminthol.*, 57: 167-177.
- Smith, J.W. (1984). Larval ascaridoid nematodes in myopsid and oegopsid cephalopods from around Scotland and in the northern North Sea. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 64: 563-572.
- Smith, J. W. (1989). Ulcers associated with larval *Anisakis simplex* B (Nematoda: Ascaridoidea) in the forestomach of harbour porpoises *Phocoena phocoena* (L.). *Can. J. Zool.*, 67: 2270-2276.
- Smith, J. W. y Wootten, R. (1978). *Anisakis* and anisakiasis. *Adv. Parasitol.*, 16: 93-163.
- Sokal, R.R., y Rohlf, F.J. (1981). *Biometry, 2nd. Ed.* W.H. Freeman & Co., New York, 859 pp.
- Sörensen, S.J. (1988). *Undersøgelse af den larvale Anisakide (Nematoda) infektion hos torsk (Gadus morhua L.) fra to lokaliteter ved Faerøerne*. Tesis de Licenciatura, Københavns Universitet, 56 pp.
- Southward, A.J. y Crisp, D.J. (1963). *Catalogue des Principales Salissures Marines (Recontrées sur les Coques de Navires dans les Eaux Européennes. Vol. I. Balanes*. Ed. OCDE, Paris, 46 pp.
- Spaul, E.A. (1926). *Crassicauda bennetti* sp. n., a new nematode parasite from the bottle-nosed whale (*Hyperoodon*). *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 17 (9): 581-585.
- Stock, J.H. (1973). Whale-lice (Amphipoda: Cyamidae) in Dutch waters. *Bull. Zool. Mus. Univ. Amst.*, 3: 73-77.
- Stock, J.H. (1977). Whale-lice (Amphipoda: Cyamidae) on *Lagenorhynchus albirostris* in Dutch waters. *Crustaceana*, 32: 206.

- Stock, T.M. y Holmes, J.C. (1987). Host specificity and exchange of intestinal helminths among four species of grebes (Podicipedidae). *Can. J. Zool.*, 65: 669-676.
- Stock, T.M. y Holmes, J.C. (1988). Functional relationships and microhabitat distributions of enteric helminths of grebes (Podicipedidae): the evidence for interactive communities. *J. Parasit.*, 74 (2): 214-227.
- Stunkard, H.W. (1949). *Diphyllobothrium stemmacephalum* Cobbold, 1858 and *D. latum* (Linn., 1758). *J. Parasitol.*, 35: 613-625.
- van Thiel, P.H.; Kuipers, F.C. y Roskam, T.M. (1960). A nematode parasitic to herring, causing acute abdominal syndromes in man. *Trop. Geograf. Med.*, 12: 97-113.
- Testa, J. y Dailey, M.D. (1977). Five new morphotypes of *Phyllobothrium delphini* (Cestoda: Tetraphyllidea), their relationship to existing morphotypes, and their zoogeography. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.*, 76 (2): 99-110.
- Trager, W. (1986). *Living Together. The Biology of Animal Parasitism*. Plenum Press, New York, xii-467 pp.
- Treshchev, V.V. (1968). The new campulid *Orthosplanthus albamarinus* sp. n. (Trematoda, Campulidae) - parasite of the white whale. *Zool. Zh.*, 47: 937-940 (en ruso).
- Treshchev, V.V. (1978). A study of trematodes from marine mammals in the European Arctic. *First All-Union meeting of Parasitocoenologists (Poltava, September). Abstracts, Part 3: 163-163* (en ruso).
- Vallon, D.; Guigo, C. y Duguay, R. (1976). Le Globicéphale noir, *Globicephala melaena* (Traill, 1809), en Méditerranée occidentale. *CIESM, Split, XXVe Congrès-Assemblée plénière*, 2 pp.
- Valtonen, E.T. y Helle, E. (1986). Intestinal metazoan parasites of seals in the Baltic Sea area. *VI Int. Congr. Parasitol. Handbook*. Brisbane, Australia, 24-29 August 1986, 678: 248.
- Valtonen, E.T. y Helle, E. (1988). Host-parasite relationships between two seal populations and two species of *Corynosoma* (Acanthocephala) in Finland. *J. Zool. Lond.*, 214: 361-371.
- Waid, D.D. y Pence, D.B. (1988). Helminths of mountain lions (*Felis concolor*) from southwestern Texas, with a redescription of *Cylicospirura subaequalis* (Molin, 1860) Vevers, 1922. *Can. J. Zool.*, 66: 2110-2117.
- Walker, W.A. (1990). Geographic variation of the parasites *Crassicauda* (Nematoda) and *Phyllobothrium* (Cestoda) in *Phocoenoides dalli* in the Northern North Pacific, Bering and Okhotsk sea. Documento SC/42 presentado al IWC Scientific Committee, 15 pp. (no publicado).
- Wallace, B.M. y Pence, D.B. (1986). Population dynamics of the helminth community from migrating blue-winged teal: loss of helminths without replacement on the wintering grounds. *Can. J. Zool.*, 64: 1765-1773.
- Ward, J.W. y Collins, R.A. (1959). The occurrence of *Diphyllobothrium stemmacephalum* Cobbold, 1858, from the dolphin *Tursiops truncatus* of the Biloxi, Mississippi, Bay. *J. Parasitol.*, 45: 40.
- Wardle, R.A. y McLeod, J.A., 1952. *The Zoology of Tapeworms*. University of Minnesota Press, Minneapolis, 780 pp.
- Wardle, R.A., McLeod, J.A. y Radinovsky, S. (1974). *Advances in the Zoology of Tapeworms, 1950-1970*. University of Minnesota Press, Minneapolis, 274 pp.
- Watson, L. (1981). *Sea Guide to the Whales of the World*. Hutchinson & Co. Ed., London, 302 pp.
- Wazura, K.W.; Strong, J.T.; Glenn, C.L. y Bush, A.O. (1986). Helminths of the beluga whale (*Delphinapterus leucas*) from the Mackenzie River Delta, Northwest territories. *J. Wildl. Dis.*, 22 (3): 440-442.
- Wesenberg-Lund, E. (1947). On three parasitic nematodes from cetacea. *Vidensk. Medd. Dan. Naturhist. Foren.*, 110: 17-30.

- Williams, H.H. (1968). The taxonomy, ecology and host-specificity of some Phyllobothriidae (Cestoda: Tetraphyllidea). A critical revision of *Phyllobothrium* Beneden, 1849 and comments on some allied genera. *Phillos. Trans. Royal Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 253 (786): 231-307.
- Wood, F.G.; Caldwell, D.K. y Caldwell, M.C. (1970). Behavioral interactions between porpoises and sharks. *Invest. Cetacea*, 2: 264-277.
- Woodard, J.C.; Zam, S.G.; Caldwell, D.K. y Caldwell, M.C. (1969). Some parasitic diseases of dolphins. *Pathol. Vet.*, 6: 257-72.
- Wootton, R. y Waddell, I.F. (1977). Studies on the biology of larval nematodes from the musculature of cod and whiting in Scottish waters. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, 37: 266-73.
- Yamaguti, S. (1935). Studies on the helminth fauna of Japan, Part 7. Cestodes of mammals and snakes. *Jpn. J. Zool.*, 6: 233-246.
- Yamaguti, S. (1942). Studies on the helminth fauna of Japan, Part 42. Cestodes of Mammals, II. Publicado por el autor, 18 pp.
- Yamaguti, S. (1951). Studies on the helminth fauna of Japan, Part 45. Trematodes of marine mammals. *Arb. Med. Fak. Okayama*, 7: 283-294.
- Yamaguti, S. (1959). Cestodes of mammals. In: *Systema Helminthum. The Cestodes of Vertebrates* Vol. 2, Part V. Interscience Publishers, Inc., New York, 350-449.
- Yamaguti, S. (1963). *Systema Helminthum. Vol. V. Acanthocephala*. Interscience Publishers, Inc., New York, 423 pp.
- Yamaguti, S. (1971). *Synopsis of Digenetic Trematodes of Vertebrates. Vols. I y II*. Keigaku Publishing Co., Tokyo, 1074 pp.
- Yamane, Y.; Kamo, H.; Yazaki, S.; Fukumoto, S. y Maejima, J. (1981). On a new marine species of the genus *Diphyllbothrium* (Cestoda: Pseudophyllidea) found from a man in Japan. *Jpn. J. Parasitol*, 30: 101-111.
- Yazaki, S.; Hiraga, M.; Maejima, J. y Kamo, H. (1982). *Diphyllbothrium fuhrmanni* Hsü, 1935 found from a Pacific white sided dolphin (*Lagenorhynchus obliquidens*). *J. Yonago Med. Assoc.*, 33: 134-142.
- Yazaki, S.; Kamo, H.; Maejima, J. y Yamane, Y. (1979). On a species of the genus *Plicobothrium* expelled from a shortfinned blackfish, *Globicephala macrorhyncha* (Gray, 1848) in Toba Aquarium, Japan. *Yonago Act. Med.*, 23: 21-25.
- Young, P.C. y Lowe, D. (1969). Larval nematodes from fish of the subfamily Anisakinae and gastrointestinal lesions in mammals. *J. Comp. Pathol.*, 39: 301-13.
- Yurakhno, M.V. (1967). *Orthosplanchnus pygmaeus* sp. n. (Trematoda, Campulidae) a parasite of the whale. *Vestn. Zool.*, 2: 79-82 (en ruso).
- Yurakhno, M.V. (1973). A new species of Cestoda *Diphyllbothrium macroovatum* sp. n. (Cestoda, Diphyllbothriidae) parasite of the grey whale. *Vestn. Zool.*, 6: 25-30 (en ruso).
- Zam, S.G.; Caldwell, D.K. y Caldwell, M.C. (1970). Some internal parasites from freshwater cetaceans from the upper Amazon river. *Invest. Cetacea*, 2: 250-251.
- Zam, S.G.; Caldwell, D.K. y Caldwell, M.C. (1971). Some endoparasites from small odontocete cetaceans collected in Florida and Georgia. *Cetology*, 2: 1-11.

Reunido el Tribunal que suscribe, en el día de la fecha, acordó otorgar, por unanimidad, a esta Tesis doctoral de

D. Juan Antonio Balbuena Díaz-Pinés

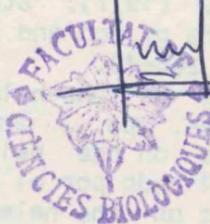
la calificación de Apto "cum laude"

Valencia, a 27 de junio de 1991

El Secretario,

El Presidente

BIBLIOTECA
FACULTAT DE C. BIOLÒGQUES
VALÈNCIA